

Zoologische Jahrbücher

ABTEILUNG FÜR SYSTEMATIK, ÖKOLOGIE UND GEOGRAPHIE DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGLER

HERAUSGEBER

ALFRED KAESTNER
MÜNCHEN

ERWIN STRESEMANN
BERLIN

MANFRED GERSCH
JENA

BERNHARD HASSENSTEIN
TÜBINGEN

Band 87, Heft 4/5

Mit 51 Abbildungen im Text



JENA
VEB GUSTAV FISCHER VERLAG
1960

*Übersetzungsrecht vorbehalten
Nachdruck verboten*

(Aus dem Biologischen Institut der Uralzweigstelle der Akademie der Wissenschaften der UdSSR)

Zur Physiologie und Populationsdynamik der Bisamratte in der Waldsteppe und im Hohen Norden

Von

S. S. Schwarz und V. S. Smirnoff

Mit 3 Abbildungen im Text

Infolge einer Reihe biologischer Eigentümlichkeiten erwies sich die Bisamratte als ein wertvolles Objekt zur Akklimatisation in der Sowjetunion. Sie ist heutzutage von den Westgrenzen Sowjetrußlands bis zu den Ufern des Stillen Ozeans verbreitet und hat alle günstigen Biotope, angefangen von der Wüstenzone bis hinauf zur Tundra besiedelt. Unter diesen Umständen eignet sich die Bisamratte für die Untersuchung einer Reihe von Fragen der Populationslehre.

Vergleichende ökologische Untersuchungen an der Bisamratte wurden von uns in zwei relativ weit voneinander entfernten und recht gut unterschiedlichen Gegenden angestellt:

- a) in der transuralischen Waldsteppe und
- b) in der Waldtundra am Unterlauf des Ob.

Das Material zur vorliegenden Arbeit haben wir im Gebiet von Kurgan ($54^{\circ} 20' - 55^{\circ} 30' \text{ N}$ und $62^{\circ} 30' - 66^{\circ} 30' \text{ E}$) und im Jamalo-Nenezker Bezirk des Gebietes von Tjumen ($65^{\circ} 20' - 67^{\circ} 00' \text{ N}$ und $64^{\circ} 40' - 71^{\circ} 00' \text{ E}$) von 1955 bis 1957 gesammelt. 926 der obduzierten und untersuchten Bisamratten stammen aus der Waldsteppenzone und 1317 aus dem Gürtel der Waldtundra.

Nach unseren Beobachtungen besteht die Hauptnahrung der Bisamratte sowohl im Süden, als auch im Norden ausschließlich aus pflanzlichen Stoffen. Der Artenreichtum der Uferpflanzen bleibt im Norden beträchtlich hinter dem in der Waldsteppenzone zurück. Für die Bisamratte wichtige Futterpflanzen, wie *Phragmites communis*, *Typha latifolia*, *Menianthes trifoliata* und andere fehlen in

den nördlichen Breiten fast vollständig. In den Polargegenden ist die Bisamratte genötigt, Schachtenhalm (*Equisetum limosum*) und Seggen (*Carex sp. sp.*) als Hauptkost zu verwenden. Jedoch kann aus dem guten Futterzustand, dem raschen Wachstum und der normalen Entwicklung der Tiere geschlossen werden, daß der Futterwert dieser Pflanzen den Bedürfnissen der Bisamratte gerecht wird.

Besonders im Winter ist eine Untersuchung über die Ernährung der Tiere von Interesse. Die üppig bewachsenen Gewässer haben meist einen sehr seichten Wasserstand, so daß der größere Teil der Ufervegetation im Winter im Eis einfriert. Den tieferen Gewässern fehlt dagegen ein solcher Pflanzenwuchs. Deshalb sind die Bisamratten im Winter häufig gezwungen, die Wohngewässer zu verlassen und woanders ihnen mehr zusagende zu suchen. Infolgedessen erfriert ein Teil der Bisamratten oder fällt Raubtieren zum Opfer.

Unsere im Frühjahr angestellten Beobachtungen haben jedoch ergeben, daß die Bisamratten auch an seichten, völlig vereisten Seen zu überwintern imstande sind. Möglicherweise können sich die Tiere am Ufer unter dem Schnee ernähren, ohne unter der Eisdecke nach Futter suchen zu müssen. Die im weiteren zu erörternden Untersuchungsergebnisse über den Futterzustand der Bisamratten in der Winterperiode und grüne Pflanzenreste im Mageninhalt der im Winter gefangenen Exemplare zeigen, daß die Tiere dem Leben in den Polargegenden ausreichend angepaßt sind. Ein Vergleich der ökologischen Eigentümlichkeiten zwischen den Bisamratten aus dem Waldsteppengürtel und den im Hohen Norden lebenden Populationen dieser Art dürfte deshalb besonders interessant sein.

I. Altersbestimmung, Gliederung in Altersklassen

In einer unserer früheren Arbeiten (W. S. SMIRNOFF, 1954) ist eine neue Methode zur Bestimmung des Alters beim Eichhörnchen beschrieben worden. Bei dieser Methode wurde als Kennzeichen des Alters die infolge ihrer Abnutzung eintretende Verminderung der Kronenhöhe der Backenzähne benutzt. Es erwies sich, daß sie bei allen Säugetierarten, deren Backenzähne im jungen Alter zu wachsen aufhören, angewandt werden kann.

Zur Bestimmung des Alters einer Bisamratte wurde der erste Backenzahn des Unterkiefers aus seiner Alveole herausgezogen und von anhaftendem weichen Gewebe gereinigt. Danach wurde der Abstand vom oberem Rande der Krone bis zur Grenze zwischen Zement und Zahnschmelz gemessen. Die Ergebnisse der einzelnen Messungen sind in ein Koordinatensystem eingetragen worden, in dem längs der Abszisse der Zeitraum eines Jahres (in Monaten unterteilt) verzeichnet ist, und längs der Ordinate die Kronenhöhen. (Abb. 1). Die eingetragenen Punkte bilden in senkrechter Anordnung gesonderte Gruppen, die die Variationsreihen der Kronenhöhen aller Individuen gleichen Alters darstellen. Im Falle kontinuierlicher oder periodisch wiederholter Fänge bilden diese Gruppen auf der Darstellung schräge Streifen (Abb. 1, 2). Der oberste Streifen enthält Individuen, die das erste

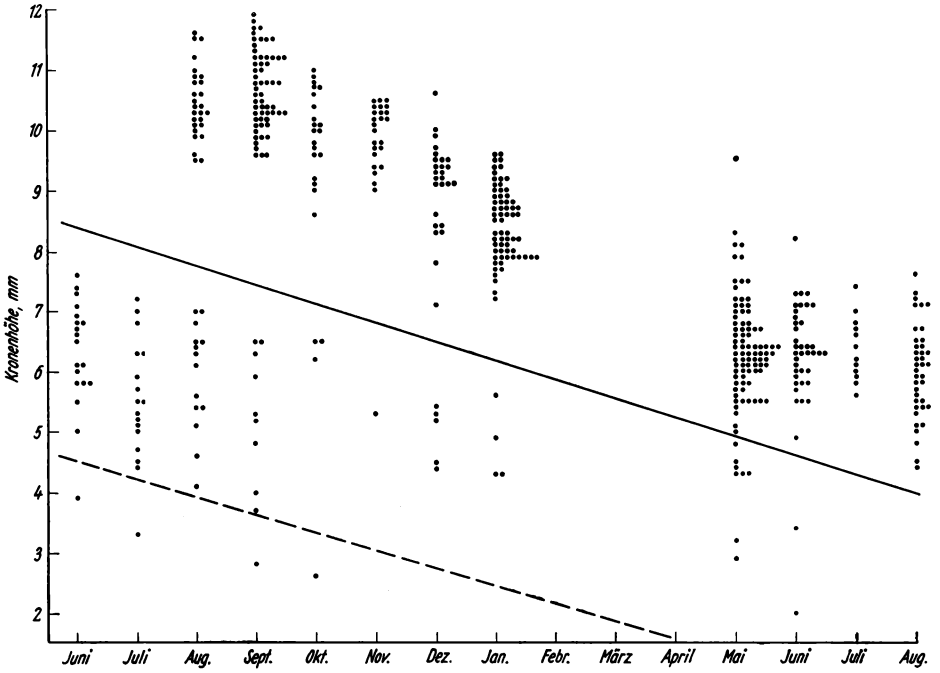


Abb. 1. Änderung der Kronenhöhe bei Bismartratten verschiedenen Alters (Waldtundra.)

