

Zeitschrift:	Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber:	Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band:	80 (1987)
Heft:	3
Artikel:	Die Verschiedenartigkeit der fossilen Säugetierfaunen aus den Karstspalten des Quercy
Autor:	Mayo, Néstor A.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-166037

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 25.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Die Verschiedenaltrigkeit der fossilen Säugetierfaunen aus den Karstspalten des Quercy

Von NÉSTOR A. MAYO¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Gezeigt wird die Verschiedenaltrigkeit fossiler Säugetiere, gefunden in La Plante-2, Rigal-Jouet, Pech Desse und Pech du Fraysse (Karstspalten des Quercy). In diesen Spaltenfüllungen kommen die Theridomyidae zusammen vor, während sie im Molassebecken des Oligozäns der Schweiz und Savoyens in getrennten Schichten zu finden sind. Es wird bewiesen, dass ein Konformitäts-Test notwendig, jedoch nicht ausreichend ist, um die Homogenität der Fauna aus der Karstspalte zu bestätigen. Aus diesem Grund wird der Vergleich der Faunen aus Karstspalten mit denjenigen aus stratifizierten Becken als notwendig dargelegt. Schliesslich wird mit Beispielen gezeigt, dass die Homogenität der Faunen von solchen Karstspalten aufrechterhalten wurde, ohne die Regeln von Simpson und Gingerich bezüglich der Homogenität der fossilen Populationen – welche Arten sind – in Betracht zu ziehen.

RESUMEN

Se muestra la heterocronicidad de los mamíferos fósiles hallados en las fisuras cársicas rellenas de Quercy: La Plante-2, Rigal-Jouet, Pech Desse y Pech du Fraysse. Estas fisuras contienen reunidos Theridomyidae que en la cuenca molásica oligocena de Suiza y de Saboya se encuentran en estratos separados. Se argumenta que un test de conformidad es necesario, pero no suficiente, para sostener la homogeneidad de la fauna hallada en una fisura cársica. Sobre esta base se plantea la necesidad de contrastar las faunas halladas en las fisuras cársicas con aquéllas halladas en las cuencas estratificadas. Por último, se muestra con ejemplos, que la homogeneidad de las faunas de tales fisuras cársicas ha sido sostenida incumpliendo las reglas de Simpson y de Gingerich sobre la homogeneidad de las poblaciones fósiles que son especies.

ABSTRACT

The heterochronicity of the fossil mammals found in some karstic fissure filling of Quercy is demonstrated. These fissure fillings have been nominated La Plante-2, Rigal-Jouet, Pech Desse and Pech du Fraysse. They contain several Theridomyidae (Rodentia, Mammalia) that in the stratified basin of the Oligocene molasse of Switzerland and Savoy are found in separate beds. It is also argued that a test of conformity is necessary, but it does not provide sufficient evidence to affirm the homogeneity of the fauna found in a karstic fissure. For this reason, it is important to contrast the fauna found in karstic fissure fillings with those found in stratified basins. Finally, it is shown, with examples, that the homogeneity of the faunas from such karstic fissures has been affirmed without taking into account the rules of Simpson and Gingerich concerning the homogeneity of fossil populations.

Einleitung

In der vor kurzem veröffentlichten Arbeit von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986) werden die beim Studium der Karstspalten der Phosphorite des Quercy angewandten

¹⁾ Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel.

paläontologischen Methoden dargestellt. In diesem Artikel wird jedoch nur einer der beiden Gesichtspunkte der gegenwärtigen wissenschaftlichen Diskussion bezüglich der Erstellung einer biostratigraphischen Zonierung für das europäische Oligozän behandelt. Demzufolge ist es notwendig, den entgegengesetzten Gesichtspunkt zu erklären.

