

# Über die morphologischen und geographischen Beziehungen zwischen *Mustela putorius* und *Mustela eversmanni*<sup>1</sup>

Von W. G. HEPTNER

Eingang des Ms. 13. 5. 1964

Während der letzten Jahrzehnte hat sich in der westlichen Literatur die Vorstellung, der Steppeniltis, *Mustela (Putorius) eversmanni* Lesson, 1827, und der europäische Iltis, *Mustela (Putorius) putorius* Linnaeus, 1758<sup>2</sup>, gehörten einer Art an, einen immer festeren Platz erobert. Demzufolge soll der erste mit der Gesamtheit seiner Rassen, einschließlich *larvata* und *tiarata*, nur eine östliche Unterartengruppe von *Mustela putorius* sein. Dieser Standpunkt wird in Arbeiten regionalen Charakters (ZIMMERMANN 1959; VAN DEN BRINK, 1958, u. a.) wie auch in der „Checklist of Palaearctic and Indian Mammals“ (ELLERMAN & MORRISON-SCOTT, 1951) vertreten. Besonders das letzte Werk hat zur Einbürgerung dieser Ansicht beigetragen.

Den Grund zu einer solchen Vorstellung legte ПОЦОК (1936) in einer Revision der Iltisse. Dort beschrieb er die Form *Putorius putorius aureus*, die seiner Meinung nach Merkmale von „*P. putorius*“ und „*P. eversmanni*“ in sich vereinte.

Die Beschreibung erfolgte nach einem Exemplar, das seinerzeit durch LATASTE an das British Museum gekommen war und, wie ПОЦОК annahm, aus Kasan stammte. Das war der Hauptbeweggrund zur Vereinigung der beiden Arten, die nach einer verbreiteten Auffassung geographisch vikariieren.

Die sowjetischen Systematiker haben die beiden Iltisse immer, auch dann noch, als sich die breite Artkonzeption voll durchgesetzt hatte, als gesonderte Arten angesehen und vertreten diesen Standpunkt bis heute. Die Verschiedenheit der Auffassungen hat ihre Ursache wohl nicht nur in dem größeren morphologischen Material, das den sowjetischen Systematikern zur Verfügung stand. Ihnen ist auch mehr über die biologischen Besonderheiten der beiden Arten unter den verschiedenartigsten Lebensbedingungen — von der Taiga und den Wüsten bis ins Hochgebirge — und über ihre Wechselbeziehungen in freier Wildbahn bekannt. In letzter Zeit sehen auch einige mitteleuropäische Taxonomen (BAUER, 1960; KRATOCHVIL, 1962), offensichtlich nicht unbeeinflusst von der in der Sowjetunion vertretenen Ansicht, die beiden Iltisse als selbständige Arten an.

In der vorliegenden Arbeit wird nach einer neuen Revision des Problems — teilweise an Hand neuen Materials — versucht, diese Auffassung zu begründen, wobei außer morphologischen vorwiegend auch geographische und einige ökologische Gesichtspunkte ins Feld geführt werden.

Zunächst ist hervorzuheben, daß europäischer Iltis und Steppeniltis, gleich aus welcher Gegend sie stammen, mit einigen seltenen Ausnahmen (s. u.) nach Einzelmerkmalen wie auch nach einem Merkmalskomplex stets deutlich zu trennen sind. Außerlich unterscheidet sich der Steppeniltis dadurch, daß der Grundton der Fellfärbung nicht durch die schwarzen Grannen, wie bei *M. putorius*, sondern durch die helle Unterwolle bestimmt wird. Der dunkle Anflug, der von den dunklen Enden der Grannen herrührt, ist schwach ausgeprägt und mitunter nicht schwarz, sondern bräun-

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. K. ZIMMERMANN zu seinem 70. Geburtstag in Freundschaft gewidmet.

<sup>2</sup> Die Revision einiger Arten der Mustelinae ergibt, daß eine selbständige Gattung *Putorius* nicht vertretbar ist und die Iltisse bestenfalls als Untergattung der Gattung *Mustela* (inklusive *Arctogale*, *Kolonocus*, *Lutreola*) anzusehen sind.

lich oder gar rötlich. Die Färbung der Unterwolle ist heller als bei *M. putorius* und kann fast oder ganz weiß sein (einer der russischen Trivialnamen lautet „weißer Iltis“). Die Grundfärbung ist daher hell- bis strohgelb oder fast weiß mit leichtem ockerfarbigem Anflug, besonders in den vorderen Körperpartien. Die Grannen sind am Hinterrücken wie überhaupt in den hinteren Körperregionen etwas stärker entwickelt und deutlicher zu bemerken, aber insgesamt schwach ausgeprägt. Beim europäischen Iltis hingegen schimmert die helle Unterwolle nur unter den dichten schwarzen Grannen hervor. In allen Unterarten ist der Steppeniltis heller als der europäische.

„Maske“, wie Kopfzeichnung überhaupt, können beim Steppeniltis gut ausgeprägt sein; häufig aber sind sie schwach ausgebildet, und in einigen Fällen bleiben von der dunklen Maske nur schwer wahrnehmbare Spuren, und Kopf, meist auch Hals und Schultern sind dann ganz oder fast weiß. Die Unterseite ist beim Steppeniltis im mittleren Teil hell; dunkle Felder (schwarze und braune) erfassen nur die Brust zwischen den Vorderbeinen und dem hinteren Teil des Bauches mit der Leistenengegend. Die Beine sind, wie bei *M. putorius*, schwarz oder schwarzbraun.

