

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1/2

Jahrgang 17

1966

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn
(Direktor: Prof. Dr. M. Eisentraut)

Zur Systematik afrikanischer Streifenhörnchen der Gattung *Funisciurus*. Ein Beitrag zur Problematik klimaparalleler Variation und Phänetik

Von EDUARD AMTMANN

Inhalt	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methoden	3
C. Materialanalyse	7
I. Zur Charakterisierung der Formen	7
II. Die Analyse quantitativer Merkmale	14
a) Voruntersuchungen	14
1. Sexualdimorphismus	14
2. Die Wahl der Merkmale	15
b) Hauptuntersuchung	15
1. Klima und Größe	15
α) Die Berechnung der Größenwerte	16
β) Größe, Feuchtigkeit und Temperatur	18
2. Die Analyse der Diskriminanz der Taxa	25
α) Lassen sich <i>isabella</i> und <i>lemniscatus</i> an Schädelmerkmalen unterscheiden?	25
β) Canonical Analysis	28
D. Diskussion	34
E. Zusammenfassung	38
Summary	40
F. Literatur	40

A. Einleitung

In der Methode der Systematik wurde in den letzten Jahren eine neue Richtung beschritten, die zur Besinnung auf die Voraussetzungen systematischer Arbeitsmethoden führte. Die Ideen der extremen Schule, die Mayr (1965) als „numerical phenetics“¹⁾ bezeichnet, wurden von Sokal und Sneath (1963) in „Principles of Numerical Taxonomy“ dargelegt. Ob es

¹⁾ Der Versuch, allein die numerisch erfaßbare morphologische Gestaltähnlichkeit als allgemeines Bezugssystem der biologischen Systematik einzuführen.

sich um grundsätzlich neue Methoden und nicht nur um „verbesserte“ im Rahmen der überkommenen handelt, wird lebhaft diskutiert. Eine ausführliche Diskussion der Probleme hat Mayr (1965) gegeben. Nicht nur gegen die angewandten mathematischen Methoden (Seal 1964, S. 170 ff; Minkoff 1964; Eades 1965) werden berechnete Argumente vorgetragen, sondern auch von Biologen verschiedener Fachrichtungen werden Bedenken geäußert (Kiriakoff 1959, 1962, 1963; Cain & Harrison 1960; Herre 1964; Sattler 1964; Simpson 1961, 1964; Ross 1964; Brown 1965; Mayr 1965).

Das Hauptargument gegen die Methoden der numerischen Phänetik richtet sich gegen den Verzicht auf jegliche Merkmalsbewertung. Ich zitiere hierzu Cain & Harrison (1960): „Some of the characters used in making a simple phenetic arrangement give us no phyletic information, and can be removed. What is left is the necessary evidence on which we have to detect as much convergence as we can. Resemblance due to convergence is precisely that not due to inheritance from a common ancestor. In general, phenetic resemblance can be separated into patristic and convergent resemblance, and the latter must be discarded when we are arranging our forms phyletically. The correct arrangement will tell us what forms are like each other patristically, and what are not, even though their phenetic resemblance is great, because they are convergent.“

Eine besondere Bedeutung für systematische Untersuchungen auf dem Populations- und Artniveau gewinnen damit Analysen zu klimaparallelen Variationen, die zum Ziel haben, einmal die Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Merkmalsvariationen aufzudecken und andererseits den auf Umweltfaktoren zurückführbaren Anteil der Merkmalsvariation abzuspalten und von der Analyse stammesgeschichtlicher Beziehungen möglichst weitgehend auszuschließen.

Es ist das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, für eine Artengruppe afrikanischer Baumhörnchen aus der Gattung *Funisciurus* an mehreren Schädelmerkmalen

1. die umweltabhängige Variation von der nicht umweltabhängigen weitgehend zu trennen, indem die Beziehung jener Variation zu verschiedenen Umweltfaktoren untersucht und erfaßt wird,
2. aus der umweltunabhängigen Variation den Anteil der intraspezifischen Variation als Maßstab für die Bewertung der interspezifischen Variation abzuspalten und damit aus der Ähnlichkeit Hinweise auf die Verwandtschaft der Formen zu gewinnen und diese nach Möglichkeit gegeneinander abzugrenzen.

Diese Arbeit wurde im Rahmen meiner von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützten Untersuchungen zur Systematik afrikanischer Scuriden durchgeführt.

B. Material und Methoden

Die Herkunft des Materials: Das Material der vorliegenden Untersuchung umfaßt insgesamt 315 Bälge und 212 Schädel aus dem gesamten Verbreitungsareal der sog. *Funisciurus-congicus*-Gruppe (s. Rosevaer 1964). Von den einzelnen Formen standen mir zur Verfügung: von *F. congicus* 203 Bälge und 127 Schädel, von *F. bayoni* entsprechend 9 bzw. 6, von *F. isabella* 38 bzw. 34, von *F. substriatus* 6 bzw. 4, von *F. mayumbicus* 11 bzw. 9 und von *F. lemniscatus* 48 bzw. 32. Genauere Herkunftsangaben werden später gegeben.

Dieses Material wurde mir von den folgenden Sammlungen zur Verfügung gestellt: British Museum (Natural History), London; Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles; Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; Muséum Genève, Genf; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Ich bin den Leitern und Mitarbeitern dieser Museen und Institute für ihre Hilfe und Gastfreundschaft zu großem Dank verpflichtet.

Klimawerte: Alle zur Bestimmung der Klimawerte erforderlichen Angaben wurden dem „Climatological Atlas of Africa“ (Jackson 1961) und „The Times Atlas of the World“ (Bartholomew 1956) entnommen. Zu einer Reihe von Bälgen fehlt eine Angabe der Höhe des Sammelpunktes, so daß diese nur geschätzt werden konnte. Nach den in einer früheren Untersuchung dargelegten Methoden (Amtmann 1965) wurde um die entsprechenden Orte ein Quadrat von $\frac{1}{16}$ der Größe der von je zwei benachbarten, ganzen Breiten- und Längengraden eingenommenen Fläche gelegt und die mittlere Höhe in diesem Quadrat aus der kleinsten und größten Höhenangabe bestimmt. An Hand dieser so gefundenen mittleren Höhe und den Klimakarten konnte daraufhin die mittlere Jahrestemperatur abgelesen werden.

Alter: Als Maß für das Alter wurde einerseits das Stadium des Zahnwechsels und andererseits die Zahnabtragung gewählt. Für die fünf Altersklassen wurden folgende Kriterien genommen: 1 = die Zähne durchbrechen den Kiefer, 2 = der Zahnwechsel ist noch nicht abgeschlossen, 3 = alle Zähne sind gewechselt, aber nur geringfügig abgetragen, 4 = die Zahnoberfläche ist eben und die Lamellen scharfkantig, 5 = die Zähne sind bis auf die Wurzeln abgetragen. Bei allen quantitativen Analysen wurden nur Schädel der Altersklasse 3—5 berücksichtigt.

Maße: An den Schädeln wurden folgende Maße genommen:

- Schl = größte Schädellänge
- Cbl = Condylbasallänge: Abstand des Basion vom Gnathion
- Intorb = Interorbitalbreite: größte Weite auf der Höhe der Supraorbitalknoten (s. Moore 1959)
- Zyg = größte Jochbogenbreite: Abstand der distalsten Punkte der Jochbögen
- Mastoid = Mastoidbreite
- HkHö = Hirnkapselhöhe: Abstand der Basioccipitalfläche vom höchsten Punkt des Stirnbeins
- Ins = Breite der oberen Incisiven in der Sagittalebene
- Palatilar = Palatilarlänge: Abstand des Staphylions vom caudalen Rand der Incisiv-Alveole
- OZR = Länge der Oberkieferzahnreihe (der dritte Prämolare wurde mitgemessen)
- UZR = Länge der Unterkieferzahnreihe
- Mandl = Abstand des aboralsten, oberen Randes der Incisiv-Alveole vom caudalen Punkt des Processus condylaris

Die übrigen Körpermaße: KR, Schw, Ohr und HF wurden den Angaben der einzelnen Sammler entnommen. Sie sind daher mit sehr großen Fehlern behaftet, da nicht einheitlich gemessen wurde. Die Hinterfußlänge (HF) dürfte das verlässlichste der vier Maße sein.

Zur Schätzung der Gesamtgröße des Schädels: Die Frage nach einem Grundmaß zur Charakterisierung der Gesamtgröße bei Schädeluntersuchungen wurde in neuerer Zeit von Bohlken (1962) behandelt. Da dem Systematiker für seine Untersuchungen meist ausschließlich Schädel zur Verfügung stehen, muß ein am Schädel selbst zu nehmendes Maß als Ausdruck der Gesamtgröße des Tieres dienen, und nach Bohlken erhebt sich die Frage, welches Schädelmaß dazu am besten geeignet ist. Im wesentlichen werden an ein solches Maß zwei Forderungen gestellt: 1. dieses Maß soll mit der Gesamtgröße möglichst eng korreliert sein, 2. außer der Körpergröße sollen keine anderen Faktoren dieses Maß beeinflussen. „Es ist sicher, daß kein Maß am Schädel diesen beiden Bedingungen voll entspricht, ein ideales Grundmaß ist daher nicht möglich. Wir müssen aber nach einem Schädelmaß suchen, welches am wenigsten von den theoretischen Erfordernissen abweicht“ (Bohlken 1962, S. 517). Als Größenmaßstab haben bisher hauptsächlich drei Maße am Schädel Verwendung gefunden: die Schädellänge, die Kapazität der Hirnhöhle und die Hirnlänge. Bohlken (1962), der hauptsächlich auf die Befunde von Klatt (1913) aufbaut, hat nicht die Möglichkeit erwogen, die Gesamtgröße durch einen Komplex von Merkmalen zu erfassen. Es bietet sich an, die Summe der an einem Schädel gemessenen Maße zu wählen. Diese sog. Skelettsomme wurde von Kramer (1953), Mashlanka (1954), Dinnendahl und Kramer (1957) als Größenkriterium genommen und die Methode von Klíma (1965) ausführlich dargestellt und an Beispielen vorgeführt.

Eine abgewandelte Methode besteht darin, für die gesamte Menge der vermessenen Individuen zu jedem der m berücksichtigten Maße x_i ($i = 1, 2, \dots, m$) ein Generalmittel $\bar{x}_i$ und die Standardabweichung s_i zu berechnen und anschließend einen jeden Meßwert mit Hilfe von $\bar{x}$ und s über $(x - \bar{x})/s$ zu standardisieren. Das Mittel G , das ich im folgenden Standardgröße nennen werde, ergibt sich dann aus

$$G = 5 + \left[\sum_{i=1}^m (x_i - \bar{x}_i)/s_i \right] / m. \quad [1]$$

Um negative Werte von G auszuschließen, ist es vorteilhaft, die Skala um fünf Einheiten nach links zu verschieben. Bei einigen Individuen werden nicht alle Maßenehmbar sein.

Im Verlauf der Untersuchungen zeigte es sich, daß m nicht unbedingt konstant gehalten werden muß, vielmehr auch von einer eingeschränkten Zahl von Merkmalen ($< m$) G berechnet werden kann.

Unter gewissen Voraussetzungen kann die Gesamtgröße des Schädels mit verfeinerten statistischen Methoden, mit der sog. Hauptachsenanalyse (Principal Component Analysis) geschätzt werden. Ohne auf mathematische Ableitungen einzugehen, sei kurz die Methodik umrissen. Ausführliche Darstellungen finden sich bei Jolicoeur und Mosimann (1960), Kendall (1961) und Seal (1964).

Nehmen wir zwei Merkmale x_1 und x_2 — etwa Schädellänge und Schädelbreite — von N Objekten, von denen wir annehmen, sie seien zweidimensional normalverteilt, so läßt sich ihre Variation durch die Parameter

μ_i und σ_{ij} ($i, j = 1, 2$) mit

$$\mu_i = \frac{1}{N} \sum x_i; \quad \sigma_{ii} = \frac{1}{N-1} \sum (x_i - \bar{x}_i)^2 \quad \text{und} \quad \sigma_{ij} = \frac{1}{N-1} \sum (x_i - \bar{x}_i)(x_j - \bar{x}_j)$$

erfassen. Falls der Korrelationskoeffizient $r_{12} = \sigma_{12}/(\sigma_{11} \sigma_{22})^{1/2}$ nicht Null ist, streuen die Meßwerte (x_1, x_2) „elipsenförmig“ um den gemeinsamen Variationspol $(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$. Setzen wir nun noch $r > 0$ voraus, bedeutet das für unsere Schädelmaße, daß Individuen (der Stichprobe) mit langen Schädeln gleichzeitig im Mittel auch breite Schädel besitzen und umgekehrt. Nehmen wir an, es sei uns die Aufgabe gestellt, die N Schädel auf Grund ihrer Länge und ihrer Breite der Größe nach zu ordnen. Würden wir jeweils nur von einem Merkmal ausgehen, kämen wir

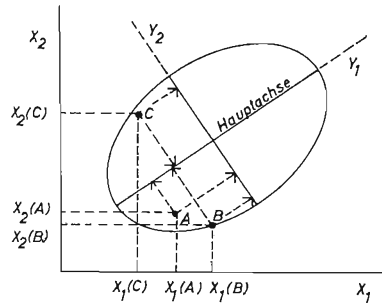


Abb. 1. Hypothetisches Beispiel zur Erläuterung der Hauptachsenanalyse (Principal Component Analysis). Weitere Erläuterungen s. Text.

zu einer unterschiedlichen Reihenfolge. In der Abb. 1 sind die Individuen A, B und C mit ihren jeweiligen Koordinaten $x_1(A)$, $x_2(A)$... usw. eingezeichnet. In bezug auf die Schädellänge ergäbe sich die Reihenfolge $C < A < B$ und in bezug auf die Schädelbreite $B < A < C$. Projizieren wir aber die drei Punkte auf die Hauptachse der Ellipse (oder eine Parallele dazu), erhalten wir die Reihenfolge $A < B < C$. Wir haben die N Individuen entlang der Hauptvariationsrichtung verglichen. Würden wir dieselben Individuen A, B und C senkrecht zur Hauptachse y_1 in bezug auf die zweite Ellipsenachse y_2 (oder einer Parallelen dazu) ordnen, kämen wir zur Reihenfolge $B < A < C$. Die neuen Koordinaten y_1 und y_2 sind orthogonal und damit die Variation der y -Werte von einander unabhängig (d. h. theoretisch $r_{y_1 y_2} = 0$). Diese neuen Größen y_1 und y_2 können nun mit anderen Faktoren (wie „mittlere Jahrestemperatur“, „mittlere Jahresniederschläge“) in Beziehung gesetzt und die Bedeutsamkeit etwaiger Abhängigkeiten geprüft werden.

Wie werden aus den Größen x_1 und x_2 die neuen unkorrelierten Größen y_1 und y_2 erhalten? Durch eine lineare Transformation wird die Varianz-Covarianz-Matrix

$$\hat{\Sigma} = \begin{bmatrix} \sigma_{11} & \sigma_{12} \\ \sigma_{21} & \sigma_{22} \end{bmatrix} \quad [2]$$

über die Determinantengleichung $|\hat{\Sigma} - \lambda I| = 0$ mit der charakteristischen Gleichung

$$\lambda^2 - (\sigma_{11} + \sigma_{22})\lambda + (\sigma_{11}\sigma_{22} - \sigma_{12}\sigma_{21}) = 0 \quad [3]$$

in die Diagonalmatrix

$$\Lambda = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{bmatrix} \quad [4]$$

so umgeformt, daß λ_1 und λ_2 , die sogenannten Eigenwerte (oder auch charakteristischen Zahlen) die Gesamtvariation der Matrix widerspiegeln. Die Eigenvektoren $\mathbf{a}_1 = (a_{11} \ a_{12})$ und $\mathbf{a}_2 = (a_{21} \ a_{22})$, deren Linearkombination mit x_1 und x_2 die neuen Größen y_1 und y_2 über

$$\begin{aligned} y_1 &= a_{11} x_1 + a_{12} x_2 \\ y_2 &= a_{21} x_1 + a_{22} x_2 \end{aligned} \quad [5]$$

ergeben, lassen sich dann z. B. aus den Gleichungen

$$\begin{aligned} a_{11}(\sigma_{11} - \lambda_1) + a_{12}\sigma_{21} &= 0; & a_{11}^2 + a_{12}^2 &= 1 \\ a_{21}(\sigma_{11} - \lambda_2) + a_{22}\sigma_{21} &= 0; & a_{21}^2 + a_{22}^2 &= 1 \end{aligned} \quad [6]$$

bestimmen. λ_1 und λ_2 stellen die Varianzen der Größen y_1 und y_2 dar. Es gelten weiter folgende wichtige Beziehungen

$$\begin{aligned}\lambda_1 &> \lambda_2 \\ \lambda_1 + \lambda_2 &= \sigma_{11} + \sigma_{22}\end{aligned}\quad [7]$$

d. h. der erste Eigenvektor weist in die Richtung der größten Variabilität (in die erste Eigenrichtung), und die Summe der Varianzen der neuen Maße y_1 und y_2 ist gleich der Summe der Varianzen der ursprünglichen Maße x_1 und x_2 .

Oft ist es sinnvoll, im bivariaten Fall die 95 %-Ellipsen gleicher Wahrscheinlichkeit zu berechnen. Die Extremwerte der beiden Hauptachsen ergeben sich aus

$$\begin{aligned}y_1: (x_1, x_2) &= (\bar{x}_1, \bar{x}_2) \pm \sqrt{5,99 \lambda_1} (a_{11}, a_{12}) \\ y_2: (x_1, x_2) &= (\bar{x}_1, \bar{x}_2) \pm \sqrt{5,99 \lambda_2} (a_{21}, a_{22})\end{aligned}\quad [8]$$

(s. Jolicoeur und Mosimann 1960).

Die Hauptachsenanalyse ist nicht auf zwei Merkmale beschränkt. Wurden aus p Merkmalen von N Individuen p Eigenvektoren und p Eigenwerte berechnet, so ist es nicht immer möglich, alle p Vektoren zu „identifizieren“, da die zu den höheren Eigenwerten gehörenden Eigenvektoren nur Beziehungen widerspiegeln, die auf Zufälligkeiten in der Stichprobeentnahme beruhen. Sie stellen dann nur mathematische Artefakte dar. Es ist daher meist nicht erforderlich, sämtliche Eigenwerte und Eigenvektoren zu berechnen. Bei Matrizen höherer Reihenzahl löst man das Problem, die Eigenwerte und Eigenvektoren zu berechnen, iterativ, wobei Eigenwerte und Eigenvektoren mit λ_1 und a_1 beginnend gleichzeitig anfallen. Zur Methodik verweise ich hier nur auf Kendall (1961) und Zurmühl (1961 und 1964). Unter gewissen Voraussetzungen stellt die erste Hauptachse eine multivariate Verallgemeinerung der sog. Allometriergeraden dar (Jolicoeur 1963).

