

# Die Murmeltiere der Welt

*Marmota*

4., unveränd. Auflage, Nachdruck  
der 3. Auflage von 1996

Dimitrij Iwanowitsch Bibikow †  
unter Mitarbeit von Kenneth B. Armitage

Mit 64 Abbildungen, 20 Tabellen und 1 Farbtafel

Originalarbeit für die Neue Brehm-Bücherei. Aus dem Englischen  
übersetzt von GERALD BOSCH.

Titelbild: Zwei Eisgraue Murmeltiere (*Marmota caligata*) bei der Begrüßung („Nasenreiben“). Yoho-Nationalpark, British Columbia, Kanada, Foto: H. LANGE.

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der  
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme  
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2004 Westarp Wissenschaften-  
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben  
<http://www.westarp.de>

## Vorwort

Murmeltiere sind große Nagetiere (Rodentia), die aufgrund ihrer Tagaktivität vielen Menschen auf der Nordhalbkugel bekannt sind. Die Wissenschaftler sind sich noch uneins darüber, wieviel Arten die Gattung *Marmota* tatsächlich umfaßt; die Mehrheit spricht sich für 12 bis 14 Arten aus, die etwa je zur Hälfte in der Alten und Neuen Welt vorkommen.

Sehr selten findet man zwei Murmeltierarten zusammen in einem Lebensraum, doch bewohnen die einzelnen Arten viele unterschiedliche offene Landschaften, die von arktischen Tundren, alpinen Matten bis hin zu den Grasebenen der gemäßigten Breiten reichen; gelegentlich findet man auch Murmeltiere, die in Waldgebieten leben, insbesondere das Waldmurmeltier Nordamerikas.

In ihrem gesamten Verbreitungsgebiet besitzen Murmeltiere eine verwirrende Vielzahl von Trivialnamen — der deutsche Name leitet sich aus dem Lateinischen *Mus montis* (»Bergmaus«) her, woraus dann althochdeutsch Murmonto oder Murmentin, später im Mittelhochdeutschen Mürmendin und schließlich das heutige Murmeltier wurde; daneben gibt es noch viele lokale Bezeichnungen, wie zum Beispiel Mankei (Oberbayern), Murbele (Allgäu), Murmeli (Nordschweiz), Mungg (Graubünden) und Bergstutzln (Steiermark). Die einzelnen Arten weisen von der kleinsten (Menzbiers Murmeltier) bis zur größten Art (Himalajamurmeltier) bezüglich Form und Größe nur geringe Unterschiede auf.

Menschen und Murmeltiere haben Zehntausende von Jahren nebeneinander existiert, und die Nager waren für den Menschen als Fleisch- und Pelzlieferanten von großer Bedeutung. Heute erfreuen sie vor allem den Bergwanderer und Naturfreund und zählen aufgrund ihrer relativen Größe und tagaktiven Lebensweise mit den zu am meist beobachteten Säugetieren. Beide Eigenschaften sind Kriterien, die es auch dem Biologen erleichtern, Lebensweise und ökologische Rolle der Murmeltiere in ihrem natürlichen Lebensraum zu studieren; das vorliegende Buch stellt daher auch den wohl umfassendsten Versuch dar, den aktuellen Wissensstand über diese spezialisierten »Erdhörnchen« zusammenzutragen.

Der Autor des Buches, Dr. DIMITRI IVANOVICH BIBIKOV, zählt zu den weltweit besten Experten über Murmeltiere; er hat bereits zahlreiche wissenschaftliche Veröffentlichungen und mehrere Bücher über die Murmeltiere der Alten Welt verfaßt, wobei er auf eine über vierzigjährige Forschungstätigkeit zurückblicken kann. Mein erstes Treffen mit Dr. BIBIKOV fand Anfang 1964 in Alma-Ata (Kasachstan) statt, wo er eine Abteilung des Zentralasiatischen Instituts zur Pestbekämpfung leitete; diese befaßte sich mit biologischer Grundlagenforschung über Sibirische Steppemurmeltiere im Zusammenhang mit der Rolle der Tiere als Pestüberträger. Dr. KENNETH B. ARMITAGE, mein jahrelanger Kollege an der University of Kansas und wissenschaftlicher Betreuer des englischsprachigen Manuskriptes, das die Grundlage der hier vorliegenden deutschen Übersetzung bildete, hat beinahe genauso lange an Mur-

meltieren geforscht; das Fachwissen beider Wissenschaftler ergänzte hervorragend ihre jeweiligen Forschungsergebnisse, so daß aus dieser Synthese heraus ein Buch entstand, das für jeden Studenten der Säugetierbiologie, wie aber auch interessierten Natur- und Murmeltierliebhabern von größtem Interesse sein dürfte.

In der Vergangenheit behaupteten einige Säugetierforscher, nur eine einzige Art (*Marmota marmota*) habe sich von Westeuropa aus bis nach Sibirien ausgebreitet und sei von dort über die Beringstraße in den Westen Nordamerikas eingedrungen. Heute wissen wir, daß diese Artentheorie zu großzügig gefaßt war und daß keine Art einen Verbreitungsraum besitzt, der sowohl die Alte wie die Neue Welt umfaßt. Aus diesem Grunde haben die Biologen auf beiden Kontinenten verschiedene, komplementäre Murmeltierarten untersucht. Bei ihren Forschungsarbeiten konzentrierten sich die euro-asiatischen, vor allem die russischen Wissenschaftler, stärker auf ökosozioologische Fragestellungen; sie untersuchten beispielsweise Ökosystem und Gruppensozialverhalten der Murmeltiere, ihre ökophysiologischen und morphologischen Anpassungen, Populationsstrukturen, Bestandsschwankungen, Einfluß von Krankheiten und anderen Letalfaktoren, sowie den Einfluß des Menschen. Andererseits beschäftigte sich die nordamerikanische Murmeltierforschung, insbesondere in den Vereinigten Staaten, primär mit Fragen wie Energiestoffwechsel, Aktivitätszyklen, Stoffwechsel während des Winterschlafs sowie Fortpflanzungsstrategien, u. a. im Zusammenhang mit der räumlichen Verteilung der Tiere. BIBIKOVs Buch gibt als erstes Werk seiner Art einen globalen Überblick über die Biologie der Murmeltiere und versucht, alle Ergebnisse der Murmeltierforscher auf der ganzen Welt miteinander zu vergleichen und zusammenzufassen.

Wie man nach der Lektüre des Buches weiß, bleibt noch vieles zu tun. Auf zahlreiche bedeutende Fragen gibt es immer noch widersprüchliche Antworten, bezüglich der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen der Gattung *Marmota* und anderer Gattungen der Sciuridae (Erdhörnchen), einschließlich der Frage, ob die Murmeltiere ursprünglich in der Alten oder in der Neuen Welt entstanden sind. Zur Zeit werden sowohl in Rußland als auch in den USA Laboruntersuchungen durchgeführt, von denen man sich neue Erkenntnisse zu diesem Problem erhofft.

In Zwischenzeit besitzen wir mit dem vorliegenden Buch die beste Zusammenfassung und Analyse dessen, was wir momentan über Murmeltiere wissen.