Alle diese Färbungsbesonderheiten des Steppeniltis variieren individuell, teils mit dem Alter (mit zunehmendem Alter werden die Iltisse, besonders vom Kopf her, heller) und auch geographisch. Eine Form ist ziemlich lebhaft ockerfarben (*amurensis*). Dagegen ist die Färbung von *M. putorius* relativ beständig.

Der Schwanz ist beim Steppeniltis im Gegensatz zum europäischen nicht ganz schwarz, sondern nur in der Endhälfte oder im Enddrittel (variiert geographisch). Die Schwanzfärbung ist das bekannteste und deutlichste äußere Bestimmungsmerkmal für die beiden Iltisarten.

Der Schädel des Steppeniltis ist grobgefügt und schwer — massiver als bei *M. putorius*. Er ist relativ breit, mit breiter Hirnkapsel und, besonders hinten, weit auseinandergestellten Jochbögen. Insgesamt wirkt er breiter und kürzer als der von *M. putorius*, vor allem im Bereich der Hirnkapsel. Die Mastoidbreite ist, im Gegensatz zum europäischen Iltis, größer — meist bedeutend größer — als die halbe Condylbasallänge. Cristae, wie die gesamte Schädelkulptur, sind stärker ausgeprägt. Die Jochbogenbreite übertrifft gewöhnlich die Mastoidbreite. Zwischen den Jochbögen ist die Hirnkapsel sehr schmal und langezogen. Ihre Seiten laufen im postorbitalen Bereich nicht parallel wie bei *M. putorius*, sondern nähern sich zu einer Verengung und divergieren dann wieder. An der Einschnürung ist die Schädelbreite merklich, bei alten Tieren bedeutend geringer als die Interorbitalbreite (bei *M. putorius* gleich oder fast gleich). Die Nasenöffnung ist gewöhnlich nicht seitlich zusammengedrückt, die Enden der Pterygoid-Fortsätze bilden keine stark nach außen gebogenen Haken. Als seltene individuelle Abweichung, die bei *M. putorius* nie beobachtet wurde, kommt eine knöcherne Vereinigung des Pterygoid-Fortsatzes mit der bulla tympanica vor (wie bei *Vormela*). Das Zahnsystem entspricht dem des europäischen Iltis, ist aber kräftiger, besonders Eck- und Reißzähne sind massiver. Im Zusammenhang damit ist auch der Unterkiefer etwas robuster. Deutlichster und bekanntester Unterschied der beiden Arten ist der Postorbitalbereich.

Alles in allem stellt der Steppeniltis nach seiner Schädelstruktur eine gut ausgeprägte weitere Etappe der Spezialisierung auf carnivore Lebensweise dar. Die starke Ausbildung der Cristae weist ebenso wie die Postorbitalverengung auf eine stärker entwickelte Kau-(Fang-)Muskulatur hin. Das steht anscheinend in gewissem Zusammenhang mit der Beutegröße. Haupt-Beuteobjekt des europäischen Iltis sind Kleinnager und Amphibien, z. T. Vögel; für die Ernährung des Steppeniltis sind größere Tiere, Ziesel, typisch; in einigen Gegenden können sogar Murmeltiere, zumindest junge, gejagt werden.

Charakteristisch sind die Unterschiede in der Altersvariabilität des Schädels. Bei jungen Steppeniltissen ist die Postorbitalverengung schwach ausgeprägt, je jünger das

Tier, um so unbedeutender ist sie, ja sie kann ganz fehlen. Auf dieser Altersstufe ähneln sich die Schädel der beiden Arten weitgehend. Bei verschobenen Altersrelationen bleibt die Ähnlichkeit noch einige Zeit erhalten — der Schädel eines halbwüchsigen Steppeniltis ähnelt im Bereich zwischen den Jochbögen dem eines älteren europäischen Iltis. Im weiteren werden die Unterschiede durch Verengung des Postorbitalbereiches und Bildung einer „Einschnürung“ krasser, die Artmerkmale deutlicher. Das beruht vor allem auf Veränderungen am Schädel des Steppeniltis, die stärker sind, schneller verlaufen und länger anhalten als beim europäischen Iltis. Dadurch sind die Unterschiede im Schädelbau junger und alter Tiere größer als bei *M. putorius*. Im Prinzip entspricht der Schädel eines erwachsenen europäischen Iltis dem eines nicht voll erwachsenen Steppeniltis, er trägt also gewisse infantile Züge.

Die Variationsbreite ist bei *M. eversmanni* größer als bei *M. putorius*, was aus dem längeren Wachstum wie auch aus der stärkeren geographischen Variabilität der ersten Art resultiert. Bedeutend ist auch der Sexualdimorphismus in den Maßen — die Körperlänge der ♀♀ macht im Mittel 85 bis 90% derjenigen der ♂♂ aus, das Gewicht beträgt nur 45–50%. Entsprechend deutlich sind auch die Schädelunterschiede — bei ♀♀ ist der Schädel kleiner und leichter. In Westsibirien kommen als exotypische individuelle Abweichungen „Riesen“-Iltisse vor. Wenn die maximale Körperlänge „normaler“ Iltisse bei 40–45 cm liegt, so erreicht sie bei solchen Tieren bis zu 75 cm. Insgesamt sind die Schädelunterschiede zwischen den beiden Iltisarten beträchtlicher als zwischen *M. lutreola* und *M. vison*<sup>3</sup>, ja sogar größer als zwischen *M. putorius* und *M. lutreola*.