Canonical Analysis: Während die Hauptachsenanalyse darauf abzielt, von einem gegebenen Koordinatensystem durch eine lineare Transformation zu einem neuen, mit den oben angegebenen Eigenschaften überzugehen, stellt die Analyse von Individuengruppen eine andere Aufgabe. Das Problem besteht darin, die Streuung der Gruppenmittel um ihr Generalmittel mit Hilfe der Variation innerhalb der Gruppen zu standardisieren und zu messen. Bezeichnet man die Varianz-Covarianz-Matrix für die Dispersion der Gruppenmittel¹⁾ um ihr Generalmittel mit P und die Matrix für die Streuung innerhalb der Gruppen mit W , so besteht die Analyse darin, zu der Determinantengleichung

$$|P - \phi W| = 0 \quad [9]$$

die p Wurzeln ϕ_i ($i = 1, 2, \dots, p$) zu finden und über die durch die Beziehungen

$$c_i' P = \phi_i c_i' W \quad [10]$$

und

$$c_i' W c_i = N - h$$

definierten Vektoren c_i ($i = 1, 2, \dots, p$) der Diskriminanzkoeffizienten zu bestimmen. N bedeutet die Anzahl der vermessenen Individuen, p die Anzahl der berücksichtigten Merkmale und h die Anzahl der Gruppen. In der angelsächsischen Literatur wird diese allgemeine Diskriminanzanalyse auch Canonical Analysis genannt. Zur Methode verweise ich auf die Darstellungen von Jolicoeur (1959), Kendall (1961) und Seal (1964). Lösungsmethoden zum allgemeinen Eigenwertproblem $|P - \phi W| = 0$ finden sich bei Zurmühl (1961 und 1964). Weitere methodische Angaben zum Gang der statistischen Analysen werden später bei der Darstellung der Befunde gegeben. Eine anschauliche Darstellung der Canonical Analysis kann hier nicht (wenn überhaupt) gegeben werden, da sie zwar der Principal

¹⁾ Ich werde dafür auch den Begriff Variationspol setzen.

Component Analysis ähnlich, aber wesentlich komplexer ist. Zur Unterscheidung dieser sehr allgemeinen Analyse von der linearen Diskriminanzanalyse von Fisher (1936) wird diese Fisher-Analyse genannt.

Herrn Professor Dr. M. Eisentraut danke ich für stetigen Rat und Förderung bei der Untersuchung. Herr Dipl.-Math. Dr. R. Ebert, Institut für Angewandte Mathematik und Rechenzentrum der Universität Köln, berechnete auf dem elektronischen Rechenautomaten ER 56 der Deutschen Forschungsgemeinschaft die drei Wurzeln für die Gleichung $|P - \phi W| = 0$.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Dipl.-Math. Dr. R. Ebert danken.

C. Materialanalyse

I. Zur Charakterisierung der Formen

Die Gattung *Funisciurus* gehört nach Simpson (1945) und Moore (1959, 1961) zu den Funambulini und mit den Gattungen *Paraxerus*, *Tamiscus* und *Aethosciurus* zu den Funisciurina. Die Abgrenzung der Gattung *Funisciurus* nach Farbe und Zeichnung ist nicht möglich, aber eindeutig nach dem Zahnmuster. *Funisciurus* hat im Gegensatz zu allen anderen Hörnchen flach abgetragene Zähne mit charakteristischen Einfaltungen, deren Ränder scharfkantig sind. Zur Verdeutlichung wurde in der Abb. 2 die Reihe der



Abb. 2. Die Reihe der oberen Backenzähne von *Funisciurus leucogenys*.

oberen Backenzähne von *Funisciurus leucogenys* abgebildet. Andere zur Abgrenzung der Gattung geeignete Merkmale hat Ellerman (1940) angegeben.

In der Checklist of African Mammals gibt Allen (1939) für die Gattung *Funisciurus* 16 Arten an. Ellerman (1940) unterscheidet drei Gruppen: Die *lemniscatus*-, *congicus*- und *pyrrhopus*-Gruppe. Zur *lemniscatus*-Gruppe rechnet er: *F. lemniscatus*, *F. l. isabella*, *F. mayumbicus* und *F. pooli*; zur *congicus*-Gruppe: *F. c. olivellus*, *F. c. flavinus*, *F. c. oenone* und *F. c. interior*. Zur dritten Gruppe stellt er alle verbleibenden Formen, die ich aber nicht einzeln aufzählen will. Es ist von Interesse, daß zu dieser

Gruppe *F. substriatus* gezählt und *F. bayoni* in keine der drei Gruppen eingeordnet, sondern zu *Heliosciurus* gestellt wurde. Ellerman (1940) hat seine Einteilung mit Recht als vorläufig betrachtet. Rosevear (1964) hat dann schließlich an Hand des inzwischen beträchtlich vermehrten Materials des British Museums die Problematik der augenblicklichen Systematik der Gattung *Funisciurus* umrissen. Er teilt die Gattung in fünf Gruppen auf, läßt aber dabei offen, ob diese Gruppen Rassenkreise darstellen. In der ersten, sog. *congicus*-Gruppe vereinigt er folgende Formen: *isabella*, *mayumbicus*, *lemniscatus*, *interior*, *olivellus*, *oenone*, *flavinus*, *substriatus*, *bayoni*, *pooli*, *damarensis* und *duchailui*. Rosevaer unterscheidet vier weitere Gruppen, die jeweils nach der ältesten Form benannt sind: *anerythrus*, *pyrrhopus*, *leucogenys* und *carruthersi*. Die *congicus*-Gruppe charakterisiert er auf die folgende Weise: Größte Schädelänge zwischen 38,5 und 43,5 mm (das einzige, bisher bekannte Exemplar der Form *duchailui* hat allerdings eine Schädelänge von 48,3 mm!) Länge der OZR zwischen 6,8 und 7,9 und die Hinterfußlänge zwischen 37 und 41 mm. Haare auf der Oberseite des Schwanzes nie schwarz mit reinen weißen Spitzen.

Moore (1959) hat gezeigt, daß die Zahl der knöchernen Septen in der Bulla tympani ein zur Klassifikation der *Sciurinae* geeignetes Merkmal ist. Um die Bedeutung dieses Merkmals zur Charakterisierung der Taxa innerhalb der Gattung *Funisciurus* zu prüfen, wurde nach seinen Methoden die

Tabelle 1. Die Häufigkeit zweier knöcherner Septenausbildungen in der Bulla tympani bei verschiedenen *Funisciurus*-formen. Die Prüfung der Übereinstimmung der Häufigkeiten in den verschiedenen Taxa.

Taxon	Zahl der Septen		Homogenität
	1	$\geq 1\frac{1}{2}$	
<i>congicus</i>	7	43	$\chi^2_{[2]} = 1,87$ $P > 0,05$
<i>isabella</i>	2	12	
<i>lemniscatus</i>	5	13	
insgesamt	14	68	$\chi^2_{[4]} = 28,33$ $P < 0,001$
<i>leucostigma</i>	7	19	
<i>leucogenys</i>	10	14	
<i>anerythrus</i>	14	16	
<i>pyrrhopus</i>	15	3	
insgesamt	60	120	

Zahl der Septen an allen verfügbaren Schädeln bestimmt (Tabelle 1). Die von Moore (1959) geprüften 118 Individuen hatten nach seinen Angaben alle nur ein Septum. Die von mir durchgesehenen Schädel zeigten aber eine größere Variation in der Septenausbildung. Von 187 Schädeln hatten 61 ein, 114 anderthalb, 10 zwei und 2 von *F. isabella* sogar zweieinhalb Septen, so daß die Annahme einer Fehlbestimmung durch Moore nahe-

liegt. Die von mir für *Funisciurus* festgestellte Variationsbreite stimmt mit der von Moore für *Paraxerus* angegebenen überein.

Die Überprüfung der Homogenität der Häufigkeiten der Septenausbildungen — die Schädel wurden in zwei Gruppen geteilt: Schädel mit einem Septum und Schädel mit mehr als einem Septum — mit Hilfe eines χ^2 zeigt, daß die Verhältnisse innerhalb der *congicus*-Gruppe gut übereinstimmen, innerhalb der Gattung *Funisciurus* aber nicht. Damit hat sich ein weiterer Hinweis für die Berechtigung der von Rosevaer (1964) nach Zeichnungs- und Färbungseigentümlichkeiten vorgenommenen Gruppeneinteilung innerhalb der Gattung gefunden.

Im folgenden sollen einige Literaturhinweise, die die Probleme zur Systematik der einzelnen Formen umreißen, und kurze Angaben zur Färbung und Ökologie gegeben werden. Die Verbreitung der Formen wurde in der Abb. 3 dargestellt.

Funisciurus bayoni Bocage

Dieses wenig bekannte olivgrüne Hörnchen aus Nordostangola wurde erstmals von Bocage (1890) nach vier Fellen (ohne Schädel) als *Sciurus bayonii* beschrieben. Ellerman (1940) stellte es zu *Heliosciurus*, während Hayman (1951) an den ersten fünf, gesammelten, adulten Schädeln (am Relief der Backenzähne) zeigen konnte, daß *bayoni* eindeutig ein *Funisciurus* ist. Schouteden hatte 1947 vermutet, daß fünf Exemplare aus dem Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, zu *F. bayoni* zu stellen seien. Allen (1939) und Hill & Carter (1941) hatten *bayoni* bereits richtig zu *Funisciurus* gestellt. Hayman (1963) beschreibt 17 Exemplare und ein weiteres Stück (*Funisciurus* spec.), das in der Färbung *F. bayoni*, in der Schädelform dagegen eher *F. isabella* ähnelt. Bevor nicht weiteres Material bekannt wird, muß die systematische Einordnung dieses Einzelstückes zweifelhaft bleiben. Rosevaer (1964) ordnet schließlich *bayoni* in die *Funisciurus-congicus*-Gruppe ein.

Färbung: Oberseite und Schwanz bräunlich-oliv, an *Aethosciurus poensis* erinnernd. Unterseite grünlichgrau wie bei *F. isabella*, aber gelblich überhaucht. Scrotumbehaarung mehr gelblich. Der weißliche Seitenstreifen ist sehr schwach ausgebildet und höchstens andeutungsweise von dunkleren Streifen eingefäßt. Färbungsunterschied zu dem sonst ähnlichen *F. congicus* aus den angrenzenden Verbreitungsgebieten — beide Formen sind allopatrisch (?) — ist die grünlichgraue Unterseite, die bei *congicus* heller ist und mehr oder weniger mit der von *F. lemniscatus* übereinstimmt.

Ökologie: Es wurden bisher keine genauen Angaben veröffentlicht. Nach der Verbreitung (Abb. 3) und der „Vegetation Map of Africa“ (Keay 1959) lebt *bayoni* in: „Moist Forest at low and medium altitudes; Forest-Savanna Mosaic; Woodland, Savannas in South-western areas (principally on Kalahari Sand).“

Funisciurus congicus Kuhl

Dieses von Kuhl (1820) in den Beiträgen zur Zoologie und vergleichenden Anatomie (S. 66) beschriebene Hörnchen ist in seinem Äußeren sehr variabel und neigt zur Lokalformbildung, so daß eine Reihe von Subspecies beschrieben wurde.

Thomas (1904) unterscheidet nach dem Farbkleid die Formen: *congicus* (die Typuslokalität ist unbekannt, Schouteden [1947] vermutet sie in Niederkongo), *olivellus* von Cunga, *flavinus* von Capangombi in Südwestangola. Er beschreibt 1916 und 1923 zwei weitere Formen: *interior* aus Inkongo und *oenone* von den Cunenefällen und aus dem Ovamboland. Monard (1935) hat die drei ersten von Thomas (1904)

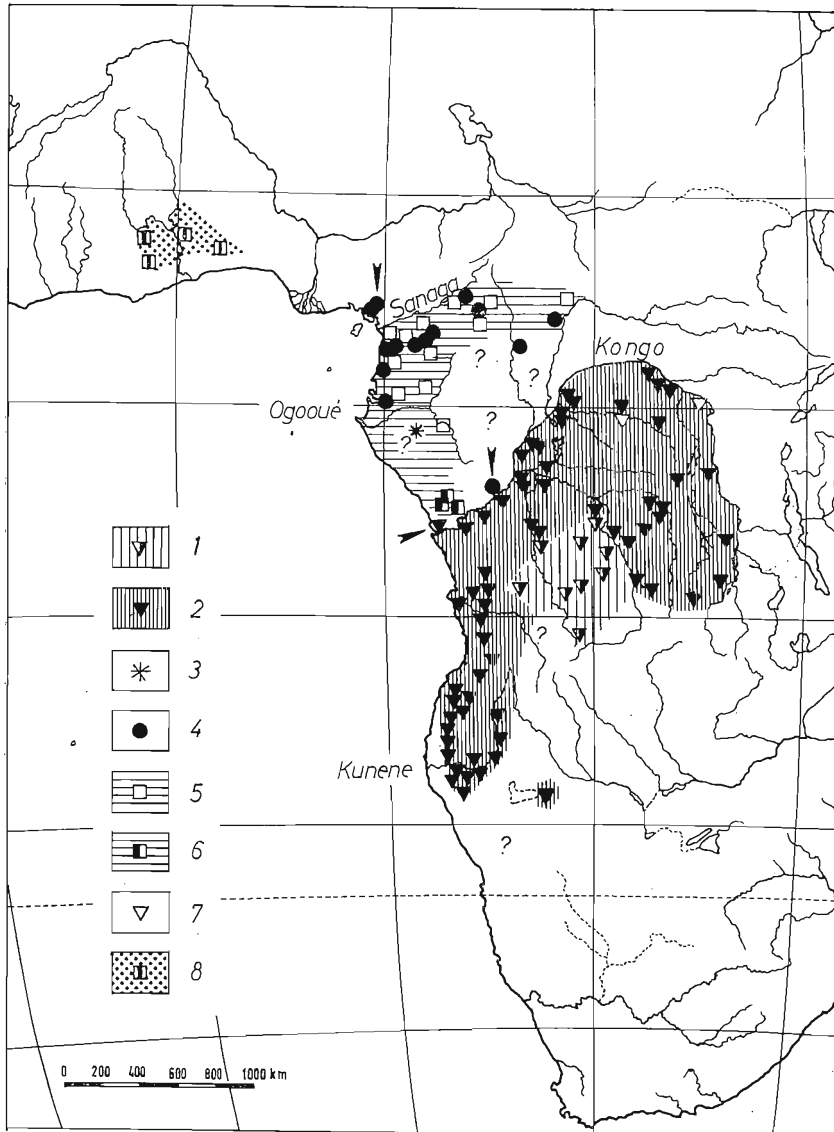


Abb. 3. Verbreitung der *Funisciurus-congicus*-Gruppe (Rosevear 1964) in Afrika. 1 = *bayoni*, 2 = *congicus*, 3 = *duchaillui*, 4 = *isabella*, 5 = *lemniscatus*, 6 = *mayumbicus*, 7 = *pooli*, 8 = *substriatus*. Die Pfeile deuten auf speziell im Text erwähnte Orte hin.

beschriebenen Formen an umfangreichem Material verglichen und findet u. a., daß *F. congicus* zur Bildung von Lokalförmern neigt: „en des points... situés à des distances relativement faibles, le long du même fleuve, on peut remarquer déjà faibles différences“, Roberts (1938 und 1951) hat nach einem Stück aus dem Tsu-mebdistrikt östlich der Etoschasalzpfanne die Form *damarensis* beschrieben. Hill & Carter (1941) geben für die Populationen aus Angola und Schouteden (1947) für die aus dem Gebiet der Republik Congo genaue Beschreibungen und Fundortangaben. Schouteden (1947) erwähnt Exemplare von gleichen Sammelpunkten, die teils der Form *interior*, teils der Form *olivellus* zugesprochen werden müßten und offensichtlich nur als „Saisonformen“ zu betrachten seien.

Färbung: Die Populationen dieses über nahezu 3000 km vom Kaoko-feld mit seinem tropischen Trockenklima bis zu den feuchten tropischen Regenwäldern (auf feuchtem Boden) im zentralen Congogebiet verbreiteten Hörnchens sind sehr unterschiedlich gefärbt. Die hellsten Populationen leben in den regenarmen Gebieten, im Norden Südwestafrikas und entlang der Südwestküste Angolas in Höhen über 600 m (s. u.). Von hier nimmt der olivgrüne Gesamtfarbtön gegen Nordosten zu und führt im zentralen Congogebiet zu Exemplaren, deren Rückenpartie wie die generelle Oberseitenfärbung stark verdüstert ist. Die Rückenpartie ist im Gegensatz zu *F. isabella* und *F. lemniscatus* nicht in zwei scharf abgesetzte schwarze Randstreifen und einen helleren Mittelstreifen aufgeteilt, vielmehr meist dunkelgrün. Bei einigen Stücken finden sich aber Musterungen, die zum Zeichnungstyp von *isabella* und *lemniscatus* überleiten und sogar damit übereinstimmen (s. auch *F. pooli*). Das Ex. 16.5.15.11 aus dem British Museum, das in Inkongo gesammelt wurde, ist oberseits fast völlig schwarz, der Nacken ist heller, mehr goldbraun. Die Nackenfärbung setzt sich auf der Rückenmitte keilförmig auslaufend bis etwa zur Körpermitte fort. Das Stück 23.12.4.7 leitet in dieser Tendenz zur „Streifenbildung“ unmittelbar zum Zeichnungsmuster von *isabella* und *lemniscatus* über (s. auch Rosevaer 1964). Unabhängig von diesem Cline in der Oberseitenfärbung sind anders gerichtete geographische Variationen in der Unterseitenfärbung und in der Ausprägung der Seitenstreifung zu beobachten, die aber offensichtlich für eine Rassengliederung nicht hinreichen.

