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

Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bisamratten (*Ondatra zibethicus* L. 1766)

Ein Beitrag zum Subspeziesproblem

Von Manfred Pietsch

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre

I. Einleitung

Eingang des Ms. 10. 4. 1970

Das Ziel dieser Arbeit ist es, anhand einer Schädelanalyse Formunterschiede zwischen nordamerikanischen Bisamratten und den von ihnen abstammenden europäischen zu untersuchen und so einen Eindruck von den Veränderungen zu bekommen, die innerhalb einer Art möglich sind. Die Bisamratte ist dafür ein besonders geeignetes Objekt, denn in dem einen Verbreitungsgebiet — Nordamerika — kommt sie in altetablierten Unterarten vor, im anderen Gebiet — Mitteleuropa — hat sie, von einer winzigen Gründerpopulation ausgehend, in 65 Jahren ein riesiges Gebiet besiedelt und Populationen gebildet, deren Alter sehr gering ist. Ob sich die europäischen Tiere in ihrer Form gegenüber den nordamerikanischen schon verändert haben und in welchem Maße das schon geschehen ist, läßt sich am besten durch eine Analyse der Schädelproportionen beantworten.

II. Material und Methode

Die Grundlage der folgenden Untersuchungen bilden 1578 Bisamrattenschädel. Berücksichtigt werden nur die Schädel „adulter" Tiere. Dabei definiere ich als „adult" Tiere, die nach der Altersbestimmung nach Zygankow (1955) älter als 12 Monate sind. Eine ausführliche Besprechung dieser und anderer Methoden ist bei Becker (1967) nachzulesen. Ich möchte hier nur in Kürze das Prinzip aufzeigen.

Bei den Bisamratten und einigen wenigen anderen Microtinen schließen sich die anfangs offenen Wurzeln der Molaren im Laufe der postnatalen Entwicklung. Infolgedessen hört das Wachstum der prismatischen Zahnkrone etwa in einem Alter von 2½ Monaten auf. Die Höhe der Zahnkrone beträgt dann etwa 11,5 mm. Von nun an verringert sich die Länge der Zahnkrone durch Abrieb beim Kauen. Dieser Abrieb wird durch eine Verlängerung der Wurzel ausgeglichen. Anhand einer großen Serie von Wiederfängen markierter Tiere bekannten Alters erwies sich die Kronenhöhe des M^1 als brauchbares Alterskriterium. Für die vorliegende Arbeit wurden also nur Tiere verwendet, bei denen die Kronenhöhe des M^1 6,1 mm oder weniger betrug. Dieses Material stammt aus den Sammlungen folgender Museen oder Institute: Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Polska Akademia Nauk, Zaklad Badania Ssakow, Bialowieza; Museum Alexander Koenig, Bonn; Landwirtschaftliche Fakultät, Budweis; Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt/M.; Biologisches Institut der Med. Fakultät der Universität Halle/Saale; Zoologisches Institut der Universität Halle/Saale; Institut für Haustierkunde der Universität, Kiel; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; Zoologische Sammlung des Bayrischen Staates München; Nationalmuseum, Prag; Naturhistorisches Museum, Wien, sowie aus den Privatsammlungen Dr. K. Bauer, Wien, und Dr. K. Becker, Berlin; außerdem aus folgenden nordamerikanischen Museen: Museum of Zoology, Ann Arbor, Mich.; Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, Calif.; Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.; Field Museum of Natural History, Chicago, Ill.; Museum of

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

Zoology, Corvallis, Ore.; Museum of Zoology, Eugene, Ore.; Museum of Natural History, Lawrence, Kans.; The American Museum of Natural History, New York, NY; Academy of Science, San Francisco, Calif.; United States National Museum, Natural History, Washington, DC.

Den Leitern und Mitarbeitern dieser Sammlungen bin ich zu großem Dank verpflichtet. Ganz besonders danke ich den Leitern und Mitarbeitern der amerikanischen Museen für ihre Gastfreundschaft und Hilfe. Mein Dank gilt auch dem DAAD, der mir mit einem Kurzstipendium die Reise in die USA und den 4monatigen Aufenthalt an den Museen ermöglichte.

Die 793 Schädel amerikanischer Tiere verteilen sich auf die 2 Arten und 15 Unterarten wie folgt:

1.	*Ondatra obscurus*			49
	Ondatra zibethicus			744
2.	„	„	*albus*	7
3.	„	„	*aquilonius*	16
4.	„	„	*bernardi*	35
5.	„	„	*cinnamominus*	69
6.	„	„	*goldmani*	4
7.	„	„	*macrodon*	64
8.	„	„	*mergens*	76
9.	„	„	*occipitalis*	19
10.	„	„	*osoyoosensis*	135
11.	„	„	*pallidus*	30
12.	„	„	*ripensis*	15
13.	„	„	*rivalicius*	59
14.	„	„	*spatulatus*	60
15.	„	„	*zalophus*	10
16.	„	„	*zibethicus*	145

Die 785 Schädel europäischer Tiere stammen von folgenden Fundplätzen:

1.	Schleswig-Holstein	122
2.	Niedersachsen	49
3.	Oberfranken	35
4.	Niederbayern	155
5.	West-Berlin	149
6.	Oderbruch	47
7.	Elbe b. Pretzsch/Sachsen	26
8.	Prag/CSSR	13
9.	Neusiedler See	24
10.	Niederösterreich	18
11.	Budweis/CSSR	40
12.	Polen	44
13.	Nord-Brabant/Holland	63

Zur Frage nach einem Geschlechtsdimorphismus am Schädel der Bisamratten gibt es alle drei möglichen Antworten. Ulbrich (1930), Hall (1946), Gould u. Kreeger (1948) und Sather (1956) finden bei der CB-Länge höhere Mittelwerte für die ♂♂. Hollister (1911) und Long (1965) sehen keine signifikanten Unterschiede in der Größe zwischen ♂♂ und ♀♀. Bauer (1959) gibt für die CB-Länge Mittelwerte für 7 ♂♂ (61,6 mm) und 6 ♀♀ (62,9 mm) an — also höher bei den ♀♀. Anhand eigener Untersuchungen an 79 ♂♂ und 76 ♀♀ von Niederbayern und 74 ♂♂ und 75 ♀♀ von West-Berlin schließe ich mich der Meinung von Hollister und Long an. Die bestehenden Differenzen sind verschwindend gering und nicht signifikant. ♂♂ und ♀♀ werden also in allen Gruppen zusammen verrechnet.

Methode

Vergleicht man Schädel adulter Bisamratten verschiedener Populationen miteinander, so lassen sich visuell z. T. erhebliche Unterschiede in den Proportionen feststellen. Diese sichtbaren Unterschiede finden ihren Niederschlag z. B. in den Erstbeschreibungen. Da heißt es: „Rostrum massig, Molaren klein, Nasalia kürzer als bei . . .“ oder: „Schädel in der allgemeinen Erscheinung wie . . ., nur kleiner“. Überprüft man diese Befunde durch eine univariate Schädelanalyse, so kann man die Ergebnisse oft nur

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

bestätigen. Für diese univariate Schädelanalyse werden für alle Unterarten und Populationen die Minima und Maxima, das geometrische Mittel G und der geometrische Variabilitätskoeffizient V_G bestimmt. $G = \sqrt[n]{x_1 \cdot x_2 \ldots x_n}$

$$V_G = \exp\left(\sqrt{\frac{n \sum_{i=1}^{n} (\ln x_i)^2 - \left(\sum_{i=1}^{n} \ln x_i\right)^2}{n(n-1)}}\right) 100-100$$

(nach Helmuth u. Rempe 1968)

Setzt man jedoch in einer divariaten Analyse die unterschiedlichen Längen oder Breiten in Beziehung zur größten Schädellänge beispielsweise, so finden viele dieser sichtbaren Unterschiede ihre Erklärung in einer regelhaften Zu- oder Abnahme des Vergleichsmaßes bei größerwerdendem Bezugsmaß, also in allometrischen Proportionsänderungen. Daneben finden sich aber auch Formbesonderheiten, die unabhängig von der Größe auftreten und diesen gilt in den folgenden Untersuchungen das besondere Interesse, da ihr taxonomischer Wert höher einzuschätzen ist, als derjenige, der durch größenabhängige Veränderung entstandenen Gestalteigenarten.

Zur Ermittlung des Größeneinflusses wurde ein von Rempe (1962) als Methode II beschriebenes Verfahren angewendet. Die Allometrieexponenten wurden als Anstiege von kanonischen Achsen (Rempe 1962, 1965, Helmuth u. Rempe 1968, Moeller 1968, Bückner 1970) mit Hilfe von ALGOL-Programmen auf der elektronischen Rechenanlage EL X8 des Rechenzentrums der Universität Kiel ermittelt[1].

Zur Bestimmung kanonischer Achsen sind jeweils 2 Covarianzmatrizen erforderlich. Zunächst wurde aus den Logarithmen der geometrischen Mittel der nordamerikanischen Unterarten der Bisamratte eine Covarianzmatrix „zwischen den Unterarten" errechnet. Als zweite Matrix wurde die Covarianzmatrix „innerhalb der nordamerikanischen Unterarten" ermittelt.

Ferner wurden bei der Auswertung berücksichtigt:

1. die Streuungsellipsen für die einzelnen Populationen;
2. Näherungswerte für die Vertrauensgrenzen der Kan. Achsen;
3. der Allometriefuß A;
4. die geom. Differenzenquotienten w und
5. die prozentualen Differenzen.

Zur Erläuterung der einzelnen Punkte sei folgendes gesagt:

Zu 1. Die Streuungsellipsen veranschaulichen die Lage und Form der Punktewolken. Als χ^2 wurde 5.991 gewählt, so daß im Falle einer divariaten Normalverteilung 95 % aller Wertepaare von den Ellipsen umschlossen werden. Die Ellipsen sind in einem doppelt logarithmisch geteilten Koordinatensystem aufgetragen. Zu 3. Der Allometriefuß A nach Rempe (1970) gibt eine anschaulichere Interpretation der Ergebnisse als der a-Wert der Allometriegeraden. Er gibt an, um wieviel % das Vergleichsmaß größenbedingt zunimmt bei 10 %iger Zunahme der Größe des Bezugsmaßes. Ein A-Wert < 10 % bedeutet negative Allometrie; $A = 10$ % = Isometrie; $A > 10$ % = positive Allometrie. Zu 4. Der geometrische Differenzenquotient w (nach Rempe 1970) ist ein Maß für die individuelle Variabilität. Er gibt an, um wieviel % zwei Individuen der gleichen Unterart oder Population mit gleicher Condylobasallänge durchschnittlich voneinander abweichen, falls alle Größenstufen mit gleicher Häufigkeit erwartet werden können. Zu 5. Die prozentualen Differenzen nach Rempe (1970) geben die durch-

[1] Für das Zurverfügungstellen der Programme, sowie für seine Hilfe bei der Durchführung der Rechnung, sage ich Herrn Dr. U. Rempe meinen herzlichen Dank. Mein Dank gilt auch den Herren des Rechenzentrums für die Ausführung der Rechnungen.

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

schnittlichen von der Größe unabhängigen Unterschiede der Mittelwerte zweier verschiedener Populationen in % an. Eine Bewertung dieser Differenzen ermöglicht der geometrische Differenzenquotient w. Zur Bewertung der Divergenzen zwischen den Unterarten und Populationen wurde eine Diskriminanzanalyse durchgeführt. Zur Berechnung der verallgemeinerten Abstände siehe MAHALANOBIS (1930), FISCHER (1938), LINDER (1960) u. REMPE (1965).

An den Schädeln wurden 30 Maße genommen, darunter einige heute ungebräuchliche, die aber genommen werden mußten, um mit den Angaben in der älteren amerikanischen Literatur vergleichen zu können. Nach Abzug dieser und einiger nicht ergiebiger blieben 21 Maße, die für die Analyse berücksichtigt wurden. Die Meßstrecken wurden z. T. nach THOMAS (1905) und z. T. nach DUERST (1926) genommen, z. T. selbst definiert.

1. Condylobasallänge: Condylion bis Prostion;
2. Diastemalänge: Vom aboralen Alveolenrand des Schneidezahnes bis zum oralen Rand der Alveole des M^1;
3. Hirnhöhlenlänge: Opisthion bis Lamina cribrosa;
4. Nasalialänge: Rhinion bis „Nasion";
5. Frontalialänge: Frontorale bis Bregma;
6. Parietalialänge: Bregma bis Lambda;
7. Orale Gaumenbreite: Zwischen den medianen Rändern der Alveolen der M^1;
8. Aborale Gaumenbreite: Zwischen den lateralen Rändern der Foramina palatina minima (FREYE 1959b);
9. Molarenreihenlänge: Vom oralen Alveolenrand des M^1 bis zum aboralen Alveolenrand des M^3;
10. Jochbogenbreite: Zygion bis Zygion;
11. Hirnkapselbreite: Euryon bis Euryon;
12. Hirnkapselhöhe: von Basisphenoid bis zum höchsten Punkt des Schädeldaches;
13. Meatusbreite: Breite über den Meatus acustici externi = Otion bis Otion;
14. Nasaliabreite: Größte Breite der Nasalia;
15. Rostrumbreite I: Breite des Praemaxillare an der halben Länge des Rostrums;
16. Kronenbreite des rechten M^1: Breite der Zahnkrone an der Kaufläche;
17. Postorbitalbreite: Größte Breite über den Processus postorbitalis;
18. Rostrumbreite II: Breite über der Aufwölbung am Foramen infraorbitale;
19. Occipitomaxillarlänge: Vom caudalsten Punkt des Supraoccipitale bis zum oralen Rand des Processus zygomaticus des Maxillare;
20. Occipitalhöhe: Basion bis Akrokranion;
21. Höhe der Jochbogen: Größte Höhe des Jochbogens.

Die Meßstrecken sind in Abb. 1 dargestellt. Gemessen wurde mit einer Schieblehre auf 1/10 mm genau.

III. Die Analyse der Schädelproportionen

A. Die amerikanischen Bisamratten und ihre Unterarten

Die Bisamratte stellt in Nordamerika einen wirtschaftlichen Faktor dar. Nach INGLES (1967) bringt ihr Fang den amerikanischen Trappern etwa 30 Mill. Dollar pro Jahr ein und der verarbeitenden Industrie ein Vielfaches davon. Diese große Bedeutung findet ihren Niederschlag in der zahlreichen Literatur, deren teilweise Angabe bei ERRINGTON (1963) und HOFFMANN (1958 u. 1967) viele Seiten füllt. Um so erstaunlicher ist es, daß seit 1911, als HOLLISTER seine durch typologisches Denken geprägte „Systematik Synopsis" schrieb, sich kein Autor mit der Systematik der Bisamratte beschäftigt hat. Sowohl

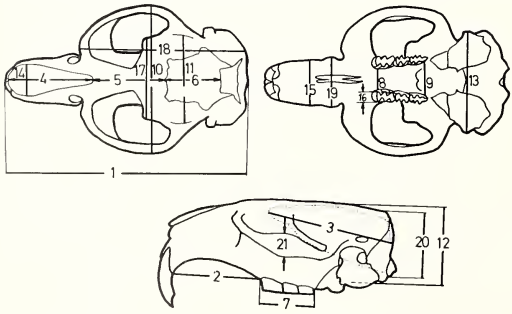

Abb. 1. Meßstrecken der ausgewerteten Maße

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

Anthony (1928), Ellerman (1949), Miller u. Kellogg (1955) als auch Hall und Kelson (1959) und Walker (1968) beziehen sich auf Hollister. Danach gibt es heute zwei Arten: *Ondatra obscurus* und *Ondatra zibethicus* mit 15 Unterarten für die letztere. Nach den Daten der Beschreibung geordnet sind das

Ondatra obscurus		Bangs 1894
Ondatra zibethicus	*zibethicus*	Linne 1766
Ondatra zibethicus	*albus*	Sabine 1823
Ondatra zibethicus	*osoyoosensis*	Lord 1863
Ondatra zibethicus	*pallidus*	Mearns 1890
Ondatra zibethicus	*rivalicius*	Bangs 1895
Ondatra zibethicus	*macrodon*	Merriam 1897
Ondatra zibethicus	*aquilonius*	Bangs 1899
Ondatra zibethicus	*spatulatus*	Osgood 1900
Ondatra zibethicus	*ripensis*	Bailey 1902
Ondatra zibethicus	*occipitalis*	Elliot 1903
Ondatra zibethicus	*zalophus*	Hollister 1910
Ondatra zibethicus	*mergens*	Hollister 1910
Ondatra zibethicus	*cinnamominus*	Hollister 1910
Ondatra zibethicus	*bernardi*	Goldman 1932
Ondatra zibethicus	*goldmani*	Huey 1938

Zur Verbreitung der Unterarten siehe Abb. 2.

Die Beschreibung der Unterarten erfolgte häufig an Hand weniger Tiere — *albus* z. B. nach einem albinotischen Stück (Harper 1956) —, nach der Farbe des Felles und der absoluten Größe, ohne daß dabei der saisonale Haarwechsel und die große Variabilität der Farbe, Größe und der Schädelform berücksichtigt wurden und ohne objektive Kriterien für das Alter. In einigen Fällen wurde die neue Unterart *(spatulatus, occipitalis, pallidus, ripensis)* mit der geographisch weit entfernten Nominatform verglichen, obwohl die dazwischen vorkommenden Formen schon bekannt waren. So ist es nicht verwunderlich, daß eine genaue Einordnung von Tieren unbekannter Herkunft in die eine oder andere Unterart so gut wie nicht möglich ist. Damit ist aber die Forderung, die an die Kriterien einer Unterart gestellt wird (nach Mayr, Linsley, Usinger 1953), nicht erfüllt. Erschwert wird die Einordnung außerdem durch die vermutete oder festgestellte (Preble 1908, Hollister 1911, Cory 1912, Hall 1946, Errington 1963 und M. M.