Abb. 1. Die Schädel von *M. (P.) putorius* und *M. (P.) eversmanni*; Aufsicht. Sie stammen von alten, etwa gleichaltrigen Tieren — das Exemplar des Steppeniltis aus dem Alai-Tal (zwischen Alai- und Transalai-Gebirge, Mittelasien), des europäischen Iltis aus dem Moskauer Gebiet. Material des Zoologischen Museums der Moskauer Universität

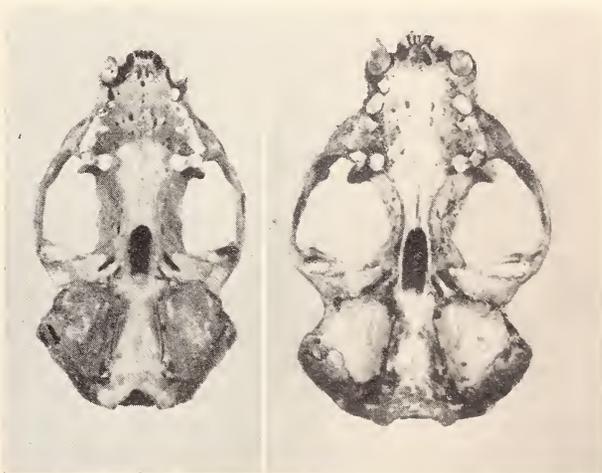


Abb. 2. Die gleichen Schädel wie Abb. 1, von unten gesehen

*M. putorius* und *M. eversmanni* stellen rein morphologisch ein Artenpaar dar, vergleichbar *M. lutreola* und *M. vison*. In beiden Fällen ist eine stärker (*M. vison*) und eine schwächer spezialisierte Art vorhanden, wobei das Paar *M. putorius* — *M. eversmanni* kraniologisch stärker spezialisiert ist als *M. lutreola* — *M. vison*. Gerade Stellung und Besonderheiten der beiden letzten Arten sprechen gegen eine selbständige Gattung *Putorius*. Natürlichen Charakter erhält diese Gattung auch dadurch nicht, daß man *M. lutreola* und *M. vison* einbezieht (STROGANOW, 1960). *M. sibirica* verbindet *M. lutreola* nach kraniologischen Kennzeichen mit den übrigen *Mustela* bis zu *M. nivalis*.

Hybridisation zwischen *M. putorius* und *M. eversmanni* in freier Wildbahn stellt in unserem Land anscheinend keine ausgesprochene Seltenheit dar<sup>4</sup>. Das kann jedoch kein Argument für ihre artliche Vereinigung sein, sind doch aus freier Natur Mischlinge auch zwischen *M. putorius* und *M. eversmanni* und sogar *M. putorius* und *M. sibirica* bekannt, also zwischen Formen, über deren Artselbständigkeit keinerlei Zweifel besteht.

Nebenbei bemerkt müßte bei einer Vereinigung beider Iltisarten in eine vom morphologischen Standpunkt her auch die amerikanische *M. nigripes* Aud. et Bachm. einbezogen werden.

Für die artliche Selbständigkeit beider Iltisse sprechen auch geographische und teilweise ökologische Gesichtspunkte, obwohl man zuerst vikariierende Formen vor sich zu haben glaubt. Das Areal des europäischen Iltis ist relativ klein, bedeutend geringer als das des Steppeniltis und ziemlich streng auf Europa beschränkt. In großen Zügen kann es wie folgt umschrieben werden<sup>5</sup>. Die Nordgrenze beginnt in Südost-Norwegen bei 60° nördl. Breite, erreicht in Schweden bei 60° die Ostseeküste, verläuft in Finnland längs des 64. Breitengrades, schneidet die Grenzen der Sowjetunion in Karelien etwa bei 62°40' nördl. Breite und steigt dann bis Kem am Weißen Meer an (65° nördl. Breite). Längs der Küste des Weißen Meeres zieht sie sich nach Osten bis zur Mündung des Mesen (bei 66° n. B., nördlichster Verbreitungspunkt der Art), von hier nach Süden zum Oberlauf des Mesen, dann zum Oberlauf der Wytschegda (bei 63°) und zum Ural bei 58° n. B.

Die Ostgrenze verläuft den Ural entlang westlich Swerdlowsk bis 53° n. B. Hier wird sie zur Südgrenze und trifft auf die Wolga südlich vom Samara-Bogen. Den Fluß entlang zieht sie sich etwa bis Saratow und geht dann längs des Don bis Zimljanskaja. Von hier aus beschreibt die Grenze eine große Schleife nach Süden, die Steppen des westlichen Vorkaukasus etwa bis 45° n. B. einbeziehend. Weiter nach Westen verläuft sie längs der Küste des Asowschen und Schwarzen Meeres; die Krim und südliche Teile der Taurischen Steppen (nördlich der Krim) gehören nicht zum Areal. In Südeuropa umfaßt das Areal Rumänien, ganz Bulgarien, den Norden Jugoslawiens, Italien außer Sizilien und Er-Riff in Marokko. Die Westgrenze wird durch die europäische Atlantikküste von Gibraltar bis zum Oslo-Fjord gebildet. Auch England gehört zum Verbreitungsgebiet (Irland und die Mittelmeerinseln sind nicht besiedelt).

Somit umfaßt das Areal Wald- und Waldsteppen-, z. T. die Steppenzone und Kulturlandschaften. In der Waldzone und Waldsteppe ist die Art gemein und ihre Verbreitung im allgemeinen kontinuierlich. Nur geschlossene große Waldmassive wer-

<sup>3</sup> Wie sich bei der Akklimatisierung von *M. vison* in der UdSSR gezeigt hat, handelt es sich im Gegensatz zu den weitverbreiteten Ansichten um „gute“ Arten. Aus gemeinsamen Vorkommensgebieten, wo *M. vison* *M. lutreola* verdrängt (vernichtet), sind keine natürlichen Hybriden bekannt, wie auch Kreuzungsversuche in Pelztierfarmen erfolglos waren.