Obwohl keine exakten quantitativen Untersuchungen durchgeführt wurden, kann als sehr wahrscheinlich gelten, daß die geographische Farbvariation von *F. congicus* der Glogerschen Regel insofern folgt, als die hellsten Populationen in relativ trockenen und die dunkelsten Populationen in relativ feuchten Gebieten leben. Die verschiedenen Farb„rassen“ von *F. congicus* wurden damit zu Unrecht beschrieben, da sie nur die verschiedenen Färbungsniveaus innerhalb einer klimaparallelen, clinalen Farbvariation zum Ausdruck bringen aber nicht gegeneinander abgesetzt werden können.

Ökologie: *F. congicus*, über ein weites Areal verbreitet, lebt in den verschiedensten Habitaten, die nach Abb. 3 und Keay (1959) zu den „Woodlands“, „Savannas“ und „Steppes“ gehören, in „Moist Forest at low and

medium altitudes, im Forest-Savanna Mosaic", fehlt aber wohl in den „Grass Steppes on Kalahari Sand" südlich des Kassais und in den „Montaine Communities" im Quellgebiet des Cunene, wie in den „South-eastern areas with abundant *Brachystegia* and *Julbernardia*", die wohl auf Höhen über 1500 m beschränkt sind. In Südafrika und Südwesafrika wurde *F. congicus* zwischen 640 bis 1500 m Meereshöhe gesammelt. In den Uferwäldern des Cunene dürfte die Art bis zu 200 m Meereshöhe vorkommen.

Funisciurus duchaillui Sanborn

Dieses größte aller gestreiften Hörnchen wurde von Sanborn (1953) beschrieben. Das einzige, bisher bekannt gewordene Stück wird nun im Chicago Natural History Museum aufbewahrt. Es wurde bei Poingi in Gabun in einer Höhe von 824 m in den DuChaillu-Bergen gesammelt. Der Unterschied zu den anderen Vierstreifenhörnchen (*isabella*, *lemniscatus*, *mayumbicus*) soll in der bedeutenden Größe und der grauen Schenkel- und Fußfärbung bestehen. Vom Sammler wurden keine Körpermaße genommen; am Schädel messen Schdl 48,3 mm, Cbl 42,3 mm, Palatallänge 21,4 mm, Intorb 13,9 mm, Zyg 27,2 mm, Mastoid 22,0 mm und OZR 8,2 mm.

Die Originalbeschreibung stimmt, abgesehen von der Größe, mehr oder weniger gut mit einem Exemplar (Nr. 1062 des Muséum d' Histoire Naturelle de Paris) von *F. isabella* aus Brazzaville überein, das vom Bearbeiter zu *F. lemniscatus* gestellt wurde. Die Unterseite ist wie bei *duchailui* grau, was aber typisch für *isabella* ist. Es wird darauf aber später noch zurückzukommen sein (s. auch Verbreitungskarte Abb. 3).

Funisciurus isabella Gray

Zwei der umstrittensten Formen sind *isabella* und *lemniscatus*, die mit *duchailui*, *mayumbicus* und *pooli* zu den Vierstreifenhörnchen innerhalb der *congicus*-Gruppe gehören. Die Form *isabella* wurde erstmals von Gray (1862) nach einem Stück vom Kamerunberg beschrieben. Bates (1905), Cabrera (1929), Good (1947) und Perret & Aellen (1956) fassen beide Formen *isabella* und *lemniscatus* als getrennte Arten auf, die in Südkamerun nebeneinander vorkommen und morphologisch unterscheidbar seien. Dekeyser (1955), Monard (1951) und Rosevaer (1953) betrachten sie als Subspezies, obwohl beide in denselben Habitaten leben. Petter (1953) vertritt die Auffassung, daß *isabella* ein Synonym von *lemniscatus* sei. Die Problematik wurde schließlich von Eisentraut (1957 und 1963 a) herausgestellt: „Sollte eine artliche Trennung zu Recht bestehen und die beiden Formen als Zwillingarten in Südkamerun zusammen vorkommen, so überrascht zunächst einmal..., daß im Gebiet des Kamerungebirges... nur eine Form vertreten ist,... nämlich *isabella*, und darüber hinaus..., daß diese Art ausschließlich den Montanwald bewohnt und mit Sicherheit im Niederungsgebiet fehlt... Es erscheint mir daher notwendig, noch einmal an einem großen Material die Frage der Trennung von *lemniscatus* und *isabella* in anderen Verbreitungsgebieten, wie z. B. Südkamerun, zu untersuchen."

F ä r b u n g : Eisentraut (1963 a) hat eine Beschreibung gegeben und gezeigt, daß die bisher als kennzeichnend betrachtete Streifenmusterung nicht geeignet erscheint, *isabella* und *lemniscatus* zu unterscheiden. Die von ihm geforderte Überprüfung dieser Merkmale an Hand des Materials aus dem

gesamten Verbreitungsgebiet hat seinen Befund bestätigt. Es hat sich aber gezeigt, wenn z. B. die umfangreichen Serien des British Museums nebeneinander ausgelegt werden, daß die Unterseitenfärbung beide Formen gut charakterisiert: *isabella* ist unterseits grau, *lemniscatus* hingegen weißlich hell. Wie schon erwähnt wurde ein Vierstreifenhörnchen aus Brazzaville (Nr. 1062 des M. d'Histoire Naturelle Paris) vom Bearbeiter zu *lemniscatus* gestellt. Die graue Unterseite charakterisiert es aber eindeutig als *F. isabella*, was sich auch an anderen, morphologischen Merkmalen bestätigen läßt, wie später noch gezeigt wird. *F. lemniscatus mayumbicus* hat hingegen eine für *lemniscatus* kennzeichnende helle Unterseite.

O k o l o g i e: Die isolierte Population des Kamerungebirges *isabella* und *lemniscatus* fehlen auf Fernando Poo (Eisentraut 1963 b) ist auf den Montanwald beschränkt und lebt auf der Südostseite etwa zwischen 1000 und 2100 m Meereshöhe. *Isabella* bevorzugt die unteren Etagen des Waldes und hält sich viel im Unterwuchs auf; gelegentlich kommt die Art wohl auch einmal zu Boden (Eisentraut 1963 a). Die südlich des Sanaga lebenden Populationen kommen mit *F. lemniscatus* im gleichen Habitat vor. Hier wäre die Suche nach besetzten Nestern beider Formen wünschenswert, denn der Fund eines Mischpaares mit einem Wurf, der teils aus *isabella*- und teils aus *lemniscatus*-Individuen bestünde, würde beide Formen als verschiedene Morphen einer Art ausweisen.

Funisciurus lemniscatus Le Conte

Dieses von Le Conte (1857) beschriebene grüne Vierstreifenhörnchen wurde bereits im Zusammenhang mit *F. isabella* genannt. Für *F. lemniscatus* wurden zwei Subspezies beschrieben, *lemniscatus* aus Südkamerun und *mayumbicus* von der Kongomündung aus dem Mayumbewald. Kershaw (1923) hat diese Form ursprünglich als eigene Art beschrieben. Ellerman (1940) und Allen (1939) haben sie ebenfalls als Arten aufgeführt. Schouteden (1947), Malbrant & Maclatchy (1949) und Perret & Aellen (1956) betrachten hingegen *mayumbicus* als eine Subspecies von *lemniscatus*.

F ä r b u n g v o n *F. l. mayumbicus*: Wie *lemniscatus*, im ganzen aber heller. Der breite Seitenstreifen ist gelblichweiß und die Unterseite deutlich heller als bei *lemniscatus*.

Funisciurus pooli Jentink

Diese Form wurde von Jentink (1906) nach einem Stück aus der Umgebung von Stanleyville beschrieben. Schouteden (1947) erwähnt ein Fell, das mit der Originalbeschreibung übereinstimmt. Er sieht *pooli* als eine Form von *F. lemniscatus* an. Bei der Durchsicht des Materials des Berliner Museums habe ich zwei weitere Bälge gefunden, die als Ortsangabe „zwischen Stanleyville und Kasongo“ tragen und dem Zeichnungstyp und in der Farbe *F. lemniscatus mayumbicus* sehr nahe kommen. Diese Ex. (Nr. A 48.09.115 und A 48.09.116) haben geringe Andeutungen eines Mittelstreifens. Offensichtlich stellen diese bisher bekannt gewordenen vier

Stücke Extremvarianten der im zentralen Kongogebiet lebenden Populationen von *F. congicus* dar (s. auch *F. congicus*).

Funisciurus substriatus de Winton

In der Originalbeschreibung stellt De Winton (1899) den Unterschied dieses dem Aussehen nach *F. bayoni* und *F. congicus* nahekommenden Hörnchens zu *Aethosciurus poensis* heraus. Die Zähne charakterisieren es eindeutig als zu *Funisciurus* gehörend. Es sind bisher nur wenige Stücke aus dem Hinterland von Dahomey, Ghana und Togo bekannt geworden. Booth (1960) hat eine Darstellung gegeben, die einen guten Eindruck von der Färbung dieses oberseits gelbgrünen und unterseits gelblich ockerfarbenen Hörnchens vermittelt. De Winton (1899) schreibt: „In size and proportions this squirrel very nearley resembles *S. lemniscatus*, which may be found to be its nearest ally... This new species therefore will probably be found to be a plain-coloured local representative of the distinctly striped Cameroon species *S. lemniscatus* and *S. isabella*“. Später wird sich diese Beobachtung de Wintons als richtig erweisen.

Ökologie: „In Moist Forest at low and medium altitudes, Forest-Savanna Mosaic and Woodlands, Savannas (and Steppes) undifferentiated: relatively moist types“, nach Abb. 3 und „The vegetation map of Africa“ (Keay 1959).

II. Die Analyse quantitativer Merkmale

a) Voruntersuchungen

Bevor die weiteren Untersuchungen zu den eingangs gestellten Fragen begonnen werden können, muß die Bedeutung des Sexualdimorphismus für die Variation des Materials aufgezeigt werden. Um den Rechenaufwand in einem durchführbaren Rahmen zu halten und um andererseits das Ausgangsmaterial wegen der sog. „fehlenden Beobachtungen“ nicht zu sehr zu reduzieren, sollen die Analysen nicht an allen 15 Merkmalen gleichzeitig, sondern an einer eingeschränkten Zahl von noch zu bestimmenden Merkmalen durchgeführt werden.

1. Sexualdimorphismus

Für das gesamte verfügbare Material wurden zu jedem der 15 Merkmale der Formen *congicus*, *isabella* und *lemniscatus* die Mittelwerte getrennt für Männchen und Weibchen berechnet und anschließend über den parameterfreien Vorzeichen-test (s. Van Der Waerden & Nievergelt 1956) die Differenz der Mittelwerte (über alle Merkmale) geprüft. Auf eine ausführliche Wiedergabe der Ausgangsdaten wurde verzichtet. Für die drei Formen ergab sich jeweils ein $P < 0,05$ für die Bedeutsamkeit der Differenzen. Insgesamt liegt dieser Wert unter 0,01. Wird das Geschlechterverhältnis $100 \frac{\bar{x}_i(\text{♀})}{\bar{x}_i(\text{♂})}$ gebildet, wobei $\bar{x}_i$ gleich dem Mittelwert des i -ten Maßes für die Männchen bzw. Weibchen ist, ergibt sich im Mittel für die 15 Maße bei *congicus* 100,039 (N schwankt zwischen 8 und 22), bei *isabella* 100,444 ($N = 6 - 13$) und bei *lemniscatus* 101,187 ($N = 2 - 13$). Das heißt im Mittel übertreffen die Weibchen die Männchen etwas in den 15 Merkmalen. Für die Schdl. ein gutes Maß für die Größe, betragen die entsprechenden Werte für *congicus* 99,87, für *isabella* 100,76 und für *lemniscatus* 102,99.

Der Vorzeichen-test ist wenig effizient und die angewandte Methode nur ein relativ grobes Verfahren, das höchstens eine Abschätzung der Bedeutung des Sexualdimorphismus geben kann. Es wird aber der geringe Einfluß der Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen deutlich. Da außerdem zu einem großen

Teil des Materials eine Geschlechtsangabe fehlt, wird in den folgenden Untersuchungen der Einfluß des Sexualdimorphismus vernachlässigt.

2. Die Wahl der Merkmale

Aus den bereits dargelegten Gründen ist es angebracht, die Analysen nicht für alle 15 Merkmale gleichzeitig durchzuführen. Auf welche Weise läßt sich die rechte „Wahl“ unter den 15 Maßen treffen? Dieses Problem ist bei genauerer Prüfung recht komplex, da vor der eigentlichen Untersuchung die Variation des Datenmaterials unbekannt ist und a priori die Frage nicht beantwortet werden kann. Die folgende Untersuchung beschränkt sich auf ein einfaches Verfahren, das nur einen groben Anhalt gibt.

Zunächst wurde die Bedeutung der Mittelwertdifferenzen der Maße von *isabella* und *lemniscatus* geprüft. Nur die Differenzen in den Mittelwerten für Schw, HkHö und Palatilar sind stark gesichert, die übrigen Differenzen sind unbedeutsam. Auch der entsprechende t-Wert für die Prüfung der Mittelwertdifferenz in der Schdl bleibt unter der 5-%-Sicherheitsschranke. Beide Formen sind demnach etwa gleichgroß. Eine Prüfung der Bedeutsamkeit der Mittelwertdifferenzen zwischen den Maßen der vereinigten Stichproben der Meßwerte für *isabella* und *lemniscatus* zeigte, daß bis auf Ins und OZR alle Differenzen sehr stark gesichert sind. Bis auf die Maße Schw, Ohr und HF übertreffen alle Mittelwerte von *isabella* + *lemniscatus* die von *congicus*.

Wird für diese beiden Gruppen der Abstand der Mittelwerte der Einzelmerkmale in Einheiten der gemeinsamen Standardabweichung gemessen, ergeben sich der Größe nach geordnet folgende sechs Maße mit den größten „Abständen“: Schdl (4,52); Palatilar (3,41); Cbl (2,67); Mandl (2,66); HkHö (2,65) und Mastoid (2,20). Die entsprechenden Werte für alle übrigen Maße liegen unter 2,00. Für den Vergleich zwischen *isabella* und *lemniscatus* ergaben die Berechnungen folgende sechs Maße: Schw, Palatilar, HkHö, Zyg, OZR und Schdl. Palatilar, HkHö und Schdl sind demnach zur Unterscheidung von *isabella* und *lemniscatus*, wie dieser beiden wiederum von *congicus* von Wert. (Wie bereits gezeigt ist die Differenz der Mittelwerte für die Schdl von *isabella* und *lemniscatus* aber nicht gesichert.) Der Vergleich zwischen *congicus* und *isabella* + *lemniscatus* wurde an wesentlich umfangreicherem Material durchgeführt als der zwischen *isabella* und *lemniscatus*. So soll sich die Analyse im folgenden auf die drei „Längenmaße“: Schdl, Palatilar und Cbl; ein „Höhenmaß“: HkHö; ein Breitenmaß: Mastoid und ein Maß für die „Größe“ des Unterkiefers: Mandl beschränken.

Es hat sich gezeigt, daß sich Männchen und Weibchen in den Mittelwerten für 15 Merkmale im Mittel geringfügig unterscheiden. Die Weibchen übertreffen die Männchen höchstens bis zu etwa 3 % in der Schdl. Der Sexualdimorphismus wird in den folgenden Analysen vernachlässigt.

Isabella und *lemniscatus* unterscheiden sich im Mittel in den Maßen Schw, HkHö und Palatilar, *isabella* + *lemniscatus* und *congicus* aus Südafrika und Südwestafrika in allen 15 Maßen. Bis auf die Mittelwerte für die Merkmale Schw, Ohr und HF übertreffen *isabella* + *lemniscatus* die von *congicus* aus dem Süden des Verbreitungsareals. Die folgenden Analysen beschränken sich auf die Maße Schdl, Palatilar, Cbl, Mandl, HkHö und Mastoid.

b) Hauptuntersuchung

1. Klima und Größe

In den Voruntersuchungen wurde mit Hilfe grober, aber einfacher Verfahren die Bedeutung des Sexualdimorphismus für die Variation des zu

untersuchenden Materials abgeschätzt und weiterhin untersucht, auf welche der 15 Maße die folgenden Untersuchungen beschränkt werden können. Es hat sich gezeigt, daß einerseits der Sexualdimorphismus vernachlässigt werden kann und andererseits sechs der Merkmale die Variation des Datenmaterials mehr oder weniger gut zu erfassen vermögen.

a) Berechnung der Größenwerte

Nach den oben dargelegten Methoden (s. Material und Methoden [1] bis [6]) wurden zwei Größenmaße aus dem Datenmaterial gewonnen: Die Standardgröße G und die erste Komponente y_1 .

Standardgröße G: Dazu wurden für die sechs Maße die Generalmittel und Standardabweichungen für alle drei Formen *congicus*, *isabella* und *lemniscatus* zusammen berechnet und anschließend die ursprünglichen Meßwerte nach der Formel [1] standardisiert. G wurde für alle Schädel bestimmt, an denen mindestens drei der Maße genommen werden konnten.

Zwischen der Größe G und der Schädellänge besteht eine sehr enge Korrelation ($r = + 0,95$ für 89 Individuen). Die Beziehung zwischen den beiden Variablen ist auch linear (der Varianzenquotient für Nichtlinearität beträgt $F = 1,004$ bei $n_1 = 54$ und $n_2 = 33$ mit $P > 0,05$). Da die Schdl allgemein als gutes Größenmaß gilt, kann diese Korrelation als weiterer Hinweis für die Brauchbarkeit der Standardgröße als Größenmaß gelten.