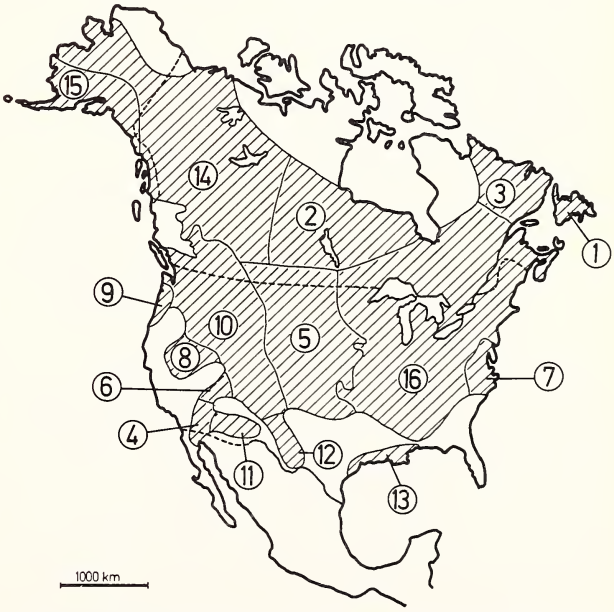

Abb. 2. Verbreitungskarte der nordamerikanischen Bisamratte (nach Hall u. Kelson 1959). Numerierung der Unterarten wie auf Seite 258

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

Alexander [mündlich]), mehr oder weniger breite Übergangszone zwischen den Unterarten. Bei diesem Sachverhalt erscheint der Verlauf der von Hall und Kelson (1959) zwischen *cinnamominus* und *zibethicus* gezogenen Verbreitungsgrenze als willkürlich. Trotzdem wird Museumsmaterial von Fundorten sehr nahe diesseits und jenseits dieser Grenze unterschiedlich etikettiert.

Die Suche nach objektiven Alterskriterien brachte neben ungeeigneten oder nur partiell anwendbaren Methoden (Errington 1939, Baumgartner und Bellrose 1943, Lay 1945, Kellogg 1946, Sooter 1946, Applegate und Predmore 1947, Shanks 1948, Alexander 1951, Schofield 1955, Elder und Shanks 1962) auch einige brauchbare (Gould und Kreeger 1948, Galbreath 1954, Sather 1954, verbessert durch Olson 1959, Alexander 1960). Unabhängig davon hatte Zygankow (1955) in der UdSSR eine Methode erarbeitet. Nur insgesamt drei Arbeiten im amerikanischen Schrifttum bringen einen Beitrag zur Variation der Schädelmaße: Gould und Kreeger (1948) bei *Ond. z. rivalicius* und Latimer und Riley (1934) sowie Sather (1956) bei *Ond. z. cinnamominus.*

1. Die „Größe" des Schädels

Die absolute „Größe" oder Länge von Kopf und Rumpf und des Schädels waren immer wichtige Kriterien bei der Beschreibung neuer Unterarten. Da den Autoren häufig nur eine geringe Anzahl von Tieren unbekannten Alters zur Verfügung stand, ergaben sich folglich Maßangaben, die keineswegs repräsentativ für die neue Unterart waren *(osoyoosensis, macrodon, rivalicius, occipitalis, mergens).* Nach meinen Berechnungen ergibt sich folgende geographische Verteilung der Condylobasallänge (Abb. 3). Der Mittelwert der zentral vorkommenden Unterart *cinnamominus* stimmt fast genau mit dem Gesamtmittelwert aller amerikanischer Bisamratten überein. Nach Osten und Westen nimmt die CB-Länge zu. Sie erreicht ihr Maximum im Osten in *macrodon* und das zweite Maximum im Westen in *mergens.* Die drei nördlichen Unterarten *zalophus, spatulatus* und *albus* sind — mit winzigen Unterschieden — gleichgroß, aber deutlich kleiner als *cinnamominus,* dessen Größe jedoch von *aquilonius* erreicht wird. *obscurus* im Nordosten auf Neufundland bildet das Minimum. Das zweite Minimum liegt im Südwesten bei *bernardi* und *pallidus.* Auch *ripensis* gehört noch zu den sehr kleinen Unterarten, während *goldmani* zwischen den benachbarten vermittelt. *rivalicus,* welche ebenfalls zu den südlichen Formen gehört, liegt geringfügig über dem Durchschnitt.

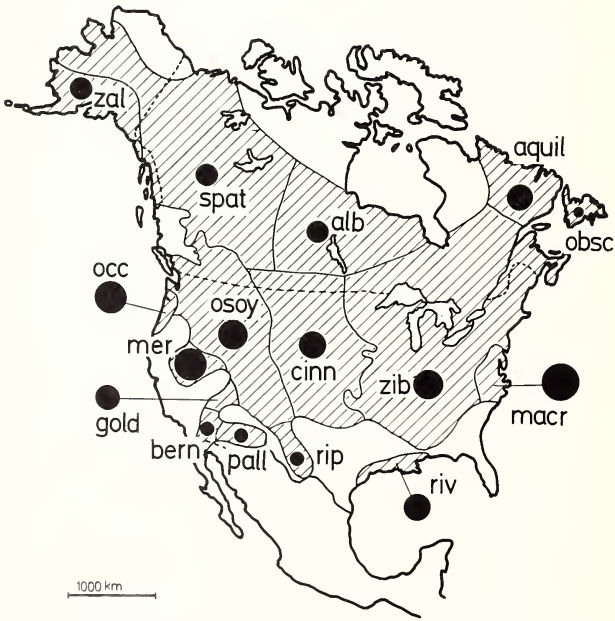

Abb. 3. Geographische Verteilung der CB-Länge

Die Unterschiede, die dabei zwischen den Mittelwerten auftreten, sind beträchtlich. Der Mittelwert von *macrodon* beträgt 67,6 mm, der von *obscurus* 57,2 mm; *obs-*

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

curus erreicht also nur 84,6 % der Länge von *macrodon*. Die Variationsbreite der CB-Länge ist jedoch noch beträchtlicher. Der kleinste Schädel von *macrodon* (62,6 mm) hat nur 86,5 % des größten (72,4 mm), der kleinste von *obscurus* (52,4 mm) nur 83,4 % des größten Schädels von *obscurus* (62,8 mm). Für *cinnamominus* sind es sogar nur 82,9 % zwischen kleinstem (58,0 mm) und größtem (70,0 mm) Schädel. Die gesamte Variationsbreite aller vermessenen Schädel reicht von 52,4 mm (Minimum: *obscurus)* bis 72,4 mm (Maximum: *macrodon);* der kleinste erreicht also 72,4 % der Länge des größten Schädels. Allerdings ist der „größte" Schädel von *obscurus* geringfügig länger (0,2 mm) als der kleinste von *macrodon*. Da zwischen diesen beiden extremen Populationen noch 14 weitere liegen, sind die Schwierigkeiten, Schädel nach der Größe einzuordnen, erheblich, was Abb. 4 verdeutlicht. Da die gleichen Variationsbreiten auch bei anderen Maßen auftreten, ist es so gut wie unmöglich, an Hand der absoluten Meßwerte mit Hilfe einer univariaten Schädelanalyse Fragen taxonomischer Art innerhalb der Gattung *Ondatra* (Link 1795) klären zu wollen. Dafür bietet eine divariate Analyse bessere Möglichkeiten.

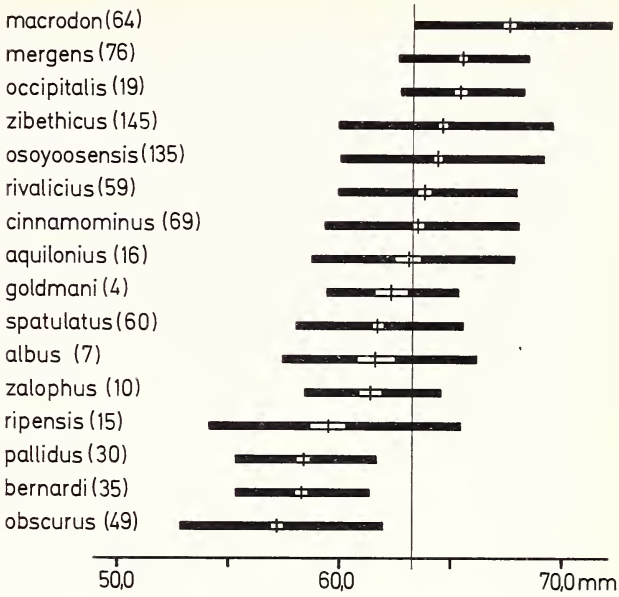

Abb. 4. Geometrisches Mittel der CB-Längen, 95 % Intervall der Normalverteilung und Standardfehler des Mittelwertes, logarithmisch berechnet. Unterarten nach der Größe geordnet. Die dünne Linie gibt den Gesamtmittelwert (63,3 mm) aller amerikanischen Bisamratten an. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der vermessenen Schädel an

2. *Die divariate Schädelanalyse im innerartlichen Bereich*

a. *Größenabhängige Veränderungen am Schädel (Abb. 5)*

Um in den folgenden Vergleichen der Unterarten miteinander die auftretenden Gestaltbesonderheiten herauszufinden, ist es notwendig, in einer allgemeinen Analyse den Einfluß der Größe auf den Schädel herauszustellen. Bei dem Vergleich mit der CB-Länge zeigt sich, daß alle Hirnschädelmaße negativ allometrisch sind, die einzelnen Maße jedoch unterschiedlich. Wenn die CB-Länge einer Unterart um 10 % größer als bei einer anderen ist, so sind im Durchschnitt die anderen Maße um weniger als 10 % größer. Die Hirnhöhlenlänge ist nur um 6,88 % länger, während es bei der Hirnkapselhöhe 9,56 %, bei der Occipitalhöhe 9,98 % und bei der Hirnkapselbreite nur 5,47 % sind. Das bedeutet, daß große Individuen ein relativ kleinere und schmalere Hirnkapsel haben als kleinere (Starck 1953). An der Hirnkapsel speziell ergeben sich bei einer Größenzunahme einer Unterart folgende Proportionsänderungen: bei zunehmender Schädelgröße bleibt die Hirnbreite hinter der Höhe und Länge zurück und ebenfalls

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

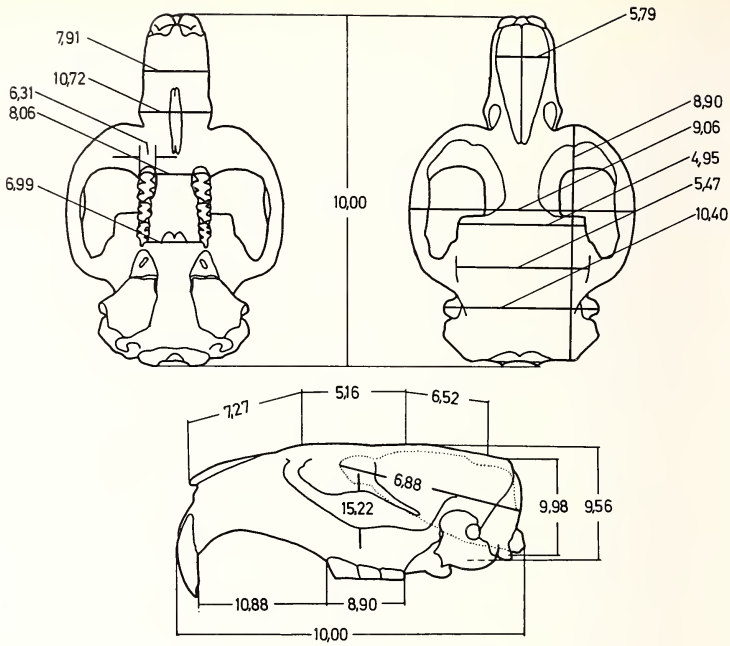

Abb. 5. Allometriefüße aller ausgewerteten Maße. Erläuterung auf Seite 263

die Länge hinter der Höhe. Die Hirnkapsel wird also relativ schmaler und höher. Da alle drei Dimensionen der Hirnkapsel negativ allometrisch sind, kann man daraus folgern, daß auch das Hirnvolumen sich so verhält und damit der Hallerschen Regel folgt. Die Befunde am Hirnschädel lassen nach Klatt (1949) erwarten, daß sich die Gesichtsschädellänge positiv allometrisch zur Schädellänge verhält. Das trifft mit A = 10,88 % für die Diastemalänge auch zu.

Die Länge des Rostrums läßt sich metrisch nicht genau erfassen. Da aber die Occipitomaxillarlänge von der CB-Länge substrahiert ziemlich genau die Rostrumlänge ergibt, läßt sich über diesen Umweg ebenfalls eine positive Allometrie mit A = 11,10 % nachweisen. Daß die Rostrumlänge nicht mit der Nasalialänge gleichzusetzen ist, zeigt sich an der deutlich negativen Allometrie (A = 7,27 %). Da die Frontalialänge und Parietalialänge mit A = 5,16 % bzw. 6,52 % noch stärker negativ allometrisch sind, tritt mit zunehmender Größe eine relative Verkürzung der gesamten Schädeloberseite ein. Die mit 13,43 % positive Allometrie der Interparietallänge bildet dazu keinen Ausgleich, da das Maß in seinen Absolutwerten zu geringe Abmessungen aufweist. Aufgefangen wird diese Verkürzung wohl teilweise durch mediane Einbuchtung der Linea nuchalis nach nasal und durch eine Abflachung der Kontur der Schädeloberseite (Gould und Kreeger 1948). Ebensowenig wie man von der Nasalialänge auf die Rostrumlänge schließen kann, läßt sich dieser Schluß bei den Breitenmaßen durchführen. Während die Nasaliabreite mit A = 5,79 % stark negativ allometrisch ist, beträgt der Allometriefuß für die Rostrumbreite I immerhin 7,91 % und für die Rostrumbreite II sogar 10,72 %. Das Rostrum wird also im distalen Teil relativ schmaler, während die Aufwölbung im proximalen Teil sowohl absolut als auch relativ breiter wird. Da diese Aufwölbung die Ansatzstelle für den M. masseter III (nach van Vendeloo 1953) ist, kann man daraus auf eine Verstärkung dieses Muskels bei größeren Tieren schließen. Für diesen Befund spricht auch die Vergrößerung der Jochbogenhöhe, die mit einem Allometriefuß von 15,22 % recht deutlich ausfällt. Die Beziehung Jochbogenbreite/CB-Länge zeigt mit

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

A = 9,06 % ein geringes Zurückbleiben der größten Schädelbreite gegenüber der Schädellänge. Die Postorbitalbreite ist mit A = 4,95 % noch schwächer als die Hirnkapselbreite (A = 5,47 %). Da die Meatusbreite einen A-Wert von 10,40 % aufweist, wirkt der Hirnschädel nach caudal breiter werdend.

Sowohl die Molarenreihenlänge (A = 8,90 %) als auch die Kronenbreite des M^1 (A = 6,31 %) sind negativ allometrisch. Große Tiere haben also relativ kleinere Molaren. Die etwas stärkere Allometrie der oralen Gaumenbreite (A = 8,06 %) gegenüber der aboralen Gaumenbreite (A = 6,99 %) hat zur Folge, daß die leicht divergierenden Molarenreihen bei großen Tieren nahezu parallel verlaufen.

Die in der folgenden Analyse auftretenden Prozentzahlen sind die von der Größe unabhängigen prozentualen Differenzen nach II/5. Da alle Vergleichsmaße auf dasselbe Bezugsmaß — die Condylobasallänge — bezogen sind, wird nicht jeweils von der Maßkombination (z. B. Diastemalänge/CB-Länge) gesprochen, sondern nur von dem Maß (z. B. der Diastemalänge). Entsprechendes gilt für die Beschreibung der Richtung der Unterschiede: anstatt größenunabhängig größer, kleiner usw., wird nur größer oder kleiner geschrieben. Die Anzahl der vermessenen Schädel für einige Unterarten *(goldmani, albus, zalophus)* reicht nicht für eine statistische Absicherung der Befunde aus, jedoch sollen diese auch mitgeteilt werden, da diese wenigen Schädel einer Stichprobe gleichkommen und somit eine gewisse Aussagekraft besitzen.

Die östlichen Unterarten der Bisamratte:

Ondatra zibethicus zibethicus (Abb. 6) ist die Nominatform der nordamerikanischen Bisamratten. Hollister charakterisiert sie folgendermaßen: Schädel groß, Parietalia groß, Molaren von mittlerer Größe. *zibethicus* wird von vier Unterarten direkt umgeben: von *aquilonius* im Nordosten, *albus* im Nordwesten, *cinamominus* im Westen und *macrodon im Osten. rivalicius* im Süden ist nach Hall-Kelson (1959) von *zibethicus* isoliert, aber Hamilton (1943) und Lowery (1943) berichten von „intermediate specimen" bzw. von „intergrades". Vermutlich gibt es also Berührungszonen zwischen beiden.

