

Aus der Sektion Biowissenschaften
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Wissenschaftsbereich Zoologie
(Leiter des Wissenschaftsbereiches: Prof. Dr. J. Schuh)

Zur Fortpflanzungsbiologie, Mortalität, Sexilität und Alter der Bisamratte (*Ondatra z. zibethica*, L. 1766) (Literaturstudie)

Von **Christiane Knechtel** und **Rudolf Piechocki**
Mit 4 Tabellen
(Eingegangen am 8. Juli 1982)

A) Fortpflanzungsbiologie

1. Einleitung

Die endogene Verankerung von Jahresrhythmen bewirkt eine wechselnde Ansprechbarkeit des Organismus auf die verschiedenen Zeitgeber, so daß das Fortpflanzungsgeschehen synchron zu den gesetzmäßigen Verhältnissen im Biotop verläuft. Mit anderen Worten: „Zeitgeber synchronisieren eine endogene Periodizität mit der Umwelt, indem sie ihre Phasenlage bestimmen“ (Aschoff 1958). Damit definiert Aschoff den Zeitgeber als neutralen Sammelbegriff für alle periodischen Vorgänge in der Umwelt. Er betont dabei, daß diese nicht die Ursache, aber einen Einfluß auf den zeitlichen Ablauf der biologischen Periodizität darstellen.

Die Sicherung der Übereinstimmung zwischen Fortpflanzungsrhythmus und Periodizität der äußeren, auf den Organismus einwirkenden Faktoren erfolgt durch die Funktionsweise der Hypophyse, deren Vorderlappen durch Neurohormone, auch als „releasing factors“ bezeichnet, vom Hypothalamus zur Abgabe gonadotroper Hormone angeregt wird.

Die Lichtperzeption erfolgt, wie Untersuchungen von Gwinner (1974), Hoffmann (1974) und Klein (1978, zitiert nach Christian 1978) zeigen, durch das Pinealorgan, welches den Reiz zum Hypothalamus weiterleitet.

Durch diesen Funktionsmechanismus wird eindeutig nachgewiesen, daß der „primäre“ Zeitgeber für das Fortpflanzungsgeschehen im Lichtfaktor zu sehen ist, was ebenfalls für den in einer Vielzahl von Publikationen über *Ondatra zibethica* angeführten circannualen Rhythmus zutrifft.

Sludskij (1948), Becker (1970) sowie Vincent und Quere (1972 a, zitiert nach Akkermann 1975) sehen die geschlechtliche Aktivität als Funktion der Tageslänge. Zu dieser Thematik äußert sich Aschoff (1955) in einer Auswertung der Publikationen verschiedener Autoren dahingehend, daß bezüglich der Brunst im Jahresgang den wechselnden Dämmerungszeiten besondere Beachtung geschenkt werden sollte. Da Bisams dämmerungsaktive Tiere sind, muß dies speziell beachtet werden und sollte zu gezielten Untersuchungen anregen.

Beckers Untersuchungen (1970) erbrachten den Nachweis, daß Veränderungen des Hodenvolumens den entsprechend veränderten Tageslängen ein bis zwei Monate nachfolgen. Diese Zeitspanne wird als Anlaufzeit benötigt, bis das Hodengewebe auf die

vermehrte oder verringerte Lichtmenge reagiert. Über Untersuchungen hinsichtlich des Einflusses der Lichtintensität ist mir für *Ondatra z. zibethica* nichts bekannt.

Die Anregung des Hodenwachstums durch gonadotrope Hormone beginnt nach der Wintersonnenwende und nimmt nach der Sommersonnenwende ab (Becker 1970). Untersuchungen von Beer und Meyer (1951) an *Ondatra z. zibethica* in Nordamerika unterstützen diese Aussage. An dieser Stelle sei auch erwähnt, daß während der Gonadenruhe das ebenfalls vom Hypophysenvorderlappen freigesetzte thyreotrope und adrenokortikotrope Hormon ein Maximalgewicht der Schilddrüse bzw. der Nebennierenrinde bewirkt, was die Voraussetzung zur erfolgreichen Überwinterung ist.

Christian (1956, zitiert nach Schwarz und Smirnow 1960) nimmt eine Liierung der Hyperfunktion der Nebennieren mit der Abnahme der Reproduktionstätigkeit an, wobei das Hypophysengewicht von Oktober bis Dezember konstant bleibt.

Hinsichtlich dieser Größe soll auch kein Unterschied zwischen adulten und einjährigen Bisams während der Paarungszeit bestehen (Schwarz und Smirnow 1960). Allerdings liegen schon während der ersten Paarungsperiode die Werte des Hypophysengewichtes bei Weibchen höher als bei Männchen. Neben der hormonalen Steuerung und dem Einfluß des Lichtes ist als weiterer Zeitgeber der Faktor Temperatur zu betrachten, der vor allem einerseits direkt auf das Tier, andererseits indirekt, beispielsweise durch die Nutritivität, wirkt. Publikationen zu Fragen des Einflusses der nutritiven Verhältnisse auf die Fortpflanzung der Bisams sind relativ rar. Untersuchungen zum Vitamingehalt von Pflanzen im Zusammenhang mit der Ernährung von *Ondatra z. zibethica* geben u. a. Schwarz und Smirnow (1960) an. Von ihnen wird ebenfalls vermerkt, daß die Dynamik des morphologisch-physiologischen Zustandes der Tiere als Widerspiegelung der klimatischen Bedingungen betrachtet werden kann. Hinsichtlich der Untersuchungen des Temperatureinflusses auf die Fortpflanzung der Bisamratte erwähnte Miegel (1952), daß bei milden Wintern die Gonadenentwicklung eher als gewöhnlich einsetzt, ein plötzlicher Kälteeinbruch jedoch eine Entwicklungsunterbrechung bewirkt, ersichtlich durch die Abnahme der Hodengröße.

Durch plötzlich einsetzende Kälte können sich auch reifungsbereite Follikel wieder zurückbilden. Marcström (1964, zitiert nach Becker 1970) stellte fest, daß durch den schweren Nachwinter im März/April 1963 bei männlichen Bisams in Schweden die Spermatogenese gestoppt wurde.

Sicherlich wird es auch bei *Ondatra zibethica* Phasen mit mehr oder weniger Temperaturempfindlichkeit hinsichtlich des Fortpflanzungsgeschehens geben. Über gezielte Untersuchungen an Bisamratten hierzu konnten beim Literaturstudium keine Aussagen gefunden werden. Ebenso wäre die Feststellung interessant, ob und inwieweit die Abweichung der Temperatur beispielsweise vom Monats- bzw. Jahresmittel eines ganz bestimmten Gebietes Einfluß auf verschiedene fortpflanzungsbiologische Parameter bei dieser Art hat.

Alle auf das Fortpflanzungsgeschehen Einfluß nehmenden Größen stehen untereinander in so vielfältiger Art und Weise im Zusammenhang, daß an dieser Stelle nur einige Parameter genannt werden konnten.

2. Männchen

2.1. Vorbemerkungen

Für populationsdynamische Untersuchungen, die sich dieser Literaturstudie anschließen, ist es von großer Wichtigkeit zu wissen, ob es sich um den Fortpflanzungszyklus juveniler oder adulter Tiere handelt. Leider ist dies den Publikationen oft nicht zu entnehmen. Auch bei der Bezeichnung des Alters der Tiere bedarf es oftmals weiterer Erläuterungen.

In den folgenden Darlegungen werden Bisamratten von der Geburt bis zum Frühjahr nach der Geburt als Juvenile, mit Beginn der Spermatogenese bzw. der ersten Paarungsperiode als Einjährige und somit Adulte bezeichnet. Ab dem zweiten Fortpflanzungsjahr werden sie als Zweijährige angesehen.

Die den entsprechenden Publikationen entnommenen Aussagen zur Hodenentwicklung, Hodenregression und Hodenruhe basieren auf Gewichts- und Volumenuntersuchungen an Gonaden. Zu dieser Problematik bestehen oftmals unterschiedliche Meinungen. Ob die Begründung für diese, nicht einheitlichen Aussagen nur in den verschiedenen klimatischen Gegebenheiten zu suchen ist und inwieweit z. B. die Untersuchungsmethode Einfluß hat, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden und bedarf noch tiefgründiger Forschungen.

2.2. Verlauf der Entwicklung der Juvenilen

2.2.1. Gonadenentwicklung

Von der Geburt bis zum Oktober des Geburtsjahres entwickeln sich die Gonaden, die sehr klein bleiben und deutliche Gewichts differenzen zu denen der Adulten aufweisen. In diesem Entwicklungszeitraum ist die Hodengewichtszunahme sehr viel geringer als die des Körpers (Beer und Meyer 1951). Ab Oktober bis Dezember tritt eine Entwicklungsruhe der Gonaden ein, bei der nach Schwarz und Smirnof (1960) keine Hodengewichtsveränderungen vor sich gehen und die durch den Beginn der Spermatogenese im Dezember (Becker 1970) beendet wird. Dies äußert sich in einer deutlichen Volumenzunahme der Hoden. Im Februar beginnt ein rasanter Anstieg des Hodenvolumens, das im Mai/Juni in den Untersuchungsgebieten Berlin und Südbayern ein Maximum erreicht (Becker 1970). Die Regression der Gonaden dieser inzwischen adulten Tiere setzt im Juli ein, wobei die Hodengewichtsabnahme ebenso schnell verläuft wie die Zunahme im Frühjahr. Allerdings fällt das Gewicht nicht auf das Ausgangsniveau ab.