<sup>4</sup> Die Pelzfachleute haben sogar eine besondere Bezeichnung „Iltis-Tumak“ für diese Blendlinge. Der Terminus „Tumak“ wird von Jägern für Hybriden gebraucht, z. B. Mischlinge zwischen *Lepus timidus* und *Lepus europaeus*.

<sup>5</sup> Die unten angeführten Arealbeschreibungen sind stark vereinfacht und stellen einen kurzen Auszug aus den Unterlagen zum 2. Band der „Säugetiere der Sowjetunion“ dar.

den gemieden, wohingegen Ackergebiete und menschliche Siedlungen, besonders im Norden, Anziehungskraft ausüben. Die Verbreitung in Steppen ist ungleichmäßig, sporadisch, an Siedlungen und vor allem Flußtäler gebunden. Der europäische Iltis dringt in die südrussischen Steppen von Norden her längs der Flußläufe ein. Seine Dichte ist in Steppengebieten niedrig; in den ciskaukasischen Steppen, beispielsweise, tritt er sehr selten auf. Sein Vorkommen muß hier mancherorts sogar angezweifelt werden.

Zoogeographisch gesehen ist das Areal des europäischen Iltis sehr charakteristisch. Etwas vereinfacht handelt es sich für Osteuropa um das Areal einer tertiären Art, die im Pleistozän aus der europäischen UdSSR und den angrenzenden Gebieten in die west- und südeuropäischen Refugien zurückgedrängt war und sich nach der Eiszeit nach Osten ausbreitet und dabei offensichtlich ihr früheres Areal oder einen Teil davon wiederherstellt. Jedenfalls ist *M. putorius* in Osteuropa eine westeuropäische Art, ein Einwanderer aus dem Westen (der Iltis ist nicht die einzige Säugerart dieses Typs in der Russischen Ebene).

Auch gegenwärtig ist das Areal des europäischen Iltis dynamisch. Es gibt Hinweise auf sein Vordringen in den Ural und die jenseits des Ural gelegenen Gebiete, bestätigte Angaben fehlen jedoch. Bezüglich seiner Ausbreitung nach Nordosten und besonders nach Norden verfügen wir dagegen über klare Kenntnisse. So hat der Iltis nach Überwindung der Karelichen Landenge (zwischen Finn. Meerbusen und Ladogasee) im Jahre 1879 schon 1940 ganz Südfinnland erobert, wo sein Vordringen alljährlich registriert wurde (KALELA, 1940, 1952). Stark hat sich die Grenze in Karelien beiderseits des Onega-Sees nach Norden verschoben. So war *M. putorius* 1866 nur vom Südwestufer des Sees bekannt, drang aber von 1930/32 bis 1956 in Karelien mehr als 300 km vor und hat sich jetzt noch weiter ausgebreitet. In den gleichen 20 bis 25 Jahren bewegte er sich längs der Onega etwa 300 km nach Norden, längs der nördl. Dwina von Schenkursk bis Archangelsk, also 320 km (Luftlinie). An der Kama tauchte er Ende der 20er Jahre in Höhe des 60. Breitengrades auf und drang in 22 bis 25 Jahren etwa 300 km nach Norden und Nordosten vor (Luftlinie). Die Ausbreitungsgeschwindigkeit beträgt im Mittel 10 bis 12 km pro Jahr.

Die Gründe für diese Dynamik sind wohl im Roden der Wälder, im Vordringen des Ackerbaus nach Norden und in der Ausweitung der menschlichen Ansiedlungen zu suchen. Jedoch dringt der Iltis auch in Räume vor, in denen sich die natürlichen Bedingungen nicht oder wenig verändert haben. Anscheinend spielt auch das wärmere Klima während der letzten 100 Jahre und besonders während der letzten Jahrzehnte (seit den 20er Jahren) eine Rolle. Der Iltis ist ja nicht die einzige Art, die ihr Areal in der genannten Richtung ausdehnt! Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die jetzt zu beobachtende Ausbreitung des Iltis die Fortsetzung einer historischen Tendenz — ihre Schlußetappe — darstellt.

Im Gegensatz zum europäischen Iltis liegt das Areal des Steppeniltis hauptsächlich in Asien. Es ist bedeutend größer und hat komplizierte Umrisse, die in Zentral- und Ostasien noch ungenügend erforscht sind. Die Ostgrenze beginnt auf dem linken Ufer des Amur und zieht sich nach Süden durch die Mandschurei, deren östliche Teile ausklammernd, zum Golf von Tschili, dann längs der Ozeanküste und zum mittleren Unterlauf des Hoangho, anschließend nach Südwesten zur großen Windung des Jangtsekiang, den 30. Grad nördlicher Breite ein wenig überschreitend (südlichstes Vorkommen der Art). Hier verläuft sie als Südgrenze nach Westen, kreuzt die Oberläufe der großen ostasiatischen Flüsse, zieht sich längs des Himalaja (fehlt in Nepal) durch Ost-Kashmir und das Karakorum-Gebirge ins Alai-Tal (zwischen Alai- und Transalai-Gebirge). Im Pamir kommt der Iltis nicht vor. Unter Einbeziehung der Gebirgsketten der Alai-Gruppe und des Tian-Schan verläuft die Arealgrenze an deren Fuß entlang, umgibt die Kisyl-Kum-Wüste von Osten, verläuft weiter längs des Südufers des Aral-

