

# Evolution und phylogenetische Beziehungen

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **76 (1983)**

Heft 3

PDF erstellt am: **13.09.2024**

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

### Evolution und phylogenetische Beziehungen

VIANEY-LIAUD (1979, S. 204) hielt *A. (Monarchaeomys) major* für einen direkten Nachkommen von *A. (Archaeomys) gervaisi*. Für diese Ansicht gibt sie drei Gründe an: 1. die beträchtlichere Grösse von *A. (M.) major* im Vergleich zu *A. (A.) gervaisi*, 2. den P<sup>4</sup> von *A. (A.) gervaisi*, den sie gegenüber dem entsprechenden Zahn von *A. (M.) major* als primitiver betrachtet, 3. die stratigraphische Lage. Bei einer Analyse dieser Gründe zeigen sich jedoch Schwierigkeiten. *A. (A.) gervaisi*, wahrscheinlich ein Abkömmling einer Form, welche eine I. und eine IV. Synklinale an M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> besass, hat nämlich die I. Synklinale an M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup> bereits verloren. Wenn also *A. (M.) major* ein Nachfahre von *A. (A.) gervaisi* wäre, hätten diese Merkmale ein zweites Mal wieder erworben werden müssen. Dies ist ziemlich unwahrscheinlich. Das erste Argument von VIANEY-LIAUD beruht grundsätzlich auf dem Vergleich zwischen *A. (A.) cf. gervaisi* von Rigal-Jouet und *A. (M.) aff. major* von La Devèze sowie von Mas-de-Pauffié. Dies sind drei extreme Populationen, die aus Spaltenfüllungen stammen. Die Stücke aus der ersten Population sind im allgemeinen kleiner als *A. gervaisi* s. st., die aus der zweiten grösser als *A. (M.) major* s. st. Da *A. (A.) gervaisi* und *A. (M.) major* sehr ähnliche Dimensionen aufweisen, ist dieses Argument nicht befriedigend. Beide Taxa könnten einen bisher unbekanntem gemeinsamen Vorfahren haben. Mit dem zweiten Argument von VIANEY-LIAUD bin ich vollkommen einverstanden, nämlich, dass der P<sup>4</sup> von *A. (M.) major* von jenen von *A. (A.) gervaisi* abgeleitet werden könne. Der P<sup>4</sup> von *A. (P.) gracilis* zeigt gegenüber dem P<sup>4</sup> von *A. (M.) major* ebenfalls eine altertümlichere Struktur, und auch eine ältere Form als *A. gervaisi* könnte so einen ursprünglichen P<sup>4</sup> aufgewiesen haben: Bei *A. (M.) eomajor* n. sp. ist dies tatsächlich der Fall. Die Existenz dieses Taxons ist in meiner Ansicht ein ausschlaggebendes Argument, welches gegen die Hypothese von VIANEY-LIAUD (1979) spricht. Ihr drittes Argument ist noch weniger überzeugend: Es sind nur wenige stratifizierte Fundstellen aus dem mittleren Oligozän bekannt, und diese haben allgemein keine reiche Fauna geliefert. In der Tat füllen die Spaltenfüllungen diese Lücken aus. Ich schliesse mich der Meinung von STEHLIN (1951, in: STEHLIN & SCHAUB) an, wonach die Spaltenfüllungen des mittleren Oligozäns des Quercy während wesentlich längerer Zeiträume abgelagert wurden.

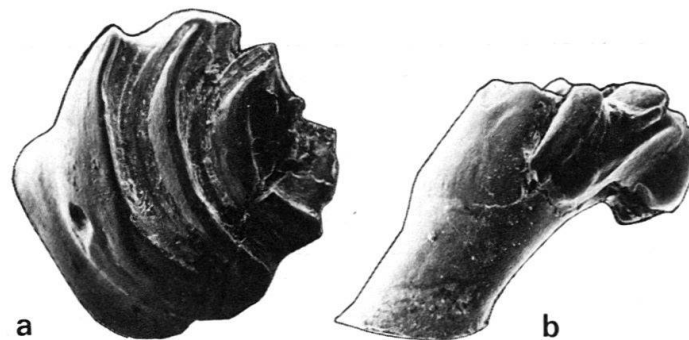


Fig. 53. *Archaeomys (Rhombarchaeomys) cf. muemliswilensis*. NMB: Wy 52. M<sup>3</sup> sin. eines erwachsenen Individuums (Wynau I). a = Occlusalansicht. b = Lingualansicht.  $\times 14,5$ .

als dies im allgemeinen in der neueren Literatur angenommen wird. Deshalb kann die Korrelation weit auseinanderliegender Spaltenfüllungen zu beträchtlichen Irrtümern führen.