Hauptachsenanalyse: Für 72 Individuen der drei Formen *congicus*, *isabella* und *lemniscatus* zusammen ergaben sich für die sechs Maße: Schdl, Cbl, Mastoid, HkHö, Palatilar und Mandl (vertikal und horizontal in den folgenden Matrizen in dieser Reihenfolge gelesen) der folgende Mittelwertvektor $\bar{x}$ und die folgende Varianz-Covarianz-Matrix Σ und Korrelationskoeffizienten-Matrix r_{ij} :

$$\bar{x} = \begin{bmatrix} 40,7042 & 36,5139 & 17,6375 & 14,0347 & 15,9194 & 22,2069 \end{bmatrix}$$

$$\hat{\Sigma} = \begin{bmatrix} 3,5956 & 3,0739 & 1,0696 & 0,9670 & 2,0135 & 1,8083 \\ & 2,9292 & 0,8775 & 0,7677 & 1,7697 & 1,6433 \\ & & 0,4753 & 0,3897 & 0,5160 & 0,5159 \\ & & & 0,5537 & 0,5009 & 0,5050 \\ & & & & 1,3773 & 1,1155 \\ & & & & & 1,1812 \end{bmatrix}$$

$$r_{ij} = \begin{bmatrix} 1,0000 & 0,9472 & 0,8181 & 0,6854 & 0,9048 & 0,8774 \\ & 1,0000 & 0,7437 & 0,6028 & 0,8811 & 0,8834 \\ & & 1,0000 & 0,7595 & 0,2201 & 0,2193 \\ & & & 1,0000 & 0,5732 & 0,6244 \\ & & & & 1,0000 & 0,8745 \\ & & & & & 1,0000 \end{bmatrix}$$

Aus der ersten Dreiecksmatrix wurde mit Hilfe der v. Misesschen Vektoriteration (s. Kendall 1961, Zurmühl 1964) folgende Eigenwerte λ_1 und λ_2 und Eigenvektoren a_1 und a_2 berechnet:

λ	9,05470	0,42679
a_i	+ 0,62243	+ 0,16187
	+ 0,55422	— 0,25990
	+ 0,18387	+ 0,50054
	+ 0,17045	+ 0,72098
	+ 0,36286	— 0,33791
	+ 0,33301	— 0,14736

Wegen $\sum_{i=1}^6 \lambda_i = \sum_{i=1}^6 \sigma_{ii} = 10,1123$ (s. Methoden [7]) folgt, daß der erste Eigenvektor 89,54 % und der zweite Eigenvektor 4,22 %, beide also insgesamt 93,76 % der Totalvariation erfassen. Die restlichen 6,24 % der Totalvariation würden durch die verbleibenden vier, hier aber nicht berechneten Eigenvektoren widergespiegelt werden. Für die neuen Werte y_1 und y_2 ergeben sich die Mittelwerte $\bar{y}_1 = 64,3791$ und $\bar{y}_2 = 7,3941$ und die Varianzen λ_1 und λ_2 . Zur Kontrolle wurde die Korrelation zwischen y_1 und y_2 bestimmt. Der Korrelationskoeffizient $r = -0,0057$ zeigt, daß die neuen Achsen y_1 und y_2 praktisch orthogonal sind.

Die sechs positiven Vorzeichen der Vektorkomponenten des ersten Eigenvektors a_i zeigen, daß die Schädel von *congicus*, *isabella* + *lemniscatus* entlang der y_1 -Achse, in der ersten Eigenrichtung, der Größe nach geordnet werden können.

Um die beiden Größen y_1 und y_2 zu „identifizieren“, wurden die linearen Korrelationskoeffizienten für die sechs Maße und die Größen y_1 bzw. y_2 berechnet:

	Schdl	Cbl	Mastoid	HkHö	Palatilar	Mandl
y_1	+ 0,9871	+ 0,9746	+ 0,8081	+ 0,6889	+ 0,9468	+ 0,9361
y_2	+ 0,0543	— 0,0994	+ 0,5069	+ 0,6290	— 0,1705	— 0,0891

Alle Maße sind mehr oder weniger stark mit der ersten Komponente y_1 korreliert, die Längenmaße enger als das Breitenmaß Mastoid und das „Höhenmaß“ HkHö. Bei Zunahme der generellen Schädelgröße wird demnach der Schädel absolut breiter und absolut „höher“. Die zweite Komponente y_2 ist nicht oder negativ mit den Längenmaßen und relativ gut mit den beiden Maßen HkHö und Mastoid korreliert. y_2 ist daher wohl ein Indikator für größenunabhängige Proportionsunterschiede, ein Formindex also. Die Untersuchungen erweisen die Schdl als ein gutes Maß für die generelle Größe und umgekehrt.

Als Maß für die generelle Größe des Schädels sind die größte Schädel-länge (Schdl), die Standardgröße (G) und der für sechs Maße am untersuchten Material berechnete erste Eigenvektor geeignet. Diese drei Größenmaße sind untereinander sehr eng korreliert.

Von der für die drei Formen *congicus*, *isabella* und *lemniscatus* an insgesamt 72 Schädeln berechneten Totalvariation der Maße: Schdl, Cbl, Mastoid, HkHö, Palatilar und Mandl läßt sich über die Hauptachsenanalyse mit Hilfe des ersten Eigenvektors 89,54 % und des zweiten 4,22 % der Variation abspalten. Alle sechs Maße sind positiv mit dem ersten Eigenvektor korreliert. Die Längenmaße sind nicht oder negativ, Mastoid und HkHö dagegen eng mit dem zweiten Eigenvektor korreliert. Während der erste Eigenvektor mehr die größenabhängige Variation erfaßt, spiegelt der zweite größenunabhängige Formunterschiede wider.

β) Größe, Feuchtigkeit und Temperatur

Geprüft wurde der Zusammenhang zwischen der ersten Komponente y_1 und den mittleren Jahresniederschlägen (in dcm) für 42 Individuen von *congicus* und 29 von *isabella* + *lemniscatus*. Für die Schädel von *congicus* ergab sich ein linearer Korrelationskoeffizient $r = + 0,7101$ ($P < 0,001$) und für die Schädel von *isabella* + *lemniscatus* ein $r = + 0,1511$ ($P > 0,10$). Die linearen Regressionsfunktionen berechneten sich für *congicus* zu $y_1 = 59,81 + 0,3601$ dcm, für die zweite Gruppe zu $y_1 = 65,95 + 0,0280$ dcm. Die Meßwerte und die Regressionsgeraden sind in der Abbildung 4 dargestellt.

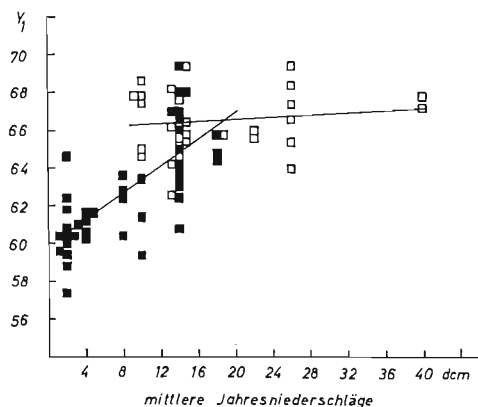


Abb. 4. Die Beziehung der Schädelgröße y_1 (erste Hauptachse der Hauptachsenanalyse) von *Funisciurus congicus* (ausgefüllte Quadrate) und *F. isabella* + *lemniscatus* (unausgefüllte Quadrate) zu den mittleren Jahresniederschlägen.

Für den Zusammenhang zwischen der zweiten Komponente y_2 und den dcm-Werten ergab sich für die 42 Schädel von *F. congicus* ein linearer Korrelationskoeffizient $r = + 0,3573$. Da aber für diese beschränkte Zahl der Schädel $r_{y_1 y_2} = + 0,3743$ beträgt, die Bedingung der Orthogonalität von y_1 und y_2 für die Schädel von *F. congicus* demnach allein nicht zutrifft, ergeben sich die partiellen Korrelationskoeffizienten $r_{y_1 \text{ dcm}, y_2} = + 0,6655$ ($P < 0,001$) und $r_{y_2 \text{ dcm}, y_1} = + 0,1402$ ($P > 0,10$).

Es hat sich somit ergeben, daß zwischen der generellen Größe der Schädel, die mit Hilfe der ersten Komponente y_1 gemessen wurde, und den mittleren Jahresniederschlägen (in dcm) bei *F. congicus* ein sehr bedeutender Zusammenhang ($r = + 0,67$) besteht. Für die Schädel von *isabella* + *lemniscatus* ließ sich hingegen kein Zusammenhang zwischen der Größe und den mittleren Jahresniederschlägen nachweisen. Zwischen den mittleren, jährlichen Regenmengen und der größenunabhängigen Variation in der Schädelform, erfaßt mit der zweiten Komponente y_2 , ist an dem untersuchten Schädelmaterial keine Beziehung zu sichern. Individuen aus relativ

regenarmen Orten haben demnach im Mittel kleinere Schädel als Individuen aus relativ regenreichen. Die Befunde der Berechnungen an den Schädeln von *isabella* + *lemniscatus* weisen in die gleiche Richtung.

Die Bergmannsche Regel besagt, daß bei Rassen eines Warmblüterrassenkreises, die unter verschiedenen klimatischen Bedingungen leben, die Körpergröße von den wärmeren zu den kälteren Gebieten hin zunimmt. Diese Regel ist also nur für die Beziehung zwischen Körpergröße und Temperatur formuliert und läßt einen eventuellen Zusammenhang zwischen Körpergröße und Feuchtigkeit außer acht.

Es gilt nun, einen möglichen Zusammenhang zwischen Schädelgröße und mittlerer Jahrestemperatur zu prüfen und mit Hilfe partieller Korrelations-

Tabelle 2. Zusammenhang zwischen mittleren Jahresniederschlägen (dcm) bzw. mittleren Jahrestemperaturen (°C) und zwei Größenmaßen: Schädellänge (Schdl) und Standardgröße G bei dem Afrikanischen Streifenhörnchen *Funisciurus congicus* und *F. isabella* + *lemniscatus*. Varianzanalysen zur Prüfung der Linearität der Regressionen und der Bedeutsamkeit der Mittelwertdifferenzen der Größenmaße in verschiedenen dcm-Klassen. Die Niveaus 5% (*), 1% (**) und 0,1% (***) der Sicherung.

Um- welt	Größen- maß	Gruppe	Korrelation r	N	Varianzanalyse			
					F	n ₁	n ₂	Variationsursache
dcm	Schdl	<i>isabella</i> + <i>lemniscatus</i>	+ 0,0733	33	— —	— —	— —	Linearität Mittelwertdiff.
		<i>congicus</i>	+ 0,7246***	55	0,86 12,29***	4 5	49 49	Linearität Mittelwertdiff.
	G	<i>isabella</i> + <i>lemniscatus</i>	+ 0,1927	46	2,12 2,05	3 4	41 41	Linearität Mittelwertdiff.
		<i>congicus</i>	+ 0,7632***	76	1,69 22,76***	4 5	70 70	Linearität Mittelwertdiff.
°C	Schdl	<i>isabella</i> + <i>lemniscatus</i>	+ 0,0409	32	— —	— —	— —	Linearität Mittelwertdiff.
		<i>congicus</i>	+ 0,5560***	56	6,85*** 9,81***	11 12	43 43	Linearität Mittelwertdiff.
	G	<i>isabella</i> + <i>lemniscatus</i>	— 0,3982**	46	2,30* 3,25**	7 8	37 37	Linearität Mittelwertdiff.
		<i>congicus</i>	+ 0,5278***	79	6,37*** 9,87***	14 15	63 63	Linearität Mittelwertdiff.

koeffizienten jeweils den Effekt der Feuchtigkeit auf die Korrelation zwischen der mittleren Jahrestemperatur und der Schädelgröße bzw. den Effekt der Temperatur auf die Korrelation zwischen Feuchtigkeit und Schädelgröße zu untersuchen. Um ein etwas größeres Ausgangsmaterial zu haben,

Tabelle 3. Totale und partielle Korrelationskoeffizienten für den Zusammenhang zwischen zwei Größenmaßen: Schädellänge (Schdl) und Standardgröße (G) und zwei Umweltfaktoren: mittlere Jahresniederschläge (dcm) und mittlere Jahrestemperaturen ($^{\circ}\text{C}$) bei dem Afrikanischen Streifenhörnchen *Funisciurus congicus*.

Die Niveaus 5% (*), 1% (**) und 0,1% (***) der Bedeutsamkeit.

(Weitere Erläuterungen siehe Text.)

	Schdl	G	dcm	$^{\circ}\text{C}$
Schdl	—	—	+ 0,6500***	— 0,0483
G	+ 0,9503***	—	+ 0,6530***	— 0,0929
dcm	+ 0,7246***	+ 0,7632***	—	+ 0,7441
$^{\circ}\text{C}$	+ 0,5560***	+ 0,5278***	+ 0,7441***	—

soll die Untersuchung an der Schädellänge und der Standardgröße G durchgeführt werden. Es soll zudem jeweils die Linearität der Zusammenhänge überprüft werden.

Die Ergebnisse der Berechnungen sind in den Tabellen 2 und 3 zusammengestellt. Die Tab. 2 zeigt, daß jeweils die Korrelationen für die Schädel von *F. congicus* sehr stark gesichert sind, während sich für die von *isabella* + *lemniscatus* nur der Zusammenhang zwischen mittleren Jahrestemperaturen und Standardgröße hat sichern lassen. Diese Korrelation ist negativ, mit fallender Temperatur nimmt demnach die Schädelgröße zu. Alle anderen Korrelationskoeffizienten sind positiv, die Schädelgröße nimmt also mit steigenden Temperaturen zu. Gleichzeitig weisen die Varianzanalysen die Linearität der Zusammenhänge zwischen mittleren Jahresniederschlägen und den Größenmaßen nach, während die Linearität der Zusammenhänge zwischen mittlerer Jahrestemperatur und den Größenmaßen nicht gegeben ist.

Der Zusammenhang zwischen Feuchtigkeit und Temperatur (im Verbreitungsareal von *F. congicus*) ist sehr bedeutsam ($r_{\text{dcm } ^{\circ}\text{C}} = + 0,7441$; $N = 79$; $P < 0,001$), die Beziehung aber nicht linear ($P < 0,001$ für die Hypothese der Linearität). Um den Effekt dieser starken Korrelation auf die Zusammenhänge zwischen Größenmaßen und den einzelnen Umweltfaktoren auszuschließen, wurden die entsprechenden partiellen Korrelationskoeffizienten für die Meßwerte für die Schädel von *F. congicus* berechnet und totale und partielle Korrelationskoeffizienten in der Tab. 3 zusammengestellt. Die linke, untere Dreiecksmatrix gibt die totalen, die rechte, obere die partiellen Korrelationskoeffizienten wieder. Der Korrelationskoeffizient für den Zusammenhang zwischen mittleren Jahrestemperaturen und mittleren jährlichen Regenmengen wurde fett umrandet.

Es zeigt sich, daß der Zusammenhang zwischen mittleren Jahrestemperaturen und den Größenmaßen durch die Beziehungen zwischen Temperatur und Feuchtigkeit einerseits und Feuchtigkeit und Größenmaßen andererseits maskiert wird. Für den Zusammenhang zwischen mittlerer Jahres-

temperatur und Größenmaßen ergeben sich negative, aber unbedeutende Korrelationskoeffizienten. Mit fallenden Temperaturen nimmt demnach „in Wahrheit“ die Schädelgröße zu, wenn man den Zusammenhang von den Einflüssen der Feuchtigkeit unabhängig macht.

Um dieses Ergebnis klarer herauszustellen, wurden die mittleren Schdl der Individuen verschiedener Herkünfte gegen die mittlere Jahrestemperatur (Abb. 5), bzw. mittleren Jahresniederschläge (Abb. 6) und die mittlere

Abb. 5

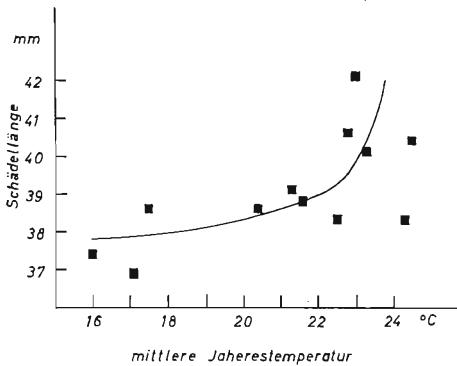


Abb. 6

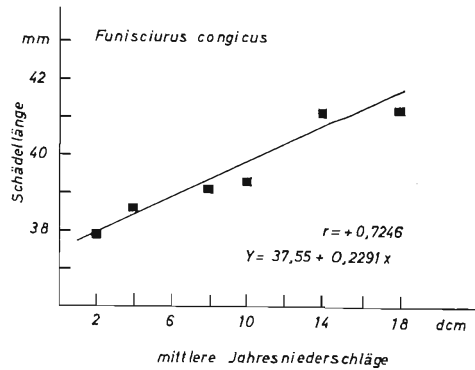


Abb. 5. Die Beziehung der größten Schädelgröße zur mittleren Jahrestemperatur bei *Funisciurus congicus*. Die Punkte geben die mittlere Schädelgröße in den verschiedenen Temperaturklassen an. Die Kurve wurde aus den in den Abb. 6 und 7 dargestellten Beziehungen berechnet. Weitere Erläuterungen s. Text.

Abb. 6. Die Beziehung der größten Schädelgröße zu den mittleren Jahresniederschlägen bei *Funisciurus congicus*. Die Punkte geben die mittleren Schädelgrößen für die verschiedenen Niederschlagsklassen an. Die Regressionslinie wurde für $N = 76$ Schädel berechnet.

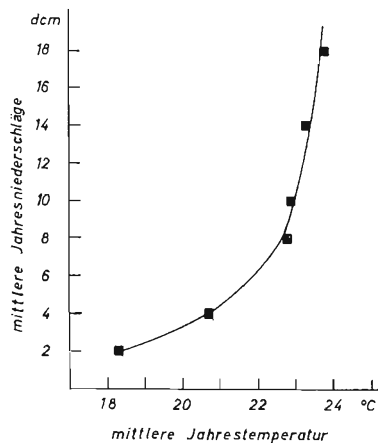


Abb. 7. Die Beziehung zwischen mittleren Jahrestemperaturen und mittleren Jahresniederschlägen im Verbreitungsareal von *Funisciurus congicus* (s. Abb. 3). Die Kurve wurde nicht berechnet.

Jahrestemperatur gegen die mittleren Jahresniederschläge der entsprechenden Beobachtungsgebiete (Abb. 7) aufgetragen. Die Regressionslinie der Abb. 6 wurde berechnet (es besteht ein linearer Zusammenhang, s. Tab. 2), die der Abb. 7 nach dem Augenmaß eingezeichnet und die der Abb. 5 auf Grund der in den Abb. 6 und 7 dargestellten Beziehungen graphisch bestimmt.