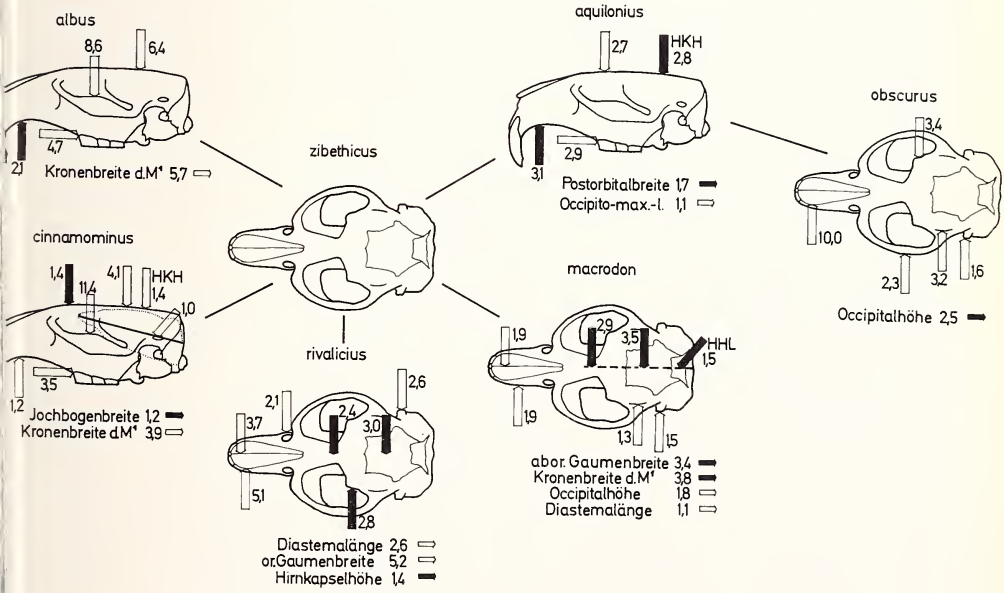

Abb. 6. Auf dem 95 %-Niveau signifikante prozentuale Differenzen zwischen den östlichen Unterarten. Die Pfeile bedeuten: Schwarz = größer; weiß = kleiner als die Bezugsunterart

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

zibethicus wird am besten durch den Vergleich mit den angrenzenden Unterarten charakterisiert.

Ondatra zibethicus rivalicius ist nach Bangs (1895), Hollister (1911) und Hall-Kelson (1959) geographisch von allen übrigen Unterarten isoliert. Sowohl Bangs als auch Hollister und Davis und Lowery (1940) geben jedoch an, daß der Schädel von *rivalicius* dem von *zibethicus* fast völlig gleich ist, abgesehen von der geringfügig kleineren Größe. Es ist daher überraschend, doch eine Fülle von signifikanten Unterschieden gegenüber *zibethicus* zu finden. *rivalicus* kombiniert die größte Postorbitalbreite mit einer sehr kleinen Meatusbreite. Das Diastema ist sehr klein, das Rostrum aber durchaus nicht kurz, die Molarenreihe sehr lang. Die orale Breite des Gaumens ist sehr gering, die aborale sehr groß. Die Molarenreihen divergieren also stark. Die Rostrumbreite II ist die kleinste überhaupt, die Jugalhöhe die zweitgrößte. Bei den Unterschieden zu *zibethicus* sind auffallend die deutlich geringere Nasaliabreite (5,1 %), Nasalialänge (3,7 %) und Diastemalänge (2,6 %). Kleiner sind außerdem die Rostrumbreite II (2,1 %), die Meatusbreite (2,6 %) und die orale Gaumenbreite (5,2 %). Größer sind die Frontalia- (2,4 %) und Parietalialänge (3,0 %), sowie die Postorbitalbreite (2,8 %) und die Hirnkapselhöhe (1,4 %).

Ondatra zibethicus macrodon ist die in den Absolutwerten größte Unterart. In der Erstbeschreibung bei Merriam (1897) heißt es: „Schädel ähnlich dem von *zibethicus*, aber Hirnkapsel mehr nach hinten verlängert. Molaren viel größer." Hollister (1911) fügt hinzu: „Schädel groß, massiges Rostrum, hohes Frontale, Jugale massiv, hoch und oben abgerundet." Betrachtet man auf Grund der Beschreibung die berechneten prozentualen Differenzen, so läßt sich feststellen, daß sowohl die Jugalhöhe, wie auch die Kronenbreite des M^1 die jeweils größten sind. Das Rostrum dagegen ist ziemlich kurz und schmal und nicht massig. Die Verlängerung der Hirnkapsel nach hinten kann sich in der sehr großen Hirnhöhlenlänge zeigen oder in den sehr großen Längen von Frontale und Parietalia oder in beidem. Zudem zeichnet sich *macrodon* durch die jeweils größte orale und aborale Gaumenbreite aus. Neben den Unterschieden in diesen Maßen gibt es noch einige andere gegenüber *zibethicus*. *macrodon* ist sowohl in der Diastema- (1,1 %) wie auch der Nasalialänge (1,9 %) kleiner. Auch die Hirnkapsel- (1,3 %) und Meatusbreite (1,5 %) weisen kleinere Werte auf. Entsprechendes gilt auch für die Occipitalhöhe (1,8 %). Der Hirnschädel ist also relativ schmaler und flacher.

Ondatra zibethicus aquilonius wird in der Beschreibung von Bangs (1899) mit der einzigen benachbarten Unterart *zibethicus* verglichen: Schädel kleiner, schmaler; Rostrum proportional länger und schlanker, Nasalia länger und schmaler; Molaren gleich groß. Hollister (1911) führt die fast völlige Übereinstimmung bei etwas geringerer Größe und sehr wenig kleineren Zähnen von *aquilonius* an. Bei der Auswertung der Korrelogramme zeigt es sich, daß es größenunabhängige Unterschiede gibt, durch die sich beide Unterarten signifikant trennen lassen. Der auffälligste Formwandel ist bei der Diastemalänge zu verzeichnen, wo *aquilonius* eine um 3,1 % größere Länge aufweist und die größte überhaupt hat. Das sehr lange Rostrum ist um 1,1 % länger, verkürzt sind die Länge der Molarenreihe und zwar um 2,9 % und die Frontalialänge um 2,7 %. Dagegen ist die Hirnkapselhöhe um 2,8 % größer als bei *zibethicus*. Hirnkapselhöhe, -breite und Meatusbreite sind die größten aller Unterarten. Auch die Postorbitalbreite ist ziemlich groß: 1,7 % mehr als bei *zibethicus*. Für den Hirnschädel ergibt das eine sehr breite und hohe Form. Abgesehen vom Vorzeichen sind auch die Absolutwerte der beiden Längendifferenzen nicht gleichwertig, da zum ersteren ein Differenzenquotient von 3,38, zum letzteren einer von 6,01 gehört. Die 3 % Differenz in der Diastemalänge sind also höher zu bewerten, als die 3 % in der Molarenreihenlänge.

Ondatra obscurus. Von Bangs (1894) auf Grund des Vorkommens und der Klein-

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

heit als eigene Art beschrieben und bis heute auch so geführt. Da BANGS die benachbarte Festlandsform *(Ond. z. aquil.)* noch nicht kannte, verglich er *obscurus* mit *zibethicus:* Schädel kleiner und glatter, Rostrum relativ größer, Interorbitalbreite tatsächlich breiter. HOLLISTER (1911) macht daraus: Interorbitalbreite relativ breit, Parietalia groß, Nasalia schmal, Zähne klein. Für eine richtigere Beurteilung der Maßkombinationen empfiehlt es sich, *obscurus* mit der geographisch näher vorkommenden Unterart *aquilonius* zu vergleichen und Vergleiche mit *zibethicus* nur ergänzend anzustellen.

Von beiden Autoren wird die tatsächlich bzw. relativ große Interorbitalbreite hervorgehoben. Da diese Breite nicht einem allometrischen Wachstum unterliegt, sondern mit zunehmendem Alter durch Knochenabbau schmaler wird, können die Angaben hier nur bestätigt werden. Aber *obscurus* zeichnet sich auch durch andere Gestaltbesonderheiten aus, z. B. weist sie die kleinste Jochbogenbreite auf. Die dadurch schlank erscheinende Schädelform wird durch ein sehr großes Diastema, ein ziemlich langes und schmales Rostrum zusätzlich betont. Hinzu kommt noch die Kombination von größter Nasalialänge mit kleinster Nasaliabreite, die sich gut in die Form des Rostrums einfügt. Die größte Occipitalhöhe vervollständigt die Reihe der besonderen Merkmale. Die wesentlichen Unterschiede zu *aquilonius* sind damit schon gegeben, obwohl nicht alle signifikant sind. Auffallend ist allein die unterschiedliche Nasaliabreite, *obscurus* weist eine um 10,0 % geringere Breite auf. Zusätzliche Unterschiede finden sich in den Hirnschädelbreiten. Sowohl die Postorbital- (3,4 %), Hirnkapsel- (3,2 %) als auch die Meatusbreite (1,6 %) sind kleiner, so daß der ganze Hirnteil ebenfalls schmal wird. Gegenüber *zibethicus* sind nur noch Frontalia- und Molarenreihenlänge, sowie die Hirnkapselhöhe verschieden.

Ondatra zibethicus albus ist von folgenden drei Unterarten umgeben: *zibethicus, cinnamominus* und *spatulatus.* In ihren Beschreibungen weisen sowohl SABINE (1823) als auch HOLLISTER (1911) auf die Ähnlichkeit mit *zibethicus* hin — abgesehen von der geringeren Größe. HOLLISTER sieht aber auch die Ähnlichkeit mit *spatulatus* und sagt: "To a certain degree it combines the characters of true *zibethicus* with those of *spatulatus* but . . . is not exactly an intermediate in the ordinary sense of the term." *albus* weist durchaus eine Eigenform auf. Das längste Rostrum ist kombiniert mit der größten Rostrumbreite II. Die kleinste Kronenbreite des M^1 und eine ziemlich kleine Molarenreihenlänge sind ebenso charakteristisch für diese Unterart, wie die kleinste Parietalialänge. Der Vergleich mit *zibethicus* zeigt einige Ähnlichkeiten zu dem von *aquilonius* mit *zibethicus* z. B. in der Verkleinerung der Diastemalänge (2,1 %) und der Vergrößerung der Molarenreihenlänge (4,9 %). Hinzu kommt hier aber, daß *zibethicus* auch in der Kronenbreite des M^1 um 6 % größer ist, in der Parietalialänge um 6,8 % und in der Jugalhöhe um 9,4 %.

Ondatra zibethicus cinnamominus wird von HOLLISTER (1910) folgendermaßen beschrieben: „Schädel kleiner als der von *zibethicus* oder *osoyoosensis,* mit kleineren Zähnen. Verglichen mit Schädeln von *zibethicus* hat es ein proportional kürzeres und massigeres Rostrum verbunden mit einer Verkürzung und Verbreiterung der Nasalia." Bei Überprüfung dieser Kriterien zeigt sich, daß keines davon signifikant ist. Das dürfte z. T. auch daran liegen, daß HOLLISTER zur Beschreibung subadulte Stücke verwandte (SATHER 1956), deren Schädel noch nicht die endgültige Proportionierung erreicht hatten. Auffallend ist neben der geringeren Jugalhöhe (11,4 %) auch die Kleinheit der Molaren. Sowohl in der Molarenreihenlänge (3,5 %) als auch in der Kronenbreite des M^1 (3,9 %) unterscheidet sich *cinnamominus* von *zibethicus.* Ein kleines Parietale (4,1 %) läßt ein größeres Frontale (1,4 %) erwarten, ein verlängerter Gesichtsschädel = Diastemalänge (1,2 %) einen verkürzten Hirnschädel = Hirnhöhlenlänge (1,0 %). Die größere Jochbogenbreite (1,2 %) läßt den Schädel breiter erscheinen, die geringere Hirnkapselhöhe (1,4 %) macht ihn flacher. Der Vergleich mit *albus* ergibt

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

nur drei signifikante Unterschiede. Die Differenz in der Hirnkapselhöhe ist hier noch größer (3,4 %). Die Frontalialänge ist um 3,7 % vergrößert, die Nasaliabreite um 4,2 % schmaler.

Betrachtet man alle Vergleiche im Zusammenhang, so läßt sich für einige Maße ein Trend feststellen: Während die Diastema- und die Nasalialänge von Süd nach Nord größer werden, nehmen die Frontalia- und Molarenreihenlänge von Nord nach Süd zu.

Die westlichen Unterarten der Bisamratte:

Ondatra zibethicus spatulatus ist die nördlichste Unterart. Im Osten schließt sich *albus* an, im Süden *cinnamominus* und *osoyoosensis*. Außerdem ist im Westen die auf der Alaska-Halbinsel vorkommende Unterart *zalophus* eingeschlossen. Osgood (1900) schreibt: „Schädel wie *zibethicus*, aber kleiner. Molaren entschieden kleiner. Nasalia

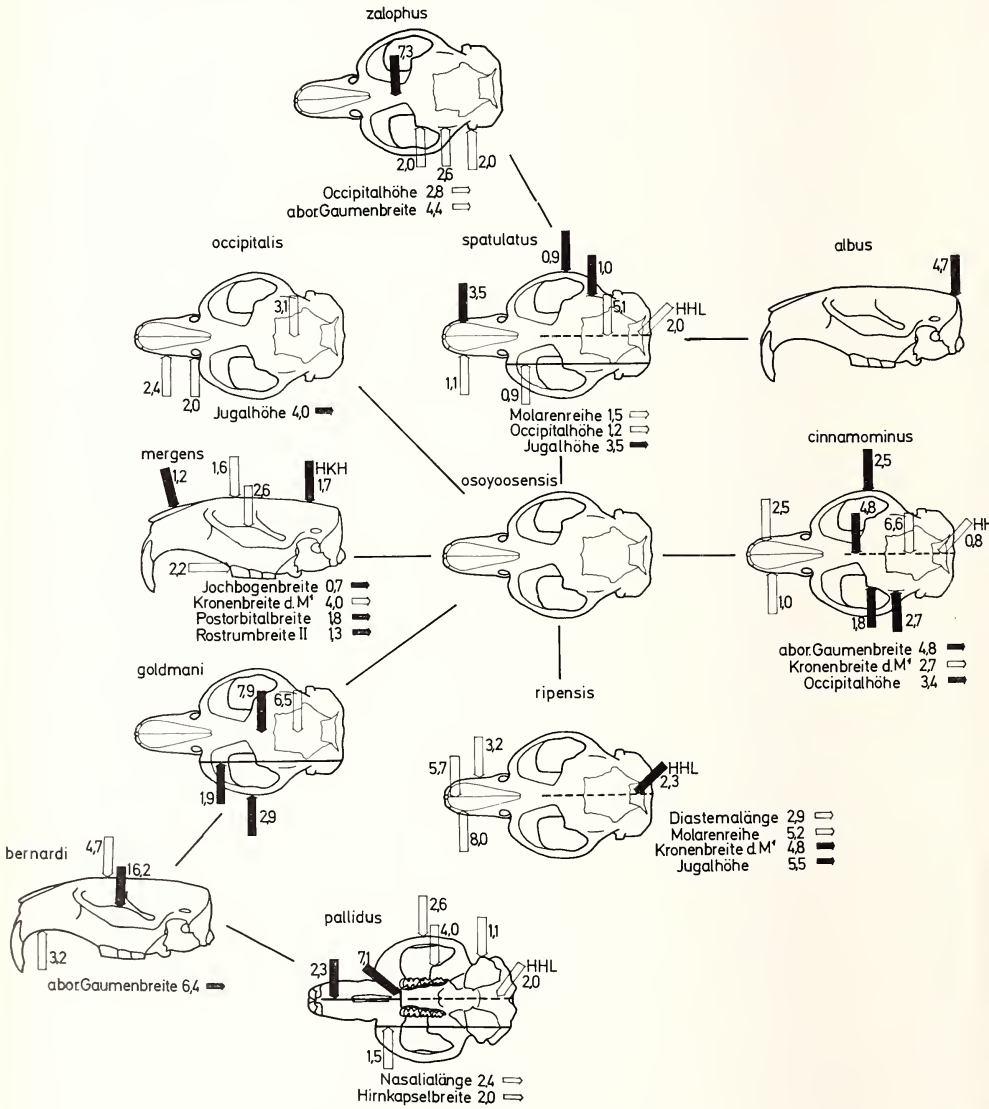

Abb. 7. Prozentuale Differenzen zwischen den westlichen Unterarten

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

sehr verkürzt und vorne stark verbreitert." Bei HOLLISTER (1911) steht außerdem: Jugale und Parietalia klein.

Das nördliche Vorkommen zeigt sich weder in den Absolutwerten noch in den Korrelationen durch irgendwelche besonderen Merkmale. In einigen ist lediglich eine Tendenz zu sehen, die bei *zalophus* ihr Extrem findet. Das gilt für die Hirnhöhlenlänge, die Occipitalhöhe und die Nasaliabreite und in etwa noch für Meatusbreite und Hirnkapselhöhe. Besonders groß ist die Ähnlichkeit von *spatulatus* mit *albus*. Nur beim Maßpaar Occipitalhöhe/CB.Länge zeigt sich ein signifikanter Unterschied: *spatulatus* hat eine um 4,5 % kleinere Occipitalhöhe.