Folgende Hypothese erklärt meiner Meinung nach die phylogenetischen Zusammenhänge dieser Taxa viel besser: *A. (A.) gervaisi* stammt von einer Vorfahrenform ab, die unter den Morphotypen belegt ist, welche VIANEY-LIAUD (1979) als *A. (P.) gracilis* bestimmt hat. Hinzuzufügen ist ausserdem, dass das Vorkommen von Individuen mit Merkmalen von *A. (P.) gracilis* und *A. (A.) gervaisi* und sogar von solchen mit intermediären Merkmalen in den Spaltenfüllungen nicht auf zwei gleichaltrige Populationen zurückzuführen ist, wie dies von VIANEY-LIAUD (1979) vermutet wurde, sondern dass wir es mit einer Mischung von verschiedenaltigen Formen zu tun haben, welche durch beträchtlichen Zeitraum voneinander getrennt gelebt haben. Meiner Meinung nach lassen sich auch die Materialien aus den Spaltenfüllungen von Rigal-Jouet in dieser Weise interpretieren: Ich betrachte nicht das gesamte Material von Rigal-Jouet als zu *A. (A.) gervaisi* s. st. gehörig, sondern wie im Fall von *A. (M.) major* scheint mir in dieser Spaltenfüllung eine Mischung von verschiedenaltigen (chronoklinalen) Morphotypen vorhanden zu sein, die höchstwahrscheinlich sogar zu verschiedenen Arten gehören.

Bezüglich der phylogenetischen Verhältnisse der neuen Art *A. (M.) eomajor* n. sp. ist vor allem festzuhalten, dass sie in ihren Merkmalen intermediär zwischen *A. (A.) gervaisi* und *A. (M.) major* steht. Da *A. (M.) eomajor* n. sp. auch viel kleiner ist als *A. (A.) gervaisi*, scheint sie kein direkter Nachfahre der letzteren Art zu sein. *A. (M.) eomajor* n. sp. könnte vielmehr von der gleichen Form abstammen wie der evolutive Zweig von *A. (A.) gervaisi* (Fig. 54). *A. (M.) eomajor* n. sp. ist ein Taxon, welches darauf hinweist, dass die Kladogenese des *Archaeomys (Monarchaeomys)* Zweiges zu einem viel früheren Zeitpunkt stattgefunden hat. Dieser evolutive Zweig ist durch den Erwerb eines Grabens am P<sup>4</sup> charakterisiert. Dieser Graben musste von früheren Formen auch an den Molaren entwickelt worden sein. Wegen des Erwerbes dieses apomorphen Merkmals am P<sup>4</sup> kann *A. (M.) eomajor* n. sp. an die Basis des evolutiven Zweiges von *A. (Monarchaeomys)* n. subg. gestellt werden. Weil dieser Morphograbens ein Neuerwerb ist, ist er bei *A. (M.) eomajor* n. sp. noch unvollständig (Pseudograbens). In einem fortgeschritteneren Abkautungsstadium könnte dann dieser P<sup>4</sup> nach dem Erscheinen des longitudinalen Grates pseudolamelliert werden. Dies ergäbe eine Zahnstruktur vom Typ von *A. (A.) gervaisi*.

*A. (M.) eomajor* n. sp. steht wegen folgender Merkmale *A. (A.) gervaisi* noch näher: 1. wegen des Besitzes eines Sphenopterygoid-Foramens in derselben Position, 2. des hintern Palatinforamens mit einem geschlossenen Kanal in den Choanen, 3. der ähnlichen hintern Maxillarrinne in derselben Position, 4. der ähnlichen Merkmale des Infraorbitalkanals. *A. (M.) eomajor* unterscheidet sich jedoch von *A. (A.) gervaisi* s. st. durch den Erwerb eines Pseudograbens am P<sup>4</sup>.