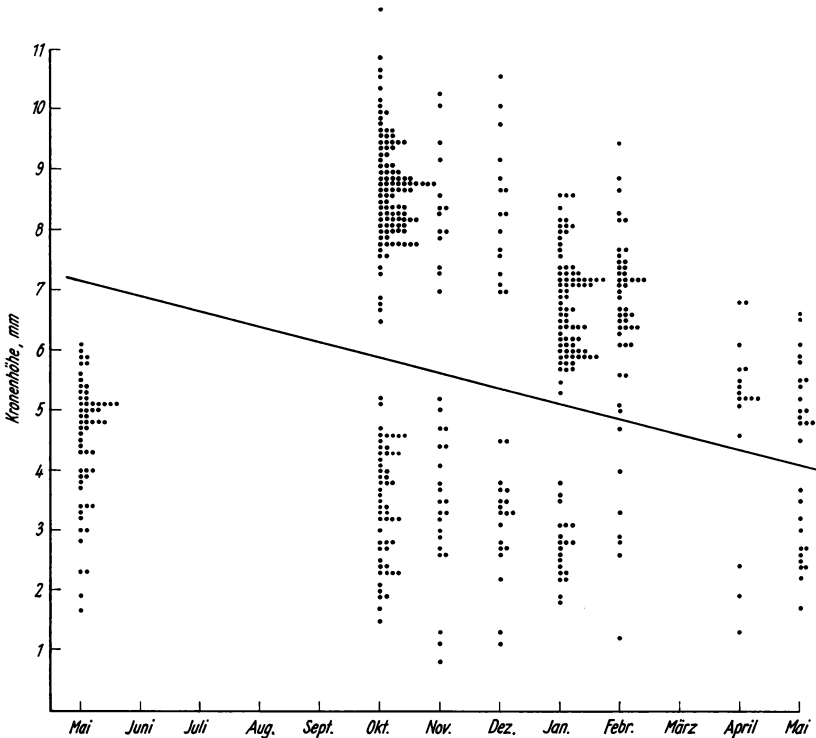


Abb. 2. Änderung der Kronenhöhe bei Bismartratten verschiedenen Alters (Waldsteppe).

Lebensjahr noch nicht vollendet haben, und zeigt eine monatliche Steigerung von 0,5 mm. Im September-Oktober ist der erste Streifen 2,5 mm breit; im Mai hat sich der Unterschied in der Geschwindigkeit der Zahnabnutzung zwischen den einzelnen Individuen vergrößert und der erste Streifen verbreitert sich bis auf 3,5 mm. Bei den im zweiten Lebensjahre stehenden Tieren nimmt die Kronenhöhe in geringerem Tempo ab und senkt sich monatlich auf 0,25 mm. Dabei vermindert sich die Höhenlage der maximalen Werte um 0,3 mm pro Monat. Die Höhenlage der niedrigsten Punkte schwankte das ganze Jahr hindurch zwischen 2,0 und 4,3 mm in der Polarzone und 0,8 und 1,8 mm in der Waldsteppenzone.

Der erste Streifen ist vom zweiten durch einen deutlich sichtbaren Zwischenraum gesondert. Die Streifen nähern sich allmählich, da die Geschwindigkeiten der Zahnabnutzung in den beiden Altersgruppen wesentlich voneinander verschieden sind. Im Ergebnis der Annäherung der Streifen verkleinert sich der Zwischenraum zwischen ihnen; im Mai schließen sie sich zusammen. Das Zusammenlaufen der Streifen kann bei der Bestimmung des Alters einiger Tiere zu Fehlern führen. Für solche Fälle verwandten wir eine zweite Darstellung, auf deren Abszisse das Gewicht der einzelnen Individuen abgetragen wurde, während die Ordinate wiederum die Kronenhöhe bezeichnet (Abb. 3). Bei annähernd gleicher Kronenhöhe lassen sich zwischen den Tieren der ersten und zweiten Altersgruppe starke Gewichtsunterschiede feststellen.

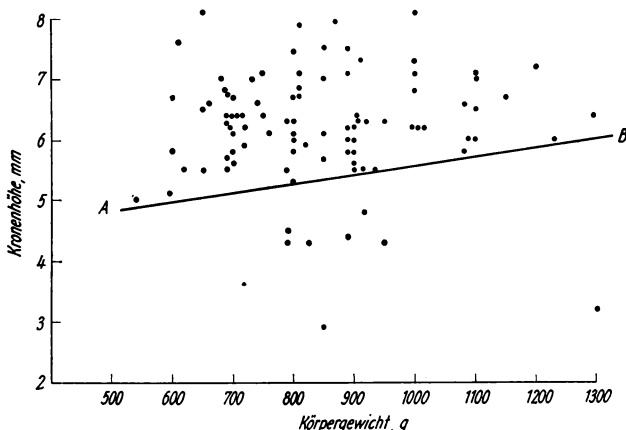


Abb. 3. Abhängigkeit der Kronenhöhe vom Körpergewicht. Salechard, Mai 1956.

In einigen Fällen tritt ein Zwischenraum auf, der der Trennungslinie zwischen der zweiten und dritten Altersgruppe entspricht. Der untere Rand des zweiten Streifens ist dem oberen parallel zu ziehen. Die darunterliegenden Punkte müssen der dritten Altersgruppe zugerechnet werden. Es sei darauf hingewiesen, daß dreijährige Bisamratten eine Seltenheit darstellen; sie spielen keine wesentliche Rolle im Leben der Population. Die dargestellte Methode gestattet auch in Anbetracht

hatten. Folglich variiert die Kronenhöhe der Bisamratten innerhalb 0,6—1,0 mm bei einem Gewicht von 600—850 g.

Es scheint demnach ein gewisses Mißverhältnis zwischen der Kronenhöhe und dem Alter der Tiere zu bestehen, das sich während des Wachstums des Zahnes herausbildet und später mehr oder weniger unverändert erhalten bleibt. Die Bestimmung des genauen Alters der einzelnen Tiere kann daher zu Fehlern von 1—1,5 Monaten führen. Das mittlere Alter einer Gruppe altersgleicher Tiere kann jedoch mit größerer Genauigkeit bestimmt werden. Eine gesetzmäßige Abnahme der mittleren Kronenhöhen kann an umfangreichen Proben sogar bei 10tägigen Intervallen bemerkt werden. So betrug im Januar 1956 in der Umgebung von Salechard (am Polarkreis) die mittlere Kronenhöhe der Bisamratten in der ersten Dekade $8,66 \pm 0,1$ mm, in der zweiten Dekade $8,34 \pm 0,14$ mm, in der dritten Dekade $8,25 \pm 0,12$ mm. Beim Vergleich zwischen den in der Waldsteppe und den in der Waldtundra gesammelten Tieren konnte ein Unterschied in den mittleren Kronenhöhen der jungen Bisamratten konstatiert werden, der auf einen Altersunterschied von 2—3 Monaten hinweist. Die Beobachtungen haben ergeben, daß die Fortpflanzungsperiode im Norden nur um einen Monat später einsetzt. Der erwähnte Altersunterschied ist somit durch die Verschiebung des Gipfelpunktes der Fortpflanzungsperiode zu erklären. Tatsächlich ist der Gipfel der Variationskurve für die südliche Population nach rechts verschoben, die der nördlichen ist symmetrisch.

Durch unsere Untersuchungen haben wir die Möglichkeit bekommen, das Alter der zu vergleichenden Tiere in Zahlenwerten auszudrücken. Bei einer visuellen Altersbestimmung (nach der Entwicklung der Schädelkämme und dergleichen) lassen sich subjektiv bedingte Fehler nicht vermeiden.

Das Körpergewicht kann nur zur Bestimmung des Alters junger Bisamratten Verwendung finden, da bei ihnen die Backenzähne noch im Wachstum begriffen sind, das Alter also nicht nach der Kronenhöhe festzustellen ist. Tiere, die 4—5 Monate alt sind, haben häufig schon das Minimalgewicht erwachsener Individuen, so daß dann das Körpergewicht nicht mehr zur Altersbestimmung herangezogen werden kann.

II. Der Anteil der einzelnen Altersgruppen am Bestand der Population

Die Veränderungen der Individuenzahl in einer Bisamrattenpopulation hängen von der Fortpflanzungsintensität sowie vom Grad der natürlichen Dezimierung des Tierbestandes ab. Der Zuwachs während einer Fortpflanzungsperiode kann durch Zählung der Uterusnarben ermittelt werden. Die ständigen Schwankungen der Populationsdichte lassen sich nur durch periodische Zählungen bestimmen, da alle Faktoren, die die Verkleinerung einer Population bewirken, weder praktisch berücksichtigt, noch in Zahlen dargestellt werden können. Das Verhältnis zwischen

Alt- und Jungtieren ist während der Fortpflanzungsperiode und im Herbst verschieden. 1955 warf im Mittel jedes Weibchen im Süden 14,85 und im Norden 18,27 Junge. Bei Anfang der Fangzeit entfielen auf ein Paar Alttiere 4,5 und 6,5 Junge. Bis zum Spätherbst überlebten im Süden 30,3 und im Norden 35,6 % des Nachwuchses. Bei der Ermittlung des Populationszuwachses während der Fortpflanzungsperiode ist deshalb nicht von der Anzahl der geworfenen Jungtiere, sondern von der Zahl der bis zur Fangzeit überlebenden Nachkommenschaft auszugehen. Die gleiche Erscheinung läßt sich, wenn auch weniger deutlich, auch an den Populationen im Gürtel der Waldtundra beobachten.