2.2.2. Geschlechtsreife

Juvenile Männchen könnten nach vier bis fünf Monaten fortpflanzungsfähig sein, benötigen aber vorher die Ruhe- und Reifungszeit des ersten Winters (Strautmann 1963), so daß normalerweise die Geschlechtsreife im Alter von sieben bis acht Monaten (Ulbrich 1930, Krasovsky 1954, zitiert nach Hoffmann 1958) erreicht wird. Das heißt, im Geburtsjahr pflanzen sich die Männchen von *Ondatra z. zibethica* nicht fort. Becker (1970) konnte dies durch umfangreiche Untersuchungen bestätigen. Überentwickelte juvenile Männchen, deren Auftreten durch überdurchschnittliche Temperaturen bedingt ist, muß man seiner Meinung nach als Ausnahmen ansehen. Da seine Untersuchungen über entsprechende Angaben der Hodenvolumen als gesichert anzunehmen sind, kann man unserer Meinung nach, obwohl Nachweismöglichkeiten, wie sie bei Weibchen angestellt werden können, fehlen, dieser Aussage von Becker zustimmen. Auch Lavrov (1957) schreibt dazu, daß diesjährige Männchen meist keine Geschlechtsreife im laufenden Jahr erreichen. Nach zwanzigjähriger Beobachtungszeit von *Ondatra zibethica* in der Dagestanischen ASSR formuliert Aliev (1968) zu dieser Frage, daß sich die Männchen erst einjährig fortpflanzen. Dem stimmen u. a. Strautmann (1963) für Kasachstan, Troostwijk (1976) für Niederlande, Akkermann (1975) für Westfalen/BRD, Warwick (1940, zitiert nach Hoffmann 1958) für Großbritannien zu.

Naumann (1940), Kjeldstand (1950) und Hollister (1911), alle drei Autoren zitiert nach Hoffmann (1958), bestätigen durch Freiland- und Zuchtuntersuchungen die Fortpflanzungen von Tieren des ersten Wurfes im Geburtsjahr.

2.3. Fortpflanzungsperiode der adulten Individuen

2.3.1. Gonadenregression und Gonadenruhe

Anknüpfend an den Abschnitt 2.2.2. kann man für die Gonadenregression den Zeitraum von Juli bis Oktober angeben, dem sich bis Dezember die Gonadenruhe anschließt, während der die adulten einjährigen Männchen vier- bis fünfmal höhere Hodengewichte aufweisen als ihre Söhne. Die Geschwindigkeit der Regression ist bei Zweijährigen genauso groß wie im vorhergehenden Jahr (Becker 1970).

2.3.2. Spermatogenese und Hodenveränderung

Die im Dezember einsetzende Spermatogenese ist nach Miegel (1952) entsprechend den Untersuchungen in Wittenberg und Pretzsch im Januar in vollem Gange. Errington (1963) weist histologisch nach, daß die Spermatogenese in Iowa/USA Mitte Dezember einsetzt. Strautmann (1963) konnte in Südkasachstan am Ili eine Hodenvergrößerung Ende Dezember beobachten. Als allgemeinen Beginn der Gonadenentwicklung der Männchen nach der Gonadenruhe gibt er Januar an. Beer und Meyer (1951) betrachten den Februar als Entwicklungsbeginn der männlichen Bisams in Wisconsin/USA.

Van Acken (1980 mündlich an Hoffmann) beobachtete bei Köln/BRD, daß die Hodenentwicklung bei Bisams in stehenden Gewässern früher beginnt als in fließenden. Dieser Hinweis sollte bei weiteren Untersuchungen zur Problematik der Gonadenentwicklung der *Ondatra z. zibethica* unbedingt berücksichtigt werden.

Von Miegel (1952) stammen Beobachtungen, daß adulte Männchen erst in Brunst versetzt werden, wenn auch die Weibchen brünstig sind. Während dieser Phase kann das Hodenvolumen um das 12fache gegenüber der Hodenruhe ansteigen. Nach der Vorbrunst im Januar und Februar und der erheblichen Hodenvergrößerung ab März kommt es zum Hodengewichts- bzw. -volumenmaximum im April (Sludskij 1948), im April bis Mai (Strautmann 1963, Miegel 1952, Beer und Meyer 1951) bzw. im Mai (Becker 1970, van Koersveld 1953, zitiert nach Becker 1970).

Da nach Miegel (1952) zum Zeitpunkt des Hodengewichtsmaximums schon Regressionserscheinungen an den Samenkanälchen nachweisbar sind, darf dieser Zeitraum nicht als Maximum der Spermatogenese aufgefaßt werden.

2.3.3. Vergleiche zwischen Ein- und Zweijährigen

Die von Becker (1970) für zweijährige Tiere des Berliner Raumes und Südbayerns angegebenen Maximalwerte des Hodenvolumens im Mai liegen deutlich niedriger als bei Einjährigen im Juni. Das können auch Schwarz und Smirnof (1960) bestätigen, indem sie bei Untersuchungen der Hodengewichte im Juni höhere Werte bei Einjährigen im Vergleich zu Zweijährigen fanden. Untersuchungen von Beer und Meyer (1951) in Wisconsin/USA ergaben, daß hier die Hodengewichtszunahme (relatives Hodengewicht bzgl. Körpergewicht) der Zweijährigen schneller verläuft als bei den Einjährigen, so daß die zweijährigen Bisammännchen vermutlich etwa einen Monat früher ihre volle Fortpflanzungskondition erreichen.

Van Koersveld (1953, zitiert nach Becker 1970) unterschied in seinen Untersuchungen Jung- und Alttiere nach der Körperlänge. Über die Ermittlung der durchschnittlichen Hodengröße konnte er feststellen, daß die Hoden der Einjährigen im Februar stark zunehmen und im April ihr Maximum erreichen, bei den Zweijährigen dagegen der Hodeninhalt deutlich im Januar zunimmt und im Mai Maximalwerte zeigt. Die Frage, ob die Alterseinteilung nach der Körperlänge der Tiere als eindeutiges Kriterium anzunehmen ist, bleibt offen. Van Koersveld gibt als einziger der hier zitierten oder wiederzitierten Autoren ein Hodenmaximum für Bisams, die im Vorjahr geboren wurden, für April an.

Es bedarf weiterer Untersuchungen, ob und unter welchen Voraussetzungen zeitliche Differenzen zwischen dem Spermatogenesebeginn und Hodengewichtsmaximum bei Ein- und Zweijährigen auftreten. Daraus resultiert dann auch die Klärung der Frage, ob sich die Gonaden bei Zweijährigen schneller entwickeln, wie die Untersuchungen von Beer und Meyer (1951) ergaben. Becker (1970) konnte dies für die Population von Südbayern nicht bestätigen. Errington (1963) betont, daß bei besonders günstigen Nahrungsbedingungen ("better fed") die Hodenentwicklung der Adulten einen Monat früher als normal beginnt. Lavrov (1957) bestätigt die etwas zeitiger einsetzende Spermatogenese bei Adulten.

3. Weibchen

3.1. Juvenile Individuen

3.1.1. Gonadenentwicklung

Die Darstellung der Entwicklung der weiblichen Gonaden basiert meist in den verschiedenen Publikationen auf der Untersuchung hinsichtlich der Länge des Uterus oder des Gewichtes der Ovarien bzw. auf dem Nachweis gravider Tiere. Dazu sei besonders auf die Literatur von Miegel (1952 und 1955) hingewiesen. Die in diesen Arbeiten dargelegten Ergebnisse unter anderem makroskopischer Untersuchungen sind maßgebend für das Verständnis des Fortpflanzungsgeschehens der *Ondatra z. zibethica*.

Sehr aufschlußreich ist auch die schon oben zitierte Arbeit von Beer und Meyer (1951), bei der allerdings nur zahlenmäßig geringes Material untersucht wurde.

Beer und Meyer zeigen, daß im Gegensatz zum Hodenwachstum die Wachstumsrate der Ovarien der Wachstumsrate des Körpergewichtes bei Juvenilen bis Dezember gleicht. Eine bedeutende Gewichtszunahme der Ovarien ist im Februar, ein Maximum Ende März zu beobachten. Zu diesem Zeitpunkt konnten aber noch keine corpora nachgewiesen werden.

Das Uterusgewicht pro Einheit des Körpergewichtes nimmt im Zeitraum von der Geburt bis November/Dezember ab, erhöht sich etwas bis Februar und nimmt im März signifikant zu.