Wegen folgender Haupteigenschaften ist *A. (M.) eomajor* n. sp. als Vorfahre von *A. (M.) major* anzusehen: 1. wegen des Grabens von M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> und des Pseudograbens von P<sup>4</sup>, 2. der I. Synklinale an P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> (am Stück NMB: Q. T. 657 ist diese Synklinale am M<sup>1</sup> wegen der Abkautung bereits verschwunden), 3. seiner viel kleineren Dimensionen, 4. seines sehr ähnlichen und sehr oberflächlichen Infraorbitalkanals, 5. der sehr ähnlichen Struktur und Lage des vordern Alveolarforamens. *A. (M.) eomajor*

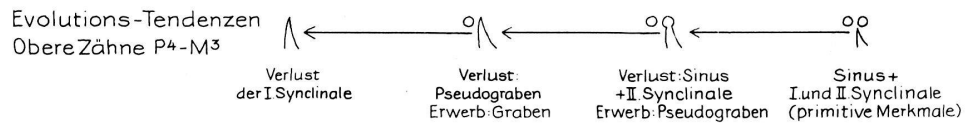
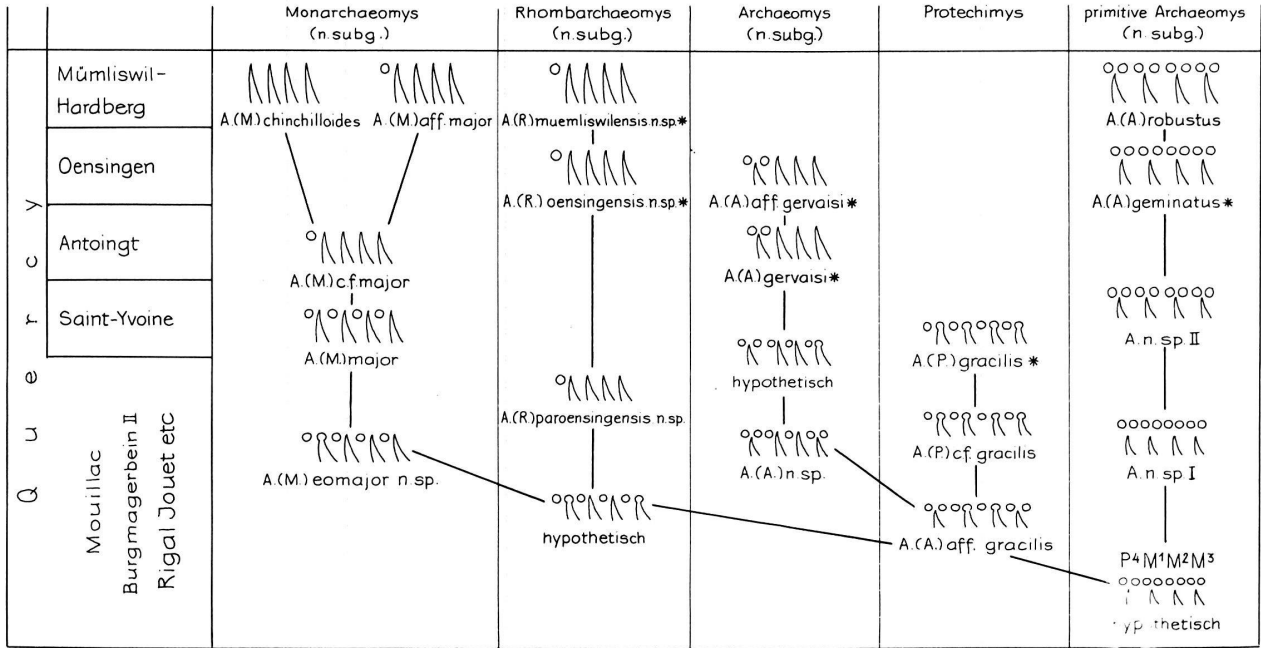


Fig. 54. Versuchsschema der Entwicklung der verschiedenen Untergattungen von *Archaeomys* LAIZER & PARIEU 1839. \* Taxa, deren Alter mit der angegebenen stratigraphischen Lage übereinstimmt.

unterscheidet sich von *A. (M.) major* in der grösseren Tiefe der I. Synklinale an den Molaren. Daraus wird geschlossen, dass bei dieser Untergattung eine Tendenz zur Reduktion dieser Synklinale besteht. Im Fall von *A. (M.) chinchilloides* verschwindet diese Synklinale sogar am P<sup>4</sup>.