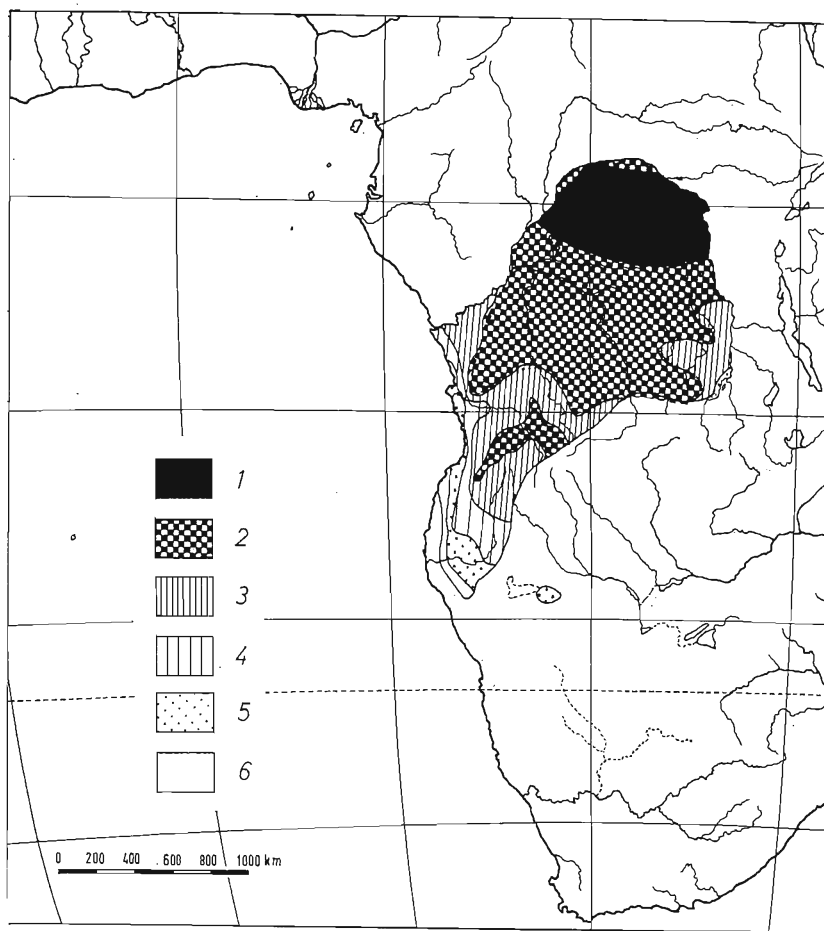


Abb. 8. Verteilung der Schädelgröße von *Funisciurus congicus* (in Abhängigkeit von den mittleren Jahresniederschlägen).

Skädelänge	Niederschläge
1 über 41,7 mm	über 18 dcm
2 40,8 — 41,7 mm	14 — 18 dcm
3 39,8 — 40,7 mm	10 — 14 dcm
4 38,9 — 39,7 mm	6 — 10 dcm
5 38,0 — 38,8 mm	2 — 6 dcm
6 37,8 — 37,9 mm	1 — 2 dcm

Weitere Erläuterungen siehe Text.

Es hat sich danach ergeben, daß der Zusammenhang zwischen Schdl und mittlerer Jahrestemperatur durch die Beziehungen zwischen mittleren Jahresniederschlägen und der Schädelgröße einerseits und mittlerer Jahrestemperatur und mittleren Jahresniederschlägen andererseits bis auf einen geringen Rest erklärt werden kann. Es besteht demnach ein guter Grund zur Annahme, daß zwischen der Schädelgröße und den mittleren Jahrestemperaturen, wenn überhaupt, nur ein geringfügiger Zusammenhang besteht. Die Befunde deuten daraufhin, daß diese möglicherweise bestehende Beziehung der Bergmannschen Regel folgt.

Auf Grund der Linearität der Beziehungen zwischen den mittleren Jahresniederschlägen und der Schädelgröße und wegen der sehr engen Korrelation kann die mittlere Schädelgröße von *F. congicus* an Hand der entsprechenden Klimakarten, wie sie z. B. im „Climatological Atlas of

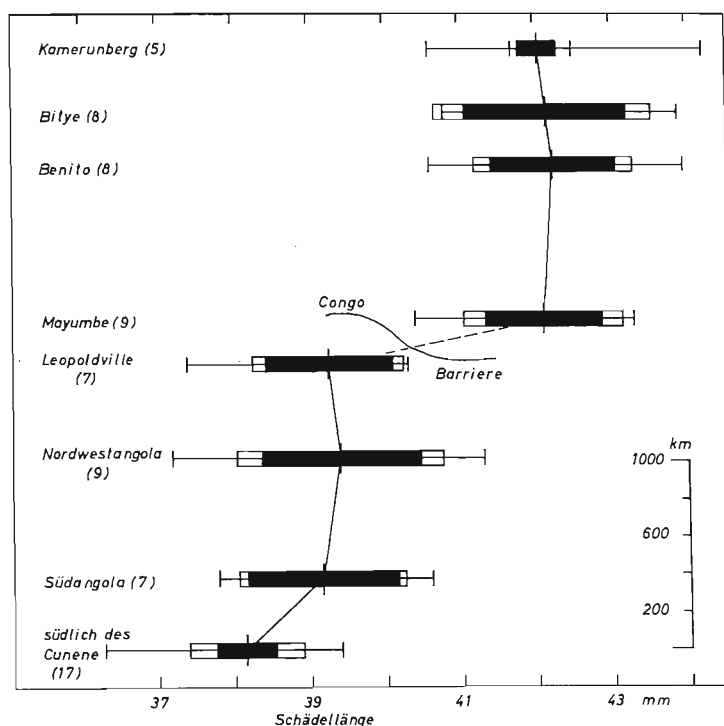


Abb. 9. Schädelgrößen verschiedener Populationen von *Funisciurus congicus* („Leopoldville“, „Nordwestangola“, „Südangola“, „Südlich des Cunene“), *F. lemniscatus mayumbicus* („Mayumbe“), *F. isabella* („Kamerunberg“) und *F. isabella + lemniscatus* („Bitye“, „Benito“). Im Diagramm zeigt der Querstrich die Lage des Mittelwertes ($\bar{x}$) an, der horizontale Strich gibt die beobachtete Variationsbreite wieder, das unausgefüllte Rechteck repräsentiert den Bereich $\bar{x} \pm s$ und das ausgefüllte $\bar{x} \pm t_n s / \sqrt{N}$, den mittleren Fehler des Mittelwertes, der etwa dem Vertrauensintervall von 95% entspricht. Zur Population „Kamerunberg“ ist die äußere Variationsbreite nach Eisentraut (1963) angegeben.

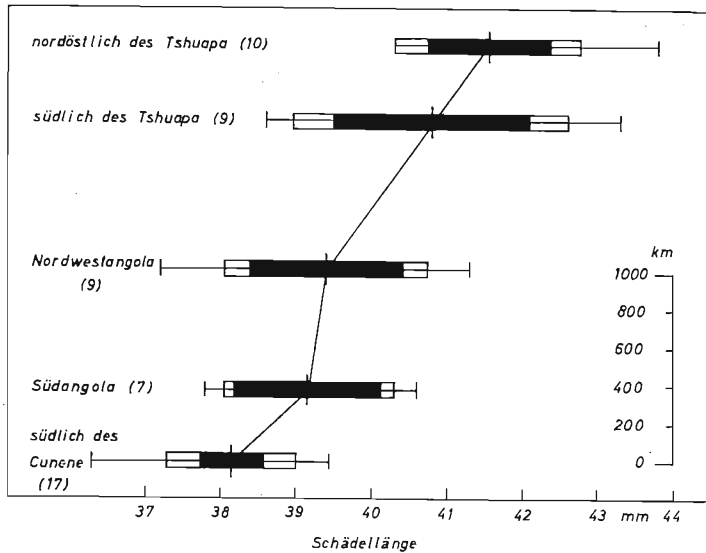


Abb. 10. Schädelnlängen verschiedener Populationen von *Funisciurus congicus*.
Weitere Erläuterungen siehe Legende zur Abb. 9 und Text.

Africa" (Jackson 1961) zu finden sind, kartiert werden (Abb. 8). Diese Karte kann auch gleichzeitig als Klimakarte gelesen werden. Nur mit aufwendigen Methoden ließen sich zu dieser Karte die Vertrauensbereiche darstellen. Um einen Anhalt zu geben, wurden die Individuen verschiedener Herkünfte zu Gruppen zusammengefaßt und zu den jeweiligen Mittelwerten die (beobachteten) Variationsbreiten und die (näherungsweise) 95 %-Vertrauensintervalle des Mittelwerts der Stichprobe bestimmt (Abb. 9 und 10). In der Abb. 9 sind auch die gemeinsamen Mittelwerte der Schdl von *isabella* + *lemniscatus* dargestellt.

Die Befunde der vorausgegangenen Untersuchungen zeigen, daß die in den Abb. 9 und 10 dargestellten Mittelwertdifferenzen durch die Covariation von Schdl und mittleren Jahresniederschlägen erklärt werden können. Die Isohygren verlaufen ungefähr parallel zur westafrikanischen Küste, und entlang dieser Linien bleiben die Mittelwerte der Schdl etwa gleich hoch (s. Herkunft, „Südangola“, „Nordangola“, „Leopoldville“ und „Mayumbe“, „Benito“, „Bitye“ und „Kamerunberg“ in der Abb. 9).

Die Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen zwei klimatischen Faktoren und der Größe des Schädels haben folgendes ergeben.

Die Größenwerte y_1 , die mit Hilfe des ersten Eigenvektors a_1 für die Schädel der Gruppen *F. congicus* und *F. isabella* + *lemniscatus* geschätzt wurden, sind bei *F. congicus* eng ($r = +0,67$), bei *F. isabella* + *lemniscatus* hingegen nicht mit den mittleren Jahresniederschlägen korreliert. Die Schädelform, die durch die zweite Komponente y_2 über den Vektor a_2

an 42 Schädeln von *F. congicus* geschätzt wurde, ist nicht mit den mittleren Jahresniederschlägen korreliert. Die Beziehungen zwischen der Schdl und der Standardgröße G zu den mittleren Jahresniederschlägen sind erwartungsgemäß bei *F. congicus* eng (Schdl: $r = + 0,65$; G: $r = + 0,65$), bei *F. isabella* + *lemniscatus* unbedeutend. Die Korrelation ist bei *F. congicus* zudem aber linear, d. h. mit zunehmenden mittleren Jahresniederschlägen (in dcm) nimmt die mittlere Schädelgröße gleichmäßig zu.

Andererseits nimmt aber bei *F. congicus* die Schädelgröße auch mit steigenden Temperaturen zu. Schließt man aber den Einfluß des Faktors: mittlere Jahresniederschläge, der sowohl mit der mittleren Jahrestemperatur korreliert ist und zudem seinerseits die Schädelgröße beeinflusst, auf die Korrelation zwischen Schädelgröße und mittleren Jahrestemperaturen aus, verbleibt eine gänzlich unbedeutende Korrelation für diese Beziehung. Die Abhängigkeit der Schädelgröße von den mittleren Jahrestemperaturen erweist sich damit bei *F. congicus* als eine Scheinkorrelation.

2. Die Analyse der Diskriminanz der Taxa

Die Befunde der vorausgegangenen Untersuchungen zeigen eine mehr oder weniger starke Abhängigkeit der betrachteten Merkmale in ihrer Variation von der allgemeinen Größe auf, die ihrerseits in bedeutsamer Beziehung zu klimatischen Faktoren steht. Bei *F. congicus* ist diese Abhängigkeit der allgemeinen Größe von den mittleren Jahresniederschlägen derart, daß an Hand der entsprechenden Klimakarten die mittlere Schädelgröße für das gesamte Verbreitungsareal von *F. congicus* kartiert werden kann.

Die Variation in der Größe und die damit einhergehende Covariation der Merkmale spiegelt damit nicht stammesgeschichtliches Geschehen wider, vielmehr die Variation klimatischer Faktoren in dem Verbreitungsgebiet der betrachteten Form. Es gilt also den Effekt dieses klimaabhängigen Größenfaktors auf die Variation der Merkmalskomplexe auszuschließen, um möglicherweise aus größenunabhängigen und damit klimaunabhängigen Merkmalsbeziehungen weitere Hinweise auf stammesgeschichtliches Geschehen zu gewinnen.

Bei den Untersuchungen zur Abhängigkeit der zweiten Komponente y_2 von klimatischen Faktoren hat sich keine bedeutsame Beziehung nachweisen lassen, so daß Proportionsunterschiede zwischen Merkmalen, deren Variation am wenigsten von der Größe beeinflusst werden (HkHö, Mastoid), ein größeres Gewicht bei systematischen Untersuchungen beizumessen ist.

a) Lassen sich *isabella* und *lemniscatus* an Schädelmerkmalen unterscheiden?

In den Voruntersuchungen wurden bedeutsame Unterschiede zwischen den Mittelwerten für Schw, HkHö und Palatilar aufgedeckt. Die Schwanz-

länge wurde aber von verschiedenen Sammlern gemessen und soll daher von den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen werden. Im Mittel hat *isabella* (161,20 mm; $N = 15$) einen längeren Schwanz als *lemniscatus* (134,23 mm; $N = 13$; t-Test, $P < 0,001$). Um auch ein Breitenmaß zu berücksichtigen, wurde die Intorb-Breite zu den Maßen HkHö und Palatilar genommen, obwohl hier die Mittelwertdifferenzen gering und unbedeutend sind. Die Differenz der Mittelwerte (in Einheiten der Standardabweichung) ist aber nicht unbedingt ein Kriterium für die Eignung eines Merkmals für die Diskriminanz.

Geprüft wurde einmal die Homogenität der Dispersionsmatrizen für die Taxa *isabella* und *lemniscatus* und andererseits die Unterscheidbarkeit der beiden Formen auf Grund des Merkmalskomplexes (Intorb, HkHö, Palatilar) (s. Tabelle 4).

Tabelle 4. Mittelwertvektoren ($\bar{x}$) und Varianz-Covarianz-Matrizen $\hat{\Sigma}_1$ für drei Merkmale von *Funisciurus isabella*, *F. lemniscatus* und drei Gruppen von *F. congicus*.

Gruppe	N	$\bar{x}$	Varianz-Covarianz-Matrix $\hat{\Sigma}$		
			Intorb	HkHö	Palatilar
<i>isabella</i>	26	11,1577	+ 0,304140	— 0,022108	+ 0,163800
		14,7885		+ 0,211952	— 0,008600
		16,4500			+ 0,198832
<i>lemniscatus</i>	30	10,8800	+ 0,129448	+ 0,023448	+ 0,108828
		14,3000		+ 0,150345	— 0,016897
		17,2267			+ 0,377872
<i>congicus</i> (Kongo)	37	10,7514	+ 0,346456	+ 0,200142	+ 0,220233
		14,3973		+ 0,316653	+ 0,258422
		16,0324			+ 0,489475
<i>congicus</i> (Angola)	23	10,3870	+ 0,507094	+ 0,182868	+ 0,160277
		13,5435		+ 0,146209	+ 0,047414
		15,0870			+ 0,286641
<i>congicus</i> (südlich des Cunene)	24	10,1417	+ 0,225583	— 0,023370	+ 0,125000
		13,2875		+ 0,132878	+ 0,028370
		14,3750			+ 0,285000
insgesamt	140	10,6900	+ 0,297588	+ 0,080133	+ 0,159856
		14,1186		+ 0,202453	+ 0,076250
		15,9264			+ 0,343787

Wird die Varianz-Covarianz-Matrix der l -ten Gruppe mit $\hat{\Sigma}_l$ bezeichnet, läßt sich die Hypothese $H_0: \hat{\Sigma}_1 = \hat{\Sigma}_2 = \dots = \hat{\Sigma}_h$ nach Seal (1964) über das Testkriterium

$$-2 \left[1 - \left\{ \sum_{l=1}^h \frac{1}{N_l - 1} - \frac{1}{N - h} \right\} \frac{2p^2 + 3p - 1}{6(p+1)(h-1)} \right] \ln \left\{ \frac{\prod_{l=1}^h \hat{\Delta}_l^{(N_l-1)/2}}{\hat{\Delta}^{(N-h)/2}} \right\}$$

das angenähert wie ein χ^2 mit $(h-1)p(p+1)/2$ Freiheitsgraden verteilt ist, prüfen. Es bedeutet h = Anzahl der auf Homogenität zu prüfenden Matrizen, p = Anzahl der Merkmale, N_l = Anzahl der p -Tupel in der l -ten Gruppe, $\hat{\Delta}_l = |\hat{\Sigma}_l|$,

$$\hat{\Delta} = |\hat{\Sigma}| \quad \text{mit} \quad \hat{\sigma}_{ij} = (N-h)^{-1} \sum_{l=1}^h (N_l-1) \hat{\sigma}_{ij}^{(l)}, \quad (i, j = 1, 2, \dots, p).$$

Die Berechnungen ergaben ein $\chi^2_{[6]} = 10,5952$ mit $P > 0,05$. Die beiden Dispersionsmatrizen können demnach als homogen betrachtet werden.

Die Untersuchungen zur ersten Frage haben demnach gezeigt, daß die Streuung der Meßwerte für die Merkmale Intorb, HkHö und Palatilar um die beiden Variationspole bei *F. isabella* und *F. lemniscatus* „gleichartig“ ist.

Die zweite Frage läßt sich mit Hilfe der linearen Diskriminanzanalyse (Fisher-Analyse) prüfen. Da die Fisher-Analyse bereits wiederholt angewandt wurde, sei hier nicht weiter auf die Methodik eingegangen. Gute Darstellungen finden sich bei Linder (1960) und Weber (1957).

Die Berechnungen führten zu folgender Diskriminanzfunktion $X = + 0,075301 x_1 + 0,043663 x_2 - 0,081105 x_3$ mit der für praktische Zwecke geeigneteren Form:
 $X^* = \text{Intorb} + 0,58 \text{ HkHö} - 1,08 \text{ Palatilar}.$

Für *F. isabella* ergibt sich im Mittel für X^* 1,9678 ($s = 0,56790$) und für *lemniscatus* 0,73139 ($s = 0,73139$). (X^* wird demnach für einen speziellen Schädel von *F. isabella* oder *F. lemniscatus* auf die folgende Weise berechnet. Intorb, HkHö und Palatilar werden auf $1/10$ mm genau gemessen und in dieser Reihenfolge die Meßwerte mit $+1$, $+0,58$ bzw. $-1,08$ multipliziert und die Produkte addiert. Beim Rechnen mit

Tabelle 5. Diskriminanzanalyse der Merkmale: Intorb, HkHö und Palatilar von 26 *isabella* und 30 *lemniscatus* Schädeln. Die Sicherheitsschranken der Bedeutsamkeit der Merkmale für die Diskriminanz.