Nach Sludskij (1948) kann man im Herbst (September/Okttober) Juvenile und Adulte ganz eindeutig an der Uterushornlänge und -breite unterscheiden.

3.1.2. Geschlechtsreife und gravide juvenile Individuen

Da die Ovarienwachstumsrate mit der Körperwachstumsrate im Sommer des Geburtsjahres zunimmt (Beer und Meyer 1951), wäre es möglich, daß juvenile Weibchen gravid werden können. Die in Abschnitt 3.1.1. dargestellte Entwicklung des Uterus verweist allerdings darauf, daß die Gravidität bei Juvenilen nicht generell vorkommt, sondern, wie Korff und Maier (1917), Ulbrich (1980) und Miegel (1952) betonen, nur unter besonders günstigen Bedingungen (Ulbrich spricht direkt von Witterung) bzw. durch den eventuellen Einfluß einer Spätsommertrockenheit oder durch Populationskrisen (Errington 1963).

Vom Juli bis Spätherbst konnte Becker (1970) bei seinen Untersuchungen in Berlin und Bayern eine geringe Zahl *Ondatra z. zibethica* mit auffällig entwickeltem Uterus oder auch teilweise mit Embryonen feststellen. Aliev (1969) bestätigt gravide Weibchen im Geburtsjahr für zentrale und südliche Gebiete der UdSSR. In Kasachstan beobachtete Sludskij (1948) ab August Jungtiere mit geöffneter Vagina. Allerdings ist dies kein eindeutiges Kriterium zur Bestimmung der tatsächlichen Gravidität, da die geöffnete Vagina nicht nur bei der ersten Paarung, sondern wie bei der Hausmaus auch bei der Brunst von selbst vorliegen kann (Sludskij 1948).

Werden juvenile Weibchen gravid, so kann es bis zu zwei Würfen im Geburtsjahr kommen (Miegel 1952, DDR, Errington 1963, Iowa/USA, Lavrov 1957, UdSSR).

Die graviden Juvenilen in nördlichen Regionen der UdSSR begründet Lavrov (1957) mit einer Zufälligkeit.

Das minimale Geschlechtsreifealter wird von den hier zitierten Autoren mit drei, vier bzw. fünf Monaten angegeben.

3.2. Adulte Individuen

3.2.1. Gonadenentwicklung

Das relative Ovariengewicht der adulten Weibchen nimmt ab Februar zu und weist im März einen Pik auf. Zu diesem Zeitpunkt fehlen noch die corpora. Das Maximum des relativen Ovariengewichtes liegt im Mai, wobei jetzt alle untersuchten Ovarien corpora aufweisen (Beer und Meyer 1951).

Die Uterusentwicklung nach der Ruhezeit setzt im Februar ein und erreicht ihren Höhepunkt nicht vor Juni (Beer und Meyer 1951).

Nach den Untersuchungen von Beer und Meyer in Wisconsin/USA können die ersten Weibchen nicht vor April gravid werden. In Kasachstan erfolgt die erste Paarung meist Anfang März (Sludskij 1948). Hier wurde auch eine gleichzeitige Entwicklung der Fortpflanzungsorgane bei Männchen und Weibchen von *Ondatra z. zibethica* beobachtet. Nach Becker (1973) setzt die Fortpflanzungsbereitschaft im Frühjahr bei Weibchen jedoch zwei bis drei Wochen später ein als bei Männchen.

Auf den deutlichen Einfluß des Klimas auf die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane weist Hoffmann (1958) aufgrund seiner Untersuchungen in der DDR hin: Im allgemeinen setzt die Entwicklung im Februar ein. Bei besonders milden winterlichen Temperaturen scheint diese auch schon früher zu beginnen, so daß Ejakulatfunde im Ausnahmefall schon im Januar gemacht werden konnten. Es besteht hierbei aber noch keine völlige Klarheit darüber, ob die im Winter begatteten Weibchen auch immer konzipieren, austragen und erfolgreich aufziehen, vermerkt Becker (1973) dazu. Ulbrich (1930) kann diese Frage für Süddeutschland bejahen.

Miegel (1952) stellte fest, daß adulte Weibchen zu jeder Jahreszeit eine große Anzahl Primär- und Sekundärfollikel aufweisen, dagegen aber nur eine geringe Zahl an Tertiärfollikeln. Die Reifung der Follikel geht ständig vor sich, sie platzen aber erst nach der Paarung, so daß man bei *Ondatra z. zibethica* eine provuzierte Ovulation annehmen muß (Miegel 1955). Allerdings ist der Zeitraum zwischen Begattung und Ovulation unbekannt.

Becker (1970) vermutet, daß außer der Ovulation eventuell auch die Implantation der befruchteten Eier durch ungünstige Umweltbedingungen beeinflussbar und daher für eine verzögerte Trächtigkeit verantwortlich zu machen ist. Dabei hält es Becker wie auch Miegel (1952) für möglich, daß durch plötzlich einsetzende Kälte keine Ovulation erfolgt und sich die reifungsbereiten Follikel zurückbilden. Dadurch könnte auch die Beobachtung frühzeitiger Paarungen aber sehr viel späteres Erscheinen der graviden Weibchen bei dazwischenliegenden Schlechtwetterphasen im Frühjahr erklärt werden (Becker 1970). Die Rückbildungsmöglichkeit der Follikel und die einen reichlichen Monat später einsetzende Entwicklung der weiblichen Gonaden gegenüber den männlichen lassen Miegel (1952) bei den Weibchen von *Ondatra z. zibethica* eine größere Empfindlichkeit speziell gegenüber Kälte vermuten.

Über einen zeitlich differenzierten Beginn des Gonadenwachstums im Vergleich adulter und juveniler Weibchen ist wohl nichts bekannt. Da die Geschlechtsreife bei Weibchen, wie im Abschnitt 3.1.2. dargelegt wurde, durchschnittlich schon mit drei bis

fünf Monaten erreicht wird, ist es sehr wahrscheinlich, daß hinsichtlich des Gonadenwachstums nach der Ruhepause keine wesentlichen Unterschiede zwischen Adulten und Juvenilen auftreten.

3.2.2. Gonadenregression

Im Juli nimmt das relative Ovariengewicht sehr deutlich ab und weist im November ein Minimum auf, wobei nach den Untersuchungen von Beer und Meyer (1951) im November auch noch einmal ein geringes Maximum auftritt. Zur Klärung dieser zuletzt genannten Erscheinung müßten unserer Meinung nach weitere Forschungen angestellt werden, da es sich hier um ein von nur fünf adulten Bisams gewonnenes Ergebnis handelt. Auch die Uterusregression setzt im Juli ein und hält bis November an (Beer und Meyer 1951). Bis Februar folgt die Gonadenruhe. Auf die spätesten Wurfmöglichkeiten wird im Abschnitt 4.2. eingegangen.

3.2.3. Graviditätsdauer

Die unterschiedlichen Angaben zur Dauer der Gravidität sind Tabelle 4 zu entnehmen. So legte Brown (1936, zitiert nach Miegel 1952) nach Untersuchungen im Zoologischen Garten Philadelphias die Graviditätsdauer mit 21 Tagen fest, Miegel (1952) dagegen in der DDR mit 28 bzw. 30 bis 32 Tagen. Die Untersuchungen von Gersdorf (1971) in der BRD ergaben eine Tragzeit von 28 bis 30 Tagen. Für das Gebiet der DDR kann man durchschnittlich 30 Tage annehmen (Miegel 1955).

Ob die differierenden Angaben aus unterschiedlichen Methoden resultieren oder inwieweit bestimmte Faktoren, wie z. B. direkter Klimaeinfluß, Photoperiode und nutritive Bedingungen ausschlaggebend sind, müßte eingehend untersucht werden. Da aus Miegels Ausführungen nicht hervorgeht, ob die Untersuchungen von Brown auch an der Nominatform oder einer anderen Bisam-Unterart vorgenommen worden sind, kann über Browns Ergebnis nicht diskutiert werden. Handelt es sich aber um die auch in Europa verbreitete Unterart, was auf Grund der Verbreitung der Unterarten in den USA anzunehmen ist, liefert diese Angabe zur Graviditätsdauer der Bisamratte einen interessanten Anknüpfungspunkt zur Betrachtung fortpflanzungsbiologischer Parameter unter natürlichen und tiergärtnerischen Bedingungen, was wiederum zu Rückschlüssen in physiologischer Hinsicht führen könnte.

4. Dauer der Fortpflanzungsperiode

4.1. Beginn der Fortpflanzungsperiode

Die ersten Paarungen finden unmittelbar nach der Schneeschmelze oder dem Eisaubruch statt (Sludskij 1948, Kirgisische ASSR, Korff und Maier 1917, Bayern und Böhmen, Aspisoff 1955, Europa, zitiert nach Becker 1970).