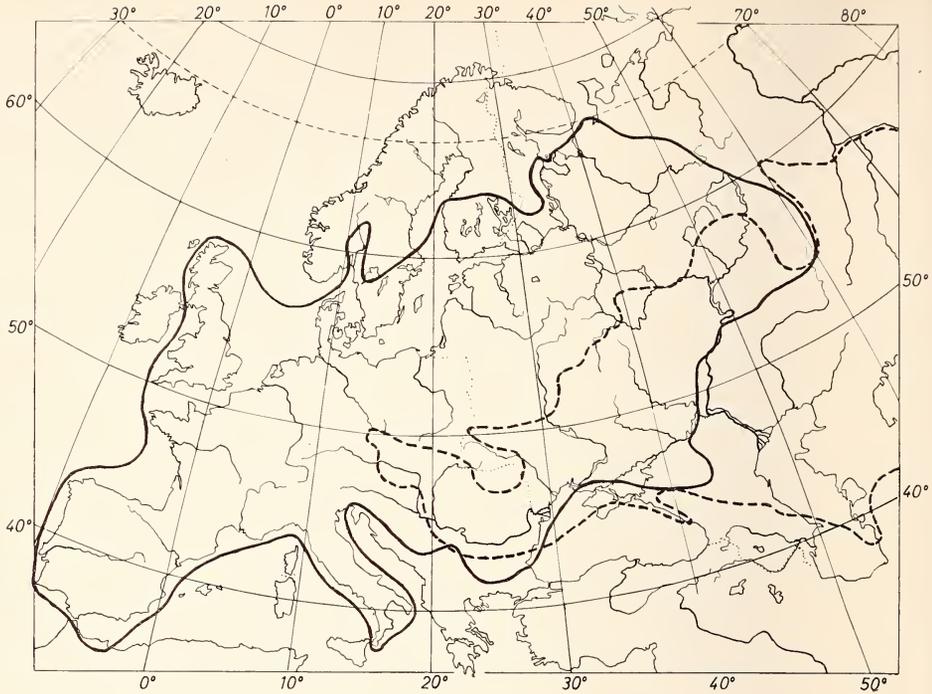


Abb. 3. Die Verbreitungsgrenzen von *M. (P.) putorius* (ununterbrochene Linie) und *M. (P.) evermanni* (punktiert) in Europa. Areal außerhalb der UdSSR nach VAN DEN BRINK (1958) mit Korrekturen

sees, erfaßt Delta und Unterlauf des Amu-Darja und geht den Südrand des Ust-Urt entlang zum Kaspischen Meer. In Meeresnähe zieht sich die Grenze bis südlich Krasnodwsk hinab.

Weiter westlich beginnt sie auf kaukasischer Seite bei Derbent und verläuft entlang der nördlichen Vorberge des Großen Kaukasus (in Transkaukasien fehlt der Iltis), erreicht südlich von Krasnodar die Schwarzmeerküste, erfaßt die Krim (in deren gebirgigen Teil kommt die Art nicht vor) und zieht sich dann am Schwarzen Meer entlang bis nach Nordbulgarien (Dobrudscha).

In Südost- und Mitteleuropa gehören Nordbulgarien, Rumänien, Nordost-Jugoslawien, große Teile Ungarns, Niederösterreich, die Tschechoslowakei außer deren äußerstem Westen und die sowjetische Transkarpaten-Ebene zum Verbreitungsgebiet. Die Nordgrenze wird in diesem Teil Europas von den Karpaten gebildet — in diese bewaldeten Berge dringt der Steppeniltis anscheinend nicht vor.

Der mitteleuropäische Teil des Areals bildet also eine große Ausstülpung nach Westen, die mit dem Teil Europas zusammenfällt, in dem Steppenlandschaften vorhanden sind (oder waren) und ebenso Elemente dieser Fauna, insbesondere der europäische Ziesel (*Citellus citellus*). Der mitteleuropäische Abschnitt des Vorkommens ist mit dem Hauptareal durch einen breiten „Ärmel“ im Unterlauf der Donau und des Dnjestr verbunden. Von hier aus verläuft die Grenze nach Westen die nördlichen Vorberge der Karpaten entlang über Stanislaw, Lwow nach Rawa Russkaja. Westlich dieser Stadt dringt der Steppeniltis auf geringe Entfernung nach Polen ein.

Die Nordgrenze verläuft von Rawa Russkaja über folgende Punkte: Shitomir—Kiew—Tschernigow—Brjansk—Kaluga längs der Oka bis Rjasan. Weiter umschließt das Areal beinahe das gesamte Gebiet Wladimir. Danach zieht sich die Grenze zur Mün-

dung der Oka, längs der Wolga bis zur Wertuga-Mündung und von dort nach Nordosten bis Omutninsk (Gebiet Perm — etwa 58° 40' n. B. und etwas östlich von 52° ö. L. (nördlichster Verbreitungspunkt in Europa). Hier wendet die Grenze scharf nach Süden und verläuft längs des Urals, teilweise den Fluß Belaja entlang. Sie kreuzt den Ural in der Höhe von Magnitogorsk und steigt an seiner Ostseite stark nach Norden bis etwa 60° n. B. an (nördlichster Verbreitungspunkt in Asien).

In Sibirien zieht sie sich nach Osten über Tobolsk, den Irtytsch entlang, dann zum Ob etwas südlich der Wassjugan-Mündung und zum Jenissei südlich der Angara-Mündung. Von hier aus strebt sie dem Nordrand des Baikals zu, umgeht den Baikals aber dann südlich und steigt in Transbaikalien nach Norden bis oberhalb des Sees. In einer schroffen Wendung nach Südosten kreuzt sie den Unterlauf des Argun, umgeht den Großen Chingan und andere Gebirge der nordwestlichen Mandschurei von Süden und überquert den Amur, kurz bevor sie in die bereits beschriebene Ostgrenze übergeht, wodurch eine kleine Verbreitzungszone auf dem linken Ufer in dessen Mittellauf gebildet wird.