Variationsursache	n_1	n_2	F	P
total	3	52	25,3157	< 0,001
Intorb X HkHö	1	53	12,2441	< 0,001
Intorb X Palatilar	1	53	36,1608	< 0,001
HkHö X Palatilar	1	53	36,6166	< 0,001

einer Tischrechenmaschine läßt man die Produkte im Ergebniswerk zur Summe X^* auflaufen, ohne die Zwischenwerte aufzuschreiben.) Die Prüfung der Bedeutsamkeit der Funktion und die der einzelnen Merkmale für die Diskriminanz sind in der Tabelle 5 zusammengestellt. Sowohl die Gesamtfunktion (erste Zeile) als auch der Einbezug eines jeden Merkmals zu einem jeden anderen ist sehr bedeutsam. Der Scheidewert beträgt bei Annahme der Normalverteilung der X^* -Werte $K = 1,367$. Alle Schädel mit einem $X^* > 1,367$ sind damit am „günstigsten“ *isabella* und die mit $X^* < 1,367$ *lemniscatus* zuzuordnen. Die Trennung der Funktion ist relativ schlecht, da etwa 30 % Fehlbestimmungen zu erwarten sind.

Die Untersuchungen haben demnach gezeigt, daß *isabella* und *lemniscatus* auf Grund der Merkmale Intorb, HkHö und Palatilar mehr oder weniger gut unterschieden werden können. Die lineare Diskriminanzfunktion $X^* = \text{Intorb} + 0,58 \text{ HkHö} - 1,08 \text{ Palatilar}$ mit dem Scheidewert 1,367 führt ungefähr zu 70 % zutreffenden Bestimmungen.

β) Canonical Analysis

Es muß zunächst die Homogenität der Dispersionsmatrizen für die Formen *congicus*, *isabella* und *lemniscatus* überprüft werden. Die entsprechenden Varianz-Covarianz-Matrizen $\hat{\Sigma}_i$ ($i = 1, 2, \dots, 5$) und N_i sind in der Tabelle 4 angegeben. Die Stichprobe zu *F. congicus* wurde in drei Gruppen aufgespalten, um den Einfluß der unterschiedlichen Größe der Individuen verschiedener Herkunft zu erfassen.

Die Homogenität der ersten beiden Matrizen, nämlich $\hat{\Sigma}_1$ für *isabella* und $\hat{\Sigma}_2$ für *lemniscatus*, wurde bereits nachgewiesen. Die Prüfung der Homogenität aller fünf Matrizen gleichzeitig führte zu einem $\chi^2_{[24]} = 12,135$ mit $P > 0,05$. *F. isabella* und *F. lemniscatus* und die drei Individuengruppen von *F. congicus* unterscheiden sich demnach nicht in der Streuung der Merkmale Intorb, HkHö und Palatilar um die jeweiligen Variationspole.

Es fragt sich, ob die Unterschiede zwischen den Mittelwertvektoren der fünf Gruppen real sind. Die Berechnungen führten zu einer multivariaten Analyse der Varianz (s. Seal 1964, S. 92 und 131). Die entsprechenden Matrizen und die jeweiligen Freiheitsgrade sind in der Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6. Die Matrizen **P**, **W** und $139 \hat{\Sigma}_\omega$ zur multivariaten Analyse der Varianz und der Canonical Analysis der Mittelwertvektoren und Varianz-Covarianz-Matrizen der Tabelle 4.

Variationsursache	Frgr.	Intorb	HkHö	Palatilar
P — Matrix (zwischen Gruppen)	4	[15,9232	24,6433	40,1462
			39,1660	59,1515
				132,0154
W — Matrix ($W = 135 \hat{\Sigma}_\Omega$)	135	[40,1744	10,8180	21,5805
			27,3311	10,2938
				46,4113
Total-Matrix ($139 \hat{\Sigma}_\omega$)	139	[56,0976	35,4613	61,7267
			66,4971	69,4453
				178,4267

Die Matrix **W** = $135 \hat{\Sigma}_\Omega$ wird direkt aus den Matrizen $\hat{\Sigma}_i = \sigma_{ij}$ bestimmt, während die Matrix **P** aus den Mittelwertvektoren berechnet werden muß und **P** + **W** die Totalmatrix ergibt. Das Verhältnis $|135 \hat{\Sigma}_\Omega| / |139 \hat{\Sigma}_\omega| = 0,15067$ ist ein $U_{3,4,135}$, das die gleiche Verteilung wie ein $U_{4,3,134}$ hat, so daß die Prüfung über $F = [(1 - 0,15067) \cdot 134] : 0,15067 \cdot 3 = 251,79$ mit $n_1 = 3$ und $n_2 = 134$ Freiheitsgraden führt. Dieser Wert ist sehr stark gesichert.

Es hat sich demnach aus den beiden Analysen ergeben, daß die Meßwerte der Merkmale Intorb, HkHö und Palatilar für die Schädel von *F. isabella* und *F. lemniscatus*, wie für drei Gruppen von *F. congicus* „gleichartig“ um verschiedene Variationspole streuen.

Es sind somit die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit einer Canonical Analysis erfüllt. Die Berechnungen führten für die in der Tab. 6 angegebenen Matrizen **P** und **W** über die Determinantengleichung $|\mathbf{P} - \phi \mathbf{W}| = 0$ zu den Wurzeln $\phi_1 = 3,356431$, $\phi_2 = 0,513901$ und $\phi_3 = 0,006298$. Bevor die dazugehörigen Diskriminanzfunktionen berechnet werden, ist zu prüfen, ob die Wurzeln bedeutsam von Null verschieden sind.

Die Prüfung der Bedeutsamkeit läßt sich mit Hilfe des Bartlett-Kriteriums durchführen (s. Seal 1964, S. 135). Die entsprechende Prüfgröße

$$\{(N-1) - (p+h)/2\} \ln \left\{ \prod_{j=k+1}^m (1 + \phi_j) \right\}$$

ist angenähert wie ein χ^2 mit $(p-k)(h-k-1)$ Freiheitsgraden verteilt, wenn $\phi_{k+1} = \phi_{k+2} = \dots = \phi_m = 0$ ist. N bedeutet die Zahl der insgesamt berücksichtigten Individuen, p die Zahl der Merkmale und h die Zahl der Gruppen.

Tabelle 7. Die Prüfung der Bedeutsamkeit der Diskriminanz entlang dreier canonischer Richtungen (weitere Erläuterungen s. Text).

j	ϕ_j	$\prod_j^m (1 + \phi_j)$	χ^2	Frgr.	P
1	3,356431	5,113316	95,675	12	< 0,001
2	0,513901	1,523439	56,792	6	< 0,001
3	0,006298	1,006298	0,807	2	> 0,05

Die Berechnungen führten zu der folgenden Tabelle 7. Nur die ersten beiden Wurzeln ϕ_1 und ϕ_2 sind signifikant; die zu ϕ_3 gehörende Diskriminanzfunktion bringt demnach keinen bedeutsamen Beitrag zur Unterscheidung der Taxa.

Aus den Beziehungen $\mathbf{c}_i' \mathbf{P} = \phi_i \mathbf{c}_i' \mathbf{W}$ und $\mathbf{c}_i' \mathbf{W} \mathbf{c}_i = N-h$ (s. Material und Methoden [10]) wurden darauf die zwei zu ϕ_1 und ϕ_2 gehörenden Diskriminanzfunktionen berechnet:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -0,52366 & +0,87110 & +1,61225 \\ +0,91529 & +1,66430 & -1,48304 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{bmatrix}$$

Für einen jeden speziellen Schädel von *F. congicus*, *F. isabella* oder *F. lemniscatus* berechnen sich die beiden Werte y_1 und y_2 auf die folgende Weise. Es werden die Maße Intorb (x_1), HkHö (x_2) und Palatilar (x_3) auf $\frac{1}{10}$ mm genau genommen und in dieser Reihenfolge mit den speziellen Faktoren $-0,52366$, $+0,87110$ bzw. $+1,61225$ multipliziert. Die Summe dieser Produkte ergibt dann y_1 . y_2 wird auf die gleiche Weise als Summe der Produkte der einzelnen Meßwerte und der in der zweiten Zeile angegebenen Faktoren gebildet.

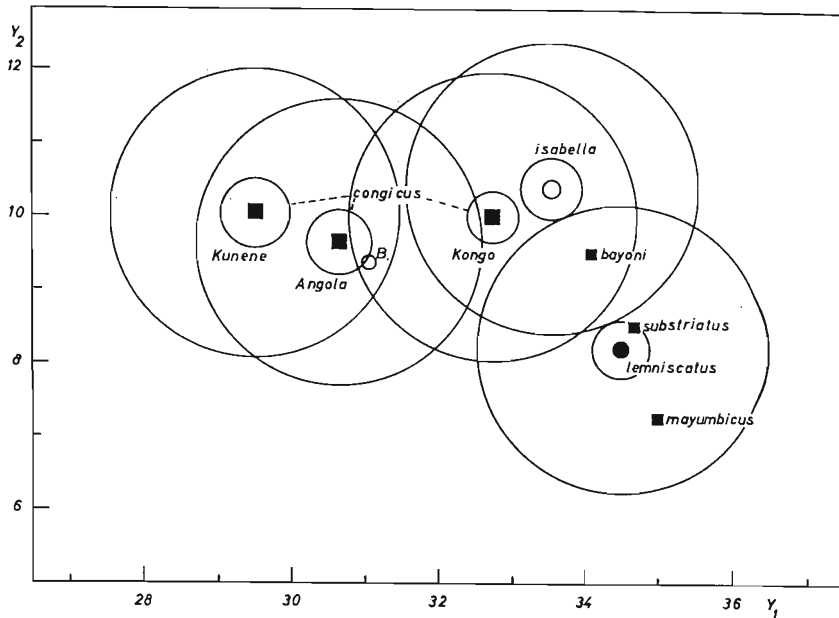


Abb. 11. Canonical Analysis dreier Schädelmaße (Intorb, HkHö und Palatilar) für die *Funisciurus-congicus*-Gruppe (Rosevaer 1964). Weitere Erläuterungen siehe Text.

Die Mittelwertvektoren der Tab. 4 wurden mit Hilfe dieser Funktionen transformiert und die Ergebnisse der Berechnungen in die folgende Abbildung 11 eingezeichnet. Um einen Anhalt über die Streuung der Mittelwertvektoren zu haben, wurden Kreise vom Radius $t_n / \sqrt{N_1}$ um die entsprechenden Variationspole gezeichnet. Diese Kreise entsprechen etwa den 95%-Vertrauensintervallen für $(\bar{y}_1, \bar{y}_2)$. Die entsprechenden Merkmalsmittel der Gruppen *bayoni*, *mayumbicus* und *substriatus* wurden mit Hilfe der gleichen Funktion transformiert und die $(\bar{y}_1, \bar{y}_2)$ ebenfalls in die Abb. 11 eingezeichnet. Ein solches Vorgehen ist nicht ganz gerechtfertigt, da diese Taxa bei der Berechnung der Diskriminanzfunktionen nicht berücksichtigt wurden. Um die Variationspole der Ausgangsgruppen *F. congicus*, *F. isabella* und *F. lemniscatus* wurden außerdem Kreise vom Radius $r = 2$ gelegt, die etwa dem 95%-Vertrauensintervall für die Tupel (y_1, y_2) entsprechen.

Die Standardabweichung ist in beiden canonischen Richtungen theoretisch eine Einheit der Achsen und die Korrelation zwischen y_1 und y_2 theoretisch null, so daß die Ellipsen gleicher Wahrscheinlichkeit zu Kreisen werden. Die in der Abb. 11 angewandte Darstellungsmethode ist eine multivariate, standardisierte Verallgemeinerung der in den Abb. 9 und 10 verwendeten Dice-Leraas-Diagramme. Die von Simpson, Roe und Lewontin (1960, S. 353) für das spezielle Dice-Leraas-Diagramm gegebenen Interpretationsregeln gelten auch für die standardisierte Verallgemeinerung. Die Abb. 11 entspricht in der Darstellungsmethode auch der Fig. 11 von Jolicoeur (1959). Dieser hat aber die 95%-Ellipsen gleicher Wahrscheinlichkeit aus

den (y_1 , y_2) geschätzt, so daß die Ellipsen eine, wenn auch nur geringe Abweichung von der theoretisch zu fordernden Kreisform zeigen. Jolicoeur nennt diese Darstellung Diskriminanzgraph.

In dem Diskriminanzgraph (Abb. 11) sind alle (näherungsweise) 95 %-Vertrauensbereiche für die Mittelwertvektoren voneinander getrennt. Obwohl die Einzelanalysen nicht durchgeführt wurden, liegt die Annahme nahe, daß die Abstände der Variationspole untereinander sehr bedeutsam sind. Insgesamt wurde die Prüfung bereits in einer multivariaten Analyse der Varianz durchgeführt, die aber auf Grund des statistischen Ansatzes nicht zeigen konnte, welche der Mittelwertvektoren bedeutsam voneinander abweichen. Die Überlappung der Kreise gleicher Häufigkeit der (y_1 , y_2) ist bei *isabella* und bei *lemniscatus* beträchtlich, obwohl der Unterschied der Mittelwertvektoren sehr bedeutsam ist. Zwischen den Populationen von *F. congicus* aus Angola und vom Cunene gibt es keine Überlappung der Kreisflächen, während die Populationen aus dem Kongobogen sich etwa von *lemniscatus* unterscheiden wie *isabella* von *lemniscatus*.

Unter Berücksichtigung der Befunde der vorausgegangenen Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen klimatischen Faktoren und Größenvariation zeigen die Unterschiede der Gruppen entlang der ersten canonischen Achse, daß die erste Diskriminanzfunktion in der „Größenrichtung“ trennt. Die Unterschiede zwischen den Gruppen in dieser Richtung sind damit, wie in den vorhergehenden Abschnitten gezeigt wurde, von klimatischen Faktoren abhängig und somit bei der Aufdeckung stammesgeschichtlicher Beziehungen gering zu bewerten. Die Unterschiede in dieser Richtung sind Größenunterschiede, die etwa die Verhältnisse widerspiegeln, die in den Abb. 9 und 10, hier mit der Schdl als Größenmaß, dargestellt wurden. Es wird hieraus aber noch einmal deutlich, daß auch solche Maße wie Intorb, HkHö und Palatilar, die also nicht in der durch die Schädellänge definierten „Größenrichtung“ gemessen wurden, eine Komponente enthalten, die auf die Größenvariation zurückzuführen ist. Der geringe Abstand der Variationspole von *isabella* und den Populationen von *congicus* aus dem Kongobogen in der ersten canonischen Richtung beruht damit auf Konvergenz in der Größe.

In den früheren Darstellungen zur Analyse der Größenunterschiede wurden die Meßwerte von *isabella* und *lemniscatus* zu einer Stichprobe vereinigt unter der Annahme, daß beide Formen gleich groß sind. (Es hatten sich keine bedeutsamen Differenzen in den Mittelwerten der Schädelängen nachweisen lassen.) Das Diskriminanzgraph macht es aber sehr wahrscheinlich, daß *lemniscatus* in der Größe *isabella* im Mittel übertrifft. Die 95 %-Vertrauensintervalle der Mittelwertvektoren sind in der y_1 -Richtung gut getrennt und etwa vom gleichen Radius. Die Möglichkeit, Einzelindividuen allein an der Größe zu unterscheiden, ist aber sehr gering. Die Kreise gleicher Häufigkeit überdecken sich weitgehend, wenn die Unterschiede in der y_2 -Richtung unberücksichtigt bleiben.

Bisher wurde die Trennung der Gruppen in der zweiten, zur y_1 -Richtung orthogonalen, canonischen Richtung nicht berücksichtigt. Die größte Trennung in dieser Richtung hat sich für *isabella* und *lemniscatus* ergeben. Sie ist in der y_2 -Richtung wesentlich größer als in der y_1 -Richtung, d. h. die Unterschiede zwischen *isabella* und *lemniscatus* sind maßgeblich Formunterschiede und nicht Größenunterschiede oder größenabhängige Proportionsdifferenzen. Diese Formunterschiede sind aber wahrscheinlich unabhängig von klimatischen Faktoren, wie die vorhergegangenen Untersuchungen gezeigt haben. Aus den bedeutenden Unterschieden in der Richtung der zweiten canonischen Achse darf aber nicht der Schluß gezogen werden, es sei damit der Beweis einer Verschiedenartigkeit von *isabella* und *lemniscatus* erbracht. Sie sind zwar verschieden in der Schädelform und in der Schädelgröße, aber damit nicht unbedingt zwei verschiedene Arten. Denn mit dem Nachweis derartiger Unterschiede ist die Möglichkeit eines Dimorphismus nicht ausgeschlossen. Meines Wissens fehlen bisher Untersuchungen, die einen Polymorphismus in Schädelmaßen bei wildlebenden Säugetieren aufgezeigt haben, wenn hier einmal von dem verbreiteten Sexualdimorphismus abgesehen wird. Die Untersuchungen von Rempe (1962) am domestizierten Frettchen *Mustela (Putorius) putorius* lassen aber derartige Polymorphismen auch in Wildpopulationen erwarten. Einen Farbenpolymorphismus gibt es bei einer Reihe von Säugetierarten (s. z. B. Voipio 1957 und 1962). Eine falsche Interpretation eines Farbenpolymorphismus hat wiederholt z. B. bei Vögeln zur Unterscheidung und Benennung vermeintlicher Arten geführt (s. dazu Mayr 1963, S. 152; auch Hennig 1950, S. 48 ff.).

Bei der Berechnung der Diskriminanzfunktionen wurden die Taxa *bayoni*, *substriatus* und *mayumbicus* nicht berücksichtigt. Die entsprechenden Mittelwertvektoren wurden aber über die oben angegebene Funktion in das Diskriminanzgraph projiziert. Die Variationspole dieser Gruppen liegen etwa in der durch die Verbindungslinie der Variationspole von *isabella* und *lemniscatus* definierten Richtung. Die Unterschiede zwischen den Gruppen in dieser Richtung sind maßgeblich Formunterschiede.

Der Variationspol von *F. l. mayumbicus* stellt das äußere Extrem der von *isabella* nach *lemniscatus* weisenden Richtung dar (die Mittelwerte wurden aus 8 bzw. 10 Meßwerten berechnet). Es wird damit sehr wahrscheinlich, daß *mayumbicus* zu *F. lemniscatus* zu stellen ist, wenn die artliche Trennung von *isabella* und *lemniscatus* zu Recht besteht, der Unterschied in der Schädelform bei diesen beiden Hörnchen also nicht auf einen Dimorphismus zurückzuführen ist. Andererseits deuten die beträchtlichen Unterschiede zwischen den Variationspolen von *lemniscatus* und *mayumbicus* in der y_2 -Richtung, wie die disjunkte Verbreitung in Niederguinea (Abb. 3) darauf hin, daß *lemniscatus* sich in zwei Subspezies differenziert hat.