Viele Autoren beschäftigen sich mit der Frage nach Einflußfaktoren auf den Beginn der Fortpflanzung im Frühjahr. So erbrachten Vergleiche zwischen dem Fortpflanzungsgeschehen von *Ondatra z. zibethica* in der Waldsteppe und Tundra (Schwarz und Smirnov 1960, UdSSR) den Nachweis, daß im Norden die Fortpflanzungsperiode einen Monat später einsetzt. Strautmann (1963) verweist darauf, daß nach warmen Wintern die Fortpflanzungsperiode in Kasachstan bis zu einem Monat eher beginnen kann. Ebenso gibt Korsakov (1959, zitiert nach Strautmann 1963) eine Differenz von zwei Monaten zwischen dem ersten Wurf des Jahres in Westsibirien (Kursk, Omsk) und Südkasachstan an. Diese zeitlichen Abwandlungen sind offenbar durch das örtliche Klima bedingt, wie auch Becker (1973) aus seinen Untersuchungen in Bayern und Berlin schlußfolgert. Er bemerkt weiterhin, daß das Tempo des einmal eingesetzten Entwicklungsablaufes, der bei einem Teil der Individuen im Süden beschleunigt, im Norden dagegen verzögert wird, regional unterschiedlich ist.

4.2. Beendigung der Fortpflanzungsperiode

Nach den Untersuchungen von Ulbrich (1930) wird das Ende der Fortpflanzungsperiode im September erreicht, d. h. mit dem letzten Wurf zu diesem Zeitpunkt. Becker (1973) konnte am 21. und 26. 10. 1964 Weibchen mit frischen Uterusnarben in seinem Berliner Untersuchungsgebiet nachweisen. Er vermutet dabei einen Zusammenhang zu der hohen Lufttemperatur im Spätsommer und Herbst des angegebenen Jahres. Weitere Anhaltspunkte zur Frage des Temperatureinflusses auf die Dauer der Fortpflanzungsperiode geben verschiedene Autoren. Sie beschreiben, daß bei Untersuchungen in unterschiedlichen Regionen die Tiere im Norden zeitiger das Ende der Spermatogenese bzw. des Fortpflanzungsgeschehens erreichen (Forbes 1942, Maryland/USA, zitiert nach Becker 1973).

Nach Miegel (1952) beenden die Tiere mit verzögertem Spermatogenesebeginn diese auch zu einem späteren Zeitpunkt. Bei Männchen, die nicht häufig schnell hintereinander kopuliert haben, nimmt das Gewicht der Nebenhoden langsamer ab, so daß man also unter Umständen auch noch im Herbst Spermien im Nebenhoden finden kann.

Über Untersuchungen hinsichtlich der Abhängigkeit der Kopulationshäufigkeit bei *Ondatra z. zibethica* ist uns nichts bekannt. Ergebnisse hierzu wären sehr aufschlußreich und könnten zur weiteren Klärung der Fragen bezüglich des Fortpflanzungsgeschehens beitragen.

5. Fertilität

5.1. Vorbemerkungen

Die Fertilität (Fortpflanzungspotential) wird durch die Zahl der Nachkommen ausgedrückt. Da in der dieser Literaturstudie angeschlossenen Arbeit Aussagen zur Population der Bisams getroffen werden sollen, muß hierbei die Fertilität des einzelnen Organismus und die der Population betrachtet werden. Daraus leitet sich ab, daß sich die hierzu notwendigen Untersuchungen unter anderem auf die Wurfzahl, Wurfgröße, Dauer der Fortpflanzungsperiode und Eintritt der Geschlechtsreife beziehen müssen.

Die zuletzt genannten zwei Gesichtspunkte wurden schon in den vorhergehenden Abschnitten behandelt, so daß im folgenden speziell auf die den Publikationen entnommenen Ergebnisse zur Wurfzahl (Zahl der Würfe eines Weibchens während einer Fortpflanzungsperiode) und Wurfgröße (Zahl der Embryonen eines Weibchens pro Wurf) eingegangen werden soll.

5.2. Wurfzahl

Die Bestimmung der Wurfzahl kann unter anderem durch die Ermittlung der Zahl der Uterusnarben, durch Beobachtungen oder Größenvergleiche der Jungtiere vorgenommen werden. Eine Wertung der einzelnen Methoden wäre nur in Verbindung mit den entsprechenden Untersuchungsbedingungen gerechtfertigt. Hinsichtlich der Fehlerquellen bei der Ermittlung über die Uterusnarben möchten wir auf die Arbeit von Becker (1973) hinweisen. Oftmals bleiben die Methoden in den Publikationen unerwähnt, so daß ein Vergleich zwischen Ergebnis und Methode nicht angestellt werden kann.

Nach Pustet (1942), Miegel (1952), Lavrov (1957) und Errington (1963) können juvenile Weibchen bis zu zwei Würfe im Geburtsjahr bringen (siehe Abschnitt 3.1.2.).

Wie Tabelle 4 entnommen werden kann, differieren die Angaben zur Wurfzahl adulter Bisams beträchtlich. Über die Vielfalt der diese Unterschiede hervorruhenden Faktoren besteht noch keine Klarheit. Auf das Alter der adulten Graviden gehen leider die wenigsten Autoren, wie Lavrov (1957) und Becker (1973) im Zusammenhang mit

der Wurfzahl ein. Da allgemein zur Altersgrenze von *Ondatra z. zibethica* recht unterschiedliche Auffassungen bestehen, wären Untersuchungen zur Wurfzahl in Abhängigkeit vom Alter der Adulten äußerst aufschlußreich.

Zahlreiche Untersuchungen behandeln regionale Beeinflussung. So können u. a. Lavrov (1957) und Becker (1973) unterschiedliche Wurfzahlen in Abhängigkeit von der geographischen Lage der Untersuchungsgebiete bestätigen (Tabelle 1).

Tabelle 1. Wurfzahl und geographische Lage

Autor	Untersuchungs- gebiet	Geographische Lage	Wurfzahl
Becker (1973)	Berlin	zw. 52 und 53° n. Br.	2
	Südbayern	ca. 48° n. Br.	3, selten 4
Lavrov (1957)	Tjumensker Gebiet	zw. 56 und 57° n. Br.	1 bis 2
	Kuban-Niederung	ca. 45° n. Br.	3

Lavrov (1957) vermerkt dazu, daß in Europa die Fruchtbarkeit durch die Wurfzahl bestimmt wird und somit in den nördlichen Gebieten geringer ist als in den südlichen. Bezüglich der Wurfzahl wird diese Erscheinung in Nordamerika bestätigt. Hodgson (1927, zitiert nach Lavrov 1957) bemerkt dazu, daß im Süden der USA wesentlich höhere Wurfzahlen auftreten als im Norden der USA. Allerdings handelt es sich hierbei um verschiedene Unterarten.

Wie auch Becker (1970) für Berlin kann Heck (Michel 1915, zitiert nach Hoffmann 1958) nach Untersuchungen im Berliner Zoologischen Garten zwei Würfe pro Jahr feststellen. Dagegen ermittelten Akkermann (1975) für Westphalen (Dümmer See) ein bis drei, Blaszyk (1964, zitiert nach Akkermann 1975) im Weser-Ems-Gebiet und Gersdorf (1971), BRD, drei oder ausnahmsweise auch vier Würfe. Ulbrich (1930), Sachsen, schreibt von dreimaligem Werfen adulter Tiere. Für Sachsen-Anhalt fand Miegel (1952) eine durchschnittliche Wurfzahl von vier. Nach denselben Untersuchungen können im genannten Raum auch fünf, teilweise sogar sechs Würfe jährlich erscheinen.

Als die Wurfzahl beeinflussende Parameter, die mit der geographischen Lage des Biotops gekoppelt sein können, nennt Errington (1963) Trockenheit, Hunger oder auch die Populationsdichte.

Ulbrich (1930) vermerkt allgemein hinsichtlich der geographischen Gegebenheiten, daß es in Niederungen häufiger zur Fortpflanzung kommt als im Gebirge. Da er dazu keine Zahlenangaben macht, kann dieser Hinweis nicht zu Vergleichen hinzugezogen werden.

Lavrov (1957) vermutet, daß die Lebensbedingungen größeren Einfluß auf die Wurfzahl als auf die Wurfgröße haben. So bewirken speziell die durch Trockenheit hervorgerufenen verringerten Nähreigenschaften der Pflanzen und großer Wasserverlust des Körpers im Sommer eine Depression der Geschlechtstätigkeit, d. h., es kommt zu einer zeitweiligen Inhibierung des Fortpflanzungsreflexes. Strautmann (1963) ist der Meinung, daß die Fruchtbarkeit im allgemeinen nicht vom Klima abhängig ist. Nur bei der Austrocknung der Gewässer wären nach seinen Beobachtungen diesbezügliche Veränderungen zu registrieren. Korsakov (1966) konnte anhand seiner Untersuchungen in der ariden Zone Westsibiriens eine Abhängigkeit der Wurfzahl als auch der Wurfgröße vom Wasserregime feststellen. Hoher, konstanter Wasserstand, der auch gewährleistet, daß die Bisamburgen bzw. -baue während der Fortpflanzungsperiode unverändert bleiben, führt zu durchschnittlich 2,6 Würfen pro Weibchen und

Jahr, abnehmender Wasserstand oder Austrocknung zu zwei bis 2,3. Ohne darauf einzugehen, ob die Wurfgröße, Wurfzahl oder beides gemeint sind, schreibt Abaschkin (1966), daß nach seinen Beobachtungen an einem See Westsibiriens bei mittlerem Wasserstand das Fruchtbarkeitsmaximum liegt.