Der Steppeniltis besiedelt in Asien die verschiedensten Biotope — von Steppen und Wüsten bis zu den Hochgebirgen Tibets und der südlichen Taiga. So ist es nicht ganz korrekt, ihn als ausgesprochene Steppenform anzusprechen, wenn er auch vorzugsweise an aride Gebiete gebunden ist. In Europa ist *M. eversmanni* auf die Steppenzone beschränkt. In einigen Gebieten Asiens (Kasachstan) zeigt er auch deutliche Bindung an menschliche Ansiedlungen.

Das umrissene Areal gibt den Stand in den fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts wieder, in Sibirien und anderen Teilen Asiens hat es sich in dieser Form anscheinend schon vor langer Zeit herausgebildet. Jedenfalls fehlen merkliche Anzeichen einer

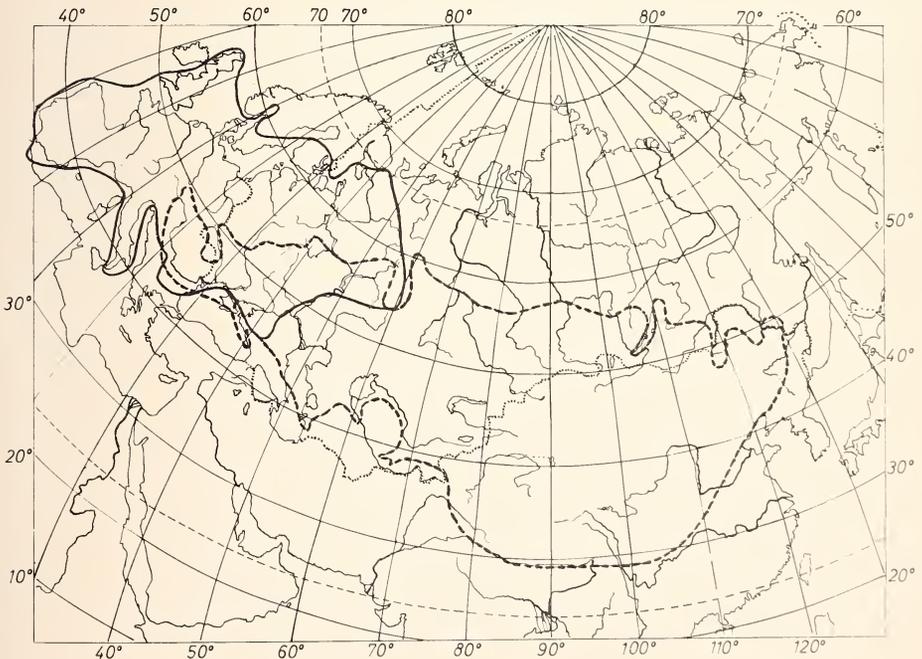


Abb. 4. Die Areale von *M. (P.) putorius* (ununterbrochene Linie) und *M. (P.) eversmanni* (punktiert). Konturen des Areals von *M. (P.) putorius* außerhalb der UdSSR mit Korrekturen nach VAN DEN BRINK (1958)

Dynamik, obwohl die Art möglicherweise etwas nach Norden in die Waldsteppe vorgedrungen ist und noch vordringt.

In Europa hingegen ist das Areal in seiner jetzigen Form erst unlängst entstanden und die Grenze auch gegenwärtig gleitend, wobei allerdings die Chronologie dieses Vorganges unzureichend bekannt ist. Im ganzen gesehen geht die Ausbreitung in Mitteleuropa wie auch in der europäischen UdSSR nach Westen und Norden vor sich. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts soll der Steppeniltis westlich des Urals nicht vorgekommen sein (EVERSMANN, 1850). 1866 bis 1869 wird er für die ehemaligen Gouvernements Simbirsk, Kasan, Saratow, den Osten des Gouv. Pensa und den Westen des Gouv. Ufa („Schwarzerde-Zone des Wolga-Gebietes“) nicht genannt (BOGDANOW, 1871). Anfang der 90er Jahre besiedelte er bereits das gesamte frühere Gouvernement Saratow, und zu Beginn unseres Jahrhunderts drang er nach Südtatarien ein (d. h. ins ehemalige Gouv. Kasan). Ende der 20er Jahre tauchte er bei Kasan als dem nördlichsten damals bekannten Verbreitungspunkt der Art auf. Nach Omutninsk ist der Iltis wahrscheinlich in den vierziger Jahren vorgedrungen.

Im mittleren Rußland ist die Ausbreitung der Art nach Norden ebenfalls nachgewiesen, z. B. hat sie offensichtlich erst in den letzten Jahrzehnten die Oka erreicht. In das Gebiet Wladimir (anscheinend nicht direkt von Süden, sondern von Südosten) ist der Steppeniltis erst Ende der 30er bis Anfang der 40er Jahre eingewandert, allerdings bereits 1960 bis an dessen Nordrand vorgedrungen. Das Gebiet Tschernigow hat er wohl vorwiegend nach den 20er Jahren besiedelt, in den Gebieten Ternopol und Lwow wurde er erstmals 1950 nachgewiesen. Als Ausbreitungsstimulus konnte hier vielleicht das Vordringen des europäischen Ziesels nach Westen wirken.

Auch in Mitteleuropa ist diese Iltisart in den letzten Jahrzehnten erschienen — 1928 wurde sie für Ungarn nachgewiesen (EHIK, 1928), einige Jahre später in Transkarpatien, 1948 in der Tschechoslowakei und 1952 in Österreich. In diesen Ländern hat sie sich schnell ausgebreitet und an Zahl zugenommen (O. WETTSTEIN, BAUER, 1952; KRATOCHVIL, 1962).