Die Arten der neuen Untergattung *Archaeomys (Monarchaeomys)* unterscheiden sich von *Archaeomys (Rhombarchaeomys)* n. subg. in der Struktur ihrer Zähne und in der Morphologie ihres Maxillarknochens. Bei *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. sind die Zähne im allgemeinen viel breiter als lang. Bei *A. (Monarchaeomys)* n. subg. sind sie so breit wie lang oder etwas breiter als lang. Bei *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. zeigen die Zähne eine stark rhomboidförmige Gestalt, die jenen von *A. (Monarchaeomys)* n. subg. fehlt. Diese letzteren zeigen eine subquadratische Gestalt. Die schräge Stellung der Zähne ist bei *Rhombarchaeomys* sehr deutlich, während sie bei *Monarchaeomys* kaum existiert.

Bei sämtlichen bekannten Arten von *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. fehlen die I. Synklinale an M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> und die IV. Synklinale an M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>. Das Fehlen beider Synklinalen bei *A. (R.) paroensingensis* n. sp. ist nicht ganz sicher, aber sehr gut möglich. In der Morphologie des Maxillares unterscheidet sich *A. (Rhombarchaeomys)* von *A. (Monarchaeomys)* im Infraorbitalkanal: Dieser Kanal ist – mit Ausnahme von *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. – bei sämtlichen Arten tief. Bei *A. (R.) paroensingensis* n. sp. ist er sehr tief, etwas weniger tief bei *A. (R.) oensingensis* n. sp. und *A. (R.) cf. muemliswilensis*. *A. (R.) muemliswilensis* steht jedoch wegen seines sehr oberflächlichen Kanals der Untergattung *A. (Monarchaeomys)* näher. Eine Zeitlang habe ich mich gefragt, ob *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. nicht zu *A. (Monarchaeomys)* n. subg. zu stellen sei, und die *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. ähnliche Struktur nur durch einen Parallelismus erworben habe. In anderen Merkmalen sind jedoch die Ähnlichkeiten von *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. mit den übrigen Arten von *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. derart gross, dass diese Hypothese jeglicher Grundlage entbehrt. Das kleine unbenannte Foramen, das vor dem vordern Alveolarforamen liegt, ist ein Merkmal, das bei allen Exemplaren von *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. aus der Schweizer Molasse vorhanden ist. Bei den Stücken von *A. (Monarchaeomys)* n. subg. finden wir jedoch im allgemeinen kein Foramen mit denselben Merkmalen. Ein unbenanntes Foramen, das aus dem vordern Alveolarforamen hervorgeht, ist bei den Arten von *A. (Monarchaeomys)* n. subg. teilweise vorhanden und teilweise nicht. Dieses Foramen ist aber bei den Untergattungen sehr verschieden ausgebildet. Es ist analog dem vordern Alveolarforamen, indem es einen inneren Kanal an der Maxillarwand aufweist. Da es bei einigen Exemplaren vorhanden ist und bei anderen fehlt, denke ich, dass es sich um ein Gefässforamen handelt. Das hintere Palatinforamen, das bei *A. (R.) paroensingensis* n. sp. einen offenen Kanal innerhalb der Choanen aufweist, scheint bei sämtlichen Arten von *A. (Rhombarchaeomys)* n. subg. vorhanden zu sein. Dieses Merkmal fehlt bei den bekannten *A. (Monarchaeomys)* Arten. Das Sphenopterygoid-Foramen ist bei den primitivsten Arten der beiden Untergattungen vorhanden, und zwar in der gleichen Position: vor der Pterygoidgrube, im inneren Zweig des Pterygoids. Dieses Merkmal weist auf eine gemeinsame Vergangenheit beider Untergattungen hin. Dieses Foramen befindet sich bei sämtlichen bekannten Arten von *A. (Monarchaeomys)* n. subg. in der gleichen Position, während es bei den *A. (Rhombarchaeomys)* Arten