Zu Fragen des Vitaminhaushaltes und der Fertilität sei auf die Arbeit von Schwarz und Smirnoff (1969) hingewiesen.

5.3. Wurfgröße

5.3.1. Superfötation und Resorption

Zur Problematik der Superfötation hat Miegel (1955) umfangreiche Untersuchungen angestellt. *Ondatra z. zibethica* hat einen uterus bicornis und damit besonders günstige Voraussetzungen für die Superfötation, da ein Uterushorn freibleiben kann und nach nochmaliger Kopulation zur Einnistung der befruchteten Oozyten zur Verfügung steht.

Resorptionserscheinungen, die vor allem durch die während der Gravidität einwirkenden Faktoren, wie Schlechtwetterperioden, Kaltwettereinbruch, Hochwasser, zu hohe Bestandsdichte oder Nahrungsmangel (Hoffmann 1974) hervorgerufen werden können, sind äußerst selten beobachtet worden. Lavrov (1957) und Becker (1973) sind der Ansicht, daß dadurch keine bedeutenden Verluste hinsichtlich der ausgebrachten Würfe entstehen. Dennoch ist durch das Absterben und Resorbieren von Embryonen eine weitere Möglichkeit für eine sich daran anschließende Superfötation gegeben (Miegel 1955).

Durch histologische Untersuchungen wies Miegel (1955) nach, daß nach der Befruchtung alle Bläschenfollikel atretisch werden, die Tertiärfollikel sich jedoch weiterentwickeln. Speziell in der letzten Graviditätswoche bilden sich viele Primär- und Sekundärfollikel. Zum nochmaligen Decken kommt es demnach speziell in der vierten Woche der Gravidität.

Die Wahrscheinlichkeit der nochmaligen Begattung wird bei einigen Nagern durch dichtes Beieinanderleben erhöht, wie bei Kaninchen (Rabl 1915 und Stieve 1952, beide zitiert nach Miegel 1955) und Feldhasen (Stieve 1952, zitiert nach Miegel 1955) nachgewiesen werden konnte. Aussagen zur Häufigkeit der Superfötation bei Bisamratten sind uns nicht bekannt.

Aufgrund der Seltenheit bisher beobachteter Resorptionen kann man annehmen, daß bei der Bestimmung der Wurfgröße keine gravierenden Unterschiede zwischen den Ermittlungen durch Zählen der Uterusnarben, wobei hinsichtlich der Narbengröße Superfötation festgestellt werden kann, oder durch Registrierung der lebenden und toten Nestlinge unmittelbar nach der Geburt auftreten. Die Methode, von der Zahl der Juvenilen auf die Wurfgröße zu schließen, ist aufgrund der relativ hohen Sterblichkeit der Nestlinge mit Fehlern behaftet.

5.3.2. Durchschnittliche Wurfgröße

5.3.2.1. Vorbemerkungen

In Publikationen zur Fortpflanzung von *Ondatra z. zibethica* steht immer wieder die Frage nach der Art und Weise der Abhängigkeit der Wurfgröße. Diesbezügliche Betrachtungen umfassen folgende, in vielfältigem Zusammenhang stehende Gesichtspunkte:

- Alter und physiologischer Zustand der Weibchen,
- Wurfzeiten während einer Fortpflanzungsperiode,
- geographische Lage des Habitats.

5.3.2.2. Einflußfaktoren auf die Wurfgröße

5.3.2.2.1. Alter und physiologischer Zustand der Weibchen

Während Ulbrich (1930) nur allgemein von einer Abhängigkeit der Wurfgröße vom Alter der graviden Weibchen spricht, besteht nach Laboruntersuchungen Kings (zitiert nach Errington 1963) eine umgekehrte Korrelation zwischen dem Alter der Muttertiere und der Wurfgröße. Dies dürfte allerdings nur bei ausgewachsenen Adulten zutreffen, denn Ermittlungen einiger Autoren ergaben, daß gravide Juvenile geringere durchschnittliche Wurfgrößen bringen als Adulte (Tabellen 2 und 4).

Tabelle 2. Wurfgröße und Alter der Muttertiere

Autor	Gebiet	Durchschnittliche Wurfgröße		
		Juvenile	Adulte Einjährige	Zweijährige
Hoffmann 1958	DDR	5,2	6,5	5,5
Miegel 1952	DDR	3—4	7,0	4—5
Becker 1973	BRD	5,2	6,7	5,5
Gersdorf 1971	BRD	5,2	6,7	5,5
Troostwijk 1976	Niederlande	5,2	6,5	5,5

Die in Tabelle 2 angeführten Daten bestätigen die oben erwähnte Feststellung von King. Bei Juvenilen liegt die durchschnittliche Wurfgröße im Vergleich zu den Werten der einjährigen Adulten um mindestens ein Jungtier niedriger. Strautmann (1963) ermittelte in Kasachstan niedrigere Wurfgrößen bei Weibchen, die im September/Oktobre des Vorjahres geboren worden waren, sowie bei kranken Adulten. Schwarz und Smirnof (1960) stellten nach Untersuchungen in der Waldsteppe und Tundra der UdSSR fest, daß es keine Differenzen zwischen der Wurfgröße zum ersten Mal werfender Weibchen und Weibchen, die schon mehrmals geworfen hatten, gibt.

5.3.2.2.2. Wurfzeiten während einer Fortpflanzungsperiode

Die Ansichten einiger Autoren über differierende Wurfgrößen im Jahresgang sind geteilt (Tabelle 3).

Tabelle 3. Wurfgröße und Wurfzeit

Autor	Gebiet	Wurfgröße		
		I. Wurf	II. Wurf	III. Wurf
Akkermann (1975)	BRD	6,2	6,5	(6,5)
Kratochvil (1956, zitiert nach Akkermann 1975)	Böhmen	7,8	8,5	
Sludskij (1948)	Südkasachstan	8,0	9,0	7,0
Olsen (1958, zitiert nach Akkermann 1975)	Manitoba	6,5	7,9	6,0

Wie auch die Autoren der Tabelle 3, ist Pustet (1949) der Meinung, daß die Wurfgröße zum Herbst hin abnimmt, was Miegel (1952) bestätigt. Hoffmann (1958) dagegen hat aufgrund seiner mehrjährigen Untersuchungen in Sachsen-Anhalt die Auffassung, daß die Embryonenzahl je Wurf über die gesamte Fortpflanzungsperiode vom Frühjahr bis Herbst konstant bleibt, was allerdings nicht auf Signifikanzen geprüft wurde.

5.3.2.2.3. Geographische Lage des Habitats

Eine Übersicht der Wurfgrößen verschiedener Verbreitungsgebiete Nordamerikas und Europas stellte Errington (1963) zusammen. Eine dementsprechende Abhängigkeit der Wurfgröße von der geographischen Lage des Untersuchungsgebietes muß in Nordamerika primär auf die dort siedelnden verschiedenen Unterarten von *Ondatra zibethica* zurückgeführt werden, wie Lavrov (1957) betonte. Für Europa lehnt Lavrov (1957) eine geographische Abhängigkeit der Wurfgröße bei *Ondatra zibethica* ab. Mallach (1970) verweist bei der Begründung differierender Wurfgrößen zwischen Bayern und anderen Gebieten auf abiotische und trophische Faktoren der unterschiedlichen Habitate. Statistisch gesicherte Unterschiede der Wurfgröße verschiedener Untersuchungsgebiete werden von Becker (1973) angeführt. Ulbrich (1930) nimmt an, daß Klimata und deren Auswirkungen auf die Flora zu differierenden Embryonenzahlen pro Wurf führen können. Akkermann (1975) vermerkt aufgrund seiner Beobachtungen am Dümmer See (BRD), daß Trockenheit und Nahrungsmangel scheinbar im allgemeinen ein verringertes Fortpflanzungspotential nach sich ziehen. Auch Errington (1963) vermutet eine Beeinflussung der Wurfgröße durch Trockenheit. Die Abhängigkeit der Wurfgröße von der Höhe des Wasserstandes untersuchten u. a. Korsakov (1966) und Abaschkin (1966).

B) Mortalität, Sexilität und Alter

1. Vorbemerkungen

Die Untersuchungsmethoden zur Mortalität und Sexilität können recht unterschiedlich sein und werden in den Publikationen auch nicht immer erwähnt. Zur Bestimmung über die Fangzahlen haben vor allem die Jahreszeit in biologischer, klimatischer und hydrologischer Hinsicht sowie die Fangmethode großen Einfluß.