Ondatra zibethicus zalophus hat auf Grund seines Vorkommens auf der Alaska-Halbinsel nur *spatulatus* als Nachbarn. In der Erstbeschreibung bei HOLLISTER (1910) heißt es: Rostrum und Nasalia länger als bei *spatulatus*. Parietalia sehr klein, Zähne klein. In der „Systematic Synopsis" (1911) bemerkt er noch folgendes: In many ways it is the extreme type of the *spatulatus* style . . ." Nimmt man *albus* als das andere Extrem, so trifft das in vielen Maßkombinationen auch zu. *zalophus* weist in allen Hirnschädelmaßen die kleinsten Werte auf. Das gilt für die Hirnhöhlenlänge, die Postorbital-, Hirnkapsel- und Meatusbreite, sowie für die Hirnkapsel- und Occipitalhöhe. *zalophus* hat damit den kürzesten, schmalsten und flachsten Hirnschädel und das kleinste Hirnvolumen. Außerdem ist die Molarenreihenlänge die kleinste bei gleichzeitig ziemlich kleiner Kronenbreite des M^1, was mit HOLLISTERS Beschreibung übereinstimmt. Auch die sehr kleinen Parietalia sind vorhanden. Sie werden durch ein ziemlich großes Frontale ausgeglichen. Ein weiteres Kleinst-Merkmal ist die aborale Gaumenbreite. Ein anderes Extrem ist die Nasaliabreite. Hierin übertrifft *zalophus* sogar *spatulatus*. Alle signifikanten Unterschiede zu *spatulatus* sind damit schon erwähnt. Am auffälligsten sind die um 7,3 % längeren Frontalia. Die übrigen Unterschiede betragen: 2 % bei der Postorbital-, 2,6 % bei der Hirnkapsel- und 2 % bei der Meatusbreite, 2,8 % bei der Occipitalhöhe und 4,4 % bei der aboralen Gaumenbreite.

Ondatra zibethicus osoyoosensis. LORD (1863) vergleicht *osoyoosensis* mit *zibethicus* und kommt zu folgender Diagnose: „Der Schädel unterscheidet sich von *zibethicus* dadurch, daß er viel kleiner ist, sehr viel kürzer vom vorderen Molar zu den Incisiven. Postorbitalprozeß bei weitem nicht so stark entwickelt, Molaren kleiner." Die Beschreibung basiert auf einem immaturen Stück. HOLLISTER (1911) schreibt: Schädel sehr ähnlich dem von *spatulatus*, aber größer mit viel größeren Zähnen; relativ schmaler, Rostrum und Nasalia lang. *osoyoosensis* ist umgeben von *spatulatus* im Norden, *cainamominus* im Osten, *ripensis* im Süden und *goldmani*, *mergens* und *occipitalis* im Westen. Von *spatulatus* läßt sich *osoyoosensis* an der um 3,4 % kleineren Nasaliabreite unterscheiden. Ebenfalls kleiner sind die Jugalhöhe (3,4 %), die Jochbogenbreite (0,9 %) und die Hirnkapselbreite (1,0 %). Die Hirnhöhlenlänge dagegen ist um 2,0 % größer. Des weiteren sind größer die Parietalialänge (5,4 %), die Rostrumbreite II (1,1 %), die Occipitalhöhe (1,3 %) und die Occipitomaxillarlänge (0,9 %).

Ondatra zibethicus ripensis. BAILEY (1902) beschreibt den Schädel von *ripensis* als klein und schmal, Nasalia kurz, Molaren „light". HOLLISTER (1911) findet den „Schädel sehr klein, unterscheidet sich von dem von *pallidus* durch etwas leichteres Rostrum und schmalere Nasalia". Der Vergleich mit *pallidus* ist dort nachzulesen. Nach den Verbreitungskarten von HALL-KELSON (1959) hat *ripensis* nur *osoyoosensis* als geographisch benachbarte Unterart. Verglichen damit zeigt sich eine Reihe signifikanter Unterschiede, wobei die hervorstechendsten die Nasaliamaße sind, *ripensis* hat eine um 8 % kleinere Breite und um 5,7 % kleinere Länge aufzuweisen. Das ist die relativ kleinste Nasalialänge aller amerikanischen Unterarten und die zweitkleinste Nasaliabreite. Da *ripensis* auch die relativ kleinste Rostrumbreite I aufweist — 3,2 % kleiner als *osoyoosensis* — kann man hier wohl, wie HOLLISTER, von einem leichten Rostrum sprechen. Die Molaren dagegen sind nicht „light" wie BAILEY es angibt. Die Molaren-

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

reihenlänge (um 5,2 % größer als bei *osoyoosensis)* ist die relativ größte und die Kronenbreite des M^1 (um 4,8 % größer als bei *osoyoosensis)* ist nach *macrodon* die zweitgrößte, die bei den amerikanischen Bisamratten vorkommt. Einer Verkürzung der Diastemalänge (2,9 %) steht eine Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge (2,3 %) gegenüber. Die in den Absolutwerten kleinere Unterart hat also nicht nur größenabhängig einen relativ größeren Hirnteil, sondern auch größenunabhängig (ähnlich *bernardi — pallidus).* In der Jugalhöhe übertrifft *ripensis* die Unterart *osoyoosensis* um 5,5 %.

Da mit den drei Unterarten *ripensis, osoyoosensis* und *spatulatus* die größte zusammenhängende Nord-Süd-Ausdehnung gegeben ist, zeigt sich beim Vergleich der Prozentzahlen zueinander ein Trend zur Verbreiterung der Nasalia von Süd nach Nord. Etwas Ähnliches, wenn auch nicht in so starkem Maße, trifft für die Nasalialänge zu. Für die Hirnhöhlen-, Parietalia- und Molarenreihenlänge sowie für die Kronenbreite des M^1 geht der Trend zur Vergrößerung von Nord nach Süd.

Die Unterarten am westlichen Rand des Areals:

Ondatra zibethicus occipitalis hat nur *osoyoosensis* als geographisch benachbarte Unterart. Hollister (1911) schreibt: Schädel wie *osoyoosensis,* aber mit weniger hoch entwickelter Interorbitaleinschnürung. Die Unterschiede sind gering. *occipitalis* hat eine um 3,1 % kleinere Parietalialänge und die Rostrumbreiten I und II sind um 2,4 % bzw. 2,0 % verkleinert. Die Jugalhöhe dagegen ist um 4 % vergrößert.

Ondatra zibethicus mergens schließt ähnlich wie *occipitalis* westlich an *osoyoosensis* an. Hollister (1910) charakterisiert den Schädel wie folgt: kleiner als *osoyoosensis,* mit kürzerem Rostrum und stärkerem Jugale. Die Berechnungen ergeben signifikante Unterschiede für eine ganze Reihe von Maßkombinationen, jedoch sind die Differenzen gering. Sowohl die Molarenreihe (2,2 %) als auch die Kronenbreite des M^1 (4 %) sind kleiner als bei *osoyoosensis.* Auch die Jugalhöhe (2,6 %), die Frontalialänge (1,6 %) — es ist die kleinste überhaupt — sind verkürzt. Geringfügig vergrößert sind die Jochbogenbreite (0,7 %), die Postorbitalbreite (1,8 %), die Hirnkapselhöhe (1,7 %), die Rostrumbreite II (1,3 %) und die Nasalialänge (1,2 %).

Ondatra zibethicus goldmani ist die bisher letzte beschriebene Unterart. Huey (1938) schreibt: Verglichen mit *bernardi* hat *goldmani* einen relativ schmaleren und längeren Schädel. *goldmani* liegt in einigen Maßen vermittelnd zwischen *osoyoosensis* und *bernardi,* z. B. in der Diastemalänge, der oralen Gaumenbreite, der Jochbogenbreite, der Hirnkapselhöhe, der Kronenbreite des M^1 und der Postorbitalbreite, aber sowohl in diesen, als auch in einer Reihe anderer Maßkombinationen sind die Unterschiede zwischen diesen drei Unterarten äußerst gering. Unterschiede gegenüber *osoyoosensis* bestehen in der Occipito-maxillarlänge, die um 1,9 % länger ist. Die Jochbogenbreite ist größenunabhängig nach *bernardi* die zweitbreiteste; sie ist um 2,9 % größer als bei *osoyoosensis,* was den Schädel breiter erscheinen läßt. Die Frontalialänge, die die relativ größte aller amerikanischen Bisamratten ist, ist um 7,9 % vergrößert und die Parietalialänge ist um 6,5 % verkürzt. Das bedeutet eine Zurückverlagerung der Sutura parietofrontalis.

Ondatra zibethicus bernardi. Goldman (1932) charakterisiert den Schädel von *bernardi* folgendermaßen: In der Größe ähnlich wie *pallidus,* aber Nasalia länger und vorn schmaler, Dentition etwa wie bei *pallidus.* Aus der Beschreibung von *goldmani* (Huey 1938), der anderen benachbarten Unterart, läßt sich entnehmen, daß *bernardi* verglichen damit, einen relativ breiteren und etwas verkürzten Schädel hat. Abgesehen von der größeren Nasalialänge (2,4 %) unterscheidet sich *bernardi* noch in einer Reihe anderer Maßkombinationen von *pallidus.* Hervorzuheben wären die Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge (2,1 %), der Jochbogenbreite (2,6 %), der Schädelkapselbreite (2,1 %) und der Postorbitalbreite (4,2 %). Das bedeutet, daß *bernardi* einen relativ breiten Schädel hat (den breitesten aller Unterarten), auch im Gehirnteil. Zusammen mit der längeren Hirnhöhle und der etwa gleich großen Hirnkapselhöhe ergibt das eine Ver-

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

größerung des Hirnvolumens. Dagegen sind 3,4 % Zunahme in der Jugalhöhe weniger auffallend. Die Verkürzung der Diastemalänge um 2,2 % ist nach dem vorher gesagten nicht überraschend, zumal hier das kleinste Diastema vorliegt. Die Verkleinerung der oralen Gaumenbreite (6,6 %) bedeutet ein stärkeres Divergieren der Molarenreihen. Gegenüber *goldmani* ist die aborale Gaumenbreite um 6,4 % vergrößert, was den gleichen Effekt zur Folge hat. Die kleinere Frontalialänge (4,7 %) wird wohl durch nicht signifikant längere Nasalia und Parietalia ausgeglichen. Die kleinere Diastemalänge (3,2 %) bedingt aber in diesem Falle keine größere Hirnhöhlenlänge. Die um 16,2 % größere Jugalhöhe ist zwar bemerkenswert, aber diese Eigenarten sind infolge der nur aus 4 Tieren bestehenden Stichprobe von goldmani nicht signifikant.

Ondatra zibethicus pallidus. In der Beschreibung von Mearns (1890) heißt es: Der Schädel zeigt keine konstanten Unterschiede zu dem des „common spezies" (wohl *zibethicus)* mit Ausnahme der sehr viel kleineren Größe. Hollister (1911) sagt mit etwas anderen Worten dasselbe. Er vergleicht aber *pallidus* mit *ripensis* und findet sie schwierig zu unterscheiden. „Die Schädel von *pallidus* sind etwas größer mit massigeren Rostrum und breiteren Nasalia."

Die breiteren Nasalia (8,4 %) sind tatsächlich nicht zu übersehen. Die Rostrumbreite I ist um 3,5 % größer und die orale Gaumenbreite um 5,2 %. Dazu hat *pallidus* aber deutlich kleinere Molaren, sichtbar sowohl an der Kronenbreite des M^1 (4,7 %) als auch an der Molarenreihenlänge (2,6 %). Auffällig ist auch die Verkürzung der Hirnhöhlenlänge um 3,3 %.

3. *Diskussion der Befunde*

Nach Beschreibung aller Unterarten läßt sich zusammenfassend etwas über das geographische Gefälle der einzelnen Maße aussagen. Wie schon bei *zibethicus* und *osoyoosensis* angedeutet, läßt sich für einige eine klinale Variation feststellen. Im Verbreitungsgebiet der Bisamratte gibt es praktisch zwei größte Nord-Süd-Ausdehnungen: eine westliche mit *spatulatus, osoyoosensis* und *ripensis* und eine östliche mit *albus-aquilonius, zibethicus* und *rivalicius.* Für beide gemeinsam variieren drei Maße in gleicher Richtung: die Molarenreihen- und Frontalialänge nehmen von Nord nach Süd zu, die Nasalialänge dagegen von Süd nach Nord. Im Osten vergrößert sich das Diastema in Süd-Nord-Richtung, eine Verlängerung des Rostrums verläuft damit nicht parallel, im geringen Maße jedoch eine Verkleinerung der Hirnhöhlenlänge. Letzteres ist ausgeprägter im Westen. Eine Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge macht sich auf dem Schädeldach häufig durch eine gleichzeitige Vergrößerung der Parietalialänge bemerkbar. Auch in diesem Falle bestätigt sich diese Feststellung. Die Parietalialänge wird von Nord nach Süd größer. Mit der Verlängerung der Molarenreihe geht die Vergrößerung der Kronenbreite Hand in Hand. Für die Nasaliabreite geht der Trend zur Vergrößerung nicht nur von Süd nach Nord — im Osten und Westen — sondern von *obscurus* über *aquilonius, zibethicus, albus* und *spatulatus* zu *zalophus,* also auch von Ost nach West. Noch ein zweites Maß verändert seine Größe in Ost-West-Richtung: die aborale Gaumenbreite wird nach Westen kleiner und zwar sowohl in der nördlichen Ausdehnung von *aquilonius, zibethicus* über *albus, spatulatus* zu *zalophus,* als auch südlicher von *macrodon* über *zibethicus, cinnamominus* und *osoyoosensis* zu *occipitalis.* Als Folge dieser geringen aboralen Gaumenbreite tritt dann bei *occipitalis* das auf, was Hollister (1911) als typisch für diese Unterart angibt: „interpterygoid space very narrow, the borders nearly parallel". Da sich die kleinste aborale Gaumenbreite jedoch bei *zalophus* findet, ist dieses Merkmal nicht nur für *occipitalis* typisch. Ob sich diese Klines aufgrund von Auslesefaktoren — wie Klima oder Biotop — oder Genfluß oder einer Kombination aus beiden gebildet haben, kann hier nicht beantwortet werden. Nach dem oben Gesagten zeigen sich einige charakteristische Unterschiede zwischen den Schädeln nördlicher und südlicher Bisamratten. Der Schädel im Nordosten ist ge-

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

kennzeichnet durch relativ großen Gesichtsteil (Diastemalänge), mit langen, mittelbreiten Nasenbeinen und kurzem Frontale und durch kurzen Hirnschädel (Hirnhöhlenlänge) und große aborale Gaumenbreite. Die Molaren sind klein. Der nordwestliche Schädel hat ebenfalls kleine Molaren. Der Hirnschädel ist sehr kurz — für *zalophus* gilt: sehr klein in allen drei Dimensionen — entsprechend auch die Parietalia und das Frontale. Die Nasenbeine sind lang und sehr breit. Die orale Gaumenbreite ist gering. Für die südwestlichen Schädel *(ripensis)* gelten etwa reziproke Verhältnisse, also: langer Hirnschädel (relativ große Hirnhöhlen-, Parietalia- und Frontalialänge), große Molaren, kurze, schmale Nasenbeine. Die südöstlichen Schädel haben zu dem langen Hirnschädel einen entsprechend kurzen Gesichtsteil.

Das Auftreten von Klines, verbunden mit einer großen Variation in vielen Maßen und Maßkombinationen wirft die Frage nach der Validität der bestehenden Unterarten auf und dem Unterartproblem an sich. Über den Wert der Unterart als taxonomischer Kategorie äußern sich Huxley (1932), Wilson u. Brown (1953), Burt (1954), Durrant (1955), Terentjew (1958) u. a. Das Beispiel, mit welchem Burt gegen den Unterartbegriff zu Felde zieht — Beschreibung von Unterarten bei der Rundschwanz-Bisamratte *Neofiber alleni* (True 1884) nach der Fellfarbe, also praktisch nur nach einem Merkmal, welches klinal variiert —, ist wohl ein Idealfall, der bei der Bisamratte nicht gegeben ist. Unterarten können hier durchaus beschrieben werden, wenn man sie als subjektiv umgrenzte Definitionseinheiten (Herre 1961) sieht oder als Gruppen verschiedener artgleicher Individuen, die nur einiges gemein haben, was ausschließlich mit statistischen Methoden beschrieben werden kann (Haldane (1922). Ein statistisches Hilfsmittel ist die 75 %-Regel. Mayr, Linsley u. Usinger (1953) schränken sie teilweise ein und fordern, daß sich 75 % der einen Unterart unterscheiden müssen von 97 % der anderen. Das bedeutet aber — eine Normalverteilung vorausgesetzt —, daß sich beide Unterarten nur mit je 10 % überlappen. Folglich lassen sich 90 % der einen Unterart von 90 % der anderen unterscheiden. Es wäre richtiger, diese Regel darum 90 %-Regel zu nennen. Diese Regel gilt nun sowohl für Meßstrecken als auch für bloße Anzahlen, z. B. für Schwanzwirbel, und es bleibt dem einzelnen überlassen, welches Merkmal er als taxonomisch wichtig ansieht. Bei kraniometrischen Arbeiten ist die Anwendbarkeit der Regel sehr begrenzt, da die Variabilität der absoluten Meßwerte oft sehr groß ist und nicht alle Maße den gleichen taxonomischen Wert haben, wie Bohlken (1962) es am Boviden-Schädel zeigte.