Da die Anzahl der aus der nördlichen Population zu jedem Termin gefangenen Tiere gering ist, sind bei der Analyse die Proben mehrerer Monate vereinigt worden. Die gute statistische Sicherung der Resultate hat ein solches Vorgehen gerechtfertigt. Die Verminderung des Populationsanteils der Alttiere ist im Spätherbst (bis zum Dezember) am deutlichsten ausgeprägt (von 14,8—10,8%). Im Mai—Juni fällt der Prozentsatz der Erwachsenen bis auf 7,1%. Demnach übertrifft auch in dieser Periode die Elimination der Alttiere die der Jungtiere um das 2—3fache.

In dieser Beziehung ist jedoch ein gewisser Unterschied zwischen der Süd- und der Nordpopulation zu verzeichnen. Im Süden ist der Zeitraum der intensiven Fortpflanzung von einer Periode relativ starker Verminderung des Populationsanteils der Alttiere durch eine „Stabilisierungsperiode“ getrennt. In dieser Zeit bleibt das Verhältnis der Erwachsenen zu den Jungen konstant. Manchmal ändert sich das Verhältnis sogar zugunsten der Alttiere, so daß dann die Jungtiere einer stärkeren Elimination unterworfen zu sein scheinen. Im Norden fehlt die „Stabilisierungsperiode“ völlig. Es ist anzunehmen, daß der verstärkte Abgang der erwachsenen Tiere im Norden noch während der Fortpflanzungsperiode beginnt, jedoch durch die dann erscheinende Nachkommenschaft überdeckt wird.

Wie eine Populationsanalyse im Frühjahr ergeben hat, ist zu dieser Zeit die dritte Altersgruppe in der Bismarratenpopulation nicht mehr vertreten. Jedoch werden durch das Verschwinden dieser Altersgruppe die Verhältnisse zwischen Jung- und Alttieren in der Bismarratenpopulation nicht verändert, da die Anzahl der zweijährigen Tiere im Sommer 10—13% der Gesamtzahl der Erwachsenen nicht übersteigt. Anscheinend geht ein bedeutender Teil der Tiere im zweiten Lebensjahr zugrunde. Da die Breite des Streifens der zweiten Altersgruppe (Abb. 1 und 2) im Frühling hinter der Breite des Streifens der ersten Gruppe zurückbleibt, ist anzunehmen, daß von den im zweiten Lebensjahr stehenden Individuen die Tiere aus den ersten Würfen mit minimalen Kronenhöhen intensiver eliminiert werden.

Auf Grund der beschriebenen Beobachtungen scheint der Schluß angebracht, daß die Altersstruktur der Bismarratenpopulation während der Herbst-Winterperiode deutliche Wandlungen erfährt, die mit dem Prozeß der Anpassung der Tiere an die Abnahme der Umgebungstemperatur und die damit verbundenen Veränderungen des Biotops in Zusammenhang gebracht werden müssen.

Die stärkere Elimination der älteren Tiere deutet auf eine Verminderung ihrer Anpassungsfähigkeit an absinkende Außentemperaturen hin. Eine solche Schlußfolgerung eröffnet neue Wege in der Untersuchung der Populationsdynamik¹⁾

III. Fortpflanzung

Die Anzahl der von einem Weibchen zur Welt gebrachten Jungen kann durch Zählung der Embryonen oder der Uterusnarben bestimmt werden. Die Anzahl der Uterusnarben, die im Uterus der von der Fortpflanzungsperiode bis zum Winter (Januar—Februar) erbeuteten Weibchen ermittelt wurde, kann der Anzahl der geborenen Jungen gleichgesetzt werden, da eine Resorption von Embryonen bei der Bisamratte eine wahre Seltenheit ist. Von den 254 Embryonen, die bei 33 im Norden gefangenen Weibchen aufgefunden wurden, befand sich nur ein einziger im Stadium der Resorption. Von der südlichen Population wurden 16 trächtige Weibchen untersucht (145 Embryonen) und dabei nur 2 resorbierte Embryonen gefunden.

Der im Norden in mehreren Fällen vorgenommene totale Abfang einzelner Bruten hat ergeben, daß die Anzahl der Uterusnarben und die Anzahl der Corpora lutea mit der Anzahl der Jungen im Nest übereinstimmt. Im Februar beginnt die Resorption der Uterusnarben, so daß von diesem Zeitpunkt an ihre Anzahl nicht mehr zur Bestimmung der Fruchtbarkeit der Weibchen verwendet werden kann.

Ein Blick auf die beigefügten Tabellen (2, 3, 4) läßt erkennen, daß die Fruchtbarkeit der Bisamratten im Norden merklich größer zu sein scheint.

Zwischen der Fruchtbarkeit der zum ersten Male werfenden Weibchen und den Weibchen, die bereits ein- oder mehrmals geworfen haben, ist kein Unterschied festzustellen.

Tabelle 2. Anzahl der Embryonen.

Zahl der Embryonen Untersuchungsort	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	n
Gebiet Kurgan	0	0	0	0	0	0	0	2	4	2	1	0	0	0	0	9
Salechard	0	0	0	1	1	0	3	7	11	4	6	0	0	0	0	33
Jar-Sale	0	0	0	0	0	1	2	4	4	4	2	1	0	0	1	19

Tabelle 3. Anzahl der Uterusnarben

	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
Gebiet Kurgan	2	0	2	3	6	4	5	7	10	7	8	10	5	2	6	4	2	4	1	0	1	0	1	1
Salechard	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	3	4	2	2	4	0	1	0	0	0	0	0
Jar-Sale	0	1	2	2	1	3	4	1	3	1	1	0	0	0	1	3	1	1	0	0	0	3	2	

1) An der Montrealer Universität gemachte Untersuchungen haben gezeigt, daß die Fähigkeit von Mäusen, sich an herabgesetzte Temperaturen anzupassen, umgekehrt proportional dem Alter der Tiere ist (B. GAD und V. A. KRAL 1957).

Tabelle 4. Anzahl der Embryonen je Wurf und der Uterusnarben in verschiedenen Jahren (Mittelwerte)

Ort und Jahr der Untersuchungen	Embryonenzahl				Anzahl der Uterusnarben	
	Erster Wurf		Zweiter Wurf		n	M
	n	M	n	M		
Salechard, 1955	4	9,00	7	8,72	15	18,27
Salechard, 1956	18	8,78	22	8,77	5	17,80
Jar-Sale, 1955	—	—	3	8,00	10	22,50
Jar-Sale, 1956	—	—	15	9,46	9	16,55
Gebiet Kurgan, 1955	8	8,67	—	—	66	14,85
Gebiet Kurgan, 1956	8	9,37	—	—	11	15,73

Der Anfang der Fortpflanzungsperiode wurde nach den ersten Paarungen datiert (im Uterus der erbeuteten Weibchen wurden Spermatozoiden entdeckt). Sie beginnt in der Waldsteppe in der letzten Aprildekade, in der Waldtundra einen Monat später. Die erste Paarungsperiode dauert 20—30 Tage. In der Waldtundra fällt die Mehrzahl der ersten Würfe auf die Zeit um Ende Juni/Anfang Juli. Einige Weibchen werfen etwas früher. Zwei mit Jungen besetzte Nester haben wir schon Ende Mai gefunden. Es sei darauf hingewiesen, daß Bisamratten verschiedenen Alters im Frühling gleichzeitig paarungsbereit werden.

IV. Wachstum und Entwicklung

Die Zunahme des Körpergewichtes bei jungen Bisamratten ist in Tabelle 5 angeführt.

Anfang Juli übersteigt das Gewicht der Jungen im Norden 300 g. Im August sind sie beinahe 500 g schwer (der Bezirk Jar-Sale liegt auf 67°00' N und 71°00' E; n = 36). In dieser Zeit wogen die Jungen des zweiten Wurfes etwa 150 g. Im September nähern sich die Jungen des ersten Wurfes in ihrem Gewicht den Erwachsenen (M = 772 g, n = 19). Die Jungen des zweiten Wurfes haben ein Gewicht von etwa 447 g (n = 12). Im Oktober ist es schon nicht immer möglich, die Jungen des zweiten Wurfes von denen des ersten nach dem Gewicht zu unterscheiden. Im Herbst werden die Jungen des ersten Wurfes von ihren jüngeren Geschwistern im Gewicht eingeholt.