verschwindet oder seine Position ändert. Auch in den übrigen Eigenschaften besteht eine grosse Ähnlichkeit zwischen den beiden Untergattungen. Sämtliche Arten – mit Ausnahme von *A. (M.) eomajor* n.sp. – der beiden Untergattungen zeigen denselben Plan am P<sup>4</sup> und einen sehr ähnlichen an M<sup>1</sup>–M<sup>3</sup>. Der bereits weiter oben erwähnte Unterschied an M<sup>1</sup>–M<sup>3</sup> bei zwei von drei bekannten Arten von *A. (Monarchaeomys)* n.subg. besteht im Vorhandensein einer I.Synklinale an M<sup>1</sup>–M<sup>3</sup> und einer IV.Synklinale an M<sup>1</sup>–M<sup>2</sup>. Diese Synklinale fehlen vollkommen bei *A. (Rhombarchaeomys)* n.subg. Beide Untergattungen zeigen dieselben Tendenzen: Grössezunahme ihrer Arten; Zunahme der Hypsodontie der Zähne; Verstärkung des Zementbelages im Morphograbens; in der III.Synklinale an den oberen Zähnen und Morphograbens und im II.Synklinids an den unteren Zähnen; Zunahme der Lamellenbildung (Länge und Breite der Morpholamellen). Bei beiden Untergattungen ist gleichzeitig mit dem Zementzuwachs eine Tendenz zur Kompression, zur Verengung oder zum Verschluss dieser Strukturen zu beobachten. Im Gegensatz dazu sind diese Strukturen bei *A. (P.) gracilis* völlig geöffnet. Bei beiden Untergattungen beobachtet man ebenfalls eine Tendenz zur Reduzierung der Mächtigkeit der hinteren Schmelzränder an den Lamellen der oberen Zähne und eine Mächtigkeitszunahme der vorderen Schmelzränder derselben Lamellen. Bei den unteren Zähnen ist die gleiche, aber entgegengesetzt gerichtete Tendenz zu beobachten: Zunahme bei den Hinterändern und Abnahme bei den Vorderrändern. In beiden Untergattungen ist auch eine starke Tendenz zu einer medianen Abwinkelung der Morpholamellen wahrzunehmen. Diese mediane Abwinkelung ist bei *A. (Rhombarchaeomys)* n.subg. viel ausgeprägter als bei *A. (Monarchaeomys)* n.subg. Bei *A. (R.) muemliswilensis* n.sp. ist diese Tendenz am stärksten ausgeprägt innerhalb der Untergattung des *A. (Rhombarchaeomys)* n.subg. (Bei *A. (R.) cf. muemliswilensis* ist dieses Detail nicht bekannt.) Bei den unteren Zähnen ist dieses Merkmal besonders gut zu beobachten. Aufgrund dieser Eigenschaft und der Tiefe der Lamellenbildung stehen die Formen von Mümliswil und sehr wahrscheinlich auch von Aarwangen *A. (A.) laurillardi* nahe.

Es sei hier noch beigefügt, dass bei den Zähnen von *A. (Rhombarchaeomys)* n.subg. als Antwort auf einen starken Selektionsdruck zwei Merkmale ausgebildet wurden: 1. der Erwerb einer vollkommeneren Lamellenbildung und 2. die Zunahme der medianen Abwinkelung. Durch beide Merkmale wurden die Kaufähigkeit der Individuen während der Lebenszeit verlängert und die Abkaufäche vergrössert. Diese Merkmale mögen dazu beigetragen haben, dass *Rhombarchaeomys* seinen Konkurrenten überlegen war und Arten wie z. B. *A. (P.) gervaisi* verschwanden.

Zusammenfassend kann man sagen, dass aufgrund der Zahnstrukturen die Arten von *Rhombarchaeomys* n.subg. evoluiert sind als jene von *A. (Monarchaeomys)* n.subg. *A. (Rhombarchaeomys)* n.subg. zeigt sich jedoch wegen seines tieferen Infraorbitalkanals und wegen des in den Choanen offen verlaufenden Kanals des hintern Palatinforamens weniger evoluiert als *Monarchaeomys* n.subg. Die Erklärung für die Unterschiede zwischen den beiden Untergattungen sind bestimmt im verschiedenen Ursprung (trotz irgendeinem gemeinsamen Vorfahren) zu suchen.