Um in der vorliegenden Arbeit Aussagen über die Validität und Divergenz der Unterarten machen zu können, wurde eine Dikriminanzanalyse mit 23 Maßen durchgeführt. Dem 90 %-Niveau der „75 %-Regel" entspricht ein verallgemeinerter Abstand von 2,56. Wie aus Abb. 8 zu ersehen ist, sind die verallgemeinerten Abstände von *zibethicus* zu *aquilonius* (2,79), *macrodon* (2,88), *rivalicius* (2,96) und *cinnamoninus* (2,90) etwa gleich groß, was auf eine gewisse geographische und damit auch genetische Verbindung hinweist. Im Falle von *rivalicius* würde das bedeuten, daß die völlige geographische Isolation zu *zibethicus,* die Hall u. Kelson (1959) angeben, wohl doch nicht besteht, was auch nicht überrascht, da beide Verbreitungsgebiete durch mehrere Flüsse — darunter den Mississippi — verbunden sind. Der Abstand von *zibethicus* zu *albus* ist deutlich größer (3,66), womit die Befunde der divariaten Analyse bestätigt werden. Dagegen wird die Ähnlichkeit von *albus* mit *spatulatus* — auf die Hollister (1911) hinweist und welche die divariate Analyse belegt — durch die verallgemeinerten Abstände verdeutlicht. Der Wert liegt mit 2,47 unterhalb des 90 %-Niveaus. Da die Originalbeschreibung der Unterart *albus* außer der — für einen Albino typischen — weißen Farbe und der geringeren Größe gegenüber *zibethicus* keine weiteren Charakteristika enthält, sollte auf Grund dessen und des oben Gesagten *albus* als Unterart einbezogen werden und in die Synonymie von *spatulatus* (Osgood 1900) gestellt werden. *zalophus* erweist sich als stärker divergent (2,82), aber eine Beziehung

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

zu *spatulatus* ist gegeben. Etwas geringer (2,77) ist der Abstand zwischen *spatulatus* und *osoyoosensis*. Beide Unterarten sind als ähnlich beschrieben und haben eine breite Übergangszone. Dagegen liegt der verallgemeinerte Abstand von *spatulatus* zu *cinnamominus* wesentlich höher (3,51). Um *osoyoosensis* gruppieren sich ähnlich wie um *zibethicus* mehrere Unterarten, eine entsprechende Ähnlichkeit auch in den Abständen ist jedoch nicht vorhanden. Der Abstand zu *spatulatus* wurde schon diskutiert. Der Abstand *osoyoosensis* — *cinnamominus* ist etwas größer (3,00). Ein noch größerer Abstand besteht zu *ripensis* (3,34). Diese verhältnismäßig große Divergenz hatte sich schon in der divariaten Analyse gezeigt. Den größten Abstand weist *osoyoosensis* jedoch zu *goldmani* auf (3,76), was sich aus ihrer Verbreitung nicht erklären läßt. Es bestehen keine natürlichen Schranken zwischen den Verbreitungsgebieten. Da aber nur 4 Schädel von *goldmani* untersucht wurden, ist es wahrscheinlich, daß der Abstand durch nicht signifikante Eigenarten der Stichprobe erheblich vergrößert wurde. Nach den Befunden der divariaten Analyse ist es nicht überraschend, daß die Abstände zu *mergens* (2,02) und *occipitalis* (1,99) so gering sind. Der Wert von 1,99 ist der zweitkleinste verallgemeinerte Abstand überhaupt. — Elliot (1903) beschreibt die Unterart *occipitalis* nach einem sehr großen und alten Exemplar. Die besondere Form der Linea nuchalis haben Gould u. Kreeger (1948) ganz richtig als Merkmal für hohes Alter gewertet. Dazu vergleicht Elliot diese Form mit der 3000 km entfernt vorkommenden Nominatform *zibethicus* und nicht mit der angrenzenden Unterart *osoyoosensis*. Die geringen prozentualen Differenzen und der kleine verallgemeinerte Abstand sprechen dafür, *occipitalis* (Elliot 1903) als Unterart einzuziehen und zu *osoyoosensis* (Lord 1863) zu stellen.

Abb. 8. Verallgemeinerte Abstände zwischen den Unterarten

Eine ähnliche Situation ist bei *mergens* gegeben. Von der Unterartdiagnose bleibt nur die etwas hellere Fellfarbe, wenn man Hollisters unrichtiges Bild von der absoluten „Größe" berichtigt. Er schreibt selbst: „This *(mergens)* is a pale desert form of the *osoyoosensis* type, occupying the northern part of the Great Basin, it grades directly into *osoyoosensis* on the north and east." Die divariate Analyse zeigt zwar einige signifikante prozentuale Differenzen, jedoch ist der Grad derselben gering, was auch der kleine verallgemeinerte Abstand zum Ausdruck bringt. Ich würde also auch hier vorschlagen, *mergens* in die Synonymie von *osoyoosensis* (Lord 1863) zu stellen. Der zweitgrößte Abstand (4,44) besteht zwischen *goldmani* und *bernardi* — eine Tatsache, die sich kaum erklären läßt, da beide Unterarten im gleichen Fluß vorkommen, wenn die Angaben von Hall (1946) stimmen. Dieser verallgemeinerte Abstand ist

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

aber auf dem 95 %-Niveau nicht signifikant von einem Abstand von 2,56 verschieden, so daß *goldmani* in die Synonymie von *bernardi* (Goldman 1932) zu stellen ist. Eine nur kleine Divergenz besteht dagegen zwischen *bernardi* und *pallidus* (2,70), zwei Unterarten, die zunächst als eine beschrieben waren.

obscurus ist aufgrund des isolierten Vorkommens auf Neufundland als eigene Art beschrieben worden. Ein wichtiger Faktor für die Speziation ist durch diese geographische Isolation gegeben: Es tritt kein Genfluß zwischen der Insel- und Festlandspopulation auf — ob die Strait of Belle Isle mit etwa 20 km Breite eine vollständige Schranke darstellt, ist nicht bekannt. Durch Mutation und Rekombination und Auslese entwickelte sich die isolierte Population in ihrem genetischen Bestand anders als die „Elternpopulation", was zu isolierenden Mechanismen führen kann. Dem entgegen wirkt die genetische Homoeostasis, das ist „die Eigentümlichkeit der Population, ihre genetische Zusammensetzung im Gleichgewicht zu halten und plötzlichen Änderungen zu widerstehen" (Mayr 1967). Der Artbildungsprozeß kann unter solchen Umständen sehr langsam verlaufen. Da sich aus einem Genotyp infolge andersartiger Umweltfaktoren verschiedene Phaenotypen bilden können, ist nicht mit letzter Sicherheit zu sagen, ob die am Schädel auftretenden Unterschiede zu *aquilonius* auch genetisch fixiert sind. Die prozentualen Differenzen, die in nur sechs Maßkombinationen signifikant auftreten, liegen — mit Ausnahme der Nasaliabreite (10,0 %) — im Rahmen der zwischen den übrigen Unterarten vorkommenden. Selbst der relativ hohe Wert der Differenz in der Nasaliabreite findet Entsprechendes im gleichen Maß bei *ripensis* — *osoyoosensis/spatulatus*.

In dem großen verallgemeinerten Abstand (4,63) zu *aquilonius* macht sich die geographische Isolation bemerkbar. Der noch größere Abstand *obscurus* — *zibethicus* (5,56) macht eine Verbindung zu *aquilonius* wahrscheinlich. Über isolierende Fortpflanzungsmechanismen bei *obscurus* ist nichts bekannt. Errington (1963) faßt seine Kenntnis über *obscurus* wie folgt zusammen: „If the muskrat of Newfoundland be retained as the separate species, *Ondatra obscurus*, in this classification, it should be with some expectation that this form ultimately will be assigned as a subspecies to the mainland species, *Ondatra zibethicus*". Ähnlich hatte sich Hall in einem Brief an Errington (1963) geäußert. Müller (1952) kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Resultat, daß *obscurus* nur Unterartcharakter zukommt. Peterson (1966) führt *obscurus* ohne Angabe von Gründen als Unterart. Nach meinen eigenen Untersuchungen würde ich vorschlagen, *obscurus* als Unterart *Ondatra zibethicus obscurus* (Bangs 1894) zu führen.

B. Die Bisamratten in Europa

1. Die divariate Schädelanalyse im unterartlichen Bereich

Die europäischen Bisamratten der von mir vermessenen Populationen stammen — mit Ausnahme der belgisch-holländischen — von einer kleinen Gründerpopulation, die 1905 bei Dobriš in der Nähe von Prag ausgesetzt wurde. Über die genaue Anzahl und die Herkunft dieser Tiere besteht keine völlige Klarheit. Auch soll eventuell eine zweite Aussetzung erfolgt sein, und in Polen sollen entwichene Farmtiere zur Besiedlung beigetragen haben (Ulbrich 1930, Mohr 1954, Hoffmann 1958, Niethammer 1963). Die Bisamratte fand in Europa eine unbesetzte ökologische Nische, eine Vielzahl günstiger Biotope und so gut wie keine Feinde. Damit waren alle Voraussetzungen für eine schnelle und erfolgreiche Ausbreitung gegeben. Heute erstreckt sich das fast lückenlose Verbreitungsgebiet (Abb. 9) von der deutschen Westgrenze bis zur polnischen Ostgrenze und vom Nord-Ostsee-Kanal bis Jugoslawien und Bulgarien (Hoffmann 1958, Calinescu 1958, Frank u. Härle 1967 u. a.).

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

Die starke Vermehrung und Ausbreitung wirft Fragen nach dem Erfolg von Rekombination, Mutation und Selektion, also nach Veränderungen im Genotyp auf. BAUER (1960) schreibt: „In den Schädelproportionen sind bisher weder bei den russischen (LAWROW 1953) noch bei den mitteleuropäischen Ondatra-Populationen Verschiebungen gegenüber den Verhältnissen an der amerikanischen Stammform wahrnehmbar. Mitteleuropäische Bisamratten unterscheiden sich vor allem in der Größe von nordamerikanischen Populationen der Nominatform und auch untereinander scheinen die Mitteleuropäer bereits etwas verschieden." Betrachten wir zunächst die Absolutwerte der Condylobasallänge (Abb. 10). Es fällt auf, daß die Mittelpunkte nicht so stark streuen, wie bei den amerikanischen Unterarten. Die Population Bayern erreicht im Mittelwert 93,6 % des Wertes vom Oderbruch. Das kleinste europäische Tier (56,6 mm) erreicht 80,7 % des größten (70,1 mm). Beide Tiere fanden sich in der gleichen Population (West-Berlin). Interessant ist, daß die Mittelwerte der Populationen Prag, Budweis und Niederösterreich mit dem Gesamtmittelwert fast identisch sind. Die geographische Verbreitung der CB-

Abb. 9. Verbreitungsgebiet der europäischen Bisamratte mit Angabe der bearbeiteten Populationen. Numerierung wie auf Seite 258

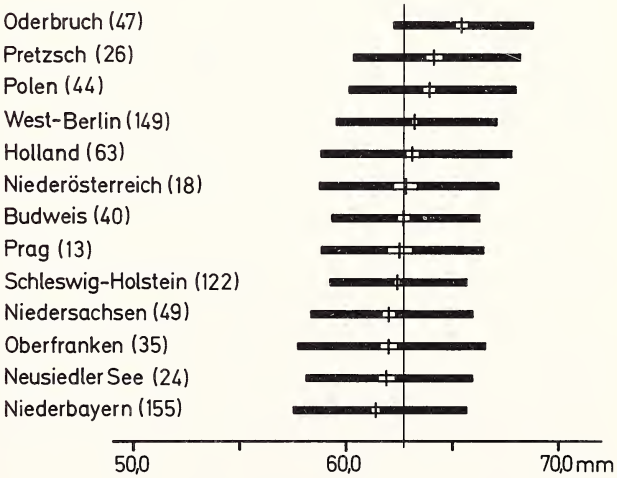

Abb. 10. Geometrisches Mittel der CB-Längen, 95 % Intervall der Normalverteilung und Standardfehler des Mittelwertes, logarithmisch berechnet. Populationen nach der Größe geordnet. Die dünne Linie gibt den Gesamtmittelwert (62,7) aller europäischen Bisamratten an. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der vermessenen Schädel an

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

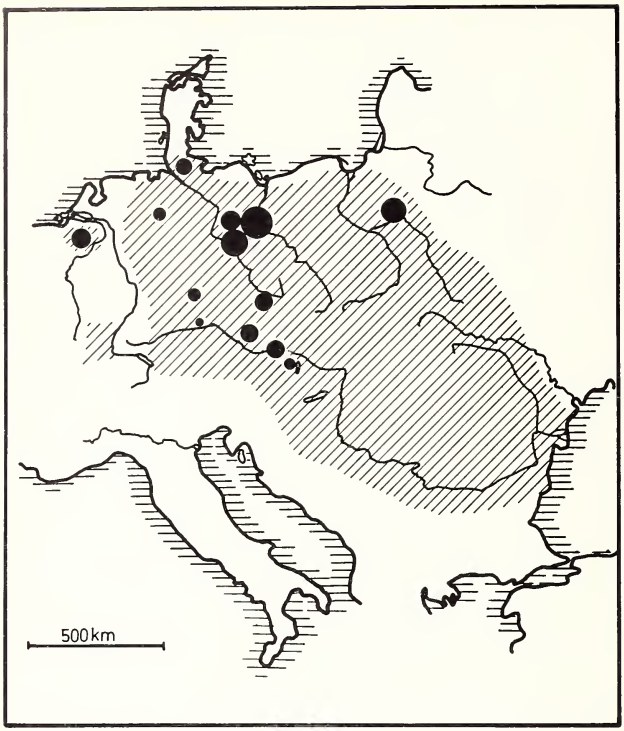

Abb. 11. Geographische Verteilung der CB-Länge

Länge zeigt Abb. 11. Auch hier erweist sich die univariate Analyse als ungeeignet zur Erfassung geringer Unterschiede.

Prag (Abb. 12). Die charakteristischen Merkmale der Population Prag—Kollin (Elbe) sind die Diastemalänge, Hirnkapselhöhe und Nasaliabreite, die alle jeweils die größten Werte aufweisen.

Budweis/CSSR. Das Vorkommen der Population Budweis liegt dem Aussetzungsort Dobriš ähnlich nahe wie jenes der Population Prag. Die Gestaltbesonderheiten der Population Budweis sind die sehr kleine Hirnhöhlenlänge verbunden mit der kleinsten Parietalialänge. Sowohl die Rostrumbreite I wie auch die orale Gaumenbreite sind die größten. Verglichen mit Prag hat Budweis ein kürzeres Diastema (2,4 %) und eine kleinere Hirnkapselbreite (3,1 %).

Niederösterreich. Bei der Population Niederösterreich ist die orale Gaumenbreite um 8,3 % kleiner als bei der Population Budweis. Die aborale Gaumenbreite ist geringfügig größer (2,7 %). Ferner ist auch die Jochbogenbreite etwas kleiner (1,3 %).

Neusiedler See. Die von mir vermessenen Schädel der Bisamratten vom Neusiedler See gehören alle einer Population an, die infolge des günstigen Biotops ausschließlich in selbstgebauten Burgen lebt und keine Baue gräbt, also genau wie die amerikanische Unterart *rivalicius*. Da der Neusiedler See zwischen 1923 und 1926 (Bauer 1960) von Bisamratten besiedelt wurde, ist es von besonderem Interesse, zu prüfen, ob sich die veränderte Lebensweise in der Schädelform ausdrückt und ob sich irgendwelche parallelen Entwicklungen zu der amerikanischen Form feststellen lassen.

Die Gestaltbesonderheiten dieser Population liegen einerseits im Hirnschädel, sowohl die Hirnhöhlenlänge wie auch die Occipitalhöhe weisen die kleinsten Werte auf, andererseits in den Längen von Frontale und Nasalia, die die größte bzw. zweitgrößte darstellen. Während die Molarenreihe ebenfalls die längste ist, ist die orale Gaumenbreite die schmalste der untersuchten europäischen Populationen. Die Jugalhöhe ist sehr klein. Auch die andere Ansatzstelle des M. masseter III, die durch die Rostrumbreite II erfaßt wird, ist verhältnismäßig klein, was auf einen schwach ausgebildeten Muskel schließen läßt.