Aus dem Zeitraum von September bis März wurden zwei Proben aus zwei nördlichen Populationen bearbeitet (66° und 67° N). Vom Herbst bis zum Dezember schwankt das Gewicht der Jungen im Mittel um 650 g. Die Männchen wiegen 565 bis 666 g, die Weibchen 557 bis 708 g. Insgesamt wurden in diesen Proben mehr als 400 Individuen untersucht. Es kann deshalb mit vollem Recht angenommen werden, daß die individuellen Gewichtsverhältnisse innerhalb der Population in ihrem Gesamtbild richtig wiedergegeben sind. Im Mai wiegen die jungen Männchen 880 g (n = 37), die Weibchen 832 g (n = 41). Unsere Angaben bestätigen, daß das Wachstum der jungen Tiere im Winter nicht stagniert, sondern besonders in den letzten Wintermonaten intensiv voranschreitet.

Tabelle 5. Jahreszeitliche Gewichtsveränderungen

Untersuchungszeit Untersuchungsort und Alter	VI		VII		VIII		IX		X		XI	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
Gebiet Kurgan												
Junge Männchen	—	—	—	—	—	—	—	—	51	723	8	652
Junge Weibchen	—	—	—	—	—	—	—	—	83	740	13	654
Erwachsene Männchen	—	—	—	—	—	—	—	—	37	1115	16	993
Erwachsene Weibchen	—	—	—	—	—	—	—	—	37	1107	30	933
Salechard												
Junge Männchen	—	—	14	328	—	—	31	646	12	571	18	644
Junge Weibchen	—	—	13	386	—	—	31	580,1	11	575	16	572
Erwachsene Männchen	10	1158	8	1140	—	—	5	1284	1	1230	1	860
Erwachsene Weibchen	9	1120	9	1171	—	—	4	1290	4	943	—	—
Jar-Sale												
Junge Männchen	—	—	—	—	—	—	34	666	13	639	29	565
Junge Weibchen	—	—	—	—	—	—	13	703	11	532	21	557
Erwachsene Männchen	—	—	—	—	6	1151	6	1120	8	1050	2	1150
Erwachsene Weibchen	—	—	—	—	8	1162	5	990	4	1075	1	890

Wie schon erwähnt wurde, schwankt das Mittelgewicht der erwachsenen Tiere, sowohl im Süden, als auch im Norden um 1100 g. Die jungen Bisamratten haben beim Eintritt der Fortpflanzungsperiode die Tiere des zweiten Jahrganges im Gewicht noch nicht eingeholt. Ihr Wachstum setzt sich mit großer Intensivität auch noch im Sommer fort. Diese Schlußfolgerung kann an unserem Material mit folgenden Ziffern belegt werden. Das mittlere Gewicht der jungen Männchen betrug im Mai 880 g (n = 37), Anfang Juni 923 g (n = 15), Ende Juni 985 g (n = 6), im Juli bis August 1100 g (n = 25), Ende August 1162 g (n = 8). Für die Weibchen ergaben sich entsprechend: 832 g (n = 41), 844 g (n = 12), 985 g (n = 5), 1177 g (n = 8), 1220 g (n = 16). Diese Angaben zeigen, daß das Wachstum der Bisamratten im Spätsommer aufhört. Die meisten Tiere sind zu dieser Zeit 13 bis 15 Monate alt.

In der ersten Hälfte des Sommers sind bei den Tieren keine Fettablagerungen bemerkbar. Somit repräsentieren die angeführten Ziffern nur das Wachstum der Tiere, nicht aber ihren Futterzustand.

Tabelle 6. Jahreszeitliche Veränderungen

Untersuchungszeit Untersuchungsort und Alter	VII		VIII		IX		X		XI	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
Gebiet Kurgan										
Junge	—	—	—	—	—	—	47	0,102	15	0,083
Erwachsene	—	—	—	—	—	—	38	0,256	9	0,179
Salechard										
Junge	3	0,220	—	—	—	—	10	0,116	13	0,109
Erwachsene	8	1,900	—	—	5	1,140	1	0,360	1	0,349
Jar-Sale										
Junge	—	—	—	—	34	0,181	13	0,143	—	—
Erwachsene	—	—	6	2,280	6	0,418	8	0,266	2	0,491

gewichtes erreicht. Die erwachsenen Männchen haben in dieser Zeit 10mal größere Hoden. Während des Winters verändert sich das Gewicht der Hoden der jungen Männchen nicht, bei den erwachsenen Tieren ist eine Verkleinerung der Hoden zu bemerken. Dieser Prozeß beginnt schon im September. Trotzdem sind die Hoden der jungen Männchen während des ganzen Winters kleiner als die der erwachsenen.

Im Frühling beginnt die Vergrößerung der Hoden bei allen Männchen, und im Juni haben die jüngeren Tiere im Vergleich zu den alten größere Hoden.

Das Material aus der Waldsteppenzone, das in derselben Tabelle dargestellt ist, zeigt, daß unter den dortigen Umweltverhältnissen eine wenn auch unerhebliche, so doch gesetzmäßige Vergrößerung der Hoden schon im Mittwinter beginnt. Das größte Wachstumtempo der Hoden fällt auch hier mit dem Anfang der Fortpflanzungsperiode zusammen.

Im weiteren sollen einige allgemein-biologische Fragen, die mit dem diskutierten Material in Zusammenhang stehen, erörtert werden. Hier sei noch erwähnt, daß die Altersveränderungen an den Genitalorganen der Männchen bei Eintritt der Fortpflanzungsperiode eine für alte und junge Männchen völlig gleiche Paarungsbereitschaft erkennen lassen.

VI. Die Entwicklung der Hypophyse und der Nebenniere

Der Vermehrungszyklus der Bisamratten steht mit den hormonalen Prozessen ihres Organismus im engsten Zusammenhang. Eine besondere Bedeutung hat in dieser Hinsicht der Vorderlappen der Hypophyse, dessen Tätigkeit die Übereinstimmung zwischen dem Fortpflanzungsrhythmus und der Periodizität der klimatischen Faktoren sichert. (NOVIKOV 1954, GENES 1947, VIVIEN und STENGER 1955, ROSTAND 1954).

Auch der hormonalen Tätigkeit der Nebennierenrinde dürfte für die Aufrechterhaltung eines normalen Ablaufes der Fortpflanzung eine wichtige Funktion zukommen, obwohl das Wesen ihrer Wirkung auf das Geschlechtssystem der Säugetiere in vieler Hinsicht noch nicht genau bekannt ist. Abgesehen von dem unbestreitbaren Einfluß der Nebennierenhormone auf die Inganghaltung einer normalen Laktation (SCHMIDT und HOFFMANN 1954, SELYE 1954, SCHNURMAUS 1955, TARANTINO und CASSANO 1955, DELOST und VINCENT 1955), sind Tatsachen bekannt geworden, die auf eine die Geschlechtsreife stimulierende Wirkung der kortikalen Hormone hindeuten.

Es besteht Grund zu der Annahme, daß die Hyperfunktionen der Nebenniere mit dem Nachlassen der reproduktiven Tätigkeit der Tiere liiert ist (CHRISTIAN 1956). Andererseits ist bekannt, daß die Tätigkeit der erwähnten Drüsen eine große Rolle in den Anpassungsreaktionen spielt (JUDAJEV 1956, SELYE 1954, CHRISTIAN 1950, 1956, RIVOIRE, RIVOIRE und PONJOL 1953, MILKU und SIMIONESEN 1955 u. a.), so daß sie auch für die Akklimatisationsprozesse von Bedeutung sein dürfte (SARGENT 1953).

Als Kriterium für die Aktivität der untersuchten Drüsen mußte ihr Gewicht benutzt werden. Wir nehmen an, daß wir damit keinen allzu großen Fehler begangen haben, denn bekanntlich besteht zwischen der Größe der genannten Drüsen und ihrer Aktivität eine sehr enge Korrelation (SMITH und DOWELL 1930, TIPPERMANN, ENGEL, LONG 1943, SAYERS und SAYERS 1949, SMITH und FRECK 1955, CHRISTIAN und DAVIS 1956, ENDROCZI und TOTH 1955, CHRISTIAN 1956). Bekannt ist ferner, daß die Vergrößerung dieser Drüsen eine Vergrößerung der Maße der Nebennierenrinde und des Oberlappens der Hypophyse nach sich zieht.

Unsere Angaben, die die jahreszeitlichen Veränderungen im Gewicht der Hypophyse verdeutlichen, sind in der Tabelle 7 dargestellt. Die bekannte Abhängigkeit der Hypophysenaktivität vom Lichtfaktor macht in dieser Hinsicht keine Erläuterungen der Tabelle notwendig. In der Nordpopulation bleibt das Gewicht der Hypophyse zumindest von Oktober bis Dezember unverändert. Das Gewicht der Hypophyse der alten und jungen Bismartratten ist zur Paarungszeit gleich groß. Die jungen Individuen haben im Frühjahr sowohl in geschlechtlicher, als auch in endokrinologischer Hinsicht als vollständig reife Tiere zu gelten.

Die Hypophyse der Weibchen ist etwas größer als die der Männchen. Der Unterschied zwischen den Geschlechtern ist schon in der ersten Paarungsperiode bemerkbar.