Die biochronologische Bedeutung der Karstfaunen des Quercy

Es ist davon auszugehen, dass das Studium der Fossilien aus den Phosphoriten des Quercy indirekterweise wichtig – und ich möchte betonen, sehr wichtig – sein kann. Folgende Argumente sind zu erwähnen: 1. Sie gehören zu den reichsten Fundstellen fossiler Säugetiere Europas. 2. Demzufolge handelt es sich um ein ausserordentlich gut erhaltenes Fossilmaterial. 3. Infolgedessen bilden sie – obwohl nur in bezug auf eine bestimmte ökologische Umgebung: die Karstische – eine der wichtigsten Grundlagen für die Kenntnis der Evolution der Fauna des europäischen Paläogens. Diesen Gründen zufolge – sie sind jedoch nicht die einzigen – repräsentieren die Ablagerungen des Quercy zweifelsohne eine der wichtigsten Quellen für die Kenntnisse der Evolution von einigen Gattungen während des europäischen Paläogens. Aus den obenerwähnten drei Punkten folgt, dass das Studium dieses so gut erhaltenen fossilen Materials manchmal eine bessere Kenntnis der morphologischen Merkmale ermöglicht, welche im geringeren Material von stratifizierten Fundstellen – wo die Dynamik des Transports über ziemlich grosse Entfernung im allgemeinen der Erhaltung des Materials hinderlich ist – nicht erhalten blieben.

Für biochronologische Zwecke kann dieses Material allgemeiner verwendet werden. Die Erstellung einer biochronologischen Zonierung aufgrund der Aufeinanderfolge der in den Spaltenfüllungen belegten Faunen erlaubt nämlich die Korrelation mit Faunen, welche in anderen Spaltenfüllungen derselben Region gefunden wurden.

Ihre Verwendung bei der Korrelation der Faunenabfolgen von Schichten in den verschiedenen kontinentalen Becken Europas erfordert jedoch einen gründlichen Vergleich mit den Arten, welche in den Faunen von stratifizierten Fundstellen dieser Becken belegt sind. Demzufolge ist es notwendig, regional, Becken um Becken, zu untersuchen und zu sehen, wie die Fauneneinheiten in der Zeit aufeinanderfolgen. Zweitens erweist sich das Studium der Verbreitung dieser Faunen in den unterschiedlichen Becken als wichtig; es ist zu hoffen (es wurden bereits), dass Unterschiede gefunden werden. Die erste Gegenüberstellung (MAYO 1980, 1982, 1983; ENGESSER 1982; ENGESSER et al. 1984) mit stratifizierten Faunen aus verschiedenen Becken (THALER 1965, 1966) und mit Faunen aus Spaltenfüllungen und aus stratifizierten Fundstellen (VIANEY-LIAUD 1979) hat gezeigt, dass solche Tabellen im schweizerisch-savoyischen Molassebecken wertlos sind.

Einschränkungen einer biochronologischen Zonierung der Spaltenfüllungen der Phosphorite des Quercy für den Gebrauch als biostratigraphische Referenzzonierung

Zusammenfassend ist im Zusammenhang mit Spaltenfüllungen an folgende Einschränkungen zu erinnern:

1. Das chemische Bodenmaterial wurde in Höhlen oder in karstischen Spalten und Taschen abgelagert, die oft eine unterschiedliche Dynamik aufwiesen: Alle Möglichkeiten, welche im Ablauf eines karstischen Prozesses möglich sind, kommen in Betracht.

1.1 Das Gestein, in dem sie sich ablagerten, unterlag einer ungleichen chemischen Auflösung, die wegen organischer Säuren manchmal beschleunigt sein konnte.

1.2 Die Auflösung eines karstischen Gesteinssubstrates, welche allochthones und autochthones Material enthält, kann oft zur Erosion und sogar zur Neusedimentierung von den in ihm abgelagerten Materialien führen, zusammen mit neuen Materialien von der Erosionsoberfläche.

1.3 Die Dynamik karstischer Prozesse ändert sich mit der Zeit: sowohl wegen Veränderungen des Reliefs als auch wegen Änderungen des Erosions-Akkumulationsverhältnisses, der chemischen Lösung und wegen Klimaänderungen.

1.4 Bei sämtlichen karstischen Systemen wird diese Dynamik durch das Niveau des Grundwassers kontrolliert, welche zeitlich variabel ist: wegen Erosion, Lösung, Klimaänderungen und tektonischen Ereignissen.

1.5 Sämtliche oben erwähnten Punkte weisen darauf hin, dass – wenn auch nicht immer – das chemische Ablagerungsmaterial aus einer Karsttasche aus unterschiedlichen Zeiten stammen kann. Dies erklärt sich durch die ununterbrochenen Lösungsprozesse, die physisch-gravitorischen Verschiebungen und Neuablagerungen auf tiefer liegenden Stellen: sowohl aus denselben Spalten als auch aus ihren neuen Verbindungen.