Eine Korrelation Lebensweise — Schädelform ist zu bezweifeln, da die prozentualen Differenzen zur Population Niederösterreich gering sind. In der oralen Gaumenbreite und der Occipitalhöhe wird von Niederösterreich sogar jeweils der zweitkleinste Wert erreicht, was eher nach einer klinartigen Veränderung aussieht. Die Unterschiede zu

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

Niederösterreich sind also kleinere Occipitalhöhe (1,9 %) und Rostrumbreite II (2,6 %), sowie größere Frontalialänge (3,3 %) und Hirnkapselbreite (2,0 %). Neben sehr ähnlichen Werten in diesen vier Maßen: 2,2 %, 2,5 %, 2,6 % und 2,8 %, unterscheiden sich die Bisamratten des Neusiedler Sees von denen aus Süd-Böhmen (Budweis) durch etwas kleinere Jochbogenbreiten (1,2 %) und Rostrumbreiten I (2,3 %) sowie durch eine größere Postorbitalbreite (1,9 %) und orale Gaumenbreite (8,3 %). Auch die Frage nach der Parallelentwicklung aufgrund der Lebensweise in den Populationen Neusiedler See und *rivalicius* läßt sich nicht befriedigend beantworten, obwohl in der Molarenreihe und der oralen Gaumenbreite eine ähnliche Entwicklung gegeben ist. Nun wäre zu prüfen, ob diese besonderen Merkmale Anpassungserscheinungen darstellen. Dagegen spricht, 1. daß die längste Molarenreihe der amerikanischen Bisamratten bei *ripensis* vorkommt, einer Unterart, die extrem anders lebt als *rivalicius* und 2. daß alle südlichen Unterarten relativ lange Molarenreihen haben, während kurze Molarenreihen bei den nördlichen Unterarten zu finden sind. Die Länge der Molarenreihe scheint demnach eher mit dem Klima zusammenzuhängen als mit der Lebensweise. Die Verbreitung des anderen Merkmals, der oralen Gaumenbreite, dagegen scheint durch zufallsbedingte Verschiebungen des Genbestandes gekennzeichnet zu sein, denn die kleinste Breite findet sich bei *bernardi*, die zweitgrößte bei der Nachbarform *pallidus*, die im gleichen Biotop lebt. Die größte Breite hat *macrodon*, die zweitkleinste *rivalicius*. Auch diese beiden Unterarten bewohnen den gleichen Biotop, der sich jedoch extrem von dem von *bernardi* und *pallidus* unterscheidet. Von Anpassung an die Lebensweise kann also auch hier nicht gesprochen werden. In allen anderen Maßen gibt es keine Ähnlichkeit zwischen *rivalicius* und den Neusiedler-See-Bisamratten. Für die Jugalhöhe ist sogar eine entgegengesetzte Entwicklung zu verzeichnen: *rivalicius* hat

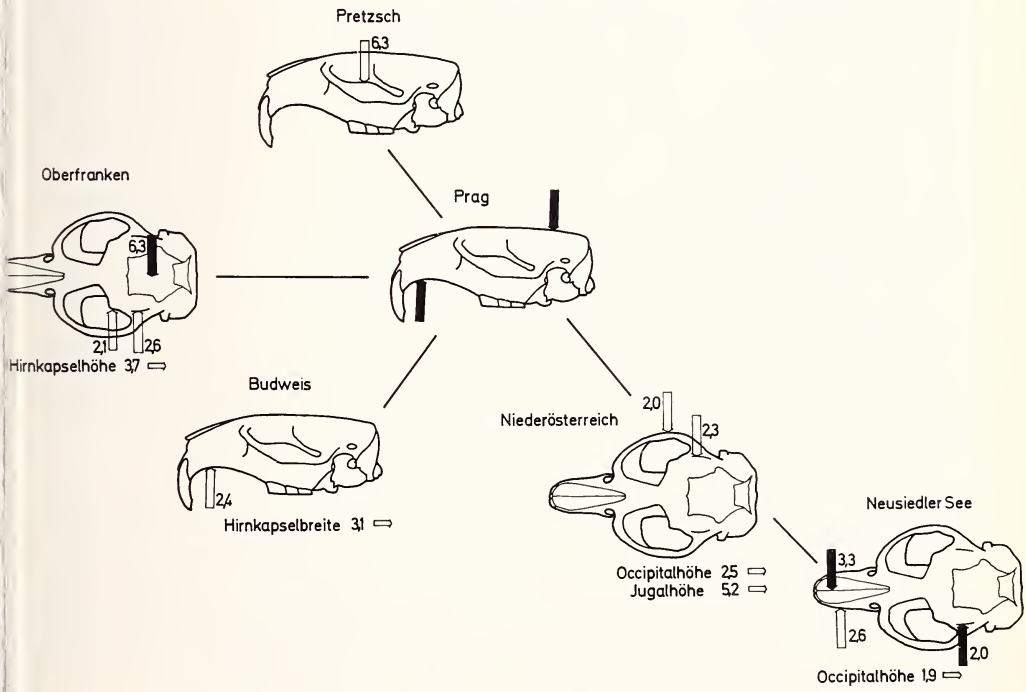

Abb. 12. Auf dem 95-%-Niveau signifikante prozentuale Differenzen zwischen Prag und den umgebenden Populationen. Bedeutung der Pfeile wie bei Abb. 6. Die Pfeile an den Bezugspopulationen bedeuten größtes oder kleinstes Maß aller Populationen

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

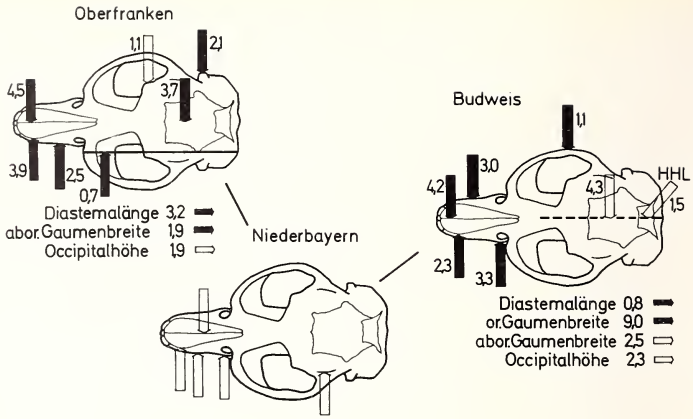

Abb. 13. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Niederbayern

die zweitgrößte aller amerikanischen Unterarten, die Neusiedler-See-Population die zweitkleinste aller Europäer. Eine parallele Entwicklung aufgrund der gleichen Lebensweise ist bei diesen beiden Populationen also nicht gegeben.

Niederbayern (Abb. 13). Die Population Niederbayern zeichnet sich nicht nur in der univariaten Analyse durch die kleinen Absolutwerte vieler Meßstrecken aus, auch in der divariaten Analyse ergeben einige Maßkombinationen die kleinsten Werte aller europäischen Populationen. Das trifft sowohl für die Nasalialänge wie auch für die Breite zu, was jedoch optisch nicht ins Auge fällt, da zugleich auch die Diastemalänge, Rostrumlänge und -breite sehr klein bis ganz klein sind. Da die Hirnkapselbreite auch die kleinste ist, die Hirnhöhlenlänge jedoch die zweitgrößte, wirkt der Hirnschädel demzufolge lang und schmal. Neben diesen Unterschieden ist gegenüber Niederösterreich noch ein anderer signifikant: In der Occipitalhöhe ist Niederbayern um 2,7 % größer. Von Budweis unterscheidet sich Niederbayern durch zusätzliche Merkmale. Während es in der oralen Gaumenbreite um 8,2 % kleiner ist, zeigt sich in der aboralen Gaumenbreite eine Verbreiterung um 2,6 %. Die Molarenreihen divergieren stärker nach caudal. Die Parietalia sind um 4,5 % größer. Die Jochbogenbreite ist um 1,1 % kleiner.

Der Vergleich mit Prag bringt im wesentlichen dieselben Unterschiede. Hinzu kommt lediglich eine flachere Hirnkapselhöhe (2,6 %).

Auch gegenüber der geographisch sehr nahen Population Oberfranken bestehen einige Formunterschiede neben den oben aufgeführten. Die Parietalialänge ist um 3,6 % kleiner, ebenfalls die äußere Hirnkapsellänge (1,2 %), die Meatusbreite (2,1 %) und die aborale Gaumenbreite (1,9 %). Die Postorbitalbreite (1,1 %) und die Occipitalhöhe (2,0 %) sind größer.

Oberfranken. Die Population Oberfranken weist eine Reihe von Merkmalen auf, die sie von allen anderen unterscheidet. So kommt neben der größten Meatusbreite und Parietalialänge eine sehr kleine Hirnkapselhöhe vor. Die Diastemalänge ist sehr groß, dagegen die Rostrumlänge und die Molarenreihe sehr kurz. Auch in der aboralen Gaumenbreite treten die höchsten Werte auf. Gegenüber Budweis z. B. 4,6 %. Da die orale Gaumenbreite aber um 5,9 % kleiner ist, divergieren die Molarenreihen nach oral stärker. Die Hirnhöhlenlänge ist um 1,2 % größer, die Rostrumbreite II um 2,9 % kleiner.

Das Divergieren der Molaren läßt sich auch beim Vergleich mit der Population Pretzsch feststellen. Die Werte sind nur nicht so hoch: oral 4,8 % kleiner, aboral 3,9 % größer. Da sowohl die Jochbogen- (1,8 %), Hirnkapsel- (3,3 %) und die Postorbital-

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

breite (3,2 %) als auch die Hirnkapsel- (3,3 %) und die Occipitalhöhe (2,0 %) kleiner sind, wirkt der ganze Schädel schmaler und flacher. Die Jugalhöhe ist um 5,2 % größer.

Pretzsch (Sachsen). Die Population Pretzsch (Elbe) — Herzberg (Schwarze Elster) zwischen Dresden und Dessau hat nach der im folgenden beschriebenen Population Oderbruch das zweitlängste Rostrum mit einer sehr großen Rostrumbreite I. Das Rostrum ist daher nicht leicht konisch, sondern eher walzenförmig. Alle Hirnschädelmaße, mit Ausnahme der Meatusbreite und Hirnhöhlenlänge, sind sehr groß. Die ebenfalls sehr große Jochbogenbreite macht den Schädel breit. Auf dem breiten Hirnschädel befinden sich sehr kurze Parietalia, und die Kronenbreite des M^1 ist nach Holland die kleinste. Trotz all dieser Gestaltbesonderheiten gibt es nur einen signifikanten Unterschied zur Population Prag: die Jugalhöhe ist um 6,3 % kleiner. Dagegen unterscheidet sich Pretzsch von den anderen umliegenden Populationen Oderbruch, West-Berlin, Niedersachsen und Oberfranken recht deutlich.

Oderbruch (Abb. 14). Das mir zur Verfügung gestellte Material von der Population Oderbruch war an Hand der Gewichtsangaben — mehr als 1000 g — ausgesucht worden. Damit war eine Auslese zugunsten alter und großer Tiere getroffen, was an den Absolutwerten der Maße zu sehen ist. Danach wären die Bisamratten dieser Population die größten aller untersuchten europäischen Populationen. Durch die divariate Analyse zeigt sich nach Ausschaltung des Größeneinflusses, daß in den Maßen Postorbitalbreite, Molarenreihenlänge, aborale Gaumenbreite und Occipitomaxillarlänge Oderbruch die kleinsten Werte aufweist. Das letzte Maß bedeutet aber gleichzeitig längstes Rostrum. Dazu paßt auch die größte Nasalialänge. Neben Unterschieden in diesen Maßkombinationen hat Oderbruch gegenüber Prag eine geringfügig kleinere Jochbogenbreite (1,4 %). Weitere Unterschiede bringt der Vergleich mit Pretzsch, das geographisch viel näher liegt. Sowohl Nasalialänge (3,1 %) als auch -breite (2,4 %) sind größer, ebenfalls Parietalialänge (4,3 %) und Jugalhöhe (3,7 %). Für die Postorbital- (3,8 %), Hirnkapselbreite (2,2 %) und orale Gaumenbreite (5,0 %) tritt eine Verkleinerung auf. Der Hirnschädel wirkt schmaler.

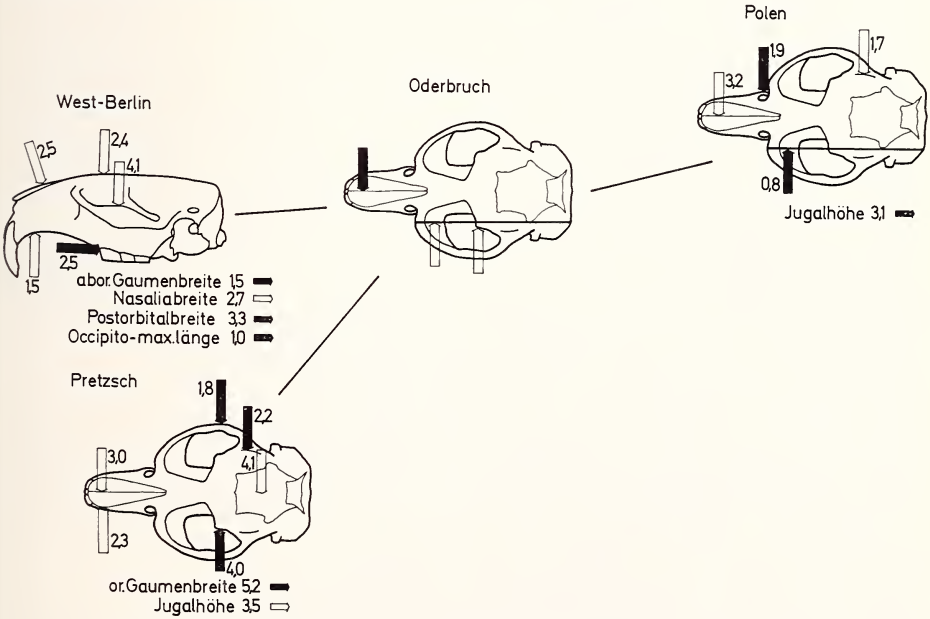

Abb. 14. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Oderbruch

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

Polen. Die polnischen Bisamratten — hauptsächlich die Tiere aus der Gegend von Bialystok — stellen das nordöstlichste Vorkommen der von Dobriš ausgehenden Verbreitung dar. Sie werden charakterisiert durch die kleinste Jochbogenbreite, eine sehr kleine Hirnkapselbreite und die größte Occipitalhöhe, also einen schmalen Schädel mit ebenso schmalem und hohem Hirnschädel. Die Jugalhöhe ist sehr groß, die aborale Gaumenbreite sehr klein. Diese Merkmale müßten nochmal aufgezählt werden, wenn die Unterschiede gegenüber Prag genannt werden. Dazu kommen lediglich eine kleinere Diastemalänge (1,7 %) und längere Parietalia (3,5 %). Verglichen mit Oderbruch stehen an Stelle dieser beiden Maße drei andere: ein etwas längeres Rostrum (0,8 %), das an der Basis breiter ist (1,9 %) und kürzere Nasalia (3,2 %).

West-Berlin. Die Population West-Berlin unterscheidet sich von allen anderen durch die kleinste Jugalhöhe und durch sehr kleine Jochbogen-, Meatus- und Rostrum-II-Breiten. Zu der geographisch sehr nahen Population Oderbruch bestehen noch mehrere andere Unterschiede. So sind sowohl die Diastema- (1,5 %) wie auch die Rostrumlänge (1,0 %) verkürzt. Ebenfalls kleiner sind Nasalialänge (2,5 %) und -breite (2,7 %) sowie die Frontalialänge (2,4 %). Die Molarenreihe ist dagegen um 2,5 % länger, die Postorbitalbreite um 3,3 % größer. In dem Vergleich West-Berlin — Pretzsch finden sich die Gestaltbesonderheiten in anderen Maßen. Die kleinere Jochbogenbreite (2,4 %) wurde oben schon angeführt, aber auch Hirnkapselbreite (1,8 %) und -höhe (2,8 %) sind geringer. Eine Verkürzung des Frontale (3,4 %) wird durch längere Parietalia (4,4 %) ausgeglichen. Die Diastemalänge ist um 2,4 % kürzer.

Niedersachsen (Abb. 15). Für die niedersächsische Population ist charakteristisch die Kombination von größter Hirnhöhlenlänge mit kleinster Hirnkapselhöhe und sehr kleiner Occipitalhöhe. Der Hirnschädel ist also lang und flach. Die größte Rostrumbreite II läßt das verhältnismäßig kurze Rostrum massig erscheinen. Neben diesen Unterschieden gibt es zu den verschiedenen umliegenden Populationen auch noch je-

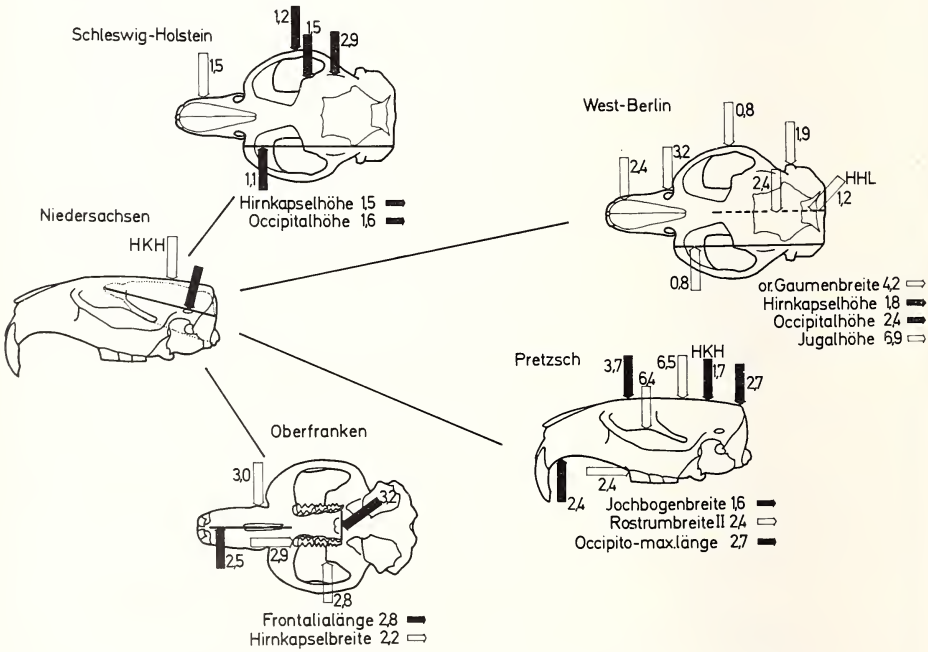

Abb. 15. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Niedersachsen.

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

weils andere: Verglichen mit den Bisamratten aus Berlin sind die niedersächsischen breiter in der Jochbogenbreite (0,8 %), der Meatusbreite (1,9 %), der Nasaliabreite (2,5 %) sowie der oralen Gaumenbreite (4,4 %). Die Parietalialänge ist um 2,4 % größer, die Jugalhöhe um 7,4 %. Gegenüber der Population Pretzsch zeigt sich zu dem langen Hirnschädel die Verkürzung des Gesichtsschädels — die Diastemalänge ist um 2,4 % kürzer. Ebenfalls verkürzt ist die Frontalialänge (3,6 %), dafür ist aber die Parietalialänge um 6,9 % größer. In der Jochbogenbreite ist die Population Niedersachsen um 1,6 % schmaler. Die Jugalhöhe (6,8 %) und die Molarenreihenlänge (2,4 %) sind größer. Wie in dem Vergleich mit Pretzsch treten im Vergleich mit Oberfranken in einigen Maßen ähnliche Formänderungen auf, z. B. in der Diastema- (2,4 %), der Frontalia- (2,8 %) und der Molarenreihenlänge (3,0 %). Hinzu kommen aber größere Hirnkapselbreiten, nämlich 2,2 % in der Hirnkapsel- und 2,9 % in der Postorbitalbreite. Die aborale Gaumenbreite ist um 3,1 % kleiner.