Die Gewichtszunahme der Nebenniere der jungen Tiere bleibt während der ersten Wachstumsperiode (im Sommer) hinter der Zunahme des Körpergewichts zurück. Dementsprechend vermindert sich ihr relatives Gewicht (Tabelle 8).

Mit dem Einbruch der Kälte vergrößern sich die Nebennieren sehr rasch, ihr relatives

Tabelle 7. Jahreszeitliche Veränderungen des relativen Hypophysengewichts, mg/kg.

Untersuchungszeit Untersuchungsort und Alter	X		XI		XII		I		II		III		IV		V		VI		VII		
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	
Salechard																					
Junge Männchen . . .	4	9,4	—	—	18	7,42	—	—	—	—	—	—	—	—	37	21,1	21	19,36	10	16,8	—
Junge Weibchen . . .	7	9,25	4	10,05	26	8,23	—	—	—	—	—	—	—	—	41	26,25	17	26,82	8	21,8	—
Erwachsene Männchen	—	—	—	—	4	12,86	—	—	—	—	—	—	—	—	2	17,2	4	14,5	—	—	—
Erwachsene Weibchen	4	12,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	31,2	7	22,4	—	—	—
Gebiet Kurgan																					
Junge Männchen . . .	49	10,85	9	11,6	18	10,95	36	11,5	18	13,75	—	—	—	—	41	18,29	7	16,2	—	—	—
Junge Weibchen . . .	47	11,36	12	8,65	18	9,8	27	11,84	26	9,75	—	—	—	—	27	24,5	2	31,0	—	—	—
Erwachsene Männchen	26	16,5	21	11,56	12	13,37	7	14,9	2	16,55	—	—	—	—	10	19,9	—	—	—	—	—
Erwachsene Weibchen	29	20,8	32	15,4	24	14,0	12	17,5	5	22,4	—	—	—	—	5	33,6	—	—	—	—	—

Tabelle 8. Jahreszeitliche Veränderungen

Untersuchungszeit Untersuchungsort und Alter	VII		VIII		IX		X		XI	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
Gebiet Kurgan										
Junge Männchen	—	—	—	—	—	—	50	84,6	15	123
Junge Weibchen	—	—	—	—	—	—	86	86,0	16	84,7
Erwachsenen Männchen	—	—	—	—	—	—	37	249	21	158,3
Erwachsene Weibchen	—	—	—	—	—	—	37	289	34	145,0
Salechard										
Junge Männchen	14	106,5	—	—	31	60,0	10	84,4	13	138
Junge Weibchen	12	116,5	—	—	31	49,4	10	89,0	13	90,3
Erwachsene Männchen	8	122	—	—	5	206	1	244	1	186
Erwachsene Weibchen	9	314	—	—	4	363	4	348	—	—
Jar-Sale										
Junge Männchen	—	—	19	89,5	34	259	37	218	30	149
Junge Weibchen	—	—	24	104,6	14	265	51	214	21	136
Erwachsenen Männchen	—	—	21	112	6	356	15	256	2	187
Erwachsene Weibchen	—	—	18	369	5	500	14	285	1	169

Gewicht wächst. Diese Gesetzmäßigkeit ist durch die Rolle der Nebennierenaktivität im Prozeß der Anpassung an die niedrigen Temperaturen zu erklären (SELLERS, KEICHMANN, THOMAS 1951, HINES 1952, WEISS 1954 u. a.).

Das Nebennierengewicht erreicht bei den Männchen sein Maximum im Spätherbst: im Gebiet Kurgan im Oktober/November, im Bezirk von Salechard im September/November, in Jar-Sale im September. Im Winter vermindert sich das Gewicht der Drüse regelmäßig, was in allen untersuchten Gruppen deutlich bemerkbar ist. Hieraus ergibt sich, daß die Vergrößerung der Nebennieren eine Reaktion auf das Absinken der Temperatur ist, durch die der Prozeß der Umgestaltung der Physiologie des Organismus entsprechend den Winterbedingungen ermöglicht wird.

Der Verlauf dieser Veränderungen ist bei jungen und alten Tieren verschieden. Die herbst-winterliche Vergrößerung beginnt bei den alten Tieren früher, hält länger an und ist viel deutlicher. Demnach dürften die anderthalbjährigen Bisamratten von den jüngeren Tieren physiologisch wesentlich verschieden sein. Ihre Anpassung an die Veränderungen der Daseinsbedingungen bedarf bedeutenderer Veränderungen in der Aktivität der endokrinen Drüsen.

Diese Tatsache gestattet, die Bedeutung der verschiedenen Altersgruppen in der Populationsdynamik richtiger einzuschätzen.

Als vorläufige Hypothese mag die Vermutung gelten, daß der konstatierte Unterschied mit der Verminderung der Aktivität der Gewebe der älteren Tiere, bedingt durch hormonale Wirkungen, in Zusammenhang steht und der kompensatorischen Verstärkung der Absonderung von gonadotropen Hormonen beim Zurückgehen der Gonadenaktivität bei Tieren und Menschen im Greisenalter analog ist. (LANSON, GOLDON, SEVERINGHAUS 1939, HENDERSON und ROWLANDS 1938).

des relativen Nebennierengewichts, mg/kg.

XII		I		II		III		IV		V		VI		VII	
n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
27	81,0	46	79,5	18	74,6	—	—	6	106	45	149,7	6	87,5	—	—
11	70	33	71	26	72,5	—	—	7	152,2	30	357	2	286	—	—
16	187	7	128	2	149	—	—	—	—	10	121,8	—	—	—	—
11	225	12	144	5	131	—	—	3	185	5	441	—	—	—	—
15	101	40	146	—	—	6	136	—	—	37	102,6	21	98,9	5	70,1
15	73,1	27	136	—	—	6	164	—	—	39	358	17	447,1	1	613
4	212	1	203	—	—	1	347	—	—	2	126	11	104	—	—
2	169	3	168	—	—	3	404	—	—	3	480	10	300,8	—	—
21	105	—	—	2	136	—	—	—	—	—	—	—	—	23	107,9
39	130,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	348
6	214	—	—	2	270	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	364	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Bei den jungen Weibchen vergrößern sich ebenso wie bei den Männchen die Nebennieren im Winter. Aber zum Unterschied zu den Männchen werden ihre Nebennieren im Frühjahr nicht etwa leichter, sondern merklich schwerer. Im Sommer liegt das Gewicht der Nebennieren bei den Weibchen beträchtlich über dem der Männchen.

Die Vergrößerung der Nebennieren der Weibchen in der Fortpflanzungsperiode läßt sich mit der speziellen Rolle der Hormone der Nebennierenrinde bei der Aufrechterhaltung der normalen Reproduktionsfähigkeit der Weibchen erklären.

Der Verlauf der Veränderungen des Nebennierengewichts der Bismarrratten aus der Waldsteppenpopulation ist, sogar mit Einschluß solcher Einzelheiten, wie der bedeutenderen Vergrößerung der Nebennieren bei den älteren Männchen, analogen Gesetzmäßigkeiten unterworfen.

Die Frühjahrsvergrößerung der Nebennieren beginnt bei den Weibchen in der Waldsteppe im April und erreicht im Mai ihr Maximum; im Norden beginnt das Anschwellen der Drüse erst im Juni. An beiden Orten fällt die Vergrößerung der Drüse mit dem Beginn der Fortpflanzungsperiode zusammen.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, vergrößern sich die Nebennieren der jungen Männchen aus der südlichen Population im Frühjahr etwas, während sie sich bei den gleichen Individuen aus dem Bereich der Tundra verkleinern. Die Fortpflanzung und die mit den an sie gebundenen Lebenserscheinungen führen zu einer Vergrößerung der Nebennieren. Im Norden jedoch wirken die Daseinsbedingungen der Winterperiode als ein stärkeres Spannungsagents, und deshalb vergrößern sich die Nebennieren im Frühling nicht, sondern werden bei vielen Individuen sogar kleiner.

Bei den älteren Tieren verkleinern sich die Drüsen im Frühling auch in der Waldsteppe. Das zeigt noch einmal, daß die niedrigen Temperaturen (genau ge-

nommen, der Komplex der Daseinsbedingungen im Winter) auf die Tiere höheren Alters eine stärkere Wirkung ausüben.

Aus den erörterten Befunden ist ersichtlich, daß die Tätigkeit der Nebennieren bei der Adaptation der Tiere an die jahreszeitlichen Veränderungen der Daseinsbedingungen eine wichtige Rolle spielt. Bei den Weibchen besteht der die Größe ihrer Nebennieren bestimmende Hauptfaktor in der Beteiligung an der Fortpflanzung, bei den Männchen aber in den Temperaturbedingungen der Umwelt. Hierbei sei besonders betont, daß die älteren Tiere auf alle Spannungsfaktoren durch deutlichere Veränderungen der Nebennierengröße reagieren. Der Unterschied im Nebennierengewicht zwischen jungen und älteren Bismarratten ist deutlich ausgedrückt, daß man ihn zur Bestimmung des Alters der Tiere benutzen kann. Dieses Alterskriterium kann bei einer Analyse der Populationen im Spätherbst und Winter von Bedeutung sein, denn in dieser Zeit nähert sich das Gewicht der jungen Tiere dem Gewicht der älteren, und die Gonaden der älteren Tiere schrumpfen beträchtlich ein.