Den Zeitpunkt zu bestimmen, an dem von Asien aus die Besiedlung Europas durch den Steppeniltis begann, ist jetzt schwierig. Anfangs erfolgte die Ausbreitung wahrscheinlich in westlicher Richtung über den äußersten Süden (Astrachaner und Pontische Steppen) und erst sekundär von Süden nach Norden. So sieht das wenigstens für den überwiegenden Teil der europäischen Sowjetunion aus (mit Ausnahme der westlichen Gebiete). Wie gesagt, die Ausbreitung nach Norden ist ein Phänomen unserer Zeit und der letzten 100 Jahre. Möglicherweise liegt auch der Beginn und die Bewegung durch die südlichen Steppen selbst nicht lange, einige Jahrhunderte, zurück. Wie dem auch sei, offensichtlich ist der Steppeniltis vor nicht allzulanger Zeit durch das „Tor“ zwischen den südlichen Ausläufern des Ural und dem Kaspischen Meer auf breiter Front nach Europa eingedrungen, hat sich intensiv durch die Steppen nach Westen und gleichzeitig oder später fächerartig nach Norden bewegt und setzt diese Bewegung in beiden Richtungen auch in unseren Tagen fort. Aus Asien kamen natürlich die kasachischen Steppenpopulationen, und es ist deshalb völlig gerechtfertigt, diesen Iltis in Europa als Steppenform anzusprechen.

Bekanntlich hat man in Europa an einer Reihe von Orten, teils auch außerhalb des gegenwärtigen Areals (Frankreich, Baden-Württemberg, Ungarn, Österreich) pleistozäne Reste (*M. ev. soergeli*) gefunden. Sie sind auch aus dem Pleistozän und Holozän der südlichen europäischen Sowjetunion bekannt (EHIK, 1928; PIDOPLITSCHKO, 1951). Dennoch sind die rezenten Steppen-Iltisse Mittel- und teilweise auch Osteuropas nicht als autochthon anzusehen. Das bezeugen u. a. die engen systematischen Beziehungen zwischen europäischen und kasachischen Populationen. Anscheinend sind alle Vorgänge im weitesten Sinne als junge sekundäre Besiedlung eines ehemaligen, aus irgendwelchen Gründen verlassenen Areals zu deuten. Das bezieht sich auch auf einen Einzel-

vorgang — die Besiedlung Mitteleuropas. Die nach Norden gerichtete Ausbreitung im europäischen Teil der UdSSR ist, besonders in den nördlichsten Gebieten, offensichtlich schon ein „Neuerwerb“, eine Ausdehnung des Areals gegenüber dem früheren.

Innerhalb der Sowjetunion wird bei der Erweiterung des Verbreitungsgebiets nach Westen und Norden vorwiegend die Waldsteppe von der Steppenzone aus besiedelt. Nur am Nordrand seines heutigen Vorkommens ist der Steppeniltis während der letzten Jahrzehnte in die südlichen, größtenteils veränderten Gebiete der Waldzone eingedrungen.

Im großen und ganzen geht die Besiedlung Europas durch den Steppeniltis in Gebieten vor sich, in denen sich die natürlichen Bedingungen seit langem nicht wesentlich verändert haben, zumindest nicht in einer für die Art günstigen Richtung. Wir haben es hier mit einer Bewegung zu tun, die durch innere und historische Umstände im Leben der Art und ihrer Arealbildung hervorgerufen ist.

Das Vordringen des europäischen Iltis von Westeuropa nach Osten und vor allem das des Steppeniltis von Asien nach Europa hat zu einer breiten Überlagerung der Areale geführt. Sie ist offensichtlich noch jung und vergrößert sich vor unseren Augen, mancherorts recht schnell. Das Wesen dieses geographischen Übereinandergreifens und die ökologischen Wechselbeziehungen beider Formen in diesem Gebiet lassen es als angemessen erscheinen in *M. (P.) putorius* und *M. (P.) eversmanni* wohlbegründete Arten zu sehen, zunächst und vor allem, weil diese Zone so groß ist. So kommt der europäische Iltis außer in Mitteleuropa und auf dem Balkan in seinem sowjetischen Areal südlich der Linie Rawa Russkaja—Shitomir—Kiew—Orjol—Brjansk—Rjasan — Norden des Gebietes Wladimir—Gorki—Kirow—Ufa mit dem Steppeniltis zusammen vor.

Insgesamt hat *M. eversmanni* bereits ein Drittel des Lebensraumes von *M. putorius* besiedelt. Wir haben es also mit einem sympatrischen Vorkommen zweier nahverwandter Arten zu tun, nicht aber mit einer Grenz- oder Übergangszone zwischen zwei Unterarten. Im Überlagerungsgebiet kommen zwar, wie oben dargelegt, vereinzelt Blendlinge vor, jedoch keine Hybrid-Populationen, die einen „Übergang“ von einer zur anderen Form bilden, es gibt auch keine „Übergangszone“ anderer Art (klinale) oder eine Rasse mit intermediären Merkmalen, (über *P. p. aureus* s. o.). Überall sind ganz klar zwei Iltisarten zu unterscheiden. Auch in anderen Gebieten der beiden Areale existieren keine Formen, die eine Zwischenstellung zwischen *M. (P.) putorius* und *M. (P.) eversmanni* einnehmen.