2. Das abgelagerte fossile Material stammt aus einer sehr spezifischen ökologischen Umgebung: aus der karstischen. Wie bekannt, zeichnet sich eine karstische Umgebung folgendermassen aus:

2.1 durch eine sehr begrenzte und spezifische Flora;

2.2 durch sehr spezifische Bedingungen der Bodenbildung bezüglich des Ph-Wertes; geringes Bodenmaterial, was ein Ergebnis der Zersetzung und der Auflösung des Gesteins ist;

2.3 auch durch ein spezifisches Relief, welches sich auf die Fauna während grösserer Zeitspannen sehr selektiv auswirkt;

2.4 durch sehr spezielle hydrologische Bedingungen, im allgemeinen sehr trocken auf der Oberfläche (mit Ausnahme der eventuellen karstischen Lagunen und der Bildung von unterirdischen Quellen usw.).

3. Das abgelagerte Fossilmaterial ist das Ergebnis einer speziellen Auswahl, variabel in der Zeit, welche von den Schichten der Ablagerungsbecken nicht im gleichen Grade aufgezeigt wird:

3.1 wegen Tag- und Nacht-Raubvögeln, welche im Laufe der Zeit und über Generationen ihr Habitat und ihren Zufluchtsort wechseln können und damit einen Hiatus in der Ablagerung des fossilen Materials hervorrufen;

3.2 wegen Unfällen (Abstürze, Verlust usw.), welche – trotz geringem Wahrscheinlichkeitsgrad – einen Hiatus in der Ablagerung des fossilen Materials innerhalb der karstischen Falle bewirken können.

4. Das abgelagerte Material organischer Herkunft ist das Produkt von Lösung und chemischer Neuablagerung der akkumulierten organischen Materie, welche den gleichen Einflüssen wie in 3.1 und 3.2 geschildert, ausgesetzt sein kann.

5. Das abgelagerte Bodenmaterial von beträchtlichen Mengen ist das Produkt der langsamen Anhäufung von allochthonen Resten oder von Kalkinhalten in geringen Mengen pro cm³.

5.1 Aufgrund oben erwähnter Punkte folgt, dass, vorausgesetzt es sei genügend Zeit für die Entwicklung eines solchen Systems vorhanden, die Bildung einer karstischen

Bodenablagerung eine beträchtliche Zeit beansprucht, um ein geringes fossiles Material mit Sedimenten zuzudecken. Daraus ist jedoch nicht abzuleiten, dass es nicht viele Spaltenfüllungen mit sehr rascher Ablagerung gäbe und dass sie in dieser Weise mit den Schichten der kontinentalen Becken äquivalent seien.

Die Verschiedenaltrigkeit der Theridomyidae führenden Karstspalten der Phosphorite des Quercy

Die Ansicht, dass die Theridomyidae führenden Spaltenfüllungen der Phosphorite des Quercy eine Mischung verschiedenalteriger Faunen repräsentieren könnten, ist eine logische Folgerung aus folgenden Fakten:

- a) Die häufige Wiederablagerung bei Sedimentierungsprozessen in Höhlen und Spaltenfüllungen – mit geringer Beförderung während ziemlich langer Zeitperioden.
- b) Die hohen Variationskoeffizienten: 17,61 und 15,59 für die Länge der M_{1-2} und M_{1-2} von *Archaeomys intermedius* VIANEY-LIAUD 1977 von Pech Desse; 13,86 für die M_{1-2} von Pech du Fraysse; 16,65 für die Länge der M_{1-2} von *Archaeomys laurillardi* von Coderet usw.
- c) Die Beobachtung, dass die verschiedenen Archaeomyinae, welche sich in den Spaltenfüllungen von Rigal-Jouet, Pech Desse und Pech du Fraysse zusammen finden, in den Schichten des Molassebeckens der Schweiz und Savoyens getrennt vorkommen und in einer jeden Schicht verschiedene Morphotypen und Faunenassoziationen in Erscheinung treten.
- d) Die Entdeckung der neuen Arten: *Rhombarchaeomys oensingensis* MAYO 1983 und *R. muemliswilensis* MAYO 1983.
- e) Die Beobachtung, dass sich *Protechimys (Protechimys) gracilis* SCHLOSSER 1884 in den stratifizierten Schichten der Becken nicht zusammen mit *Protechimys* (n. subg.) *gervaisi* findet, und dass beide Taxa mit vollkommen verschiedenen Faunen assoziiert sind, sowohl in Saint-Yvoine und Antoingt (Frankreich) als auch in Talent-7 und Oensingen-Ravellen (Schweiz).
- f) Die Kenntnis der relativ grossen Mächtigkeit zwischen diesen letzteren Schichten im Becken der Schweiz und Savoyens.
- g) Die Erkenntnis, dass *Archaeomys* s. st. und *Issiodoromys* s. st. Immigranten in der Molasse der Schweiz und Savoyens sind, die den Anfang des Oberen Chattiens charakterisieren.
- h) Die Erkenntnis, dass der Morphotyp vom Typ *Archaeomys intermedius* VIANEY-LIAUD 1977²⁾ in den Fundstellen von Fornant-6, Mathod usw. in der Molasse der Schweiz und Savoyens ohne die vermutete Variabilität der Synklinale II, III und IV an den Prämolaren und Molaren vertreten zu sein scheint.
- i) Die Erkenntnis, dass *Nesokerodon quercyi* SCHLOSSER 1884, belegt von Wynau-I und ein neues Taxon von Boningen, vollkommen verschieden von *Issiodoromys «quercyi»* von Pech du Fraysse sind. Dies beweist einmal mehr die Hypothese der Verschiedenaltrigkeit sowohl von Pech du Fraysse als auch von Pech Desse.