VII. Einige Gesetzmäßigkeiten bei der Anreicherung von Axerophthol und Reservefett

Bekanntlich stellt die Versorgung des Organismus mit Axerophthol (Vitamin „A“) eine der wesentlichen Bedingungen für seine normale Entwicklung dar. Jedoch ist in dieser Hinsicht von den in ihrer natürlichen Umgebung lebenden Tieren fast nichts bekannt. Wir waren deshalb bemüht, die Gesetzmäßigkeiten der Anreicherung des Axerophthols bei der Bismarratte unter den verschiedenen Umweltbedingungen zu untersuchen.

Die bekannten Methoden zur quantitativen Bestimmung des Vitamin-A-Gehaltes, die exakte Ergebnisse garantieren, sind nur unter Laborverhältnissen brauchbar. Ihre Anwendung war bei unseren Arbeitsbedingungen praktisch ausgeschlossen. Deshalb waren wir bestrebt, eine Modifizierung der Methodik zu finden,

Tabelle 9.

Untersuchungszeit Untersuchungsort und Alter	V 1955		VI 1955		VII 1955		VIII 1955		IX 1955		X 1955		XI 1955	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
	Gebiet Kurgan													
Junge Männchen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	48	6,9	14	14,6
Junge Weibchen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51	7,27	18	18,54
Erwachs. Männchen	35	4,07	7	0,44	—	—	—	—	—	—	26	13,7	9	30,7
Erwachs. Weibchen	22	2,97	2	0	—	—	—	—	—	—	22	14,6	14	26,1
Salechard														
Junge Männchen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	3,4	2	1,65
Junge Weibchen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	6,3	7	4,7
Erwachs. Männchen	—	—	8	5,9	3	1,6	—	—	—	—	—	—	1	1,0
Erwachs. Weibchen	—	—	7	1,87	5	2,55	—	—	—	—	3	9,43	—	—

die die Untersuchung des Vitamingehalts in der Leber der Bisamratten während der Expeditionsarbeit erlaubte. Eine Beschreibung der von uns ausgearbeiteten Methodik ist schon veröffentlicht worden (SMIRNOFF und SCHWARZ 1957). Ihr Prinzip besteht im folgenden: Das Vitamin wird aus den entwässerten Geweben der Leber mit Chloroform extrahiert und der Gehalt des Vitamins mittels Karr-Prise-Reaktion bestimmt. Die Entwässerung der Gewebestücke wird durch Verreibung mit schwefelsaurem Natrium erzeugt. Die Bestimmung des Vitamingehaltes in einer Probe nimmt nach dieser Methodik nicht mehr als 3—5 Minuten in Anspruch und gibt für unsere Zwecke Ergebnisse von ausreichender Genauigkeit. Die Untersuchungen haben ergeben, daß junge Tiere aus beiden untersuchten Populationen im Vergleich zu den Erwachsenen einen geringeren Vitaminvorrat haben. Dieser Unterschied ist im Süden bis April und im Norden bis Mai bemerkbar. Hieraus läßt sich schließen, daß während des Wachstums keine wesentliche Vitaminreserve im Organismus der Tiere gebildet werden kann.

Während des Winters tritt eine beträchtliche Vergrößerung des Vitamingehaltes ein. Diese Gesetzmäßigkeit kann durch folgende Zahlen erläutert werden: Vom Oktober 1955 bis zum April 1956 vergrößerte sich der Vitamingehalt in der Leber der jungen Bisamratten rund um das 8fache, bei den Erwachsenen um das 3,5—4fache. (Tabelle 9). Für die nördliche Population konnte diese Erscheinung nicht konstatiert werden, was wohl mit der Einförmigkeit der Futterpflanzen im Zusammenhang steht.

Der Vitamingehalt kann nicht nur bei Bisamratten, die aus verschiedenen geographischen Punkten stammen, verschieden sein, sondern bei solchen, die in verschiedenen Gewässern einer Gegend leben.

Außerdem konnten erhebliche jährliche Schwankungen registriert werden. So betrug der Vitamingehalt in der Leber junger Männchen im Januar 1957 nur 25% des im Januar 1956 ermittelten, bei den jungen Weibchen 35%, bei den erwachsenen Männchen 68%, bei den erwachsenen Weibchen 36%.

Azerophtholgehalt der Leber, mg%

XII 1955		I 1956		II 1956		III 1956		IV 1956		V 1956		VI 1956		VII 1956	
n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
28	21,1	44	27,0	11	22,6	—	—	7	51,5	10	21,2	—	—	—	—
11	19,8	32	22,03	22	20,7	—	—	7	62,7	8	21,09	—	—	—	—
16	42,5	7	38,4	2	54,2	—	—	—	—	6	17,2	—	—	—	—
15	42,56	12	42,5	6	51,2	—	—	8	50,8	4	39,8	—	—	—	—
26	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—	37	2,17	21	2,09	10	2,68
25	3,6	—	—	—	—	—	—	—	—	41	1,78	17	0,9	7	3,95
4	6,85	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1,9	1	16,7	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,8	2	2,25	—	—

Der während der Winterperiode angesammelte Vitaminvorrat wird im Frühjahr schnell verbraucht. Der Frühling muß also als eine kritische Periode in bezug auf die Vitaminversorgung betrachtet werden. Im Mai 1955 hatten die Bisamratten fast keinen Vitaminvorrat mehr. Im Norden ist der Vitaminmangel am deutlichsten im Juni ausgeprägt. Es ist anzunehmen, daß die kritische Periode einerseits mit der Aktivitätssteigerung, andererseits mit dem Mangel an jungen karotinreichen Pflanzen zusammenfällt.

Auch im Sommer, zur Zeit der Fortpflanzung, sind die Bisamratten nicht imstande, beträchtliche Vitaminvorräte zu bilden. In dieser Hinsicht besteht jedoch ein erheblicher Unterschied zwischen Männchen und Weibchen. Der maximale Vitamingehalt erreicht in dieser Zeit bei den Männchen 30—40 mg/%, bei den Weibchen nur 10 mg/%.

In der Leber der Neugeborenen ist kein Vitaminvorrat nachweisbar. Noch während der Säugeperiode beginnen die Jungen, Vitamin anzuhäufen. Insgesamt tritt die Vitaminanreicherung aber erst beim Übergang zur Pflanzennahrung deutlicher in Erscheinung und erreicht ihren Höhepunkt im Winter. Während des Frühjahres werden die Wintervorräte rasch verausgabt.

Im Winter haben die Bisamratten große Fettablagerungen, die mit dem Aufbruch der Gewässer und dem Beginn der Vermehrung rasch verschwinden. Die nördliche Population unterscheidet sich in dieser Hinsicht nicht von der südlichen.

VIII. Die Besonderheiten der einzelnen Generationen

Bis jetzt haben wir die jungen Bisamratten nur nach Größe und Alter voneinander unterschieden. Aus rein theoretischen Überlegungen heraus kann jedoch angenommen werden, daß Junge, die zu verschiedener Jahreszeit geworfen worden sind und die ihre Entwicklung unter unterschiedlichen Daseinsbedingungen durchlaufen haben, auch durch wesentliche morphologische und ökologische Besonderheiten voneinander differieren.

In einer der Arbeiten unseres Laboratoriums (SCHWARZ, PAVLININ, SJUSJUMOVA, 1957) wurde gezeigt, daß junge *Arvicola terrestris*, die im Spätherbst geworfen worden sind, im Vergleich zu Jungtieren aus der ersten Frühlingsgeneration des gleichen Jahres eine größere Anpassungsfähigkeit an Veränderungen des Futter- und Temperaturregimes erkennen lassen. Deshalb überwintern sie in größerer Anzahl und erreichen die Paarungsperiode im besseren Zustand als ältere Tiere.

In der vorliegenden Arbeit stellten wir uns die Frage, ob nicht auch die verschiedenen Generationen der Bisamratte durch einige morpho-physiologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet sind, die die erwähnten ökologischen Besonderheiten erklären könnten.