Wie dem Diskriminanzgraph weiterhin zu entnehmen ist, liegt das Exemplar aus Brazzaville (B.), das ich bereits erwähnt habe (s. *F. isabella* in CI), nahe bei dem Variationspol von *F. congicus* aus Angola und außerhalb des 95 %-Kreises von *F. isabella*. Die Abweichung in dieser Richtung ist aber auf Größenunterschiede zurückzuführen. Der Abstand vom Variationspol von *isabella* beträgt etwa 2,7 Standardabweichungen, so daß dieses Exemplar auf dem 99,3 %-Kreis gleicher Wahrscheinlichkeit für *F. isabella* liegt. Da *F. l. mayumbicus* aus dem benachbarten Mayumbewald in Niederkongo aber sich extrem in der Schädelform von *isabella* und auch von *congicus* unterscheidet, dürfte dieses Stück sicher kein *F. lemniscatus* sein. Weiterhin spricht dafür die *isabella* charakterisierende graue Unterseite und der relativ lange Schwanz. X^* für dieses Individuum beträgt 1,798. Dieser Wert liegt also über dem Scheidewert 1,367 der linearen Diskriminanzfunktion für die Trennung von *F. isabella* und *F. lemniscatus*. Nach der oben zur Trennung der beiden Formen *isabella* und *lemniscatus* entwickelten Diskriminanzfunktion wäre das Stück aus Brazzaville demnach ebenfalls zu *F. isabella* zu stellen.

In der Schädelform unterscheiden sich *F. congicus* und *F. isabella* nicht. Beide Formen sind durch den Kongo voneinander getrennt (Abb. 3). Ein Einzelstück von *F. congicus* trägt als Herkunftsbezeichnung den auf der rechten Seite des Kongo gelegenen Ort Banana. Wiederholt ist vermutet worden, daß *F. congicus* auch im „Forest-Savanna-Mosaic“ auf der rechten Seite des Kongo verbreitet ist. Leider wurden gerade aus diesem Raum nur wenige Kleinsäuger gesammelt (s. Davis & Misonne 1964), so daß offenbleiben muß, ob hier beide Formen nebeneinander leben oder sich hier genetisch vermischen. Der Kongo bildet nach den bisherigen Fundplätzen eine scharfe Verbreitungsgrenze für *F. congicus*, so daß die Annahme berechtigt ist, daß *congicus* diesen Raum eventuell aus einem Zentrum in Angola in „jüngerer“ Zeit besiedelt hat.

Der Variationspol von *bayoni*, der nur für vier Schädel berechnet werden konnte, liegt etwa in der Mitte zwischen denen von *F. isabella* und *F. lemniscatus* und etwa gleich weit von dem Variationspol für *F. congicus* aus dem Kongobogen entfernt wie von dem von *F. lemniscatus*. Es läßt sich demnach kaum eine genügend wahrscheinliche Aussage aus dem Diskriminanzgraph zu diesem Problem gewinnen. Da der Variationspol von *bayoni* aber außerhalb des 95 %-Häufigkeitskreises der Populationen von *F. congicus* aus Angola und von Cunene liegt und zudem sehr gut in die durch die Variationspole von *isabella* und *lemniscatus* definierte Variationsrichtung paßt, liegt die Annahme der Eigenständigkeit von *bayoni* nahe. Die Verbreitung von *F. congicus* und *F. bayoni* könnte einerseits die Hypothese stützen, daß *bayoni* eine Lokalform des zur Lokalformbildung neigenden *F. congicus* ist — *congicus* also ein Areal bewohnt, wie es in der Abb. 8 dargestellt ist — oder aber, daß *congicus* das Areal von *bayoni* wegen der interspezifischen Konkurrenz nicht besetzen kann und *bayoni*

andererseits den Raum von *congicus* nicht besiedelt, da die ökologische Nische bereits besetzt ist.

Der Variationspol von *F. substriatus*, der für 4 bzw. 5 Schädel bestimmt werden konnte, liegt unmittelbar bei dem von *F. lemniscatus*. Es wird somit die Beobachtung De Wintons (1899) bestätigt, daß *substriatus* in der Größe und in den Proportionen sehr *F. lemniscatus* ähnelt. Ob die beiden Formen aber artgleich sind, läßt sich aus den bisherigen Befunden nicht entscheiden. *F. lemniscatus* ist offensichtlich nicht nördlich des Sanaga verbreitet und fehlt somit auch im Kamerungebirge (Eisentraut 1963 a) und auf der Insel Fernando Poo (Eisentraut 1963 b). Möglicherweise sind beide Formen durch pluviale Arealdisjunktionen aus einer gemeinsamen in Ober- und Unterguinea im feuchten Niederungswald verbreiteten Stammform hervorgegangen. Die nördliche Arealgrenze des rezenten *F. lemniscatus* wird offensichtlich durch den Sanaga gebildet, so daß das Ausbreitungszentrum dieser Form weiter südlich im „Bastion forestier camerounogabonais“ (s. Aubréville 1962, Fig. 12) gelegen haben dürfte.

Die Befunde von Eisentraut (1965) machen es sehr wahrscheinlich, daß das Regenwaldrelikt während der letzten feucht-kühlen Pluvialzeit nicht bis zum Kamerungebirge gereicht hat, vielmehr hier der Montanwald sich bis in die Ebene ausdehnte. So ist das hypothetische Areal für die „Bastion forestier camerounogabonais“ von Aubréville (1962) zu weit nördlich ausgedehnt.

Die in Oberguinea beheimateten Populationen der gemeinsamen, hypothetischen Stammform haben möglicherweise im „Bastion forestier ivréoghanéen“ ein Reliktareal gehabt und sich hier zu der rezenten Form *F. substriatus* differenziert.

Zusammenfassend läßt sich nun für die *Funisciurus-congicus*-Gruppe folgendes, nach meinem Ermessen wahrscheinlichstes systematisches Modell vertreten: Valide Arten sind *F. bayoni*, *F. congicus*, *F. isabella*, *F. lemniscatus* und *F. substriatus*. Die bisher von *F. congicus* beschriebenen Subspezies sind invalid. *Pooli* ist nur eine Extremvariante von *F. congicus*. *F. lemniscatus* hat sich in zwei Subspezies differenziert: *lemniscatus* und *mayumbicus*, für die eventuell der Ogooué eine trennende Barriere bildet. *Duchailhui* ist nur eine Extremvariante von *F. isabella*.

D. Diskussion

Die Untersuchungen verschiedener Gruppen der afrikanischen Streifenhörnchen aus der Gattung *Funisciurus* haben ergeben, daß sich für einen quantitativen Merkmalskomplex am Schädel von der Totalvariation eine Komponente abspalten läßt, die in Beziehung zu klimatischen Faktoren steht. Für diese Komponente wurden die Vektorkomponenten mit Hilfe der Hauptachsenanalyse bestimmt und damit die Schädel in bezug auf diese durch den Vektor definierte Eigenrichtung meßbar. Die Identifizierung dieser Eigenrichtung über die Prüfung der Beziehungen zu dem be-

kannten Größenkriterium Schdl und einem neu eingeführten Größenmaß G zeigte, daß dieser Vektor in die Größenrichtung weist und so eine Methode gefunden ist, die Schädel an einem quantitativen Merkmalskomplex mehr oder weniger gut der Größe nach zu ordnen. Dieser zum ersten Eigenwert λ_1 der Totalmatrix gehörende erste Eigenvektor, der in die erste Eigenrichtung zeigt, hat nur positive Komponenten und die Totalmatrix Σ nur positive Kovarianzen. Es bestätigt sich somit die Beobachtung Seals (1964): "When most of the covariances are positive the first eigenvector will generally have only positive components and will thus be an indicator of general 'size'." Die Methode der „Größenmessung“ wurde in verschiedenen Untersuchungen angewandt. Ich verweise hier auf die Untersuchungen von Jolicoeur und Mosimann (1960) und Jolicoeur (1963). So ist die Frage von Bohlken (1962, S. 517), welches am Schädel selbst zu nehmende Maß als Ausdruck der Gesamtgröße des Tieres am besten geeignet ist, zu eng gestellt, denn unter gewissen Voraussetzungen läßt sich aus einem Merkmalskomplex ein Größenkriterium gewinnen, das geeigneter ist als jedes einzelne Schädelmaß.

Die Variation in der durch den ersten Eigenvektor definierten Eigenrichtung ist abhängig von den klimatischen Faktoren: mittlere Jahrestemperaturen und mittlere Jahresniederschläge. Es ergaben sich für diese beiden Umweltfaktoren und die Größenkriterien bedeutsame Korrelationen. Von der Totalvariation in der Schädellänge bei *F. congicus* lassen sich 53 % auf die Unterschiede in den mittleren Jahresniederschlägen und 31 % auf die Unterschiede in den mittleren Jahrestemperaturen durch die lineare Korrelation zurückführen. Da aber die mittleren Jahrestemperaturen im Verbreitungsgebiet von *F. congicus* in bedeutsamer Korrelation ($r = +0,74$) zu den mittleren Jahresniederschlägen stehen, läßt sich bei Zugrundelegung linearer Beziehungen mit Hilfe partieller Korrelationskoeffizienten zeigen, daß die Beziehung der Schädellänge zur mittleren Jahrestemperatur auf eine Scheinkorrelation zurückzuführen ist und die Variation in der Schädellänge, wenn die Faktoren voneinander unabhängig gemacht werden, etwa zu 42 % auf einen Faktor zurückzuführen ist, der mit der Größe: Mittlere Jahresniederschläge irgendwie erfaßt wird. Dieser Befund ließ sich erhärten durch den Nachweis der Linearität der Beziehungen zwischen den mittleren Jahresniederschlägen und der Schädellänge und andererseits durch einen einfachen graphischen Vergleich der mittleren Schädelängen verschiedener Populationen, die auf Linien gleicher mittlerer Jahresniederschläge leben. Populationen aus Gebieten etwa gleicher mittlerer Jahresniederschläge sind im Mittel gleich groß.

Für das Ziel dieser Untersuchung ist allein die Tatsache einer bedeutsamen Beziehung zwischen Größe und Umweltfaktoren wichtig; trotzdem seien kurz einige Erklärungsversuche für die nach unseren bisherigen Kenntnissen überraschende Tatsache einer linearen Abhängigkeit zwischen mittleren Jahresniederschlägen und Größe gegeben.

Die Bergmannsche Regel: „Innerhalb eines Warmblüterrassenkreises sind die in den kälteren Klimaten beheimateten Rassen im allgemeinen größer als die Rassen wärmerer Gebiete“ (Rensch 1936), ist nur für die Beziehung zwischen Größe und Temperaturfaktoren formuliert. Die Frage, ob diese Beziehung nur auf einer Scheinkorrelation beruht, wurde in den letzten Jahren lebhaft diskutiert (s. Mayr 1956, 1963; Scholander 1955, 1956 und die ausführliche Diskussion von Röhrs 1962). Das Problem wird meines Erachtens zu einseitig gesehen. Nur umfangreiche Untersuchungen, die die verschiedensten Umweltfaktoren und deren Beziehungen untereinander berücksichtigen, können die wirklichen Beziehungen aufdecken und auf Scheinkorrelationen aufbauende Diskussionen vermeiden.

Die Abhängigkeit der Größe von den mittleren Jahresniederschlägen bei *F. congiticus* könnte z. B., um eine extreme Deutungsmöglichkeit anzugeben, über die durch die Glogersche Regel formulierte Beziehung zwischen Körperfarbe und Feuchtigkeit und eventuell bestehender pleiotroper oder durch Kopplungseffekte bedingte Wirkungen der Farbgene auf die Größenausprägung ihre Erklärung finden. Wahrscheinlicher ist aber, daß Ernährungsfaktoren (die mittleren Jahresniederschläge wären dabei nur Indikatoren für die allgemeine Vegetationsüppigkeit und damit möglicherweise für das Nahrungsangebot) von Bedeutung sind. Dafür könnte auch sprechen, daß *F. isabella* und *F. lemniscatus*, die in Niederguinea im üppigen, feuchten Niederungswald und damit möglicherweise in diesem Areal überall im Nahrungsüberfluß leben, kaum eine Beziehung ihrer Größe zu den mittleren Jahresniederschlägen zeigen. Die Beziehung zwischen Körpergröße und Ernährung ist besonders beim Menschen relativ gut untersucht. Ich verweise hier nur auf die Darstellungen von Saller (1964, S. 62 und 221 ff.) und Marcusson (1961). Eine möglicherweise davon verschiedene, weil wenigstens teilweise durch genetische Faktoren bestimmte Beziehung zwischen Körpergröße und Nahrungsangebot besteht offensichtlich beim europäischen Maulwurf *Talpa europaea* L. (Stein 1959; Niethammer 1962). Bei der Diskussion solcher Fragen sollten auch Untersuchungen berücksichtigt werden, die Wachstumsprozesse unter verschiedenen experimentellen Bedingungen analysieren (Ogle 1934 a, 1934 b; Harrison 1958; Knudsen 1962; Lauerberg und Schutze 1964; Roubicek, Pahnish and Taylor 1964 a, 1964 b).

Von der Totalvariation läßt sich nicht nur die Variation in der „Größenrichtung“ abspalten, vielmehr weitere dazu und untereinander orthogonale Variationsrichtungen. Ein zweiter Eigenvektor, der die Variation in der Schädelform widerspiegelt, zeigt keine Beziehungen zu den geprüften Umweltfaktoren. Die Variation in dieser Richtung ist damit für den Nachweis von stammesgeschichtlichen Beziehungen höher zu bewerten als die Variation in der „Größenrichtung“.

An einer eingeschränkten Zahl von Merkmalen wurde daraufhin eine Canonical Analysis durchgeführt und die Ergebnisse in einem sog. Dis-

kriminanzgraph dargestellt. (Das der Hauptachsenanalyse zugrunde liegende statistische Modell ist nicht geeignet, die Beziehungen zwischen intraspezifischer und interspezifischer Variation angemessen zu beschreiben, Seal 1964, S. 123 ff.) An Hand der Befunde der Untersuchungen zu den klimaparallelen Größenvariationen konnte indirekt gezeigt werden, daß die erste canonische Richtung etwa in die Richtung der „Zwischengruppengrößenvariation“ zeigt und die Diskriminanz in dieser Richtung mehr oder weniger nur auf Größenunterschiede der Gruppen zurückzuführen ist. Dieser Befund widerspricht der Feststellung Jolicoeurs (1959): „But, within ordinary samples of living organisms, the greatest variation component of body dimensions is generally age and size (. . .). Consequently the standardization of Matrix B by matrix W emphasizes other factors of variation than age and size. The purpose formerly served by age classes and size-independent ratios is thus automatically fulfilled in discriminatory analysis.“ Das gilt offensichtlich nur für solche Gruppen, die sich in der generellen Größe nicht unterscheiden, da der zur ersten Wurzel $\emptyset_1$ der durch Linksmultiplikation von $\mathbf{B}^1$) mit $\mathbf{W}^{-1}$ erhaltenen Restmatrix gehörende Vektor in die Richtung der größten „Zwischengruppenvariation“ zeigt. Wenn aber die größenunabhängigen Unterschiede zwischen den Gruppen größer als die größenabhängigen sind, zeigt der erste Vektor in einer von der Zwischengruppengrößenrichtung abweichenden Richtung. Ein Beispiel dafür mag die lineare Diskriminanzfunktion für *F. isabella* und *F. lemniscatus* sein.

Ist das Ziel einer Untersuchung, eine möglichst optimale Trennung verschiedener Gruppen zu finden, kommt dieser Unterscheidung von größenabhängigen und größenunabhängigen canonischen Richtungen eine geringere Bedeutung zu, da ja die allgemeine Größe als unterscheidendes Merkmal möglicherweise das geeignetste ist und eventuell in anderen, dazu orthogonalen Richtungen keine bedeutsame Trennung gefunden werden kann. Das wäre z. B. bei sehr nahe verwandten Zwillingsarten zu erwarten. Es ist demnach streng zwischen einer Diskriminanzfunktion zu unterscheiden, die Taxa optimal zu Bestimmungszwecken trennt, und einer, die auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft beruhende Ähnlichkeiten beschreiben soll. Denn ein Diskriminanzgraph mag sich mehr oder weniger gut als Hilfe bei der Bestimmung und Einordnung von Einzelindividuen der zur Berechnung des Diskriminanzgraphs herangezogenen Taxa eignen. Aus der Lage der Variationspole zueinander kann aber nicht ohne weiteres der Grad der Verwandtschaft abgelesen werden, da u. a. die Ähnlichkeit (wie gezeigt wurde) entlang einer canonischen Richtung maßgeblich auf klimaparallelen Größenunterschieden beruhen kann und damit nur die Konvergenz in einem Merkmalskomplex zum Ausdruck gebracht ist.

¹) Es ist das von Jolicoeur benutzte Symbol B gleich dem Symbol P der Gleichung [9] im Kapitel Material und Methoden.

Es fragt sich nun, welche Bedeutung der Variation entlang der zweiten canonischen Richtung bei der Abschätzung des „Verwandtschaftsgrades“ zukommt. Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen läßt sich nicht sagen, ob die Variation in der zweiten canonischen Richtung völlig größenunabhängig ist, da ja nur eine indirekte Abschätzung durchgeführt wurde. Die Orthogonalität zur Größenrichtung mag eventuell nicht ganz gegeben sein. Andererseits könnten weitere Umweltfaktoren auch die Variation in der zweiten canonischen Richtung beeinflussen und so auch die Übereinstimmung zwischen „Ähnlichkeitsgrad und Verwandtschaftsgrad“ entlang dieser Richtung verfälschen. Da nur einige Umweltfaktoren (es ist unsicher welche) über die Beziehungen zwischen mittleren Jahresniederschlägen bzw. mittleren Jahrestemperaturen und der Variation entlang der ersten beiden Hauptachsen geprüft wurden, kann eine solche Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden. Denkbar sind u. a. komplexe Selektionsprozesse, die nicht direkt die Variation in der Schädelform beeinflussen, aber über Kopplungseffekte oder pleiotrope Wirkungen diese mitbestimmen (s. auch Hennig 1950, S. 180 ff.). Hierbei wird die Frage nicht berührt, ob bei gleichem Selektionsdruck die Populationen einer Art bzw. der verschiedenen Arten sich gleich stark verändern, da ja selbst bei gleicher „Evolutionsrate“ und hinreichender Selektionsdauer die Variation in der Schädelform, d. h. hier entlang der zweiten canonischen Richtung, nur die Unterschiede im Selektionsdruck an den verschiedenen Orten des Verbreitungsareals widerspiegeln würden.