2. Februar 1995, am »Tag des Murmeltiers«\*

ROBERT S. HOFFMANN  
Smithsonian Institution  
Washington, USA

---

\* amerik. »Groundhog Day«

# Inhalt

	<b>Vorwort</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	<b>Einführung</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>Fachbegriffe</b>	<b>12</b>
<b>3</b>	<b>Allgemeine Informationen</b>	<b>16</b>
3.1	Taxonomische Stellung innerhalb der Familie Sciuridae und Ursprung der Gattung <i>Marmota</i>	16
3.2	Naturgeschichte und Verwandtschaftsverhältnisse moderner Murmeltiere	20
3.3	Die Murmeltiere während der Eiszeiten	23
3.4	Das Murmeltier, Beispiel eines grabenden Bodenbewohners offener Flächen	29
3.5	Ökologisch-morphologische Anpassungen bei Murmeltieren	33
3.6	Lebensräume und Siedlungsformen	38
3.7	Formenvielfalt, räumliche Verteilung und Anzahl der Murmeltierarten	49
<b>4</b>	<b>Biologie und Verhalten</b>	<b>69</b>
4.1	Baue	69
4.2	Nahrungssuche und Ausnutzen der Vegetation	77
4.3	Phänologie	82
4.4	Stoffwechsel und Energiehaushalt	90
4.5	Haarwechsel	94
4.6	Winterschlaf	97
4.7	Kommunikationsverhalten und Wanderungen	107
<b>5</b>	<b>Sozialverhalten, Aufbau der Populationen, Fortpflanzung und Fortpflanzungsstrategien</b>	<b>120</b>
5.1	Soziale Wechselwirkungen und Verhaltensweisen	120
5.2	Aufbau der Population	133
5.3	Fortpflanzung, Aufzucht der Jungen und Mortalität	150
5.4	Fortpflanzung in künstlich reduzierten Populationen	159
5.5	Fortpflanzungsstrategien	166

<b>6</b>	<b>Stellung der Murmeltiere im Ökosystem und der Einfluß des Menschen</b>	<b>173</b>
6.1	Parasiten, Mitbewohner und Konkurrenten	173
6.2	Feinde und Krankheiten	179
6.3	Der Einfluß des Menschen	187
6.4	Jagd und andere Nutzungen	198
6.5	Schutz, Einbürgerung und Zucht	203
<b>7</b>	<b>Resümee</b>	<b>213</b>
<b>8</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>216</b>
<b>9</b>	<b>Register</b>	<b>225</b>

# 1 Einführung

Murmeltiere haben den Menschen schon immer interessiert. Seit der letzten Eiszeit sind diese großen fetten Nagetiere jahrtausendlang wichtige Fleischlieferanten gewesen, denn ihre Knochen kamen bereits in den Küchenabfällen vor, die von den Jägern der Jungsteinzeit hinterlassen wurden. Die weite Verbreitung der Murmeltiere auf der Nordhalbkugel, ihre relative Häufigkeit auf offenem Gelände und ihre Grabtätigkeit, die sich anhand großer Erdauswürfe an den Eingängen ihrer Baue widerspiegelt, sind ein deutlicher Hinweis darauf, daß diese Tiergruppe eine wichtige Rolle in Berg- und Grassteppenökosystemen spielt.

Als lebhafte und sehr bewegliche Lebewesen tragen Murmeltiere nicht nur zur Formung der Landschaft bei, sie erfreuen uns auch tagsüber mit ihrem munteren Treiben und lassen bei nahender Gefahr ihre weithin reichenden, schrillen Alarm-signale ertönen. Mit ihrer Anwesenheit bereichern die Nager die relativ artenarmen Lebensräume der Trockensteppe, aber auch des Hochgebirges, in dem besonders wenige Säugerarten vorkommen. Ohne übertreiben zu wollen, stellt es allein schon vom ästhetischen Standpunkt aus ein reines Vergnügen dar, das Verhalten der Tiere in freier Natur zu beobachten. Ein einsames, rauhes Bergtal wird gleich viel reizvoller, wenn hier Murmeltiere leben — und wahrscheinlich ist auch die Freude, die sie den Menschen bereiten, einer der Hauptgründe, warum man sich im gesamten Verbreitungsgebiet der Murmeltiere, insbesondere aber in den Alpenländern und in Nordamerika, um deren Schutz und Erhaltung bemüht.

In Asien sind Murmeltiere nach wie vor eine bedeutende Handelsware, und trotz des drastischen Rückgangs der Bestände und ihres Lebensraums nimmt die Nachfrage nach Fellen und Fett weiterhin zu. Auch epidemiologisch spielen Murmeltiere eine wichtige Rolle: Innerhalb der letzten Jahrzehnte erkannte man, daß die Tiere ein natürliches Reservoir für viele Infektionskrankheiten bieten, unter anderem auch für die Beulenpest, die in vergangenen Jahrhunderten Tausende von Menschenleben kostete.

Die Untersuchungen an Murmeltieren besitzen nicht nur eine gewisse praktische Bedeutung, sondern sind auch von allgemeinem biologischen Interesse. Die Gattung *Marmota* ist ein ideales Objekt, um die geographische Variabilität von morphologischen und ökologischen Merkmalen zu untersuchen. Murmeltiere eignen sich hervorragend, um z. B. biologisch bedeutsame Phänomene wie Hypothermie, Winterschlaf, Aufbau und Dynamik von Populationen, Kommunikation und Soziobiologie, Fortpflanzungsstrategien usw. zu studieren. Gleichfalls sind sie ideale Studienobjekte, um die Evolution des Verhaltens zu erforschen.

Murmeltiere sind recht gut untersuchte Tiere; Hunderte von Veröffentlichungen beschreiben das Leben der einzelnen Arten und ihre Bedeutung für den Menschen. In der Literatur finden sich unzählige Einzelinformationen über taxonomische Stellung, geographische Verteilung, Lebensweise und Verhalten der Tiere. Die

meisten Untersuchungen befassen sich mit besonderen Fragestellungen zur Biologie, räumlichen Verteilung und Populationsgröße einzelner Arten bzw. geographischer Varianten. Umfassende Studien über Murmeltiere sind hingegen selten; so gibt es nur eine detaillierte taxonomische Übersicht durch HOWELL (1915) für nordamerikanische Murmeltiere sowie durch BOBRINSKII (1937) für eurasische Murmeltiere. Einen allgemeinen Überblick über die Biologie dieser Tiere geben SETON (1953) und OGNEV (1947). In den 50er und 60er Jahren erschienen zahlreiche Veröffentlichungen über Murmeltiere, die auf dem Gebiet Rußlands und der ehemaligen UdSSR vorkommen, was das intensive Interesse an der epidemiologischen Bedeutung dieser Nagetiere widerspiegelt. Zur gleichen Zeit betrieb man auch Grundlagenforschung am Steppenmurmeltier und der zugehörigen *bobak*-Gruppe, an Menzbiers Murmeltieren, Roten Murmeltieren und Kappenmurmeltieren. In Österreich und Deutschland befaßten sich vergleichbare Studien mit dem Alpenmurmeltier. In den 40er Jahren interessierten sich die Zoologen in den USA primär für das Waldmurmeltier (*Marmota monax*), während andere nordamerikanische Murmeltierarten erst in den 60er und 70er Jahren intensiver untersucht wurden. (ARMITAGE 1962, 1975, BARASH 1973a, b, 1974a, b, DOWNHOWER & ARMITAGE 1971, HOFFMANN 1968). Die kanadischen Zoologen schenken der Gattung *Marmota* kaum Beachtung; eine umfassende Monographie über die Murmeltiere Nordamerikas muß daher immer noch geschrieben werden. Obwohl das Buch »Marmots Social Behavior and Ecology« (BARASH 1989) einen interessanten Überblick über die Biologie der Murmeltiere gibt, insbesondere ihres Sozialverhaltens, sind die Ergebnisse, die amerikanische und russische Zoologen liefern, nicht immer vollständig berücksichtigt oder übertragbar. Die neuesten Veröffentlichungen über Murmeltiere, wie das Murmeltierkapitel, das LEE & FUNDERBURG (1982) für das hervorragende Werk »Wild Mammals of North America« (herausgegeben von CHAPMAN und FELDHAMMER) geschrieben haben, sind zu umfangreich, die Vergleiche unter den einzelnen *Marmota*-Arten zu detailliert, und Angaben über europäische Murmeltiere fehlen gänzlich.