Schleswig-Holstein. Die Population Schleswig-Holstein bildet das nördlichste Vorkommen der Bisamratte in Europa. Durch weiteres Vordringen nach Norden verschiebt sich die Verbreitungsgrenze kontinuierlich auf Dänemark zu. Betrachtet man diese Population vergleichend mit allen übrigen, so findet sich eine Reihe von Maßkombinationen, die größenunabhängig hervortreten. Die schleswig-holsteinischen Bisamratten haben den relativ breitesten Hirnschädel, was sich ausdrückt durch die größte Hirnkapselbreite, die größte Postorbitalbreite und die zweitgrößte Meatusbreite. Außerdem ist die Molarenbreite des M^1 die größte in Europa. Dagegen weist die Frontalialänge die relativ kleinsten Werte auf, was wohl ausgeglichen wird durch die ziemlich großen Parietalia. Die größte Occipitomaxillarlänge bedeutet, daß diese Population das relativ kürzeste Rostrum hat. Der Vergleich mit der geographisch benachbarten Population Niedersachsen zeigt neben dem kürzeren Rostrum (1,1 %) und den größeren Hirnschädelbreiten von 2,9 % bei der Hirnkapselbreite und 1,5 % bei der Postorbitalbreite auch größere Höhen des Hirnschädels, nämlich 1,5 % bei der Hirnkapselhöhe und 1,6 % bei der Occipitalhöhe. Die größere Jochbogenbreite (1,2 %) läßt den ganzen Schädel breiter erscheinen, während die kleinere Rostrumbreite I (1,5 %) die Verkürzung des Rostrums weniger auffällig macht.

Holland. Die holländischen Bisamratten der Provinzen Nord-Brabant und Limburg entstammen einer Population, die sich etwa 1925 in Belgien etablierte und ihr Verbreitungsgebiet seitdem laufend erweitert, aber bisher von allen übrigen Befallsgebieten isoliert geblieben ist. Über die Herkunft dieser Tiere ist nichts bekannt. Es ist daher interessant, Tiere dieser Population mit denen aus Mitteleuropa zu vergleichen. Sollte die Herkunft die gleiche sein und somit auch das genetische Ausgangsmaterial, so dürfte man eine ähnliche Schädelform erwarten, da etwaige Selektionsfaktoren sehr ähnlich wirken müßten. Die divariate Analyse liefert eine Fülle charakteristischer Merkmale. Neben der kleinsten Diastemalänge findet sich die kleinste Rostrumbreite I. Dazu paßt die sehr kleine Nasaliabreite. Die größte Jochbogenbreite macht den Schädel breit, die kleinste Meatusbreite und eine sehr kleine Postorbitalbreite lassen den Hirnschädel dazu schmal erscheinen. Einen Kontrast bilden auch die kleinste Kronenbreite des M^1 und die sehr lange Molarenreihe. Sowohl die orale wie auch aborale Gaumenbreite sind sehr groß und die Jugalhöhe ist die größte aller europäischen Tiere. Vergleicht man diese holländischen Bisamratten mit denen der Populationen Niedersachsen, Oberfranken oder geographisch noch entfernterer, so kommen weitere Unterschiede in den übrigen Maßen dazu, so daß sich das Bild eines völlig anders gestalteten Schädels ergibt.

2. *Diskussion der Befunde*

Verglichen mit den geographischen Dimensionen in Nordamerika kann man in Europa kaum von gleicher Ausdehnung sprechen, zumal die südlichste Verbreitung von mir

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

nicht erfaßt worden ist; Material aus Jugoslawien, Ungarn und Rumänien war nicht zu erhalten. Das Areal der Verbreitung von *Ondatra z. zibethicus* ist größer als das aller mitteleuropäischen Bisamratten. Trotzdem ist in einigen Maßen eine klinale Variation feststellbar. Das gilt einmal für die Frontalialänge, die von Schleswig-Holstein über Niedersachsen, Oberfranken zu Niederbayern hin zunimmt, zum anderen für die orale Gaumenbreite, die Jochbogen- und Hirnkapselbreite, die von Süd nach Nord größer werden. Die Hirnkapselbreite erfährt außerdem eine Vergrößerung in Ost-West-Richtung, also von Polen über Oderbruch, West-Berlin zu Niedersachsen. Die Hirnkapselhöhe hingegen verändert sich in entgegengesetzter Richtung. Diese Klines finden sich jedoch nur jeweils für die angegebenen Populationen. Berücksichtigt man für diese Maße — und für alle anderen auch — sämtliche Populationen, so ergibt sich für ihre geographische Verbreitung das Bild einer durch Mosaikentwicklung — also durch zufallsbedingte Verschiebung der Genhäufigkeiten — entstandenen Verteilung. Daraus resultieren dann die speziellen Eigenformen der Populationen, die sich in den meisten Fällen gut voneinander unterscheiden. Eine der wenigen Ausnahmen zeigt der Vergleich Prag-Pretzsch. Beide Populationen unterscheiden sich nur in der Jugalhöhe signifikant. Bei der relativ großen Entfernung zwischen den beiden Fundorten ist das ein bemerkenswerter Befund. Eine Erklärung dafür könnte sein, daß entlang der Elbe ein besonders günstiger Verbindungsweg besteht, der einen dauernden Austausch von Tieren — und damit Genfluß — ermöglicht. Ähnlich könnte es sein bei Prag — Budweis, Budweis — Niederösterreich und Niederösterreich — Neusiedler See. Neben diesen wenigen Beispielen geringer innerartlicher Ausformung steht die höhere Anzahl mit großer Formenmannigfaltigkeit. Wie läßt sich das bei der Abstammung von einer winzigen Gründerpopulation erklären?

Die wenigen Tiere, die aus einer Population mit einem balancierten Genbestand stammen, brachten nur einen Teil des Gesamtgenbestandes der Stammpopulation mit. Das birgt einerseits die Gefahr des Aussterbens infolge von Inzuchtdepressionen in sich — für die Bisamratte scheint das kein entscheidender Faktor gewesen zu sein, wie die jetzige Verbreitung beweist —, andererseits gibt diese geringe Anzahl der Gründer rezessiven Merkmalen die Gelegenheit dominant zu werden und allen Änderungen im Genbestand, sei es durch Rekombination oder Mutation, die Möglichkeit wirksam zu werden, solange sie nicht der Selektion zum Opfer fallen. Durch diese Faktoren wächst die genetische Variation schnell wieder an bis ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. Mayr (1967) nennt diesen Vorgang eine „genetische Revolution". Nach Abschluß dieser „Revolution" ist in dem Genpool der isolierten Population etwa die gleiche Variation vorhanden, wie bei der Elternpopulation, aber wohl immer von ihr etwas verschieden. Die große Formenmannigfaltigkeit der europäischen Populationen läßt sich also durch den Rekonstitutionsvorgang der genetischen Variation erklären. Mit Hilfe der verallgemeinerten Abstände soll nun geklärt werden, welchen Grad der Divergenz die einzelnen Populationen zueinander erlangt haben. Abb. 16 zeigt die Abstände zwischen den benachbarten Populationen. Dabei bestätigen sich — wie zu sehen ist — im wesentlichen die Befunde der divariaten Analyse. Die verschieden großen Abstände von Schleswig-Holstein zu Niedersachsen (1,91) und West-Berlin (2,98) zeigen den Weg der Besiedlung: schnelles Vordringen entlang der Elbe und anschließende Ausbreitung nach beiden Seiten. Eine direkte Verbindung Schleswig-Holstein—West-Berlin besteht nicht. Auch der direkte Weg von Prag nach Pretzsch (2,03) und von dort nach Berlin (2,14) sowie der Weg nach Süden moldauaufwärts bis Budweis (2,49), weiter nach Niederösterreich (2,37) und von hier zum Neusiedler See (2,49) zeichnet sich durch jeweils geringe Abstände aus. Die Populationen aus Ausbreitungsgebieten, die nicht über so günstige Wege erreicht werden konnten, weisen gegenüber Prag höhere Abstände auf: Prag — Oberfranken 2,56 und Prag — Niederbayern 2,79. Da diese beiden Populationen auch gegenüber den übrigen angrenzenden Populationen hohe

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

Werte aufweisen: Oberfranken — Niedersachsen 3,00, Oberfranken — Pretzsch 3,54, Oberfranken — Niederbayern 2,63, Niederbayern — Budweis 2,87 und Niederbayern — Niederösterreich 2,81, ist hier also innerhalb von 65 Jahren schon eine Divergenz entstanden, die Unterartcharakter hat. Aus mehreren Gründen wird hier jedoch davon abgesehen, Unterarten zu beschreiben:

	Holl.	S.-H.	N.Sa.	W.-B.	Pol.	Obr.	Pre.	Ofr.	N.Ba.	N.See	N.Ö.	Bud.
Prag	3,21	2,95	2,36	2,39	2,40	2,91	2,03	2,56	2,79	2,96	2,49	2,49
Budweis	2,48	3,22	2,36	2,56	2,72	3,17	2,60	3,30	2,87	2,74	2,37	
Nied.Östr.	3,20	3,22	2,55	2,95	2,76	3,35	3,10	2,97	2,81	2,49		
Neus.See	3,59	3,25	2,73	3,07	3,81	3,72	3,36	3,39	3,64			
Nied.Bayern	3,37	3,61	3,03	2,76	2,85	4,03	3,41	2,63				
Oberfranken	4,02	3,82	3,00	3,32	3,04	3,73	3,54					
Pretzsch	3,40	3,59	3,06	2,14	2,90	2,60						
Oderbruch	3,46	3,70	3,22	2,93	2,25							
Polen	3,45	3,63	2,78	2,52								
W-Berlin	3,45	2,98	2,30									
Nied.Sachsen	3,21	1,91										
Schl.-Holst.	3,25											

Abb. 16. Verallgemeinerte Abstände zwischen den europäischen Populationen

1. Auf Grund des vorhandenen Materials sind die bearbeiteten Populationen nicht gleichmäßig und dicht genug über das gesamte Verbreitungsgebiet verteilt. Vermittelnde Populationen bleiben unberücksichtigt, und es entsteht der Eindruck von gut begrenzten anders gestalteten Gruppen. Es würde also der Fehler wiederholt, der z. T. bei der Unterartbeschreibung in Nordamerika gemacht worden ist.
2. Die Bisamratte befindet sich noch im Stadium der Ausbreitung. Von einem balancierten genetischen Gleichgewicht kann also noch nicht gesprochen werden und Veränderungen im Genotyp und Phaenotyp sind relativ schnell möglich, was die verallgemeinerten Abstände ja zeigen. In 20 bis 30 Jahren könnte die jetzige Unterartdiagnose völlig unzutreffend sein.
3. Im gewissen Sinne beeinflußt der Autor die „Unterartbildung": je mehr Maße er nimmt, um so mehr Unterschiede erhält er. Daß die Abstände von Holland zu Niedersachsen (3,21) und zu Oberfranken (4,02) so hoch sind, überrascht nicht. Die divariate Analyse hatte schon sehr viele signifikante Unterschiede aufgezeigt. Die isolierte Stellung dieser Population wird also bestätigt.

Einen interessanten Befund ergibt der Vergleich der verallgemeinerten Abstände von Prag zu allen übrigen europäischen Populationen. Es zeigt sich in der Nord-Süd-Ausbreitung, daß der Grad der Divergenz mit der Entfernung vom Aussetzungsort zunimmt. Schleswig-Holstein und Neusiedler See weisen jeweils die höchsten Werte auf. Welche Faktoren dafür letztlich ausschlaggebend sind — ob klimatische, umweltbedingte oder genetische — kann hier nicht beantwortet werden.

IV. Vergleichende Erörterungen

Aus der divariaten Schädelanalyse und den verallgemeinerten Abständen geht hervor, daß sich die Populationen der europäischen Bisamratten gut voneinander unterscheiden. Hieraus lassen sich mehrere Fragen ableiten, die einen Vergleich Amerika — Europa zum Gegenstand haben.

1. Läßt sich der Grad der Unterschiede, der zwischen den amerikanischen Unterarten auftritt, mit dem zwischen den europäischen Populationen vergleichen?
2. Tritt die klinale Variation in beiden Verbreitungsgebieten bei den gleichen Maßen auf und ist sie geographisch gleichgerichtet?
3. Kann man mit Hilfe der verallgemeinerten Abstände Aussagen über die Herkunft der europäischen Bisamratten machen?

Zu Frage 1: Die prozentualen Differenzen sind sowohl für die amerikanischen als auch

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

für die europäischen Bisamratten nach derselben Methode und unter den gleichen mathematischen Voraussetzungen berechnet worden. 3 % Differenz in Amerika entsprechen also 3 % Differenz in Europa: So bleibt zu klären, ob sich in der Höhe der prozentualen Differenzen Unterschiede ergeben. Im Durchschnitt ist die Höhe der Differenzen sehr ähnlich. In einigen Extremwerten liegen die Unterartunterschiede höher, in einigen wenigen jedoch die Populationsunterschiede. Berücksichtigt man bei ersteren die häufig enormen Entfernungen zwischen den Fundorten und den Unterarten und gleicht man das in Europa dadurch aus, daß man nicht die Differenzen zwischen den direkt benachbarten, sondern etwas entfernteren Populationen nimmt, so ergibt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung in den meisten Werten. Für die verallgemeinerten Abstände gilt entsprechendes: da die amerikanischen Unterarten und die europäischen Populationen zusammen verrechnet wurden, ist der Wert der Abstände in beiden Verbreitungsgebieten gleich. Daß sich der größte Abstand dabei bei den nordamerikanischen Unterarten findet — *obscurus* — *aquilonius* 4,63 — war zu erwarten. Überraschend ist, daß auch der zweitkleinste Abstand bei Unterarten vorkommt — *osoyoosensis* — *occipitalis* 1,99. Der kleinste Abstand tritt bei europäischen Populationen auf, deren verallgemeinerte Abstände im Durchschnitt kleiner sind. Da neben diesem zweitkleinsten Abstand noch zwei weitere Unterartabstände in Nordamerika unter dem Unterartniveau liegen (*osoyoosensis* — *mergens* 2.02 und *spatulatus* — *albus* 2,47), in Europa jedoch die Abstände zu zwei Populationen (Oberfranken und Niederbayern) Unterartniveau erreichen, sind hier — unter Berücksichtigung der verschiedenen großen geographischen Entfernungen in beiden Verbreitungsgebieten und der unterschiedlich langen Zeit, die zur Etablierung zur Verfügung stand — Beispiele gegeben einerseits für das Beharrungsvermögen einer im genetischen Gleichgewicht befindlichen Population und andererseits für das schnelle Ausnutzen der Möglichkeiten, die der Genpool einer Gründerpopulation in sich birgt.

Zu Frage 2: Da es weder im Verbreitungsgebiet in Amerika noch in Europa die Nord-Süd- oder Ost-West-Ausdehnung gibt, lassen sich Klines jeweils nur für eine bestimmte Reihe von Unterarten oder Populationen aufzeigen, siehe III A 3 u. B 2. Mit dieser Einschränkung ändern sich in Amerika die Diastemalänge, die Hirnhöhlen-, Nasalia-, Frontalia- und Parietalialänge sowie die aborale Gaumenbreite und die Nasaliabreite. Für Europa sind es folgende Maße: Frontalialänge, orale Gaumenbreite, Jochbogen- und Hirnkapselbreite sowie die Hirnkapselhöhe. Das einzige Maß, das in beiden Verbreitungsgebieten klinal variiert, ist die Frontalialänge. Sie wird jeweils von Nord nach Süd größer. Die Nord-Süd- bzw. Süd-Nord-Ausdehnung ist die Hauptrichtung der Variation. In Ost-West- bzw. West-Ost-Richtung ändern sich in Amerika nur die Nasalia- und aborale Gaumenbreite, in Europa die Hirnkapselbreite und -höhe.

Es sieht hier also so aus, als sei das Klima der entscheidende Selektionsfaktor. Jedoch verlaufen die Änderungen nicht entsprechend der BERGMANNschen Regel, wie auch aus Abb. 3 für die Verbreitung der Condylobasallänge hervorgeht. Mit Ausnahme der Frontalialänge findet sich also keine Übereinstimmung in der Ausbildung von Klinen. Ob hierfür die veränderten klimatischen Bedingungen ausschlaggebend sind oder die veränderten genetischen Zusammensetzungen oder beide gemeinsam, läßt sich nicht beantworten.