Eine weitere Einflußgröße bei der Bestimmung der Mortalität und Sexilität ist in der Altersstruktur der Population zu sehen, auf die aufgrund der nur in relativ wenigen Publikationen erwähnten Aussagen hierzu auch nur kurz eingegangen werden kann. Eine der Hauptbedingungen für das Fortbestehen einer Population ist das adaptive Reagieren auf die jahreszeitliche Veränderung der Lebensbedingungen. Dieses Reagieren ist von verschiedenen Faktoren abhängig, wobei Schwarz und Smirnoff (1960) als wichtigsten Faktor das Alter der Tiere sehen.

Eine deutliche Abhängigkeit der Sexilität von der Populationsdichte, wie man auch bei anderen Arvicoliden feststellte, wies Hoffmann (1958) nach. In Komarovs Arbeit (1966) werden u. a. Fragen zur Abhängigkeit der Mortalität von der Populationsdichte angeschnitten. Alle angeführten Faktoren sind für sich und miteinander so vielseitig, daß sich die folgenden Ausführungen größtenteils nur auf einige, verschiedenen Publikationen entnommene Daten und Meinungen beziehen.

2. Mortalität und Sexilität

2.1. Embryonen

Miegel (1952) erbrachte den Nachweis, daß bei juvenilen Graviden ein Teil der Keimlinge vorzeitig abstirbt. Ebenso wird betont, daß sich in der zweiten Hälfte der Brunstperiode, also ab Juli, die Keimlingsmortalität, die nach Akkermann (1975), Dümmer See/BRD, im Durchschnitt bei 5,8 % liegt, bei adulten Graviden erhöht. Nach Becker 1969, zitiert nach Akkermann (1975) ist das vorgeburtliche Geschlechterverhältnis nahezu 1 : 1 (49,7 % männliche Embryonen, $n = 449$).

2.2. Nestlinge

Die Nestlingsmortalität wird von Akkermann (1975) mit 6,5 %, von Reeves und Williams (1956) mit 11 % und von Becker (1973) mit 60 % angegeben, wobei die Ergebnisse Beckers auf einen sehr großen Stichprobenumfang zurückgehen.

King (1935, zitiert nach Errington 1963) ermittelte in Laboruntersuchungen eine durchschnittliche Mortalität von 1,2 % pro Wurf. Errington (1963) unterstreicht, daß neugeborene Bisams als nahezu Poikilotherme zu bezeichnen sind. Die Mortalität der Nestlinge als auch der etwas älteren Tiere gehen seiner Meinung nach vorrangig auf Erkältung und Pneumonie zurück.

Die postembryonale Entwicklung liegt nach Untersuchungen von Schwarz und Smirnoff (1960), UdSSR, im Süden bei höheren Werten als im Norden. In Iowa/USA ermittelte Errington (1963) von 147 Neugeborenen 61,2 % Männchen und 39,8 % Weibchen. Im Alter von weniger als zwei Wochen liegt dann das Verhältnis bei 54,1 % Männchen und 45,9 % Weibchen. Gashwiler (1950, zitiert nach Errington 1963), USA, stellte bei zwei bis 28 Tage alten Bisams ($n = 392$) 59,4 % Männchen fest. Beer und Truax (1950), USA, fanden bei Nestlingen in der Entwicklungszeit bis 100 g Körpergewicht die Männchen mit 53,4 % ($n = 820$), bei Nestlingen, die schwerer als 100 g sind, mit 58,3 % ($n = 392$) vertreten. Nach Hoffmann (1958) ergeben die nestjungen Männchen 56,3 % ($n = 388$).

2.3. Immature Subadulte

Für Immature gibt Akkermann (1975) eine Sterblichkeit mit 6,1 %, Sludskij (1948) mit 33,4 bis 62,0 % (Untersuchungen vom Sommer bis Herbst) an.

Komarovs Ergebnisse, die aus Untersuchungen von 1951 bis 1962, jeweils im Zeitraum Mai bis November, in Ostsibirien resultieren, liegen zwischen 26 und 79 %, wobei die hohe Mortalität durch einen sehr kalten Sommer bedingt ist. Von November bis Mai gibt der Autor eine Mortalität der Subadulten mit 13 bis 15 % an (Komarov 1965). Meinert und Diemer (1977) beweisen ebenfalls eine von der Temperatur abhängige Mortalität der Juvenilen nach der Nestlingszeit. Nach Hoffmann (1958) liegt der Geschlechteranteil der Subadulten bei 56,3 %, nach Beer und Truax (1950) bei 57,3 %, nach Errington (1963) bei 56,3 % Männchen.

2.4. Adulte und Altersgrenze

Über 12 Jahre hat Komarov (1965) eine Mortalität der Adulten von 25 bis 54,4 %, die Untersuchungen liefen jeweils von Mai bis November, festgestellt. Troostwijk (1976) meint, daß 50 % aller in einem Jahr geworfenen Bisams nach einem Jahr nicht mehr leben, nach Korsakov und Šilo (1967) liegt dieser Anteil bei 75 bis 80 %.

Die von verschiedenen Autoren publizierten Altersgrenzen sind in Tabelle 4 zusammengefaßt. Daher kann man annehmen, daß *Ondatra z. zibethica* in Mitteleuropa bis zu drei Jahren alt werden kann.

Adulte weisen in Wisconsin im Herbst laut Untersuchungen von Beer und Truax (1950) eine Sexilität von 49,5 % Männchen auf. Nach Untersuchungen an Lebendfängen konnten diese Autoren nachweisen, daß mit 56,5 % Männchen am Herbst- und Winterfang und mit 72,3 % Männchen am Fang während der Fortpflanzungsperiode die Sexilität der Fangzahlen im Laufe eines Jahres schwankt. Wie von Anderson (1947) aufgezeigt wird, liegt die Sexilität bezüglich der Fangzahlen in Minnesota, Wisconsin, Iowa und Illinois mit über 50 % bei den männlichen Bisams.

Tabelle 4. Reproduktionsdaten (Übersicht)

Autor	Gebiet	Wurfzahl/a	Juvenile	Wurfgröße		ϕ	Wurfzeit	Hauptwurfzeit
				Ein-jährige	Zwei-jährige			
Hoffmann 1958	DDR		5,2	6,5	5,5	6,8	März bis September ¹	
Miegel 1952	DDR	4–5 (6)	3,5	7,0	4,5			Ende Mai: 85–95 % gravid
Akkermann 1975	BRD (Westphalen)	1–3				6,2 ⁴ 6,5		
Becker 1973	Westberlin Südbayern	2 3–4	5,2	6,7	5,5	6,27 6,79	Mitte März bis August	Mai/Juni ²
Blaszyk 1964 (Akkermann 1975)	BRD (Weser-Ems)	2–3 (4)						
Gersdorf 1971, 1976	BRD	2–3	5,5	6,7	5,5	6,1 ³	März bis Juli, einzeln auch später	
Mallach 1970	BRD (Bayern)					6,9		
Meinert	BRD (Stuttgart)	4				6,0		
Diemer 1977								
Ulbrich 1930	Deutschland	3				7,5	April bis September	
Kratochvil 1956 (Akkermann 1975)	ČSSR					I. W.: 7,8 II. W.: 8,5		
Troostwijk 1976	Niederlanden	3	5,2	6,5	5,5	6,3	März bis September ⁵	
Vincent, Quere 1972 (Becker 1973)	Frankreich	2 (4)						
Warwick 1940 (Errington 1963)	England					7,0		
Artimo 1960 (Troostwijk 1976)	Finnland					6,8		
Hannelius 1948 (Hoffmann 1958)	Finnland	3						
Marcström 1964 (Troostwijk 1976)	Schweden					7,2		
Lavrov 1957	UdSSR	N: 1–2 ⁶ S: 3				8,0		

35 Hercynia 20/3	Al'tsul' 1963	UdSSR (NW-RSFSR)	1,6			8,0		
	Aliev 1968	UdSSR (Dagest. SSR)	N: 1 ⁶ S: 2			7,5	Frühjahr bis August/September	
	Gisenko 1965	UdSSR (Mittlerer Dnepr)	2-4	5,1	7,5	6,6	Mitte April bis Ende Oktober	
	Korsakov 1966	UdSSR	2,6					
	Korsakov 1974	(Westibirien)	bzw. 2-2,3 ⁷					
	Komarov 1965	UdSSR (Ostsibirien)					Anfang Juni bis Ende August	
	Česnakov 1967	UdSSR (Ob)	2					
	Schwarz, Smirnoff 1960	UdSSR (Waldsteppe Waldtundra)	2 (3)				I. W./a: 20. bis 30. 4. Ende Juni/ Anfang Juli	
	Sludskij 1948	UdSSR (Südkasachstan)	4		I. W.: 8,0 II. W.: 9,0 III. W.: 7,0	7,9	Ende März bis September	Mai
	Strautmann 1963	UdSSR (Kasachstan)	2-3					
	Naumov 1941 (Sludskij 1948)	UdSSR (Südukraine)	2-3 (4)					
	Dobrowolskij 1937 (Sludskij (1948)	UdSSR (Burjatisch- Mongolische SSR)	3					
	Dawaa, Stubbe, Doržvaa 1977	Mongolische VR (Bulgan-gol)				7,7	Anfang April bis Anfang Oktober (SW; Doržvaa, Dipl.-Arbeit)	
	Forbes, Enders 1940 (Errington 1963)	USA (Maryland)	2-5, meist 3					
	Lautz 1917 (Hoffmann 1958)	USA (Maryland)	3-5			7,0	.	
	Schmidt 1938 (Strautmann 1963)	USA (Maryland)		4,4				
	Beer, Truax 1950	USA (Wisconsin)	2-3				März bis September	
	Errington 1963	USA (Iowa)	3	5,3		6,35 bis 8,45	April bis August	Juni