²⁾ Die Synklinale III und IV, welche in ihrer Evolution den lamellären Grad erreichten, mischen sich mit denjenigen von Trichter-Typ nicht (sie sind breiter und sehr gering lamellierte).

j) Durch die Untersuchung der Theridomyidae von Rigal-Jouet, Mas de Pauffié, Pech Desse und Pech du Fraysse aus den Sammlungen von Montpellier gelangten wir zur Erkenntnis, dass diese Faunen sehr verschiedene Morphotypen mit unterschiedlichem evolutivem Grad repräsentieren (vgl. MAYO 1983, S. 898, Fig. 54). Hier liegt ein Beweis mehr für die Verschiedenartigkeit vor.

Sämtliche oben erwähnten Argumente – unserer Ansicht nach nicht die einzigen, jedoch genügend – führten zu jener Hypothese, welche MAYO (1982, S. 266, in: ENGESSER); ENGESSER (1982, S. 266); MAYO (1983, S. 832, 848, 896–897, 902 und 904) und ENGESSER et al. (1984, S. 10 und 33, Tf. 1) vermuten liessen, dass das Fossilmaterial aus den Spaltenfüllungen von Rigal-Jouet, La-Plante-2, Pech Desse und Pech du Fraysse (Phosphorite des Quercy, Frankreich) und von Gaimersheim und Burgmagerbein-1 (Deutschland) verschiedenartig sind.

Wir wollen durch die «reductio ad absurdum» zeigen, dass die Korrelation der Fossilien der erwähnten Spaltenfüllungen mit den fossilführenden Schichten des Molassebeckens der Schweiz und Savoyens als gleichaltrig, unmöglich ist. Nach VIANEY-LIAUD (1979, S. 231) enthält die Fauna von Rigal-Jouet *Blainvillimys blainvillei* GERVAIS 1848–52; *Protechimys (Protechimys) gracilis* SCHLOSSER 1884 (= *A. gracilis*); *Protechimys* (n. subg.) *gervaisi* (THALER 1966) (= *A. gervaisi*) und *Nesokerodon minor* SCHLOSSER 1884 (= *Issiodoromys minor*). In Talent-7 (Molassebecken der Schweiz und Savoyens, zwischen den Niveaus von La Combe und Grenchen) ist *Protechimys (Protechimys) cf. gracilis* zusammen mit einer anderen faunistischen Zusammensetzung (vgl. ENGESSER et al. 1986, S. 2) belegt. Nach VIANEY-LIAUD nehmen wir jedoch ihr Vorkommen bis zum Niveau von Aarwangen-1 an, wo *Rhombarchaeomys cf. muemliswilensis* (= *A. gervaisi* nach der Autorin) erscheint. *Blainvillimys aff. blainvillei* ist vom Niveau Bumbach belegt. Nach VIANEY-LIAUD (1972, 1979, 1982) ist diese Art jedoch auch von Mümliswil-Hardberg belegt, und nehmen wir also an, dass sie auch in dieser Schicht vorkommt. *Protechimys* (n. subg.) *aff. gervaisi* ist von Oensingen-Ravellen belegt, nach VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 935) jedoch auch von Mümliswil-Hardberg, und wir akzeptieren dies ebenfalls. Da ausserdem nach diesen Autoren *Rhombarchaeomys aff. muemliswilensis* von Aarwangen 1 mit *A. gervaisi* identisch ist, nehmen wir an, dass diese Art auch von dieser Schicht belegt ist. *Nesokerodon minor* (= *I. minor*) ist in der Molasse der Schweiz und Savoyens vom Niveau von Grenchen-I belegt. Nach VIANEY-LIAUD (1976, S. 51) ist sie jedoch auch von Mümliswil-Hardberg und von Mümliswil-Näsihöfli (Wynau-II) belegt. Akzeptieren wir also einmal mehr, dass diese Art in all diesen Schichten vorkommt.