Zu Frage 3: Über die Herkunft der europäischen Bisamratten gibt es widersprüchliche Aussagen (HOFFMANN 1956). Da es anscheinend für keine derselben Belege gibt, wird heute die Meinung akzeptiert, daß die Nominatform *Ondatra zibethicus zibethicus* in Mitteleuropa eingeführt worden ist. Untersuchungen darüber hat bisher nur MÜLLER (1951) angestellt. Sie führten zu einem falschen Ergebnis, weil er wohl hauptsächlich subadulte Tiere vermaß, und dann mit den Angaben HOLLISTERS (1911) verglich, die auch nicht repräsentativ für die einzelnen Unterarten sind. Die gemeinsame Verrechnung der nordamerikanischen und europäischen Bisamratten in der Diskrimi-

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

nanzanalyse gibt die Möglichkeit, die europäischen Populationen mit den für die Abstammung in Frage kommenden Unterarten direkt zu vergleichen. Dabei ergeben sich einige interessante Befunde:

1. Zehn von dreizehn europäischen Populationen weisen zu *zibethicus* den geringsten Abstand auf. Daraus läßt sich folgern, daß mit größter Wahrscheinlichkeit *Ondatra z. zibethicus* in Europa eingeführt worden ist. Für die drei Ausnahmen Oberbayern, West-Berlin und Neusiedler See ist der Abstand zu *zibethicus* der zweitkleinste und die Abweichung dürfte ein Ergebnis der genetischen Umkombination sein. Die Abstände zu allen weiteren Unterarten sind größer, z. T. sogar erheblich. Das gilt besonders für *spatulatus* und *zalophus* — die auch als Stammform genannt wurden — und für *obscurus*. Sollte irgendwo im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet noch eine Aussetzung erfolgt sein, so gehörten diese Tiere wahrscheinlich ebenfalls der Unterart *zibethicus* an und verursachten somit keine sichtbare Veränderung im Genbestand.
2. Den geringsten Abstand zu *zibethicus* weist die Population Prag auf, also diejenige, die dem Aussetzungsort geographisch am nächsten liegt. Die größten Abstände erreichen wiederum Schleswig-Holstein und Neusiedler See, wie es schon unter III B 2 beschrieben wurde. Das Zentrum des von der kleinen Gründerpopulation besiedelten Gebietes bleibt der Elternpopulation am ähnlichsten. Die Divergenz zu ihr nimmt mit der Entfernung vom Zentrum zu.
3. Auch die aus einer anderen Aussetzung stammende Population Holland, deren Herkunft ebenfalls ungeklärt ist, weist den kleinsten Abstand zu *zibethicus* auf, scheint also mit einiger Wahrscheinlichkeit von dieser Unterart abzustammen. Die Divergenz zu den übrigen europäischen Populationen läßt sich durch eine anders gerichtete Verschiebung der Genhäufigkeiten erklären.

Zusammenfassung

1. In der vorliegenden Arbeit wurden Schädel nordamerikanischer Bisamratten mit denen der von ihnen abstammenden europäischen Bisamratten verglichen, um über den Erfolg von Rekombination, Mutation und Selektion bei den von einer kleinen Gründerpopulation herrührenden riesigen Anzahl von Nachkommen Aussagen machen zu können.
2. Diese Untersuchung wurde mit Hilfe allometrischer Methoden durchgeführt. Eine Diskriminanzanalyse brachte Aufschlüsse über die Divergenz zwischen den Unterarten und zwischen den Populationen.
3. Der Grad der innerartlichen Ausformung bei den europäischen Bisamratten hat innerhalb von 65 Jahren den Grad der Gestaltmannigfaltigkeit der nordamerikanischen Unterarten erreicht.
4. Klinale Variation von einigen Maßen tritt in beiden Verbreitungsgebieten auf, jedoch bis auf eine Ausnahme bei unterschiedlichen Maßen. Die bevorzugte Richtung ist die Nord-Süd-Ausdehnung.
5. Die auf Neufundland vorkommende Art *Ondatra obscurus* (Bangs 1894) wird eingezogen und als Unterart zu *Ondatra zibethicus* L. 1766 als *Ondatra zibethicus obscurus* (Bangs 1894) geführt. Die Unterart *Ondatra zibethicus albus* (Sabine 1823) wird zu *Ondatra zibethicus spatulatus* (Osgood 1900) gestellt und die Unterarten *Ond. z. mergens* (Hollister 1910) und *Ond. z. occipitalis* (Elliot 1903) werden zu *Ond. z. osoyoosensis* (Lord 1863) gestellt. *Ond. z. goldmani* (Huey 1938) wird an *Ond. z. bernardi* (Goldman 1932) angeschlossen.
6. Die verallgemeinerten Abstände weisen auf eine Abstammung der mitteleuropäischen Bisamratten von der Nominatform *Ondatra z. zibethicus* hin. Das gilt auch für die Bisamratten im belgisch-holländischen Verbreitungsgebiet.

Summary

Comparative Studies between Skulls of the North American Muskrat and those of its European Descendants

1. The focus of this study was to compare skulls of the North American muskrat with those of its European descendants to elucidate questions of recombination, mutation and selection of those deriving from a small founder population.

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

2. These studies have been carried out with allometric methods. The diskriminant function gave informations on the divergency between subspecies and between populations.
3. Within 65 years the European muskrat has reached the degree of intraspecific evolution which is similar to the variation in North American subspecies.
4. Clinal variation is to bee found in the North American and the European range alike; however, with one exception in different measurements. The preferred direction is the north-south extension.
5. The species *Ondatra obscurus* (Bangs 1894) from Newfoundland is annulated and classified as a subspecies *Ondatra zibethicus obscurus* (Bangs 1894) of *Ondatra zibethicus* L. 1766. The subspecies *Ondatra zibethicus albus* (Sabine 1823) is united with *Ondatra zibethicus spatulatus* (Osgood 1900). The subspecies *Ondatra zibethicus mergens* (Hollister 1910) and *Ondatra zibethicus occipitalis* (Elliot 1903) are united with *Ondatra zibethicus* osoyoosensis (Lord 1863). *Ondatra zibethicus goldmani* (Huey 1938) is joined with *Ondatra zibethicus bernardi* (Goldman 1932).
6. Generalized distances indicate the origin of the Central European muskrat from the *Ondatra z. zibethicus*. The same applies as well to those specimen from the Belgian-Dutch distribution area.

Literatur

Alexander, M. M. (1951): The aging of muskrats on the Montezuma National Wildlife Refuge. Jour. Wildl. Mgt. **15**, 175—86.

— (1960): Dentition as an aid in understanding age Composition of muskrat populations. Jour. Mamm., **41**, 336—342.

Anthony, H. E. (1928): Field Book of North American Mammals. Putnam's, New York 625 pp.

Applegate, V. C., u. Predmore Jr., H. E. (1947): Age classes and pattern of primeness in a fall collection of muscrat pelts. Jour. Wildl. Mgt. **11**, 324—30.

Bährens, D. (1960): Über den Formenwandel des Mustelidenschädels. Morph. Jb. **101**, 279 bis 369.

Bailey, V. (1902): Seven new mammals from western Texas *(Fiber z. ripensis)*. Proc. Biol. Soc. Wash. **15**, 117—20.

Bangs, Ou. (1894): Description of a New Muskrat from Codroy, N. F. Proc. Biol. Soc. Wash. **9**, 133—138.

— (1895): Notes on North American Mammals. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **26**, 541—42 (Fiber z. rivalicius).

— (1899): Notes on some Mammals from Black Bay, Labrador. Proc. New England Zool. Club. **1**, 11—12.

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedler-See-Gebietes (Österreich). Bonn. zool. Beitr. **11**, 141—344.

Baumgartner, L. L., u. Bellrose, Jr., F. C. (1943): Determination of sex and age in muskrats. Jour. Wildl. Mgt. **7**, 77—81.

Becker, K. (1967): Populationsstudien an Bisamratten *(Ondatra zibethicus* L.) I. Altersaufbau von Populationen der Bisamratte. Zool. Beitr. **13**, 369—96.

Bohlken, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus, 1827, Morph. Jb. **103**, 509—661.

Brohn, A., u. Shanks, Ch. E. (1948): Incisor width as an age criterion in muskrats. Jour. Wildl. Mgt. **12**, 437—39.

Bückner, H.-J. (1970): Allometrische Untersuchungen an Vorderextremitäten adulter Caniden. Zool. Anz. im Druck.

Burt, W. H. (1954): The subspecies category in mammals. Syst. Zoology **3**, 99—104.

Calinescu, R., u. Bunescu, A. (1958): Die geographische Verbreitung der Bisamratte in der Volksrepublik Rumänien. Nachr.bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst.

Cory, Ch. B. (1912): Mammals of Illinois and Wisconsin. Field Mus. Nat. Hist., Pub. 153 Zool. Ser. **11**, 502 pp.

Cowan, I. M., u. Guiguet, Ch. J. (1960): The Mammals of British Columbia, 2. Edit., Victoria, B. C.

Dalquest, W. W. (1948): Mammals of Washington. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. **2**, 1—444.

Davis, W. B., u. Lowery, Jr., G. H. (1940): The systematic status of the Louisiana muskrat. Jour. Mamm. **21**, 212—13.

Duerst: J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern. In: Abderhalden: Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. VII, Bern 1925.

Durrant, St. D. (1952): Mammals of Utah Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. **6**, 1—549.

Elder, W. H., u. Shanks, C. E. (1962): Age changes in tooth wear und morphology of the baculum in muskrat. Jour. Mamm. **43**, 144—149.

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

Ellerman, J. R. (1949): The families and genera of living rodents London 1949.
Errington, P. L. (1963): Muskrat populations Ames (Iova) 665 pp.
Fischer, R. A. (1938): The statistical utilisation of multiple measurements. Ann. Eugen. 8, 376—86.
Frank, F., u. Härle, A. (1967): Derzeitiger Stand und voraussichtliche Entwicklung des Bisambefalls *(Ondatra zibethica)* in der Bundesrepublik Deutschland. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. 19, 123—125.
Freye, H. A. (1959a): Schädelstudien an heimischen Wassernagern. Vergleiche und funktionelle Kraniologie von *Castor fiber, Ondatra zibethica, Arvicola terrestris* und *Myocastor coypus.* Morp. Jb. 100, 322—74.
— (1959b): Descriptive Anatomie des Craniums vom Elbe-Biber *(Castor fiber albicus* Matschie, 1907), Wiss. Z. Univ. Halle, Math. Nat. VIII/6, 913—62.
Galbreath, E. C. (1954): Growth and development of teeth in the muskrat. Trans. Kans. Acad. Sci. 57, 238—241.
Gersdorf, E. (1961): Zum Auftreten des Bisam in Niedersachsen und den Nachbarländern. Beitr. Naturk. Niedersachsen. 14, 49—53.
Goldman, E. A. (1932): A new muskrat from Arizona. Proc. Biol. Soc. Wash. 45, 93—94.
Gould, H. N., und Kreeger, F. B. (1948): The skull of the Louisiana muskrat *(Ondatra zibethica rivalicia* Bangs): I. The skull in advanced age. Jour. Mamm. 29, 138—49.
Haldane, J. B. S. (1922): Sex-ratio and unisexual sterility in mammalian hybrids. Jour. Genetics, 12.
Hall, E. R. (1946): Mammals of Nevada. Berkeley.
Hall, E. R., und Kelson, K. R. (1959): The Mammals of North America. New York.
Hamilton, W. J. Jr. (1943): Mammals of Eastern United States. An account of recent land mammals occurring east of the Mississippi. Comstock, Ithaca und New York, 432 pp.
Harper, F. (1956): The Mammals of Keewatin. Univ. Kans., Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 12.
Helmuth, H., und Rempe, U. (1968): Über den Geschlechtsdimorphismus des Epistropheus beim Menschen. Z. Morph. Anthrop. 59, 300—21.
Herre, W. (1961): Der Art- und Rassebegriff. In: Handbuch der Tierzüchtung III, 1, 1—24.
— (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformung zu zwischenartlichen Umbildungen. Zool. Anz. 169, 68—77.
— (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. 172, 403—25.
Hoffmann, M. (1958): Die Bisamratte. Leipzig 267 pp.
Hollister, N. (1910 a): Description of two new muskrats. Proc. Biol. Soc. Wash. 23, 1—2.
— (1910 b): A new muskrat from the Great Plains. Proc. Biol. Soc. Wash. 23, 125—126.
— (1911 a): The generic name of the muskrat. Proc. Biol. Soc. Wash. 24, 13—14.
— (1911 b): A systematic synopsis of the muskrat. North Amer. Fauna 32, 1—47.
Huey, L. M. (1938): A new muskrat from Utah. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 8, 409—10.
Huxley, J. (1932): Problems of relative growth. London.
Ingles, L. G. (1967): Mammals of the Pacific States; California, Oregon, Washington. Stanford, Calif.
Kellogg, Ch. E. (1946): Variation in pattern of primeness of muskrat skins. Jour. Wildl. Mgt. 10, 38—42.
Klatt, B. (1949): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. Gen., 19, 51—89.
Latimer, H. B., und Riley, R. B. (1934): Measurements of the skull and of some of the long bones of the muskrat. Jour. Morph. 56, 203—212.
Lay, D. W. (1945): Muskrat investigation in Texas. Jour. Wildl. Mgt. 9, 56—76.
Linder, A. (1960): Statistische Methoden. Basel und Stuttgart.
Link, H. F. (1795): Beyträge zur Naturgeschichte. I. pt. 2.
Long, Ch. A. (1965): The Mammals of Wyoming. Univ. Kans. Publ., Mus. Nat. Hist. 14, 493—758.
Lord, J. K. (1863): Notes on two new spezies of mammals. Proc. Zool. Soc. London 13, 93—96.
Lowery, G. H. Jr. (1943): Check-list of the mammals of Louisiana and adjacent waters. Occ. Papers Mus. Zool. La. State Univ. 13, 213—257.
Mahalanobis, P. C. (1930): On tests and measures of group divergence. Jour. asiatic Soc. Bengal (New Ser.) 26, 541—588.
Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin.
Mayr, E., Linsley, E. G., und Usinger, R. L. (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. New York, Toronto, London.
Mearns, E. A. (1890): Description of supposed new species and subspecies of mammals from Arizona. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 2, 280.
Merriam, C. H. (1897): Description of a new muskrat from the Great Dismal Swamp, Virginia. Proc. Biol. Soc. Wash. 11, 143.

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

Miller, G. S. (1896): Genera and subgenera of Voles and Lemmings. North. Amer. Fauna **12**, 1—85.
Miller, G. S. Jr., und Kellogg, R. (1955): List of North American Recent Mammals. U.S. Nat. Mus. Bull. **205**.
Moeller, W. (1968): Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae Bonaparte, 1883. Zool. Jb. Anat. **85**, 411—528.
Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena, 3. Aufl.
Müller, G. (1951/52): Die Herkunft der Bisamratte. Wiss. Z. Martin Luther Univers. Halle-Wittbg. **1**, 129—37.
— (1952/53): Beiträge zur Anatomie der Bisamratte. Ebenda **2**, 817—65.
Niethammer, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg.
Olsen, P. F. (1959 a): Muskrat breeding biology at Delta, Manitoba. Jour. Wildl. Mgt. **23**, 40—53.
— (1959 b): Dental pattern as age indicators in muskrat Jour. Wildl. Mgt. **23**, 228—31.
Osgood, W. H. (1900): Results of a biological reconnaissance of the Yukon River Region. North Amer. Fauna **19**.
Peterson, R. L. (1966): The Mammals of Eastern Canada, Toronto.
Preble, A. E. (1908): A biological investigation of the Athabaska Mackenzie Region. North Amer. Fauna **27**.
Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.
— (1965): Lassen sich bei Säugetieren Introgressionen mit multivariaten Verfahren nachweisen? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **3**, 388—412.
— (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Z. wiss. Zool. **180**, 185—367.
Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95.
Sabine, J. (1823): Zoological appendix (to Franklins journey to the Polar Sea). London.
Sather, J. H. (1954): The dentition method of aging muskrats. Chicago Acad. Sci., Nat. Misc. **130**, 3 pp.
— (1956): Skull dimensions of the Great Plains muskrat. Jour. Mamm. **37**, 501—505.
Schofield, R. D. (1955): Analysis of muskrat age determination methods and their application in Michigan, Jour. Wildl. Mgt. **19**, 463—466.
Shanks, Ch. E. (1948): The pelt primeness method of aging muskrats. Amer. Midl. Nat. **39**, 179—187.
Sooter, C. A. (1946): Muskrats of Tule Lake Refuge, California. Jour. Wildl. Mgt. **10**, 68—70.
Starck, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formenwandels des Säugetierschädels. Z. wiss. Zool. **157**, 169—219.
Terentjew, P. W. (1958): Die Anwendbarkeit des Subspeziesbegriffes bei der Erforschung der innerartlichen Variabilität. Sowjet-wiss. Naturwiss. Beitr. 933—45.
Thomas, O. (1906): Suggestions for the Nomenclature of the Cranial Length Measurements and of the Check-Teeth of Mammals. Proc. Biol. Soc. Wash. **18**, 191—196.
Ulbrich, J. (1930): Die Bisamratte. Dresden.
Varga, L. R., und Mika, F. (1937): Die Bisamratte in der Umgebung von Sopron. Allat. Közlem. **34**, 1—13 (ungarisch).
Vendeloo, N. H. C. van (1953): On the correlation between the masticatory muscels and the skull structure in the muskrat. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam **56**, 116—27 und 265—77.
Walker, E. P. (1968): Mammals of the World. Baltimore.
Weber, M. (1928): Die Säugetiere. Jena.
Wilson, W. O., und Brown, W. L. (1953): The subspecies concept Syst. Zoology. **2**, 97—111.
Zygankow, D. S. (1955): Eine Methode zur Bestimmung des Alters und der Lebensdauer der *Ondatra*. Zool. Jour. **34**, 640—51 (russisch).

Anschrift des Verfassers: Dr. Manfred Pietsch, 23 Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Pietsch Manfred

Artikel/Article: Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bisamratten (Ondatra zibethicus L. 1766) 257-288