Aus Tabelle 10 geht hervor, daß die Männchen der zweiten Generation, mit Tieren annähernd gleichen Alters aus der ersten Generation verglichen, sich durch

Tabelle 10. Morpho-physiologische Besonderheiten junger Bismarrratten aus verschiedenen Generationen des gleichen Jahrgangs

Untersuchungszeit	Männchen		Weibchen	
	Juli 1955	September 1955	Juli 1955	September 1955
Anzahl der untersuchten Tiere . . .	14	12	13	13
Körpergewicht g	328	447	336	437
Herzengewicht ‰	4,06	4,53	4,14	4,46
Lebergewicht ‰	36,6	39,5	33,7	39,7
Nierengewicht ‰	4,21	4,41	4,01	5,17
Nebennierengewicht mg/kg	92,6	61,7	125,0	53,3
Dünndarmlänge mm	892	980	830	934

ein größeres Gewicht des Herzens, der Leber und der Niere, durch kleinere Nebennieren und durch einen längeren Dünndarm auszeichnen. Zwischen den Weibchen der beiden Generationen ist derselbe Unterschied in noch deutlicherer Ausprägung zu erkennen. Die konstatierten Verschiedenheiten zwischen den Generationen sind statistisch gesichert.

Die größeren Maße der inneren Organe deuten auf eine erhöhte Vitalität der Tiere aus der zweiten Generation hin. Auch das kleinere Gewicht ihrer Nebennieren muß positiv bewertet werden. Es ist bekannt, daß ungünstige äußere Faktoren mit einer Hyperfunktion der Nebennieren in Zusammenhang stehen (MITCHELL, 1953). Anscheinend vollzieht sich die Entwicklung der zweiten Generation unter günstigeren Lebensbedingungen.

Es soll der Versuch gemacht werden, die Ursachen der beobachteten Unterschiede zwischen den Generationen aufzufinden.

Im Anfang der Fortpflanzungsperiode erreichen die meisten Weibchen noch nicht die definitiven Ausmaße. Deshalb fällt die Aufzucht des ersten Wurfes mit einer Periode intensiven Wachstums der Mutter zusammen und dies zu einer Zeit, da die Auswahl an Futterpflanzen noch gering ist.

Der zweite Wurf wird im Norden im Verlaufe des August aufgezogen. Zu dieser Zeit erreichen die Weibchen schon ihre maximale Größe. Da die Fruchtbarkeit der Weibchen praktisch unverändert bleibt, so entwickeln sich die Jungen der ersten Generation schon in ihrer Embryonalperiode unter ungünstigeren Bedingungen. Andererseits ist, wie schon betont wurde, von Mai zum August eine ständige Steigerung des Vitamingehaltes in der Leber der laktierenden Weibchen nachweisbar. Deshalb muß die Milch der Weibchen beim Säugen des zweiten Wurfes vitaminreicher sein, wodurch selbstverständlich die Vitalität der jungen Tiere günstig beeinflußt wird.

Schließlich geschieht der Übergang der Jungen der zweiten Generation zur selbständigen Ernährung unter günstigeren Bedingungen, da die Futterbasis zu dieser Zeit reichhaltiger geworden ist.

Aus diesen Bemerkungen geht hervor, daß die konstatierten morpho-physiologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Generationen der Jungtiere

durch die Verschiedenheit der Lebensbedingungen während der Entwicklungsperiode verursacht werden.

Diese Unterschiede sind biologisch zweckmäßig, da die Bisamratten der zweiten Generation den rauhen Herbst- und Winterverhältnissen im jüngeren Alter begegnen müssen.

IX. Diskussion

Eine Gegenüberstellung der Fortpflanzungserscheinungen und der Verschiebung der Altersgruppen innerhalb der Population einerseits, der morpho-physiologischen Veränderlichkeit der Tiere andererseits gestattet, den jahreszeitlichen Zyklus der Bisamrattenpopulation in seiner Gesamtheit unter den verschiedenen Bedingungen zu skizzieren.

Frühjahrsperiode. Anfang der Fortpflanzung

Die Hauptmasse der Population bilden junge Tiere, die im Vorjahre geworfen wurden. Innerhalb einer sehr kurzen Frist geht eine Reihe wesentlicher Veränderungen in ihren morpho-physiologischen Eigentümlichkeiten vor sich. Die wichtigsten von ihnen sind folgende: Das Wachstumstempo aller im Vorjahre geborenen Tiere (die Mehrheit in der Population) steigt rapide an. Alle Reservestoffe, die während des Winters im Organismus der Tiere gebildet wurden, werden in kurzer Zeit völlig verbraucht. Das relative Gewicht der wichtigsten inneren Organe vergrößert sich, was auf eine Steigerung des Metabolismus hindeutet. Die wichtigsten Drüsen der inneren Sekretion erfahren Volumenveränderungen. Der Unterschied, der in dieser Hinsicht zwischen den jüngeren und älteren Tieren während der Winterperiode bestanden hat, verschwindet. Das relative Gewicht der Nebennieren der Männchen vermindert sich, das der Weibchen vergrößert sich. Die Hoden der Männchen werden rasch größer, bald können die Tiere verschiedenen Alters nach der Größe der Hoden nicht mehr voneinander unterschieden werden. Es beginnt die Paarbildung. Die Mehrheit der Weibchen wird trächtig.

Der wesentlichste Unterschied zwischen der nördlichen und südlichen Population besteht darin, daß im Norden die beschriebenen Veränderungen in der Biologie der Tiere in kürzerer Frist ablaufen.

Sommerperiode

Periode der Fortpflanzung und der Entwicklung der Jungen

Die meisten Weibchen werfen zweimal, ein Teil von ihnen auch dreimal. Die Jungen wachsen rasch, und gegen Ende dieser Periode erreicht ein Teil von ihnen die minimale Größe erwachsener Tiere. Die Jungen des zweiten Wurfs unterscheiden sich durch eine Reihe von morpho-physiologischen Besonderheiten, die von ihrer höheren Vitalität zeugen.

Während der ganzen Periode geht ein allmähliches Aussterben der Tiere vor sich, die älter als 2 Jahre sind. Solche Individuen sterben im Norden mit Ablauf des August, im Süden mit Ablauf des Oktober vollständig aus. Das Wachstum der sich fortpflanzenden Individuen währt bis zum August. Die erwachsenen Männchen und die jungen Tiere beider Geschlechter beginnen, in ihrem Körper Reservestoffe anzureichern.

Herbst-Winterperiode

Die Fortpflanzung geht zu Ende. Die im dritten Lebensjahre stehenden Tiere sterben aus. Es beginnt die Elimination der im Vorjahre geborenen Tiere. Das Verhältnis der Altersgruppen verändert sich wesentlich zugunsten der jungen Tiere. Die Jungen des zweiten Wurfs können der Größe nach nicht mehr von denen des ersten unterschieden werden. Die Nebennieren der Männchen vergrößern sich beträchtlich, (je weiter nach Norden, um so früher), bei den Erwachsenen stärker als bei den Jungtieren. Es macht sich eine ständig steigende Ablagerung von Mastfett bemerkbar. Im Süden vergrößert sich auch der Vorrat an Vitamin A, im Norden stabilisiert er sich auf einem niedrigeren Niveau. Das relative Gewicht der inneren Organe sinkt (je weiter nach Norden, desto früher).

Die Winterperiode

Das Verhältnis der Altersgruppen bleibt unverändert. Das Wachstum der Tiere dauert fort, aber sein Tempo läßt beträchtlich nach. Die Anreicherungen an Reservestoffen vergrößern sich. Es tritt eine Verminderung des Volumens der Nebennieren ein.

Die Vorfrühlingsperiode

Das Wachstumstempo der jungen Tiere wächst an. Die Hoden vergrößern sich. In der nördlichen Population ist bei den Weibchen auch eine Vergrößerung der Nebenniere zu beobachten. Das relative Gewicht der Nieren steigt, je weiter nach Süden, desto früher, an.

Aus dem Gesagten folgt, daß der Lebenszyklus der Bismarrrattenpopulation aus einzelnen Perioden zusammengesetzt ist. Diese Perioden können durch den jeweiligen spezifischen, physiologischen Zustand der Tiere charakterisiert werden.

Die Fähigkeit der Tiere, auf die Änderungen der jahreszeitlichen Daseinsbedingungen adaptiv zu reagieren, stellt eine der Hauptbedingungen des normalen Fortbestandes der Population dar. Diese Fähigkeit ist jedoch von einer Reihe verschiedener Faktoren abhängig. Als deren wichtigster hat das Alter der Tiere zu gelten. Wir sind geneigt, in dieser allgemeinbiologischen Gesetzmäßigkeit die Hauptursache für die Veränderungen in der Altersstruktur der Population zu sehen. Wenn in den Übergangsperioden eine schnelle Umgestaltung der Physiologie der Tiere notwendig wird, tritt die geringere Reaktionsfähigkeit der älteren Tiere

deutlich hervor und zieht deren Elimination nach sich. Das untersuchte Material mag zur Illustration dieser Gesetzmäßigkeit dienen.

Unsere Beobachtungen zeigen, daß die Bismartrate im Hohen Norden die Fähigkeit zu rascher Vermehrung beibehalten hat. Die Anzahl der Generationen, die Fruchtbarkeit der einzelnen Weibchen, der Zeitraum bis zum Eintritt der Geschlechtsreife sind bei den verglichenen Populationen annähernd gleich groß. Unsere Angaben zeigen sogar, daß die Fruchtbarkeit der Weibchen im Norden etwas über der ihrer Geschlechtsgenossinnen im Süden liegt.