In den Jahren 1965, 1967 und 1969 erschienen jeweils Bücher über die Murmeltiere in der ehemaligen Sowjetunion. Auf diesem Datenmaterial basiert eine Sonderausgabe, die das Geographische Institut der Akademie der Wissenschaft der UdSSR veröffentlichte: »Murmeltiere: Verbreitung und Ökologie« (Band 1, 1978) und »Murmeltiere: Biozöologische und praktische Bedeutung« (Band 2, 1980). Beide Bände sind in russischer Sprache erschienen und außerhalb der ehemaligen UdSSR praktisch unbekannt. BIBIKOV veröffentlichte 1968 eine kurze Übersicht über Murmeltiere, die sich in erster Linie mit europäischen und asiatischen Arten beschäftigte; das Buch erschien in der Reihe der Neuen Brehm-Bücherei in deutscher Sprache. Zahlreiche Untersuchungen, die seitdem in den 70er und 80er Jahren durchgeführt wurden, müssen noch zusammengefaßt und der Leserschaft anderer Länder zugänglich gemacht werden. Dies gilt auch für die vergleichenden Untersuchungen der Murmeltiere, die in der Alten und Neuen Welt leben. Das vorliegende Buch ist tatsächlich das erste Werk über die Murmeltiere der Welt, das sich mit dem Ursprung, der geographischen Verteilung, ihrer ökologischen, biozöologischen und praktischen Bedeutung auseinandersetzt.

Mein besonderer Dank gilt Prof. KENNETH B. ARMITAGE, einer der führenden Wissenschaftler der amerikanischen Murmeltierforschung, für die kritische Durchsicht



meines Buches, wichtige Kritiken und Ratschläge bezüglich ausländischer Zitate. Dr. ROBERT S. HOFFMANN las das gesamte Manuskript und gab mir viele praktische Verbesserungsvorschläge. Außerdem möchte ich JAN ELDER, SHARON HOPKINS und JUDY WIGLESWORTH danken, welche die gesamte überarbeitete englische Fassung tippten, sowie SHARON HAGEN, die sie korrigierte und viele Abbildungen publikationsreif gestaltete. Viele strittige Aspekte im Leben und Verhalten der Murmeltiere diskutierte ich mit meinen Kollegen S. B. POLE, V. YU. RUMIANTSEV und R. V. DORMIDONTOV, wobei mir letzterer auch bei der Auswahl und Aktualisierung der Abbildungen in diesem Buch behilflich war. V. I. KARAVAEVA und N. A. GORGOLYUK unterstützten mich bei der Überarbeitung und Vorbereitung des Manuskripts. Meine Enkelin EKATERINA BIBIKOVA übersetzte das Buch ins Englische<sup>1</sup>; besonders danke ich auch meiner Frau LARISA A. BIBIKOVA, die mich nicht nur stützte und ermutigte, sondern mir auch eine wichtige technische Assistentin war. Ohne diese Hilfe wäre es nie möglich gewesen, das vorliegende Buch zu schreiben.

---

<sup>1</sup> Anmerkung des Verlags und Übersetzers: Das Originalmanuskript wurde vom Autor in einer ersten Fassung in Englisch vorgelegt, die von Prof. ARMITAGE grundlegend sprachlich überarbeitet und inhaltlich ergänzt wurde. Diese Fassung diente als Vorlage zur deutschen Übersetzung. Wir haben bewußt darauf verzichtet, die Autorennamen von der englischen in die deutsche Transkribierung umzuändern und sie im Original belassen. Da bereits 1968 in der Neuen Brehm-Bücherei unter derselben Bandnummer ein Titel von D. BIBIKOV erschien und der Autor in diesem Band in der Schreibweise »DIMITRIJ I. BIBIKOW« vorgestellt wurde (siehe auch NBB 587 »Der Wolf«), haben wir diese Schreibweise auf dem Titel belassen, im Gegensatz zur englischen Schreibweise »BIBIKOV« im Text des Buches. Die geographischen Bezeichnungen wurden soweit wie möglich geändert und der deutschen Schreibweise angepaßt.

### 3 Allgemeine Informationen

#### 3.1 Taxonomische Stellung innerhalb der Familie Sciuridae und Ursprung der Gattung *Marmota*

Unter den Nagetierfossilien, die man in den Siedlungsresten der Frühmenschen aus dem Tertiär gefunden hat, befinden sich besonders viele Knochen von Vertretern der Familie Sciuridae (Hörnchen), woraus man auf eine weiträumige geographische Verbreitung und eine besondere Bedeutung dieser Tiergruppe für die damaligen Menschen schließen kann. Innerhalb der Sciuriden führten die spezialisierten Lebensweisen, in Bäumen bzw. in Erdbauten zu leben, zur Entwicklung zweier rezenter Gruppen dieser Nager, nämlich zu Eichhörnchen und Zieseln (oder Erdhörnchen), wobei man annimmt, daß Eichhörnchen die entwicklungsgeschichtlich ältere Form darstellen (GROMOV et al. 1965).

Die Nagetiere, die zu den Erdhörnchen (Marmotini) gezählt werden, einer Gattungsgruppe innerhalb der Erd- und Baumhörnchen (HAFNER 1984), sind stark an eine grabende Lebensweise (in Erdbauen) angepaßt. Allerdings findet man unter ihnen auch einige Vertreter, die sehr stark an eigentliche Eichhörnchen erinnern, beispielsweise die semiarboreal lebenden Chipmunks Nordamerikas, die baumbewohnenden Baumhörnchen oder Burunduks, die in den immergrünen Wäldern Südostasiens leben, aber auch die amerikanischen Erdhörnchen, die mehrheitlich eine Zwischenstellung zwischen Chipmunks und echten Zieseln einnehmen. Alle übrigen terrestrisch lebenden Sciuriden (Ziesel, Murmeltiere und Präriehunde) sind grabende Bodenbewohner.

Rezente wie auch fossile Vertreter der Marmotini findet man ausschließlich in der Holarktis, wobei in der Nearktis das Artenspektrum dieser Gruppe weiter gestreut ist. Amerikanische Ziesel (Erdhörnchen, *Spermophilina*) und Präriehunde (*Cynomys*) sind endemische Arten Nordamerikas. Die Paläarktis gilt als ursprüngliches Entstehungszentrum des Ziesels (*Spermophilus* [= *Citellus*]), während andere Arten offenbar in Nordamerika entstanden sind (GROMOV et al. 1965).

Zunächst soll der Ursprung der Gattung *Marmota* betrachtet werden. Vor kurzem wurde die Morphologie fossiler Vertreter der Gattung *Marmota* beschrieben, wobei versucht wurde, den Evolutionsverlauf rezenter Murmeltierarten zu bewerten. Prähistorisch läßt sich der Ursprung der Gattung bis ins Obere Oligozän (vor 25 Millionen Jahren) zurückverfolgen — die ersten Sciuromorpha gingen bereits im Paläozän (vor 60 Millionen Jahren) aus Insectivorenformen hervor; hingegen entstanden die Gattungen *Palaearctomys* und *Arctomyoides*, die beide mit *Marmota* verwandt sind, im Pliozän. Beide fossilen Gattungen sind aus nordamerikanischen Sedimenten aus dem Unteren Pliozän bekannt, während laut paläontologischer Funde aus Europa und Asien die moderne Gattung *Marmota* hier bereits im Mittleren Pliozän vorkam.