Tabelle 4 (1. Fortsetzung)

Autor	Gebiet	Wurfzahl/a	Wurfgröße		Zwei-jährige	ϕ	Wurfzeit	Hauptwurfzeit
			Juvenile	Ein-jährige				
Stuck 1928 (Strautmann 1963)	USA (Louisiana)		3,84					
O'Neil 1949 (Errington 1963)	USA (Louisiana)					5,5 ³		
Reeves	Rocky Mountains	2				6,6	Mai bis Mitte	Ende Mai
Williams 1956	Dingle Swamp	3					August	
Stevens 1953 (Errington 1963)	Kanada (Mackenzie Delta)	2 (3)						

Anmerkungen zu Tabelle 4:

¹ Zeitspanne für den Fang gravider Weibchen.² Zeitspanne für den maximalen Fang gravider Weibchen.³ ϕ – ermittelt aus Wurfgrößen der Adulten.⁴ I. Wurf/a: ϕ 6,2 Embryonen; alle weiteren Würfe ϕ 6,5 Embryone.⁵ Laktationszeit.⁶ N: Norden; S: Süden.⁷ Maximaler bzw. minimaler Wasserstand.

Die hier angeführten Werte können lediglich als Anhaltspunkte gelten. Für wissenschaftliche Vergleiche müssen die weiteren Erläuterungen der einzelnen Autoren berücksichtigt werden.

3. Alter

3.1. Altersstruktur

Für November ermittelte Akkermann (1975) am Dümmer See/BRD bei 118 Tieren ein Verhältnis Adulter zu Juvenilen von 1 : 1. Folgende Angaben für den prozentualen Anteil Juveniler im Herbst werden von ihm zitiert: Arata (1959) 43 %, Gashwiler (1950) 57 %, Beer und Truax (1950) 78 %.

Sehr ausführliche Untersuchungen stellte Becker (1967 und 1977) zu dieser Thematik in Berlin und Südbayern an. Danach besteht die Population im Herbst und darauffolgenden Frühjahr vorwiegend aus Tieren der vergangenen Wurfperiode. In dem sich anschließenden Herbst nimmt der Anteil dieser Generation ab, und im Frühjahr des dritten und letzten Lebensjahres beteiligt sich nur noch ein geringer Teil am Fortpflanzungsgeschehen, wobei etwa 15 % dieser besprochenen Generation leben.

Wie aus den Vorbemerkungen zu dieser Thematik und der Darlegung verschiedener Parameter einer Populationsstruktur hervorgeht, spielt der Einfluß des Alters der Tiere eine bedeutende Rolle, speziell hinsichtlich des Fortpflanzungsgeschehens und der Populationsdynamik. Deshalb wäre es sehr wichtig, auch am Fangmaterial gezielte Untersuchungen in dieser Hinsicht anzustellen. Bezüglich der Wahl der Methode sei auf die Publikationen von Becker (1967) hingewiesen. Der Autor erwähnt unter anderem, daß im Vergleich zu amerikanischen Populationen diese scheinbar die gleiche Zusammensetzung aufweisen, wie er sie durch seine Beobachtungen in Berlin und Südbayern beschreiben konnte, obwohl sich die Fangmethoden seiner Untersuchungen von denen der amerikanischen unterscheiden.

3.2. Alter und Entwicklung

Die Ansichten zur Entwicklung der Juvenilen aus den Würfen eines Jahres sind geteilt. Akkermann (1975) spricht vom kontinuierlichen Wachstum, wobei auch die Tiere der Spätwürfe nicht schneller wachsen als Bisamratten, die im Frühjahr geboren wurden. Aus Vergleichen der Herz-, Leber-, Nieren-, Nebennieren- und Dünndarmgewichte zwischen gleichaltrigen Tieren des I. und II. Wurfes geht allerdings hervor, daß die Tiere des II. Wurfes eine erhöhte Vitalität aufweisen (Schwarz und Smirnof 1960, UdSSR). Eine Interpretation könnte nach Meinung der Autoren im Alter und den nutritiven Verhältnissen der Muttertiere liegen. In Anlehnung an die Bemerkung bezüglich des adaptiven Reagierens auf jahreszeitliche Veränderungen in Abhängigkeit vor allem des Alters der Tiere sei hier auf die geringere Reaktionsfähigkeit Älterer im Vergleich zu Jüngeren vermerkt (Schwarz und Smirnof 1960).

Auch bei *Arvicola terrestris* können sich die im Spätherbst geworfenen Tiere besser an Nahrungs- und Temperaturveränderungen anpassen als Tiere vom Frühjahrswurf. Damit ist für die zuerst genannten ein Überwintern in größerer Zahl und ein besserer Zustand bei Beginn der Paarungsperiode gesichert (Schwarz, Parlinin, Sjusjumova 1957, zitiert nach Schwarz und Smirnof 1960).

4. Zusammenfassung

Den Publikationen zu diesem Thema ist zu entnehmen, daß die embryonale Anlage eine Sexilität von nahezu 1 : 1 aufweist. Die Mortalität vor der Geburt und während der ersten Lebenswochen liegt anscheinend bei weiblichen Embryonen höher, so daß bis zum Herbst des Geburtsjahres der Anteil der männlichen jungen Bisamratten überwiegt. Über die Sexilität dieser Generation im folgenden Frühjahr sind uns keine Aussagen bekannt.

Zur Lebenserwartung stellte Becker (1967) nach Untersuchungen über die Entwicklung einer Generation in Berlin fest: Im Geburtsjahr sinkt diese bis September/Okttober, bleibt bis Januar/Februar etwa konstant und nimmt bei Beginn der Fortpflanzungsperiode wieder

ab. Bis September/Oktobre ist eine konstante Lebenserwartung zu verzeichnen, die anschließend sinkt. Die hohe Mortalität im Herbst (Oktober/November) und im Frühjahr (Februar/März) ist zeitlich mit dem Beginn der hormonellen Umstellung gleichzusetzen. Becker betont außerdem: „So ist es offenbar weder die Fortpflanzungsperiode als solche noch der Winter mit seinen Klimaumbilden, welche Krisenzeiten für die Bisamratte darstellen, sondern die Vorbereitung auf diese Lebensphasen sind Perioden, die lebensverkürzend auf die Tiere einwirken.“

Hinzu kommt, daß durch die Herbst- und Frühjahrswanderungen Verluste zu verzeichnen sind (Becker 1967). Während dieser Wanderungen, an denen die männlichen Bisamratten eine höhere Aktivität zeigen als die Weibchen (Akkermann 1975), sind die Männchen gegenüber den Weibchen in erhöhtem Maße Prädatoren und anderen Gefahren ausgesetzt, so daß der Weibchenanteil meist im Frühjahr nach der Geburt überwiegt. Beer und Truax (1950) vertreten allerdings die Auffassung, daß die veränderte Sexilität auf Todesursachen in Verbindung mit den Revierkämpfen zurückgeht. Weitere Untersuchungen und Interpretationen zum Wanderungsgeschehen und Sozialleben werden unter anderem durch Haugen (1944), Steiniger (1976) und Gersdorf (1976) gebracht.

Eine Vielzahl von Autoren legen die höchste Altersgrenze bei 36 Monaten fest. Nach Becker (1967) erreichen etwa 15 % einer Generation die Fortpflanzungsperiode in ihrem dritten Lebensjahr.

D a n k s a g u n g

Allen, die durch Literaturhinweise diese Arbeit unterstützt haben, sei an dieser Stelle gedankt, speziell Herrn Max Hoffmann, langjähriger Beauftragter für die Bekämpfung der Bisamratte in der DDR, dessen Bibliographien (1-6) eine wesentliche Voraussetzung zur Fertigstellung dieser Studie waren.