*A. (R.) paroensingensis* n.sp. ist eine Art, die sich an der Basis der Untergattung *Rhombarchaeomys* befindet. Sie weist aber bereits fast alle Eigenschaften auf, welche die Untergattung charakterisieren: 1. Zähne viel weniger lang als breit, 2. rhomboidförmiger Umriss (wenigstens am M<sup>2</sup>) wegen der Verschiebung der

Labialwurzeln, 3. sehr tiefer Infraorbitalkanal, 4. hinteres Palatinforamen mit in den Choanen offenem Kanal, 5. Fehlen der I. Synklinale am  $M^3$  und sehr wahrscheinlich das der Synklinale I und IV an  $M^1$ – $M^2$ . Aufgrund der Zahngrösse und der Tiefe des Infraorbitalkanals steht *A. (R.) oensingensis* n. subg. n. sp. *A. (R.) paroensingensis* n. sp. näher. *A. (R.) oensingensis* n. subg. n. sp. ist jedoch grösser und evoluerter. *A. (R.) paroensingensis* n. sp. repräsentiert zweifellos eine *A. (R.) oensingensis* n. sp. nahestehende Vorfahrenform. Diese letztere Art ist gleichzeitig weniger evoluiert als *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. Sie hat kleinere Zähne, ihr Morphograben ist kürzer und weniger tief, und ihr II. Synklinid ist auch kleiner. Bei *A. (R.) oensingensis* n. sp. ist der Infraorbitalkanal viel tiefer als bei *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. *A. (R.) oensingensis* n. sp. ist aber mindestens so robust wie *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. Die Lage seines vordern Alveolarforamens ist sehr verschieden und weit vom Vorderrand des Jochfortsatzes entfernt. Diese Unterschiede zeigen, dass *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. kein direkter Abkomme von *A. (R.) oensingensis* n. sp. ist. Beide Arten entwickelten sich getrennt und stammen wahrscheinlich von verschiedenen Vorfahren ab. Die Form *A. (R.) cf. muemliswilensis* zeigt eine Zahngrösse, die innerhalb der *A. (R.) muemliswilensis*-Population liegt. Diese Zähne sind aber evoluerter, und die Lamellenbildung ist etwas fortgeschrittener. Das gut erhaltene Maxillare von Chavornay, mit rhomboidförmigen, sehr abgekauten Zähnen, ist *A. (R.) cf. muemliswilensis* zuzuweisen. Der Infraorbitalkanal ist ebenso tief wie bei *A. (R.) oensingensis* n. sp. und bewahrt offenbar den offenen Kanal des hintern Palatinforamens innerhalb der Choanen. Diese Eigenschaften sind für die Untergattung typisch. (Nur *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. zeigt das erste Merkmal nicht.) Wegen dieser Eigenschaften stehen *A. (R.) cf. muemliswilensis* von Aarwangen I und Chavornay *A. (R.) oensingensis* n. sp. nahe. Ebenso steht *A. (R.) cf. muemliswilensis* von Aarwangen I aufgrund seiner Zähne *A. (R.) muemliswilensis* n. sp. näher, jedoch aufgrund der Merkmale des Maxillares steht die Form *A. (R.) oensingensis* n. subg. n. sp. näher.

### Biostratigraphie: Korrelation und Alter der beschriebenen Taxa

#### *Archaeomys (Protechimys) gracilis* SCHLOSSER 1884

VIANEY-LIAUD (1979, S.204) vertrat die Meinung, dass *A. (P.) gracilis* und *A. gervaisi* zwei verschiedene evolutive Zweige repräsentieren und beide in Europa simultan nach der «grande coupure» erschienen, wahrscheinlich mit einer späteren Einwanderung aus der Faunenprovinz östlich des Rheingrabens. Ich teile diese Ansicht hinsichtlich der verschiedenen evolutiven Zweige und der Herkunft, zweifle aber an der Simultaneität des Erscheinens der beiden Taxa. Die Hypothese, nach der *A. gervaisi* morphologisch von einem Vorfahren abzuleiten ist, der *A. (P.) gracilis* (wegen der oberen Molaren) nahestand, scheint mir sehr glaubwürdig, und ich finde daran nichts auszusetzen. VIANEY-LIAUD (1979, S.204) erwähnt, dass beide Arten in Belgarric 1 und Burgmagerbein 2 zusammen erscheinen. Sie behauptet, dass in der Ablagerung *A. (P.) gracilis* «ebenfalls plötzlich auftritt». Zwei andere Fundstellen, Mouillac und Rigal-Jouet, wo ebenfalls *A. (P.) gracilis* zum Vorschein gekommen ist, sind auch Spaltenfüllungen. VIANEY-LIAUD (1979, S.204) meint, dass in Burgmagerbein 2 *A. (P.) gracilis* und *A. (A.) gervaisi* an Ort und Stelle von einem gemein-