Murmeltiere — systematisch der Gattung *Marmota* BLUMENBACH, 1779 zugehörig — bilden eine recht homogene Gruppe aus Arten und Unterarten mit ähnlicher Ökologie. Sie sind die größten Vertreter der Scuridae. Gemeinsam mit Präriehunden (*Cynomys*), Zieseln (*Spermophilus*) und einigen anderen amerikanischen Erdhörnchenuntergattungen bilden sie, wie schon erwähnt, eine Gruppe, die sich auf eine grabende Lebensweise in vorwiegend offenem Gelände spezialisiert hat. Lediglich das amerikanische Waldmurmeltier (*M. monax*) bevorzugt als Lebensraum Wälder, lebt dort aber auch auf Lichtungen und Wiesen.

Viele Widersprüche in der Murmeltiertaxonomie rühren offenbar daher, daß deutliche morphologische Unterschiede zwischen den einzelnen rezenten Murmeltierarten fehlen. Bei pleistozänen Murmeltieren findet man Merkmale, die einer sogenannten generalisierten Form entsprechen. Diese Merkmale sind ein Hinweis darauf, daß die modernen Arten erst vor relativ kurzer Zeit entstanden sind und die Artbildung derzeit noch nicht abgeschlossen ist (GROMOV et al. 1965).

Innerhalb der letzten Jahre wurden vermehrt Fossilien eurasischer Murmeltiere gefunden, die aus dem Pliozän und Unteren Pleistozän stammen, wodurch sich die Hypothese verhärtet, daß die Gattung *Marmota* ursprünglich aus Zentralasien stammt. Eine Untersuchung der Lebensbedingungen von Murmeltieren in ihrem westlichen (Ukraine) bzw. östlichen (Transbaikalien) Verbreitungsgebiet liefert den Hinweis, daß im Oberen Pliozän in beiden Regionen Grassavannen dominierten; im Verlauf des Unteren Pleistozäns hatte sich diese Landschaft allmählich in eine Steppe umgewandelt (ZIMINA & GERASIMOV 1971, 1973, 1980).

Hier sollte angemerkt werden, daß sich die geographische Verbreitung der Murmeltiere vor der Alpenaufaltung im wesentlichen mit ihrer heutigen deckte; die Tiere lebten u. a. in Berg- und Mittelgebirgssteppen, Gras- und Waldsteppen. In Europa und Asien waren Murmeltiere während des Pleistozäns stärker verbreitet als heute. Dieser Unterschied war insofern zu erwarten, weil man das frühere Verbreitungsgebiet allgemein nur aufgrund von Fossilien aus Warm- und Kaltperioden des Pleistozäns und Holozäns rekonstruieren kann; während dieser Zeit wuchs und schrumpfte das Verbreitungsgebiet je nach Ausbreitung der Gletscherdecke.

Die historische Verbreitung der Murmeltiere in Europa ist weitaus detaillierter bekannt. Murmeltiere bewohnten ein Gebiet, das sich von den Pyrenäen, über Mittel- und ganz Osteuropa bis zum Kaukasus (im Süden) und zum Südrural (im Osten) erstreckte. Ihr Verbreitungsgebiet bedeckte auch Polesje (die weißrussischen Waldgebiete), Teile der Bezirke Moskau und Iwanowo sowie die niedrigeren Gebirgsgänge des südlichen Urals (OGNEV 1947, GROSSET et al. 1965).

Über das Verbreitungsgebiet der Murmeltiere in Asien während des Pleistozäns liegen heute zahlreiche Daten vor. In den Bergregionen Zentralasiens kennt man fossile Murmeltiere aus mittelpleistozänen Sedimenten, die im Sarawschan- und Hissargebirge gefunden wurden. Murmeltierfossilien, die in Ostsibirien (Anadyrgebirge), im Altai, in der Baikalsee-Region, Transbaikalien und Ostchina gefunden wurden, kommen primär in Sedimenten aus dem Oberen Pleistozän vor.

Viele Hinweise deuten darauf hin, daß sich die Murmeltierarten parallel zur Entwicklung der Wiesen und Steppen während des Pliozäns etablieren und ausbreiten

konnten. Deutliche Unterschiede zwischen den Jahreszeiten, wie eine verkürzte Vegetationsperiode, bildeten letztlich den entscheidenden Selektionsdruck, der bei den Vorfahren der heutigen Murmeltiere die Herausbildung komplexer ökologischer und physiologischer Anpassungsmechanismen förderte, die letzten Endes zur Ausbildung des Winterschlafs führte. Offenbar veränderten sich aber allgemeine Verhaltensmuster und bedeutende biologische Merkmale (wie etwa das Fraßverhalten) unter den neuen Umweltbedingungen nicht. Sehr wahrscheinlich lebten die ersten Murmeltiere in unterirdischen Bauen auf offenem Gelände, waren unspezialisierte Pflanzenfresser, bildeten Kolonien und hielten vermutlich zur kalten Jahreszeit Winterschlaf.

Man muß allerdings auch anmerken, daß sich die Wissenschaft darüber uneins ist, wie die typische ursprüngliche Landschaft ausgesehen hat, in der die ersten Murmeltierarten vorkamen. Einige amerikanische Zoologen gehen davon aus, daß Murmeltiere Waldbewohner waren und erst später offene Landstriche, Wiesen und Steppen besiedelten. Dieser These zufolge hätte das Waldmurmeltier (*M. monax*) in stärkerem Ausmaß als andere *Marmota*-Arten die ursprüngliche Lebensweise beibehalten. Einige Besonderheiten dieser Art (wie z. B. einzelgängerische Lebensweise, frühe Geschlechtsreife, usw.) können demnach als ursprünglicher erachtet werden, wodurch dieses Murmeltier stärker den Zieseln ähnelt. Andererseits ähneln sich alle modernen Murmeltierarten (einschließlich *M. monax*) sehr stark in ihrem Verhalten, das charakteristischerweise dasjenige eines Bewohners offener Landschaften ist.

Obwohl Murmeltiere in sehr unterschiedlichen Habitaten (offene Steppen, hohe Bergwüsten und -tundren, Fels- und Geröllhängen, usw.) leben, sind sie von ihrem Verhalten her nicht nur deutlich an ein Leben auf der Ebene, sondern auch im Gebirge angepaßt; so können sie hervorragend springen und auch leicht an Felswänden emporklettern. Diese Verhaltensweisen brachten uns dazu, jene These, wonach Murmeltiere in einem bewaldeten Lebensraum entstanden, sehr kritisch zu betrachten. Wir erachten es als viel wahrscheinlicher, daß das Waldmurmeltier, das in der Gattung *Marmota* die Art mit den am stärksten abgeleiteten Merkmalen darstellt, sich sekundär an eine Lebensweise am Waldrand oder auf Waldlichtungen adaptierte.

Von allen paläarktischen Murmeltieren hat sich nur *M. bobak* den Lebensraum Steppe erobert. Andere Arten bewohnen Bergsteppen oder Almen, hochgelegene Bergwüsten oder -tundren. Dies trifft auch für Nordamerika zu, wo man keine Murmeltierart in einem steppenähnlichen Habitat antrifft. Diese Tatsache ist offenbar von besonderer Bedeutung für die ursprüngliche Landschaft, in der Murmeltiere entstanden. Von noch größerer Bedeutung sind paläogeographische Befunde, wonach Steppenbildung im Gebirge wesentlich rascher erfolgt als auf Ebenen oder in Vorgebirgen; demnach bot der Lebensraum Gebirge viel wahrscheinlicher als die Steppe die günstigeren Voraussetzungen zur Entstehung der Gattung *Marmota* und deren anschließenden Aufspaltung in Unterarten. Darüber hinaus bildeten sich Steppen wesentlich später als Bergsteppen zu spezialisierten Lebensräumen heraus. Demnach ist die zuvor geäußerte These, wonach bobakähnliche Formen die »primären Murmeltiere« darstellen und Murmeltiere im Lebensraum Steppe entstanden und von dort aus die Gebirgszonen besiedelten, wenig überzeugend.