S c h r i f t t u m

- Abaškin, S. A.: Vlijanie vodnogo rezima na razmescenie i dinamika cislennosti ondatry na vodoemach razlicnyh tipov. Vopr. zoologii, Material 3, sovesc. zool. sibiri. (1966) 167-168.
- Akkermann, R.: Untersuchungen zur Ökologie und Populationsdynamik des Bisams (*Ondatra zibethicus* L.) an einem nordwestdeutschen Verlandungssee. III. Verhalten und Populationsdynamik. Z. angew. Zool. 62 (1975) 281-338.
- Aliev, F.: Population structure of the muskrat, *Ondatra zibethica* (L. 1766), and its numerical fluctuations in USSR. Säugetierkundl. Mitt. 17 (1969) 152-155.
- Al'tsul, M. B.: Biologija andatry na severo-zapade RSFSR, i faktory, opredeljajuscie ee cislennost'. Promyslovaja fauna i ochotmice chozjajstvo Jakutii, Cev. Zap. RSFSR 2 (1963) 3-41.
- Anderson, J. M.: Sex ratios and weights of southwestern Lake Eriemuscrats. J. Mammal. 28 (1947) 391-395.
- Aschoff, J.: Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. Stud. gen. 8 (1955) 742-776.
- Aschoff, J.: Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. 15 (1958) 1-30.
- Becker, K.: Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethica* L.). I. Altersaufbau von Populationen der Bisamratte. Zool. Beitr., N. F. 13 (1967) 369-396.
- Becker, K.: Populationsstudien an Bisamratten *Ondatra zibethica* L. II. Geschlechterverhältnis. Zool. Beitr., N. F. 15 (1969) 363-373.
- Becker, K.: Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethica* L.). III. Fortpflanzungszyklus der Männchen. Z. angew. Zool. 57 (1970) 211-227.
- Becker, K.: Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethica* L.). IV. Fortpflanzungsbiologie der Weibchen. Z. angew. Zool. 60 (1973) 343-363.
- Becker, K.: Ein Beitrag zur Populationsdynamik der Bisams (*Ondatra zib.*). Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N. F.) 17 (1977) 14-17.

- Beer, J. R., und R. K. Meyer: Seasonal changes in the endocrine organs and behavior patterns of the muskrat. *J. Mammal.* **32** (1951) 173–191.
- Beer, J. R., und W. Truax: Sex and age ratios in Wisconsin muskrats. *J. Wildl. Manag.* **14** (1950) 323–331.
- Česnakov, M. M.: Nekororye voprosy ekologii i chozjajstvennogo ispozovanija ondatry v pojme reki Obi (chanty-Mansijkij Nacional'nyi ocrug. isdatel'stvo ekonomica, Moskva 1967.
- Christian, J. J.: Endocrine factors in population regulation. In: Biosocial mechanisms of population regulation. Cohen, Malpass, Klein, Yale University Press, New Haven and London 1980.
- Dawaa, N., M. Stubbe und O. Doržvaa: Die Bisamratte *Ondatra zibethica* (L., 1758) in der Mongolischen Volksrepublik. *Beitr. z. Jagd- und Wildforschung X* (1977) 342–352.
- Errington, P. L.: Muskrat populations. Iowa State University Press 1963.
- Gersdorf, E.: Beobachtungen an in Gefangenschaft gehaltenen Bisams. *Z. angew. Zool.* **58** (1971) 29–42.
- Gersdorf, E.: Der Bisam und andere Wühltiere am Wasser. Schriftenreihe des Kuratoriums für Wasser- und Kulturbauwesen (26) **IV** (1976) 196 S.
- Gwinner, E.: Lichtsensor steuert Jahresrhythmik. *Naturwiss. Berlin* **61** (1974) 9.
- Haugen, A.: Highway mortality of wildlife in Southern Michigan. *J. Mammal.* **25** (1944) 177–184.
- Hoffmann, M.: Die Bisamratte. Akadem. Verlagsgesellsch. Geest & Portig K.-G., Leipzig 1958.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 1. Nachtrag. Akad. Verl., Halle 1967.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 2. Nachtrag (nur die Zitate aus der UdSSR). *Z. angew. Zool.* **59** (1972) 383–418.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 3. Nachtrag. *Z. angew. Zool.* **60** (1973) 113–175.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 4. Nachtrag. *Z. angew. Zool.* **63** (1976) 187–239.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 5. Nachtrag. *Z. angew. Zool.* **64** (1977) 143–191.
- Hoffmann, M.: Bibliographie der Bisamratten (*Ondatra*)-Literatur, 6. Nachtrag. *Z. angew. Zool.* **68** (1981) 199–230.
- Hoffmann, M.: Ein Beitrag zur Populationsdynamik der Bisamratte (*Ondatra zibethicus*). *Z. angew. Zool.* **61** (1974) 385–394.
- Komarov, A. B.: Čislennosti i structura populjacii ondatry. Problemy ondatrovodstva, Materialy naučno-proizvodstvennogo soveščanija po ondatrovostvu, Zentrosojuz VNII ZP, Moskva 1965, 24–26.
- Korff, G., und H. N. Maier: Bericht über eine Reise zum Studium der Bisamratte in Bayern und Böhmen. *Allg. Fisch. Ztg.* **32** (1977) und *Prakt. Bl. Pflanzenbau Pflanzenschutz* **15** (1917).
- Korsakov, G. K.: Plotnost' populjacii/ondatry v raznych častjach areala i opredeljajšee ee factory. Materialy naučno-proizvodstvennogo Soveščanija po ondatrovodstvu, Zentrosojuz VNII ZP, Moskva 1965, 27–72.
- Korsakov, G. K.: Strukturnye i končestvennye ismenenija v populjacii ondatry v svjazi s usychaniem vodoemov v aridnoj zone zapodnoj sibiri. *Vopr. zoologii, Tomsk, Tomskij – Kn.-T* (1966) 200–201.
- Korsakov, G. K.: Dinamika naselenija *Ondatra zibethica* L. (Rodentia) v SSSR i pričiny, ee obuslavlivaju šee. *ITC. – 1. Mezduar. terriol. kongr. Moskva (6.–12. 6. 1974) I* (1974) 293–294.

- Korsakov, G. K., und A. A. Šilo: K voprosu o vnutrividovych vzaimootnošenijach ondatry. Sbornik naučno-techničeskoj informacii (ochota, pusina, dič') 17 (1967) 9–19.
- Lavrov, N. P.: Akklimatizacija ondatry v SSSR. Isdatelstvo centrosujuza, Moskva 1957.
- Mallach, N.: Untersuchungen über die Fruchtbarkeit der Bisams (*Ondatra zibethica* L.). Nachr.-Bl. Pflanzenschutz DDR 22 (1970) 91–92.
- Meinert, G., und B. Diemer: Die Vermehrung der Bisams in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Gesunde Pflanzen 29 (1977) 200–202.
- Miegel, B.: Die Biologie und Morphologie der Fortpflanzung der Bisamratte (*Ondatra zibethica* L.). Z. f. Morphol. Anat. Forschung 58 (1952) 531–598.
- Miegel, B.: Über Superfötation bei der Bisamratte (*Ondatra zibethica* L.). Z. mikrosk.-anat. Forsch., Leipzig 61 (1955) 82–92.
- Pustet, A.: Die Bekämpfung der Bisamratte in Deutschland im Jahre 1939/40. Nachr.bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst 12 (1941) 25–32, Nr. 4.
- Reeves, H. M., und R. M. Williams: Reproduction, size and mortality in the Rocky Mountains muskrat. J. Mammal. 37 (1956) 494–500.
- Schwarz, G. S., und V. S. Smirnov: Zur Physiologie und Populationsdynamik der Bisamratte in der Waldsteppe und im Hohen Norden. Zool. Jb. Syst. 87 (1960) 363–386.
- Sludskij, A. A.: Ondatra i akklimatizacija ee v Kazachstane. Isdatelstvo akademii nauk Kazachskoj SSR, Alma-Ata 1948.
- Steiniger, B.: Beiträge zum Verhalten und zur Soziologie der Bisams (*Ondatra zibethica* L.). Z. Tierpsychol. 41 (1976) 55–79.
- Strautmann, E. J.: Ondatra v Kasachstane. Isdatelstvo akademii nauk Kazachskoj SSR, Alma-Ata, 1963.
- Troostwijk, W. J. D.: The muskrat (*Ondatra zibethicus* L.) in the Netherlands, its ecological aspects and their consequences for man. Proefschrift ter verkrijging van de graad van doctor in de wiskunde en natuurwetenschappen aan de Rijksuniversiteit te Leiden, 1976.
- Ulbrich, J.: Die Bisamratte. Verlag Heinrich, Dresden 1930.

Dipl.-Biol. Christiane Knechtel
Humboldt-Universität Berlin
Sektion Biologie
Bereich Verhaltenswissenschaften
DDR - 1040 Berlin
Invalidenstraße 43

Dr. Rudolf Piechocki
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Sektion Biowissenschaften
Wissenschaftsbereich Zoologie
DDR - 4020 Halle (Saale)
Domplatz 4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Piechocki Rudolf, Knechtel Christiane

Artikel/Article: [Zur Fortpflanzungsbiologie, Mortalität, Sexilität und Alter der Bisamralle 259-278](#)