Das erste Ergebnis ist wohl klar: Rigal-Jouet enthält eine Faunenzusammensetzung, welche im Schweizer Molassebecken von verschiedenen Schichten belegt ist: von Grenchen-I an bis Aarwangen 1. Das heisst, eine Schicht aus den Phosphoriten des Quercy von 20 bis 25 cm Mächtigkeit (nach VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986, S. 919) enthält eine Faunenzusammensetzung, welche sich im Molassebecken der Schweiz und Savoyens auf sechs Referenzniveaus ausdehnt, und vollkommen unterschiedliche Fauneneinheiten enthält, die sich auf eine Ablagerungsmächtigkeit von schätzungsweise mehr als 800 m verteilen. Trotzdem «beinhaltet Rigal-Jouet chronologisch keine heterogene sondern eine homogene Fauna».

Nach der Analyse sämtlicher Daten und Argumente von VIANEY-LIAUD (1976, 1979, 1982) und von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986) kann geschlossen werden, dass sie – ohne die Regeln von SIMPSON und GINGERICH in Betracht zu ziehen – rein quantitativ sind.

Sie beziehen sich weder auf Biostratigraphie noch auf evolutive Tendenzen noch auf funktionelle oder nicht-funktionelle Merkmale usw. Demzufolge ist zu verstehen, dass die von MAYO (1983) und ENGESSER et al. (1984) angewandte Taxonomie im Gegensatz zu der «modernsten Taxonomie» dieser Autoren sehr «typologisch» ist. Zum gleichen Ergebnis führt die vergleichende Analyse des Fauneninhaltes von Mas-de-Pauffié (von Oensingen–Ravellen an bis Wynau-II), von Pech Desse und von Pech du Fraysse (enthält nach den Theridomyidae die Niveaus von Wynau-I bis Fornant-6).

Diskussion

In der Kritik unserer Arbeiten – MAYO (1983) und ENGESSER et al. (1984) – werden von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 932) folgende Punkte vorgeworfen: a) «tout [sic] intérêt évolutif et biochronologique de l'étude des vertébrés fossiles contenues dans les remplissages karstiques a été nié, par principe [sic] par ces auteurs»; b) «dans ces travaux, de nombreux éléments nous semblent sujets à caution, et certains paraissent même déroger aux normes de l'argumentation scientifique». Diese Punkte werden im weiteren folgendermassen begründet: 1. «conviction personnelle des auteurs en ce qui concerne les faunes des remplissages karstiques»; 2. «d'une compréhension particulière de la notion de variation au sein des espèces» und 3. «dérogations à certains principes scientifiques».

Bevor wir jedoch auf diese Vorwürfe eingehen, sollen wir darauf hinweisen, dass der Versuch, den entgegengesetzten Gesichtspunkt zu verstehen, ein elementares Prinzip einer jeder wissenschaftlichen Diskussion ist. Die als «treu» wiedergegebene Meinung des Opponenten, die nie gesagt wurde oder die Verstümmelung seiner Worte und die falsche Datenangabe befinden sich auf dem gleichen Niveau mit Sätzen wie: «Ces raisonnements circulaires sont à la limite de la falsification scientifique» (VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986, S. 936) oder: «L'amalgame de ces espèces avec des populations ponctuelles nous semble relever de l'abus scientifique» (S. 937). Dieses Vorgehen und solche emotionelle Aussagen sind vom ethischen Kodex des Zoologischen Nomenklaturkodexes (Anhang A, 6) untersagt, da sie zum Verständnis der erörterten wissenschaftlichen Argumente nichts beitragen. Im weiteren wollen wir unseren Standpunkt Schritt für Schritt darlegen.