Eine sehr plausible Ansicht bezüglich des entwicklungsgeschichtlich älteren Ursprungs montaner Murmeltiere vertritt BANNIKOV (1958). Er verweist auf folgende Merkmale, die Murmeltiere als ursprüngliche Bergbewohner charakterisieren:

- (1) Als Futterpflanzen werden primär sukkulente, unverholzte Pflanzenteile gesucht, die in hochmontanen Habitaten eine ergiebige Nahrungsquelle darstellen.
- (2) Die relative große Körpergröße (im Vergleich zu anderen Vertretern dieser Familie) als Adaptation, um geringere Wärmeverluste zu gewährleisten.
- (3) Der Winterschlaf, der die Tiere eine längere Periode überleben läßt, in der es kaum Nahrung gibt, und der durch das Anlegen großer Fettpolster ermöglicht wird.
- (4) Die Tagaktivität der Tiere und die damit verbundenen ausgeprägte innerartliche Kommunikation.
- (5) Deutliche morphologische und ökologische Adaptationen, wie sie für petrophile Tiere typisch sind, welche die zum Überleben im montanen Klima erforderlichen Erdbaue ausheben können.
- (6) Eine geringe Produktivität infolge der relativ großen Körpergröße der Murmeltiere und ihres Winterschlafs.

Heute findet man bei montanen Arten häufig, daß sie gezielt sukkulente Pflanzen fressen und über energiesparende Mechanismen während des langen Winterschlafes verfügen. Diesen Entwicklungsverlauf findet man bei allen Vertretern der Gattung *Marmota*. Insbesondere verzehren bergbewohnende Murmeltiere (*M. menzbieri*, *M. baibacina*) deutlich häufiger fleischiges Pflanzengrün als z. B. *M. bobak* und offenbar auch *M. b. sibirica*. Aufgrund der relativen Größe montaner Formen, wie bei *M. b. baibacina*, *M. himalayana* oder *M. caligata*, verlieren diese Tiere bei den für ihren Lebensraum charakteristischen niedrigen Luft- und Bodentemperaturen weniger Körperwärme und verbrauchen demnach auch weniger Fettreserven. Als weiteres typisches Merkmal entstand während der Evolution der Murmeltiere auch das Territorialverhalten; d. h. jede Familie verteidigt das von ihr bewohnte Gebiet mit seinen komplexen Bauen gegenüber anderen Artgenossen.

Angesichts der biologischen Eigenarten moderner Murmeltiere und den vorliegenden paläogeographischen Informationen kann man nicht automatisch davon ausgehen, daß die Evolution dieser Gattung in alpinen Lebensräumen stattgefunden hat, zumal diese Gebirgszüge erdgeschichtlich relativ jung sind und im Prinzip immer noch in Veränderung begriffen sind. Korrekter wäre es, generell den montanen Lebensraum als Basis für die Entstehung dieser Gattung anzusehen, ungeachtet dessen, daß einige moderne Vertreter von *Marmota* alpine Landschaften eroberten. Die stärkste Abweichung vom generellen Evolutionsverlauf der Gattung findet man beim Waldmurmeltier, das sich vermutlich sekundär an eine Lebensweise am Waldrand adaptierte. Eine ganzjährige Aktivität, die länger als bei anderen Murmeltierarten dauert, sowie eine geringere energetische Belastung sind wiederum die Voraussetzungen für die frühe Geschlechtsreife dieser Art.

Demnach wird der montane Ursprung der Murmeltiere nicht nur durch die geographische Verteilung ihrer rezenten Formen bestätigt, vielmehr läßt er sich auch ökologisch und paläogeographisch belegen. Daß es in der Holarktis lange vor dem

Miozän und Pliozän, in deren Verlauf die Gattung *Marmota* entstand, Gebirgsregionen gegeben hat, steht außer Frage, denn in vielen Bereichen der Holarktis gab es seit altersher abgeebnete, hügelige Hochlandbereiche und flachgezogene Berghänge. Diese Landschaftsform stellte den natürlichen Ort dar, an dem die Differenzierung der Gattung stattfand, und die weitere Entwicklung ähnlicher Landschaftsformen bestimmte wahrscheinlich den Verlauf der Wanderrouten während der Ausbreitung der Murmeltiere. Die meisten montanen Murmeltiere hielten am vorgegebenen Kurs der Evolution fest und paßten sich an den Lebensraum der Grassteppen und sogar an gletschnernahe Habitate an, was nahelegt, daß die Tiere für eine kurze Zeit des Jahres homoiotherm aktiv sind. Kamtschatkamurmeltier (*M. camtschatica camtschatica*), Jakutisches Kamtschatkamurmeltier (*M. c. bungei*) und Alaskamurmeltier (*M. broweri*), das mit den beiden Kappennurmeltieren nahe verwandt ist, weichen geringfügig von dieser Hauptentwicklung der Murmeltiere ab. Die Verbreitungsgebiete dieser Murmeltiere liegen im Bereich der Dauerfrostböden. Einen weiteren Entwicklungstrend stellen die Murmeltiere des Steppengürtels (*M. bobak* und das zur *bobak*-Gruppe zählende *M. b. sibirica*) dar: Laut paläogeographischen und (spärlichen) ökologisch-morphologischen Informationen sind diese Tiere etwas »jünger« als die montanen Arten. Als dritte Entwicklungsrichtung betrachten wir jenen Weg, der zum amerikanischen Waldmurmeltier führt, das als neuartige Lebensweise bewaldete Landschaften erschloß.

### 3.2 Naturgeschichte und Verwandtschaftsverhältnisse moderner Murmeltiere

Zu den ältesten Vertretern der Gattung gehören u. a. die amerikanischen Murmeltiere, wie Waldmurmeltier (*M. monax*), Gelbbäuchiges Murmeltier (*M. flaviventris*), Eisgraues Murmeltier (*M. caligata*), aber auch das europäische Alpenmurmeltier (*M. marmota*) sowie mit diesen verwandte Arten (RAUSCH 1953, GROMOV et al. 1965, ББИКОВ 1967). Bei dieser Gruppe, die wir als »Nearktische Murmeltiere — *M. marmota*« bezeichnen wollen, finden wir eine Schädelform, die derjenigen fossiler Murmeltiere des Miozäns sehr ähnelt. Die genannten Arten besitzen — im Gegensatz zu anderen modernen Formen — bestimmte gemeinsame Merkmale, u. a. ein drahtiges Fell, das oftmals »gesprenkelt« ist (durch weiße Streifen unterhalb der Deckhaarspitzen), einen hellen Fleck auf der Schnauze, einen dunklen Streifen, der vom Kopf bis zu den Schultern reicht, sowie einen für gewöhnlich langen Schwanz. Waldmurmeltier und Gelbbäuchiges Murmeltier sind enger miteinander verwandt als das andere Artenpaar, *M. caligata* und *M. marmota* (Abb. 1) (GROMOV et al. 1965, HOFFMANN 1968). Die frühe Abtrennung dieser Arten von den eurasischen Murmeltieren wird durch die Tatsache erhärtet, daß der Murmeltierfloh *Oropsylla silantiewi* auf ihnen nicht parasitiert.