Eine unterschiedliche „Evolutionsrate“ (bei gleichem Selektionsdruck) der Populationen kann eine weitere Unbestimmtheit bedingen. Ich verweise hier auf die ausführliche Diskussion von Mayr (1965). Die im Diskriminanzgraph (Abb. 11) angegebenen statistischen Vertrauensbereiche für die geschätzten Parameter stimmen somit nicht unbedingt mit den „biologischen Vertrauensbereichen“, für die hier nicht einmal eine Abschätzung gegeben werden kann, überein. Es bleibt schließlich nur die Hoffnung auf eine möglichst starke Korrelation zwischen „Ähnlichkeitsgrad und Verwandtschaftsgrad“, die aber nicht ganz unbegründet ist (s. dazu z. B. Hennig 1950).

E. Zusammenfassung

An insgesamt 315 adulten Individuen und an 212 Schädeln der sog. *Funisciurus-congicus*-Gruppe (Rosevear 1964) wurden 15 Maße genommen und die Meßwerte statistischen Analysen mit dem folgenden Ziel unterworfen:

Es sollte die Zahl der Merkmale auf wenige, bedeutsame reduziert werden. Über verschiedene Größenkriterien sollte die Beziehung der Schädelgröße zu den mittleren Jahrestemperaturen und zu den mittleren Jahresniederschlägen geprüft und die durch diese Umweltfaktoren bedingte Variation von der Gesamtvariation getrennt werden. Aus der Restvariation

sollte über multivariate Methoden die morphologische „Ähnlichkeit“ erfaßt und aus ihr Hinweise auf die „Verwandtschaft“ der Taxa gewonnen werden.

1. Die Merkmalsreduzierung wurde nur mit Hilfe sehr grober Verfahren durchgeführt. Die Hauptuntersuchung beschränkte sich auf die Schädelmaße: Schädellänge, Condylbasallänge, Mastoidbreite, Hirnkapselhöhe, Palatilarlänge, Mandibellänge und Interorbitalbreite. Als Größenkriterien dienten die größte Schädellänge (Schdl), ein neu eingeführtes Maß G (Standardgröße) und ein über die Hauptachsenanalyse (Principal Component Analysis) geschätztes Komplexmaß Y_1 .

Etwa 42 % der Variation in der Schädelgröße sind bei *F. congicus* auf die lineare Beziehung zu einem Faktor, der mit den mittleren Jahresniederschlägen im Verbreitungsareal dieser Art irgendwie erfaßt wird, zurückführbar. Mit steigenden mittleren Jahresniederschlägen nimmt die Schädelgröße linear zu. Eine gleichgerichtete, aber wesentlich geringere ungesicherte Beziehung besteht möglicherweise auch bei den Schädeln von *F. isabella* und *F. lemniscatus*. (Über die mittleren Jahresniederschläge werden möglicherweise Ernährungsfaktoren [Vegetationsüppigkeit und damit verbundene Nahrungsfülle] erfaßt, die die Größenvariation beeinflussen.)

Von der durch die ersten 6 Merkmale erfaßten Variation wurden zwei Komponenten Y_1 und Y_2 abgespalten, deren erste, wie bereits gesagt, die Größenvariation und deren zweite die größenunabhängige Variation in der Schädelform meßbar macht. Zwischen dieser über die zweite Komponente erfaßten Schädelform und den mittleren Jahresniederschlägen konnte keine bedeutsame Beziehung festgestellt werden.

2. Am Merkmalskomplex Intorb, HkHö, Palatilar wurde daraufhin eine Canonical Analysis durchgeführt und zwei zueinander orthogonale Diskriminanzfunktionen zur optimalen Trennung von *F. isabella*, *F. lemniscatus* und *F. congicus* berechnet. Eine dieser Funktionen unterscheidet die Taxa, wie indirekt gezeigt werden konnte, hauptsächlich an der unterschiedlichen Größe, die zweite hauptsächlich an der größenunabhängigen Schädelform. Zur Unterscheidung von *F. isabella* und *F. lemniscatus* wird eine spezielle Trennfunktion (nach Fisher) angegeben.

Die Analysen führen zu folgendem systematischen Modell: Valide Arten sind *F. bayoni*, *F. congicus*, *F. isabella*, *F. lemniscatus* und *F. substriatus*. Die bisher von *F. congicus* beschriebenen Subspezies sind invalid. *Pooli* ist nur eine Extremvariante von *F. congicus*. *F. lemniscatus* hat sich in zwei Subspezies differenziert, *lemniscatus* und *mayumbicus*, für die eventuell der Ogooué eine trennende Barriere bildet. *Duchaillui* ist nur eine Extremvariante von *F. isabella*.

Summary

An analysis is made of skull variation in 212 specimens of the *Funisciurus congicus* squirrel group (Rosevear 1964) of Africa. From the aggregate variability in 6 measurements two roots und two eigenvectors, representing 94 % of the total variability, are extracted in a principal component analysis. The first eigenvector measures size variation and the second shape variation. Size but not shape is only correlated to mean annual rainfall ($r = + 0,65$; $N = 74$) in *F. congicus* skulls. Size and shape of *F. isabella* and *F. lemniscatus* skulls are not significantly related to climate. The homogeneity is shown of variance-covariance matrices for the measurements "Interorbitalbreite", "Hirnkapselhöhe", "Palatilarlänge" in 5 groups (3 *congicus*, 1 *isabella*, 1 *lemniscatus*). The mean vectors of these groups are different. The first two roots are significant in a canonical analysis of the mean vectors and variance-covariance matrices. The first of the two orthogonal discriminant functions mainly separates in the direction of size variation, the second in the direction of shape variation. The phenetic resemblance in the direction of the first canonical axis is therefore mainly due to convergence, that has been discarded arranging the taxa.

The analysis leads to the following systematic model: Valid species are *F. bayoni*, *F. congicus*, *F. isabella*, *F. lemniscatus* and *F. substriatus*. The formerly described subspecies of *F. congicus* are invalid. *Pooli* is a variant of *F. congicus*. *F. lemniscatus* has differentiated into two subspecies, *lemniscatus* and *mayumbicus*, the Ogooué river estimated as a possible separating barrier. *Duchaillui* is only a variant of *F. isabella*.

F. Literatur

- Allen, G.M. (1939): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 83, 1—763.
- Amtmann, E. (1965): Zur geographischen Farbvariation des Afrikanischen Riesenhörnchens *Protoxerus stangeri* (Waterhouse 1842). Eine quantitative Untersuchung zur Glogerschen Regel. Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 515—529.
- Aubréville, A. (1962): Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. Adansonia 2 (1), 16—84.
- Bartholomew, J. (1956): The Times atlas of the world, vol IV. London: The Times publishing Company Ltd.
- Bates, G.L. (1905): Notes on the mammals of southern Cameroons and the Benito. Proc. Zool. Soc. London, p. 65—85.
- Bocage, I. V. (1890): Mammifères d'Angola et du Congo. Journ. Sci. Math. Phys. Nat. Lisbon (2) 5, 3.
- Bohlken, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus 1827. Morph. Jb. 103, 509 bis 661.
- Booth, A.H. (1960): Small mammals of West Africa. Longmans, Green and Co Ltd, London and Beccles.
- Brown, W. L. Jr. (1965): Numerical taxonomy, convergence and evolutionary reduction. Syst. Zool. 14, 101—109.

- Cabrera, D.A. (1929): Catalogo descriptivo de los Mamiferos de la Guinea Española. Mem. Soc. esp. Hist. nat. Madrid 16, 1—121.
- Cain, A.J., and G.A. Harrison (1960): Phyletic weighting. Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 1—31.
- Davis, D.H.S., and X. Misonne (1964): Gazetteer of collecting localities of African rodents. Docum. zool. 7, 1—100.
- Dekeyser, P.L. (1955): Les Mammifères de l'Afrique Noire Française. Dakar.
- De Winton, W.E. (1899): On mammals collected by Lieut.-Colonel W. Giffard in the Northern Territory of the Gold Coast. Ann. Mag. Nat. Hist. (7), 4, 353 bis 359.
- Dinnendahl, L., und G. Kramer (1957): Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Mäusen. J. Orn. 98, 282—312.
- Eades, D.C. (1965): The inappropriateness of the correlation coefficient as a measure of taxonomic resemblance. Syst. Zool. 14, 98—100.
- Eisenrath, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. 85, 619—672.
- (1963 a): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- (1963 b): Die Hörnchen (Sciuridae) von Fernando Poo. Bonn. Zool. Beitr. 14, 177—186.
- (1965): Rassenbildung bei Säugetieren und Vögeln auf der Insel Fernando Poo. Zool. Anz. 174, 37—54.
- Ellerman, J.R. (1940): The families and genera of living rodents. With a list of named forms (1758—1936) by R. W. Hayman and G. W. C. Holt. London. vol II.
- Fisher, R.A. (1936): The use of multiple measurements in taxonomic problems. Ann. Eugenics 7, 179—188.
- Good, A.J. (1947): Les rongeurs du Cameroun. Bull. Soc. d'Etudes Camerounaises. Nr. 17—18, p. 5—20.
- Gray, J.E. (1862): List of mammalia from the Cameroon Mountains, collected by Capt. Burton, H.M. Consul, Fernando Po. Proc. Zool. Soc. Lond., p. 180—181.
- Harrison, G.H. (1958): The adaptability of mice to high environmental temperatures. J. Experiment. Biol. 35, 892—901.
- Hayman, R.W. (1951): Notes on some Angolan Mammals. Publ. Cult. Comp. Diamantes Angola, Lisboa 11, 31—36.
- (1963): Mammals from Angola, mainly from the Lunda District. Publ. Cult. Comp. Diamantes Angola, Lisboa 66, 81—140.
- Hennig, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag Berlin.
- (1957): Systematik und Phylogenese. In: Ber. Hundertjahrfeier Deutsch. Entomol. Ges., 50—71, Akademie Verlag, Berlin.
- Herre, W. (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. 172, 403—425.
- Hill, J.E., and T.D. Carter (1941): The mammals of Angola, Africa. Amer. Mus. Nat. Hist. 78, 1—211.
- Jackson, S.P. (1961): Climatological atlas of Africa. CCTA/CSA Lagos—Nairobi.
- Jentink, F.A. (1906): A new squirrel from the Stanley-Falls. Notes Leyden Mus. 28, 139—140.
- Jolicoeur, P. (1959): Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. Evolution 13, 283—299.
- (1963): The degree of generality of robustness in *Martes americana*. Growth 27, 1—27.
- Jolicoeur, P., and J.E. Mosimann (1960): Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. Growth 24, 339—354.

- Keay, R. W. J. (1959): Vegetation Map of Africa south of the tropic of cancer. Oxford University Press.
- Kendall, M. G. (1961): A course in multivariate analysis. Griffin's statistical monographs & courses Nr. 2, London.
- Kershaw (1923): Notes on mammals collected by Dr. H. Schouteden in the Belgian Congo. *Revue Zool. Africaine* 11, p. 355—368.
- Kiriakoff, S. G. (1959): Phylogenetic systematics versus typology. *Syst. Zool.* 8, 117—118.
- (1962): On the neo-Adansonian school. *Systematic Zool.* 11, 180—185.
- (1963): Comment on James' Letter. *Syst. Zool.* 12, 93—94.
- Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. *Arch. Entwicklungsmech.* 36, 387—471.
- Klíma, M. (1965): Evaluation of the so-called skeleton sum method, employed in investigations on growth allometry in birds. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 55, 250—258.
- Knudsen, B. (1962): Growth and reproduction of house mice at three different temperatures. *Oikos (Acta Oecol. Scand.)* 13, 1—14.
- Kramer, G. (1953): Über Wachstum und Entwicklung der Vögel. *J. Orn.* 94, 194—199.
- Kuhl, H. (1820): Einige Bemerkungen über die Köpfe mehrerer Mammalien, im Berliner Museum niedergeschrieben, p. 53—74. Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie. Verlag der Hermannschen Buchhandlung, Frankfurt a. M.
- Lauerberg, J. K., and L. V. Schutze (1964): Accelerated growth of embryo chicks under the influence of light. *Growth* 28, 179—190.
- Le Conte, J. (1857): Descriptions of several new mammals from Western Africa. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* p. 10—11.
- Linder, A. (1960): Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Birkhäuser Verlag Basel.
- Malbrant, R., et A. MacIatchy (1949): Faune de l'Equateur Africaine Française. II Mammifères. *Encycl. biol.*, 36, 1—323.
- Marcusson, H. (1961): Das Wachstum von Kindern und Jugendlichen in der Deutschen Demokratischen Republik. Akademie-Verlag, Berlin.
- Maschlanka, H. (1954): Proportionsmessungen an Silbermöwen. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* 65, 209—218.
- Mayr, E. (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10, 105—108.
- (1963): Animal species and evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- (1965): Numerical phenetics and taxonomic theory. *Syst. Zool.* 14, 73—97.
- Minkoff, E. C. (1964): The present state of numerical taxonomy. *Syst. Zool.* 13, 98—100.
- Monard, A. (1935): Contribution à la mammalogie d'Angola et prodrome d'une Faune d'Angola. *Arquivos do Museu Bocage, Lisboa* 6, 1—314.
- (1951): Résultats de la Mission Zoologique Suisse au Cameroun. *Mém. J. F. A. N. Centre du Cameroun, sér. Sc. nat.* 1.
- Moore, J. C. (1959): Relationship among living squirrels of the Sciurinae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 118, 153—206.
- (1961): Geographic variation in some reproductive characteristics of diurnal squirrels. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 122, 7—32.
- Niethammer, G. (1962): Zur Größenvariation alpiner Maulwürfe. *Bonn. zool. Beitr.* 13, 249—255.
- Ogle, C. (1934a): Adaptation of sexual activity to environmental stimulation. *American Jour. Physiol.* 107, 628—634.

- (1934 b): Climatic influence on the growth of the male abline mouse. *American Jour. Physiol.* 107, 635—640.
- Perret, J. L., et V. Aellen (1956): Mammifères du Cameroun de la Collection J. L. Perret. *Rev. Suisse Zool.* 63, 395—450.
- Petter, F. (1953): Etude d'une collection de Sciuridés du Cameroun. *Bull. Mus. Nat. Hist. Paris* 25, 433—436.
- Rempe, U. (1962): Über die Formenvermannigfaltigung des Iltis in der Domestikation. *Z. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie* 77, 229—233.
- Rensch, B. (1936): Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. *Arch. Naturgesch., N.F.* 5, 317—363.
- Roberts, A. (1938): Descriptions of new forms of mammals. *Ann. Transvall Mus.* 19, 231—245.
- (1951): The mammals of South Africa. Johannesburg, Trustees "The Mammals of South Africa Book Fund", 1—700.
- Röhrs, M. (1962): Bemerkungen zur Bergmannschen Regel. In: G. Kurth: *Evolution und Hominisation*. Stuttgart.
- Rosevear, D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals. Lagos.
- (1964): An examination of the genus *Funisciurus* Trouessart (*Sciuridae*). *Mammalia* 28, 433—442.
- Ross, H. H. (1964): Review of Sokal and Sneath, Principles of numerical taxonomy. *Syst. Zool.* 13, 106—108.
- Roubicek, C. B., O. F. Pahnish, and R. L. Taylor (1964 a): Growth of rats at two temperatures. *Growth* 28, 157—164.
- (1964 b): The growth curve of the Rat in relation to adult size and temperature. *Growth* 28, 233—241.
- Saller, K. (1964): *Leitfaden der Anthropologie*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- Sanborn, C. C. (1953): Notes sur quelques mammifères de l'Afrique Equatoriale Française. *Mammalia* 17, 164—169.
- Sattler, R. (1964): Methodological problems in taxonomy. *Syst. Zool.* 13, 19—27.
- Scholander, P. F. (1955): Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9, 15—26.
- (1956): Climatic rules. *Evolution* 10, 339—340.
- Schouteden, H. (1947): De Zoogdieren van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi; II. Ungulata (2), Rodentia. *Ann. Mus. Belg. Cong., C. reeks II, deel III, afl. 3*, 333—576.
- Seal, H. L. (1964): *Multivariate statistical analysis for biologists*. Methuen and Co Ltd, London.
- Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85, 1—350.
- (1961): Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- (1964): Numerical taxonomy and biological classification. *Science* 144, 712—713.
- Simpson, G. G., A. Roe, and R. C. Lewontin (1960): *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace and Company, New York.
- Sokal, R. R., and P. H. A. Sneath (1963): *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman and Company, San Francisco and London.
- Stein, G. H. W. (1959): Okotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 35, 5—43.
- Thomas, O. (1904): On mammals from northern Angola collected by Dr. W. J. Anson. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7) 13, 405—421.
- (1916): On small mammals obtained in Sankuru, South Congo, by Mr. H. Wilson. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8) 18, 234—239.

- (1926): On mammals from Ovamboland and the Cunene River, obtained during Capt. Schortridge's third Percy Sladen and Kaffrarian Museum Expedition into South-West-Africa. Proc. Zool. Soc. Lond., 285—312.
- V a n D e r W a e r d e n , B. L. und E. N i e v e r g e l t (1956): Tafeln zum Vergleich zweier Stichproben mittels X-Test und Zeichentest. Springer Verlag.
- V o i p i o , P. (1957): Über die Polymorphie von *Sciurus vulgaris* L. in Finnland. Ann. Zool. Soc. Vanamo 18 (7), 1—24.
- (1962): Colour variation in the Marten (*Martes martes*). Ann. Zool. Soc. Vanamo 24 (6), 1—14.
- W e b e r , E. (1957): Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Gustav Fischer Verlag Jena.
- Z u r m ü h l , R. (1961): Praktische Mathematik für Ingenieure und Physiker. 4. Aufl. Springer-Verl. Berlin / Göttingen / Heidelberg.
- (1964): Matrizen und ihre technische Anwendungen. Springer-Verlag Berlin / Göttingen / Heidelberg.

Anschrift des Verf.: Dr. E d u a r d A m t m a n n , 5 Köln-Lindenthal, Anatomisches Institut, Lindenburg.