Die Verkürzung der Fortpflanzungsperiode auf ungefähr 2 Monate führt nicht zu einer höheren Sterblichkeit der Jungen der späteren Würfe. Infolge des schnelleren Wachstums erreichen die Jungen der zweiten Generation zum Herbst die minimale Größe erwachsener Bismartratten und lassen eine hohe Lebenstüchtigkeit erkennen.

Der Abgang an Jungtieren, deren postembryonale Entwicklung gerade erst begonnen hat, ist im Norden sogar kleiner als im Süden.

Es sei auch erwähnt, daß die Bismartrate im Norden weniger Feinde hat als im Süden. Die Produktion an Pflanzenmasse ist an den nördlichen Gewässern zwar niedriger als an den südlichen, doch macht die geringe Anzahl der Raubtiere die Wanderungen der Bismartratten wesentlich ungefährlicher, ein Umstand, der keine geringe Rolle in ihrem Leben spielen dürfte. Die periodischen und auch aperiodischen Verlandungen der Gewässer, die verderblich auf die Bismartrattenanzahl in der Waldsteppe wirken, spielen in der Tundra keine Rolle im Leben dieser Wasserbewohner. Der jährliche Zuwachs der Bismartrattenpopulation kann also im Norden nicht geringer sein als in der Waldsteppe.

Die Untersuchungen haben ergeben, daß die Anpassung der Bismartrate an die Bedingungen des Hohen Nordens keine merklichen Veränderungen in ihrer Morphologie und Physiologie hervorgerufen hat.

Die Anpassung der Population an die spezifischen Daseinsbedingungen stellt nämlich eine Populationsadaptation dar. Sie besteht in einer spezifischen Dynamik der Populationsstruktur und in einer spezifischen jahreszeitlichen Dynamik des morpho-physiologischen Zustandes der Tiere verschiedenen Geschlechtes und Alters.

Die deutlichen Phänomene dieser Gesetzmäßigkeiten sind in den entsprechenden Abschnitten dieses Aufsatzes beschrieben worden. Hier soll noch einmal betont werden, daß die wichtigsten physiologischen Umschwünge bei den verschiedenen Populationen zu verschiedenen Zeitpunkten des Kalenderjahres eintreten, die vollständig den klimatischen Bedingungen ihrer jeweiligen Verbreitungsgegenden entsprechen.

Die Dynamik des morpho-physiologischen Zustandes der Tiere kann demnach als eine Abspiegelung der klimatischen Bedingungen betrachtet werden. Ihre Untersuchung ist eine der wichtigsten Methoden zum Verständnis der Populationsdynamik der Tiere.

Literatur

- CHRISTIAN, J. J. (1950), The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* **31**, Nr. 3.
- (1956), Adrenal and reproductive responses to population of fixed size. *Amer. J. Physiol.* **182**, Nr. 2.
- & DAVIS, D. E. (1956), The relationship between adrenal weight and population status of urban Norway rats. *J. Mammal.* **37**, Nr. 4.
- DELOST, P., & VINCENT, A. (1955), Structure du cortex surrenal du campagnol souterrain (*Pitymys subterraneus*). *J. Physiol. (Paris)*, **47**, Nr. 1.
- ENDRÖCZI, E., & TOTH, K. (1955), Analytical studies on the ontogenetic development of humoral adaptation. *Acta physiol. Acad. Sc. hung.*, **8**, Nr. 1.
- GENES, S. G. (1947), Die Funktionen des Hypophysis und ihre Regulation. *Uspechi sowremenoj biologii*, **24**, Nr. 1 (4) (russ.).
- HENDERSON, V. R., & ROULAND, J. W. (1938), The gonadotropic activity of the anterior pituitary gland in relation to increased intracranial pressure. *Brit. med. J.* **1**, 1094.
- HINES, H. (1952), Some biochemical aspects of reactions to heat and cold. *Proc. R. Soc. Queensland* **64**, Nr. 1.
- JUDAEV, N. A. (1956), Die Biochemie der steroiden Hormone der Nebennierenrinde. *Medgiz, Moskau* (russ.).
- LANSON, H. D., GOLDON, J. B., SEVERINGHAUS, E. L. (1939), The gonadotropic content of the hypophysis throughout the life cycle of the normal female rat. *Amer. J. Physiol.* **125**, Nr. 2.
- MILKU, ST. M., & SIMIONESCU, N. (1955), Varietate ponderale ale suprarena leloz cu hipertrofie de compensatie in raport modificarile dinamicii sistemului nervos central la animalele tratate cu epifishormon, timus van es radiol Coman. *Acad. R. P. R.*, Nr. 5, Nr. 2.
- MITCHELL, M. L. (1953), Stress factors and nutrition. *J. Amer. Diet. Assoc.* **29**, Nr. 8.
- NOWIKOV, B. G. (1954), Die Entwicklungsbedingungen der jahreszeitlichen Merkmale bei den Warmblütern. Dritte ökologische Konferenz, 3. Teil, Kiew (russ.).
- RIVOIRE, M. R., RIVOIRE, J., PONJOL, M. (1953), La fatigue syndrome d'insuffisance surrenale fonctionnelle. *Press me.* **61**, Nr. 70.
- ROSTAND, J. (1954), Sur L'ovulation de la grenouille rousse (*Rana temporaria*). *Archiv anat. hist. et embryol.* **37**, Nr. 4—8.
- SARGENT, F. (1953), Weather stress. A bioclimatological hypothesis. *Amer. Human Ecology* **3**, Nr. 1.
- SAYERS, G., & SAYERS, M. (1949), The pituitary-adrenal system. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **50**, Nr. 6.
- SCHMIDT, J. G., & HOFFMAN, R. A. (1954), Effects of ACTH on pregnant monkeys and their offspring. *Endocrinology* **55**, Nr. 2.
- SCHNURMAUS, R. (1955), Neue Untersuchungsergebnisse über die Funktion der Nebennieren während der Schwangerschaft und der Schwangerschaftstoxicose. *Zschr. Geburtshilfe u. Gynäkol.* **145**, Nr. 1.
- SCHWARZ, S. S., PAVLININ, W. N., SJUSJUMOVA, L. M. (1957), Theoretische Grundlagen für eine Prognose der Nagetierhäufigkeit in der transuralischen Waldsteppe. *Arbeiten des Biol. Inst. der Uralzweigstelle der Akademie der Wissenschaften der UdSSR* (russ.).
- SMIRNOFF, W. S., Krotowa, L. G. (1956), Über die Gesetzmäßigkeiten der Axerophthol-Anreicherung bei der Bismarckratte in der freien Natur. *Doklady Akademii Nauk UdSSR*, Bd. 109, Nr. 1, (russ.).
- — — (1957), Einige Gesetzmäßigkeiten der Anreicherung des Vitamins A bei der Bismarckratte in der freien Natur. *Iswestija Akademii Nauk UdSSR, serija biologitscheskaja*, Nr. 3.
- SELLERS, E. A., KEICHMAN, S., THOMAS, W. (1951), Acclimatization to cold: natural & artificial. *Amer. J. Physiol.* **163**, Nr. 3.
- SELYE, H. (1954), Stress and lactation. *Rev. canad. biol.* **13**, Nr. 4.
- SMIRNOFF, W. S., SCHWARZ, S. S. (1957), Jahreszeitliche Veränderungen des relativen Gewichts der Nebennieren bei Säugetieren in der freien Natur. *Doklady Akademii Nauk UdSSR*, Bd. 15, Nr. 6 (russ.).
- SMITH, P. E., & DOWELL, E. C. (1930), A hereditary anterior pituitary deficiency in the mouse. *Anat. Rec.* **46**.

- SMITH, H. M., & FRECK, N. W. (1955), Adrenal enlargement and its significance in the hognose snakes (*Heterodon*). *Herpetologica* **11**, Nr. 2.
- TARANTINO, C. E., CASSANO, F. (1955), Ricerche sulla funzione cortico-surrenalica nella ratta gravido. *Rassegna fitopatol. clin. e terap.* **27**, Nr. 3.
- TIPPERMANN, J., ENGEL, F., LONG, C. (1943), A review of adrenal cortical hyperthrophy. *Endocrinology* **32**, Nr. 5.
- VIVIEN, J., & STENGER, CL. (1955), Influence de l'hypophysectomie sur l'activité testiculaire saisoniere de *Natrix natrix natrix* L. *Compt. rendn. Soc. biol.* **149**, Nr. 9—10.
- WEISS, A. K. (1954), Adaption of rats to cold air and effects on tissue oxygen consumption. *Amer. J. Physiolog.* **177**, Nr. 2.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. S. S. SCHWARZ, Institut der Biologie der Akademie der Wissenschaften, Swerdlowsk — UdSSR, 8 März Straße 202.