Diese Gruppe, die in erster Linie aus nearktischen Murmeltieren sowie *M. marmota* besteht, kam anfangs in verschiedenen Höhen montaner Gebiete vor; gegenwärtig bewohnen sie meist höhere Gebirgslagen. Sehr wahrscheinlich verbreiteten sich die Vorfahren des Alpenmurmeltiers über die Beringstraße und Zentralasien und dann

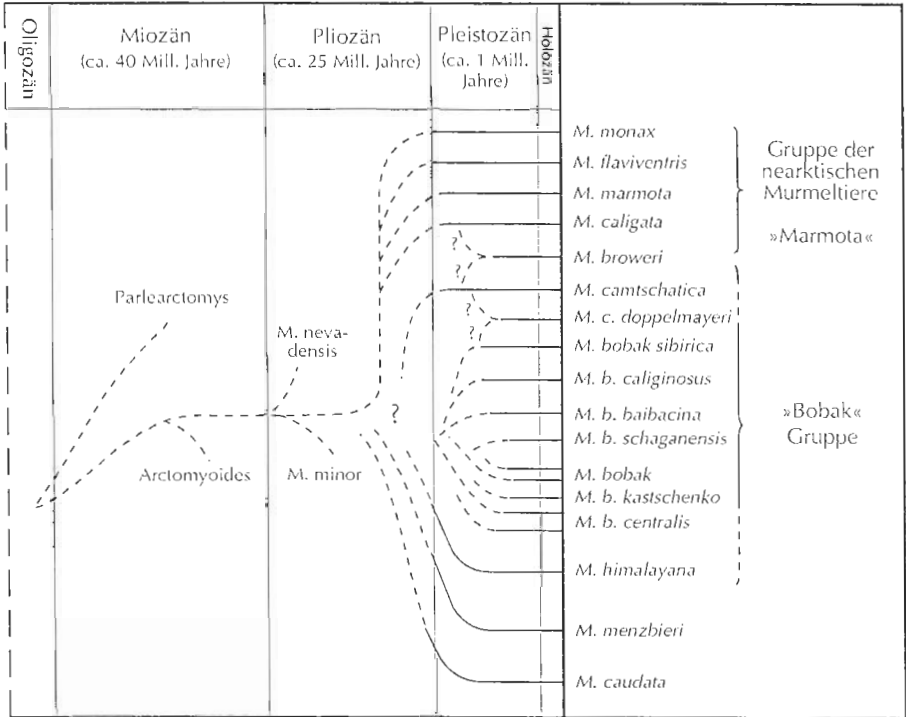


Abb. 1: Schema der Artbildung und geographischen Formen innerhalb der Gattung *Marmota*.

entlang alter Gebirgserhebungen bis sie zu den Karpaten, Alpen und Pyrenäen vordrangen; dies ist allerdings nicht eindeutig bewiesen. Den Ausbreitungsverlauf der Murmeltiervorfahren, wie ihn HOFFMANN (HOFFMANN 1968, HOFFMANN et al. 1979; Abb. 2) als erster präsentierte, bleibt weiterhin hypothetisch; zum einen, weil paläontologische Daten fehlen, die ihn stützen könnten, zum anderen, weil die Theorie der Plattentektonik (d. h. die Theorie der Kontinentalverschiebung nach WEGENER) mittlerweile allgemein anerkannt ist, und insbesondere, weil sich immer mehr Beweise für eine intensive Artbildung bei asiatischen Murmeltieren anhäufen.

Unter den übrigen eurasischen Murmeltieren haben das Langschwänzige oder Rote Murmeltier (*M. caudata*), Menzbiers Murmeltier (*M. menzbieri*) und Himalajamurmeltier (*M. himalayana*) einige Merkmale beibehalten, die auf ihren entwicklungsgeologisch älteren Ursprung verweisen. In folgenden Merkmalen ähneln sie den Murmeltieren der Neuen Welt: Drahtiges Fell und langer Schwanz (außer bei *M. menzbieri*) sowie eine helle oder kontrastreiche Färbung (rote Ohren bei *M. himalayana*, helle seitliche Flecken an Kopf und Körper sowie ein dunkler, vom Kopf bis zu den Schultern reichender Streifen bei *M. menzbieri*). Gleichzeitig fallen einige Merkmale bezüglich Bau und Form des Schädels dieser Arten, insbesondere bei Menzbiers Murmeltieren und Himalajamurmeltieren, ähnlich aus wie bei Murmeltieren der *bobak*-Gruppe (siehe Abb. 1). Ganz typisch ist für diese Murmeltierart, das nur auf ihnen bestimmte Flöhe der Gattung *Citellophillus* parasitieren, die eine

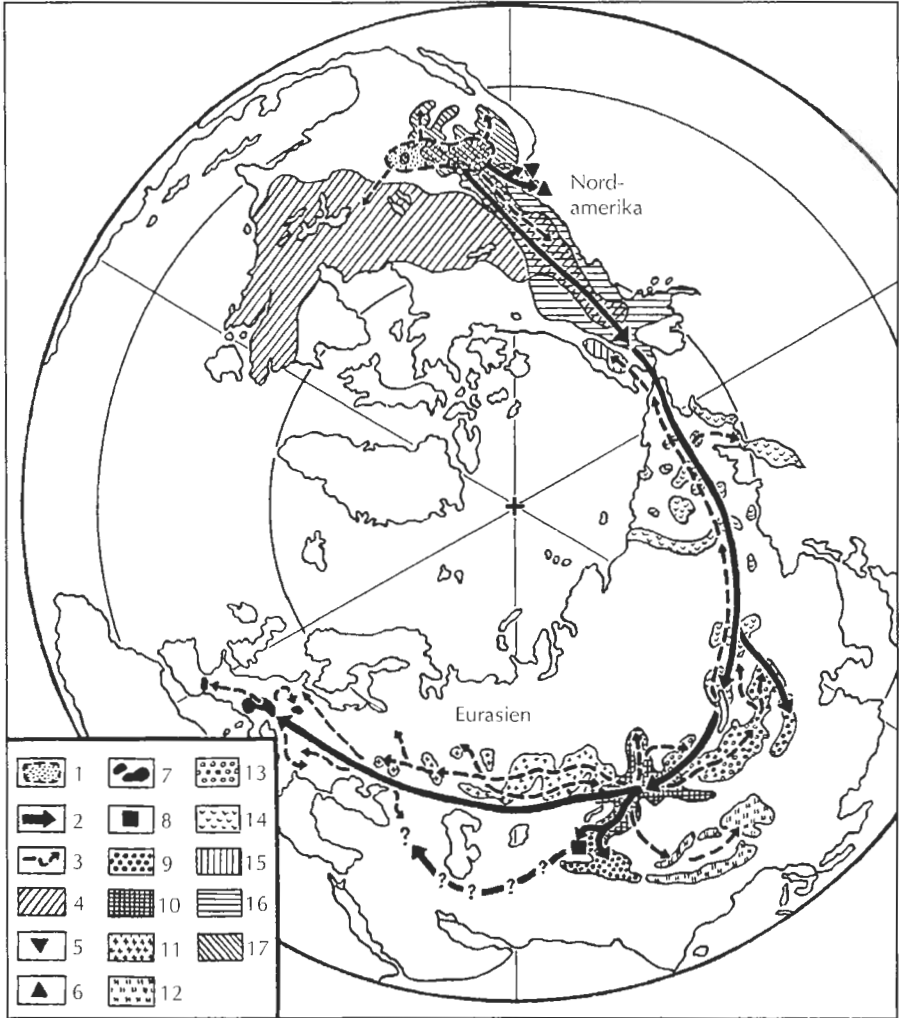


Abb. 2: Murmeltierwanderungen im Pleistozän (HOFFMANN 1968, verändert). 1 – Vorkommen pliozäner Murmeltiere; 2 – Murmeltierwanderungen im Pliozän und Unteren Pleistozän; 3 – Murmeltierwanderungen im Oberen Pleistozän. Verbreitungsgebiete moderner Murmeltiere: 4 – *M. monax*; 5 – *M. olympus*; 6 – *M. vancouverensis*; 7 – *M. marmota*; 8 – *M. menzbieri*; 9 – *M. caudata*; 10 – *M. bobak baibacina* und *M. b. centralis*; 11 – *M. b. bobak* und *M. b. schaganensis*; 12 – *M. himalayana*; 13 – *M. b. sibirica*; 14 – *M. camtschatica*; 15 – *M. broweri*; 16 – *M. caligata*; 17 – *M. flaviventris*.

hohe Wirtsspezifität entwickelten — ein Merkmal, das die längere Trennung untereinander bzw. die Abspaltung von anderen paläarktischen Formen bestätigt.