Für das gesamte Überschneidungsgebiet sind ferner weder Vernichtung noch Verdrängung einer Art durch die andere bekannt. In manchen Gegenden gibt es Biotop-Unterschiede zwischen den beiden Arten, besonders in der Steppenzone. So lebt der europäische Iltis in den Schwarzmeersteppen im Tal des Dnjeistr und der Steppeniltis in unmittelbarer Nachbarschaft, jedoch in der Steppe. Weiter nördlich fehlen solche deutlichen Differenzierungen, und der Steppeniltis dringt dennoch ungehindert in das Verbreitungsgebiet des europäischen Iltis ein. E. MAYRS Formel, daß „die am schwierigsten zu überwindende Schranke für eine Unterart das Areal einer anderen Unterart darstellt“, ist also auf unseren Fall nicht anwendbar, — ein weiterer Beweis dafür, daß es sich um Arten handelt.

Entstanden ist die geschilderte systematische und zoogeographische Kombination offensichtlich unter den Bedingungen der Quartärperiode. Wahrscheinlich war das Areal der tertiären Iltisform, die das „Ausgangsmaterial“ der beiden rezenten Arten darstellte, sehr groß und in westöstlicher Richtung langgezogen. Es ist durchaus möglich, daß die peripheren Populationen schon verschiedene Rassen bildeten. Temperaturrückgang und Vereisung im Pleistozän führten zur Aufspaltung dieses einheitlichen Areals in einen östlichen und einen westlichen Teil. Vermutlich umfaßte die Zwischenzone weite Gebiete (wahrscheinlich die ganze osteuropäische Ebene und Teile Westsibiriens), und die Spaltung selbst währte lange Zeit. Während der Trennung diver-

gierten beide Populationen stark. Das trifft wohl besonders auf die östliche, heute stärker spezialisierte Form zu. Die einander entgegengerichtete neuerliche Ausbreitung von den Refugialgebieten her erfolgte offenbar im Holozän und in historischer Zeit. Das ehemalige Gesamtareal wurde wieder eingenommen, allerdings nun in neuer Qualität: Es wird jetzt nicht von einer, sondern von zwei Arten besiedelt.

Wir haben es hier, von der Genese zu urteilen, mit einer in der palaearktischen Fauna nicht sonderlich seltenen Kombination zu tun, wenn es sich auch in den übrigen Fällen stets um disjunkte Areale handelt (europäisch-fernöstliche Disjunktion, HEPTNER, 1936). Hier ist der Riß durch spätere Besiedlung verschwunden. Daneben gibt es auch andere wesentliche Unterschiede: Beispielsweise gehören die europäisch-fernöstlich verbreiteten Arten nicht zu den Arten ariden Typs. Die Ähnlichkeit besteht vor allem in den Ursachen, die derartige Areale und ihre Beziehungen hervorrufen. Nichtsdestoweniger liegt hier ein etwas besonderer, wenig untersuchter Arealtyp vor. Nach einigen Säugetierformen zu urteilen, stellt er keine ausgesprochene Seltenheit dar und ist nicht nur auf der Artstufe, sondern auch in der Gruppierung von Unterarten einer Art anzutreffen (HEPTNER, 1963). Untersuchungen dieses Arealtyps, so läßt sich denken, könnten weitere Einzelheiten der Geschichte der palaearktischen Fauna aufklären.

#### Literatur

- BAUER, K. (1952): Der Steppeniltis (*Mustela eversmanni hungarica* Ehik.), ein für die österreichische Fauna neues Säugetier; Zool. Jahrb., Abt. Syst. 81, p. 281—285.
- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich); Bonn. Zool. Beitr. 2, p. 141—344.
- BOGDANOW, M. (1871): Vögel und Säugetiere der Schwarzerde-Zone des Wolga-Gebietes; Kasan (Russ.).
- BRINK, F. H. v. D. (1958): Die Säugetiere Europas; P. Parey. Hamburg-Berlin.
- EHIK, J. (1928): Der Steppeniltis (*Mustela eversmanni* Less.) in Ungarn; Ann. Mus. Nat. Hung., 25, p. 1—38. Budapest.
- ELLERMAN, J. R., & MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaeartic and Indian Mammals; London.
- EVERSMANN, E. (1850): Naturgeschichte des Orenburger Gebietes; Kasan (Russ.).
- HEPTNER, W. G. (1936): Allgemeine Tiergeographie, Moskau (Russ.).
- HEPTNER, W. G. (1963): Über die Areale der Rassen-Gruppen und naher Arten einiger Carnivoren der Palaeartik; „Tiergeographie des Festlandes“, p. 74—75. Taschkent.
- KALELA, O. (1940): Über die Einwanderung und Verbreitung des Iltis, *Putorius putorius* (L.), in Finnland; Ann. Ac. Sc. Fennicae, Ser. A, 54, Nr. 6, p. 1—75. Helsinki.
- KALELA, O. (1952): Changes in the geographic distribution of finnish birds and mammals in relations to the recent changes in climate; „Fenniae“, 75, p. 38—59. Helsinki.
- KRATOCHVIL, J. (1962): Dve posnamky ke znalostem otchri svetlem v CSSR; Zoologické Listy, II/25, Nr. 3, p. 213—226. Praha.
- PIDOPLITSCHKO, L. (1951): Über die Eiszeit. 2. Kiew.
- POCOCK, R. I. (1936): The polecats of the genera *Putorius* and *Vormela* in the British Museum; P. Z. S. L., p. 691—723.
- STROGANOW, S. U. (1960): Die Säugetiere Sibiriens, 2; Moskau (Russ.).
- ZIMMERMANN, K. (1959): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere; Leipzig-Jena.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. W. G. HEPTNER, Zoologisches Museum, Moskau, Gerzena 6, UdSSR

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Heptner Wladimir Georgiewitsch

Artikel/Article: [Über die morphologischen und geographischen Beziehungen zwischen Mustela putorius und Mustela eversmanni 321-330](#)