Wahrscheinlich besiedelte diese Gruppe urtümlicher eurasischer Murmeltiere die zentralasiatischen Gebirge etwa zur gleichen Zeit, als das Alpenmurmeltier im Westen einwanderte und sich dort seitdem als einzige Murmeltierart entwickelt



hat. Von den Murmeltieren dieser Gruppe hat offenbar das Langschwänzige Murmeltier (*M. caudata*) im gleichen Umfang wie das Himalajamurmeltier einige ursprüngliche Merkmale bewahrt. Letzteres könnte die Ausgangsform der »jüngsten« Murmeltiere der *bobak*-Gruppe sein, deren Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist. Nach unserer Auffassung ging die *bobak*-Gruppe allerdings mit größerer Wahrscheinlichkeit aus einer Art »Prä-Bobak« (das starke Ähnlichkeit mit dem heutigen Grauen Steppenmurmeltier aufwies) als aus dem Himalajamurmeltier hervor.

Das Alpenmurmeltier (*M. marmota*), das zur Gruppe der nearktischen Murmeltiere gehört, kommt seit Beginn des Pleistozäns in Mitteleuropa vor. Morphologisch steht es dem amerikanischen Eisgrauen Murmeltier (*M. caligata*) sehr nahe, das in Alaska, im Westen Kanadas und südlich bis W und NE Washington, Zentral Idaho und W Montana vorkommt. Am südwestlichen Rand des Verbreitungsgebietes des Eisgrauen Murmeltiers entstanden unabhängig voneinander zwei weitere Arten, nämlich *M. olympus* und *M. vancoverensis*. Diese Murmeltiere sind die größten Vertreter der Gattung und besitzen die dunkelste Färbung. Nicht weit davon entfernt — in Südwestkanada und den Rocky Mountains (im Westen der USA), von Colorado über Kalifornien südwärts bis nach New Mexico (33° nördlicher Breite) — lebt das Gelbbäuchige Murmeltier (*M. flaviventris*). Sein Fell ist lang, etwas drahtig und sowohl im oberen und unteren Körperbereich rötlich-braun gefärbt. Seine deutliche Sprengelung beruht auf weißen Streifen an den braunen Deckhaarspitzen. Ganz ohne Zweifel stellt das Gelbbäuchige Murmeltier eine eigenständige Art dar, die offenbar sehr eng mit dem Eisgrauen Murmeltier verwandt ist (FRASE & HOFFMANN 1980).

Das Waldmurmeltier wiederum bewohnt offene Landschaften innerhalb der Waldzonen Nordamerikas und Südwestalaskas bis hin zur Atlantikküste. Im Vergleich zu anderen Murmeltierarten besitzt das Waldmurmeltier relativ lange Ohren. Sein Fell ist lang und drahtig. Ähnlich wie das nahverwandte Gelbbäuchige Murmeltier ist sein Rücken dunkel gefärbt, mit auffälligen weißen oder gelblichen Punkten, während der Bauch hell gefärbt ist (siehe Titelbild).

Die Taxonomie der Gattung *Marmota* soll nachfolgend ausführlicher besprochen werden. Im Anschluß wollen wir uns den Veränderungen in den Verbreitungsgebieten der Tiere zuwenden, wie sie sich vermutlich während des Oberen Pleistozäns und Holozäns abgespielt haben. Offenbar verlief die taxonomische Differenzierung der Murmeltiere zur Zeit der Glaziale besonders rasch. Tatsächlich sind sich alle in Eurasien häufig vertretenen Arten sehr ähnlich; diese Ähnlichkeit beweist ihren mehrheitlich relativ jungen Ursprung. Aufgrund von einzelnen Hybridtieren, vielleicht sogar von Hybridpopulationen, am Rande der Verbreitungsgebiete dieser Arten, liegt der Schluß nahe, daß sie sehr eng miteinander verwandt sind und die Artbildung innerhalb der Gattung noch andauert, so daß bis heute auch die exakte Anzahl der Murmeltierarten umstritten ist.

### 3.3 Die Murmeltiere während der Eiszeiten

Oggleich aus dem Oberen Pleistozän zahlreiche Murmeltierfossilien vorhanden sind, lassen sich die Arten dennoch nur sehr schwer anhand von Schädelnfragmen-

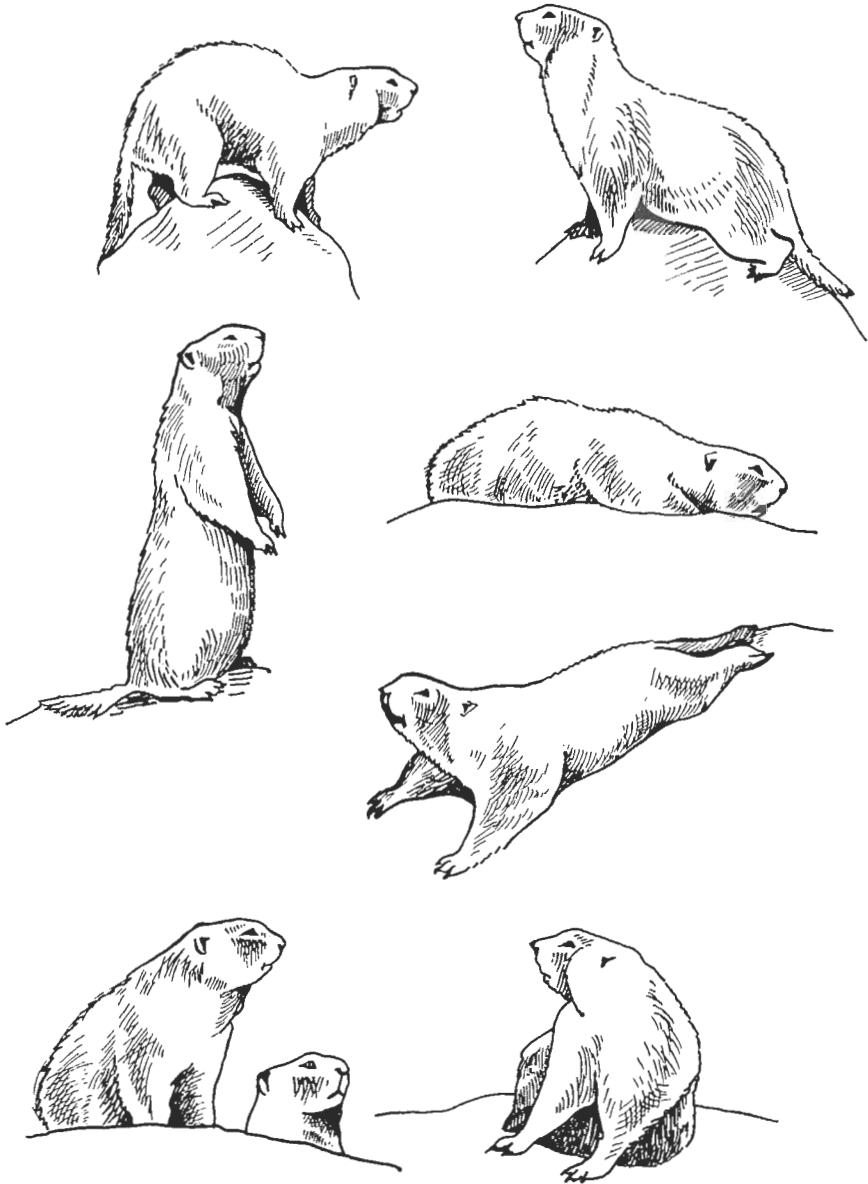


Abb. 5: Einige Haltungsstudien des Grauen Steppemurmeltiers. Zeichnung: V. M. SMIRIN.

Der Kopf ist abgeflacht, der Hals kurz. Die weit nach oben gerückte Stellung der großen Augen (dicht unter dem Scheitel) ermöglicht es den Tieren, das Gelände zu überschauen, ohne daß sie den Bau verlassen müssen. Die kleinen Ohren ragen

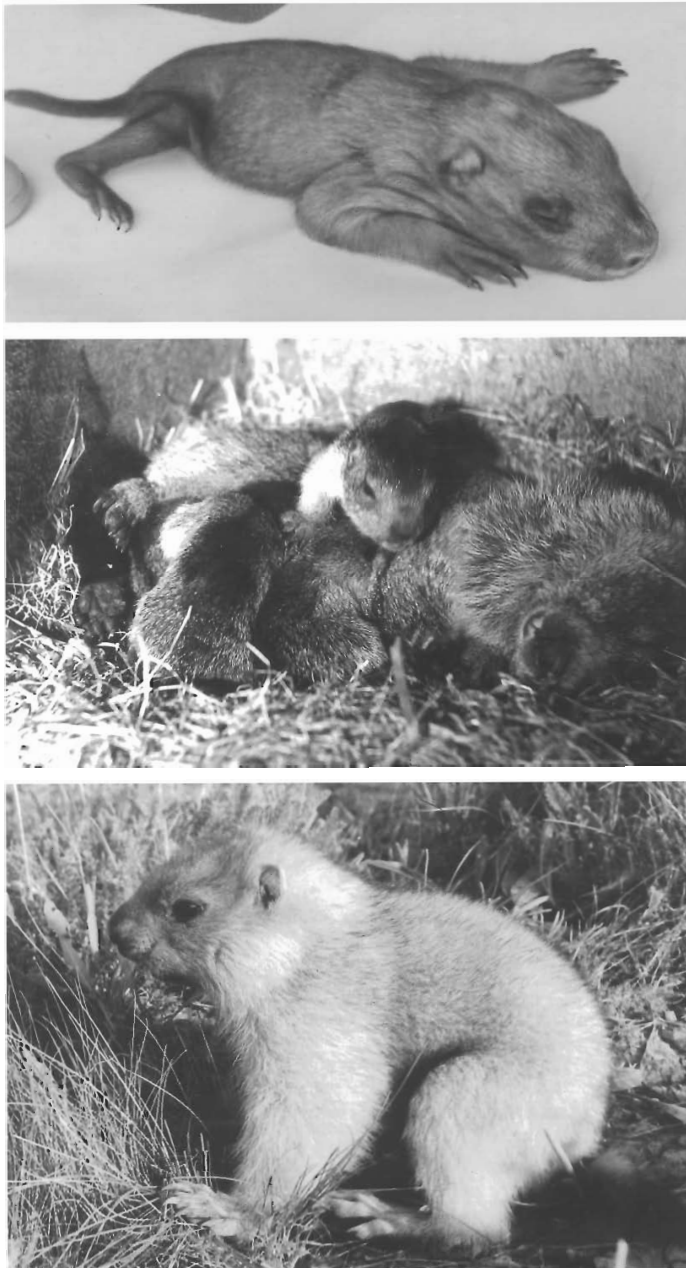
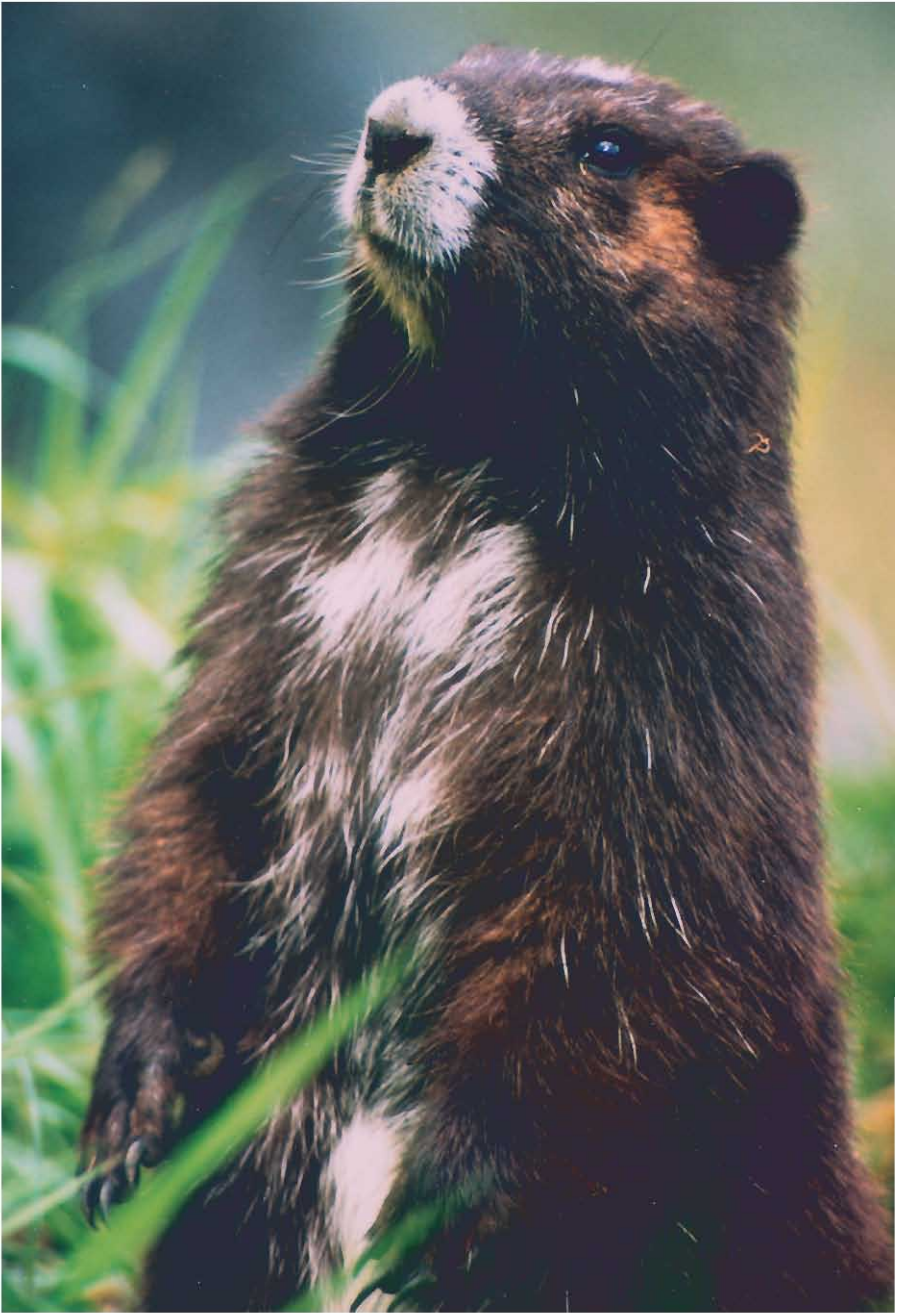


Abb. 49: Murmeltierjunge (von oben nach unten): Graues Steppenmurmeltier aus dem Tien-Schan, 10 bis 12 Tage alt (Foto: V. CHERVJAKOV); Alpenmurmeltiere, 14 bis 20 Tage alt (Foto: H. PSENNER); Graues Steppenmurmeltier aus dem Altai, 40 bis 50 Tage alt (Foto: MAZIN).



Adultes Weibchen von *Marmota vancouverensis*, aufgenommen im Haley Lake Ecological Reserve, Juli 1988. Foto: A. A. BRYANT.