Die Faunen aus den Spaltenfüllungen sollen verglichen werden

MAYO (1983, S. 832) beschrieb unter dem Titel «Prinzipien» Grundbegriffe, welche als Leitideen seiner Arbeit dienten. Die «Prinzipien» wurden also in der vorliegenden als auch in der genannten (1983) Arbeit in einem logischen Sinne angewendet, und zwar als Basis einer Verallgemeinerung oder als eine Regel für diejenigen Phänomene, aus welchen sie abgeleitet wurden. Demzufolge war es nicht wegen einer grundlosen «conviction personnelle», dass MAYO (1983, S. 832) folgendes schrieb: «... ich in dieser Untersuchung den Fundstücken von stratifizierten Fundstellen gegenüber solchen von Spaltenfüllungen den Vorzug gegeben habe, ...», sondern wegen der vorher erwähnten Hypothese. Die mir in die Schuhe geschobene Behauptung, dass sämtliche Faunen aus Spaltenfüllungen heterochron und sämtliche aus stratifizierten Fundstellen synchron seien, kann nicht akzeptiert werden. Ich habe bloss die Ansicht vertreten, dass Faunen von stratifizierten Fundstellen gegenüber solchen aus Spaltenfüllungen zu bevorzugen seien. Es stimmt ebenfalls nicht, dass wir jedes Interesse «évolution et biochronologie de l'étude des vertébrés fossiles contenues dans les remplissages karstiques» (VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986, S. 932) bestritten hätten. MAYO (1983, S. 902) schrieb ganz im Gegenteil:

«Zusammenfassend ist zu sagen, dass die in Spaltenfüllungen gefundenen Faunen ein hervorragendes Material für paläontologische (biologische und evolutive) Untersuchungen, besonders für Studien der chronoklinalen Evolution, sind, für biostratigraphische Zwecke jedoch nur mit äusserster Vorsicht gebraucht werden sollten.» Eine Biochronologie, welche aufgrund von Fossilien aus Spaltenfüllungen erarbeitet ist und entsprechend verglichen wurde, ist sehr nützlich. Dies ist der Fall sogar, wenn das Material aus der Spaltenfüllung verschiedene Faunen enthält, die in stratigraphischen Becken verschiedenen Niveaus entsprechen. Die Faunen entsprechen nämlich in jedem Fall einem geologischen Zeitraum, welcher eine untere und eine obere Grenze aufweist, und der in den Korrelations-Arbeiten verwendet werden kann. Und die Kenntnis der Morphologie der enthaltenen Arten kann zweifelsohne erweitert werden.

Anderseits wird von MAYO (1983, S. 896–897) jene Methode kritisiert, welche die Fauna aus einer Spaltenfüllung (wie z. B. Rigal-Jouet) einer vermuteten «Linie» von aufeinanderfolgenden Arten zuordnet – mit Fossilmaterialien von geographisch weit entfernten Orten (Spanien, Quercy, Schweiz usw.) – und nachher diese Faunen aus den stratifizierten Schichten der Becken mit Faunen aus Spaltenfüllungen bestimmt und datiert. Gegenüber dieser Methode bleibe ich bei der Meinung, dass die biostratigraphische Korrelations-Methode immer vorzuziehen ist. Zuerst soll die Faunenabfolge in den Becken untersucht werden, und auf dieser Basis sollen die aus Spaltenfüllungen stammenden Faunen bestimmt werden. Die ersten eingehenderen Arbeiten über ein europäisches Becken (MAYO 1983 und ENGESSER et al. 1984) wiesen nicht nur auf die Schwierigkeiten mit der oben erwähnten Methode hin, sondern zeigten auch, dass die Faunen aus Spaltenfüllungen, welche als Basis für die Bestimmung der Faunen von stratifizierten Fundstellen dienten, eine Mischung von Faunen unterschiedlichen geologischen Alters waren. Ein Beispiel hierfür ist Rigal-Jouet. Von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 935) werden auf Figur 5 Proben gezeigt, welche die Populationen von *Rhombarchaeomys muemliswilensis* MAYO 1983 und *R. oensingensis* MAYO 1983 darstellen. Diese werden als Formen aus der Spaltenfüllung von Rigal-Jouet identisch bestimmt, und es wird behauptet: Die Niveaus von Mümliswil–Hardberg und Oensingen–Ravellen zeigen das gleiche Alter wie Rigal-Jouet, da sie in der Probe aus der Spalte quantitativ enthalten seien. Durch dieses taxonomische Vorgehen geben die Autoren ein schönes Beispiel für die hier kritisierte «quantitative» paläontologische Methode.

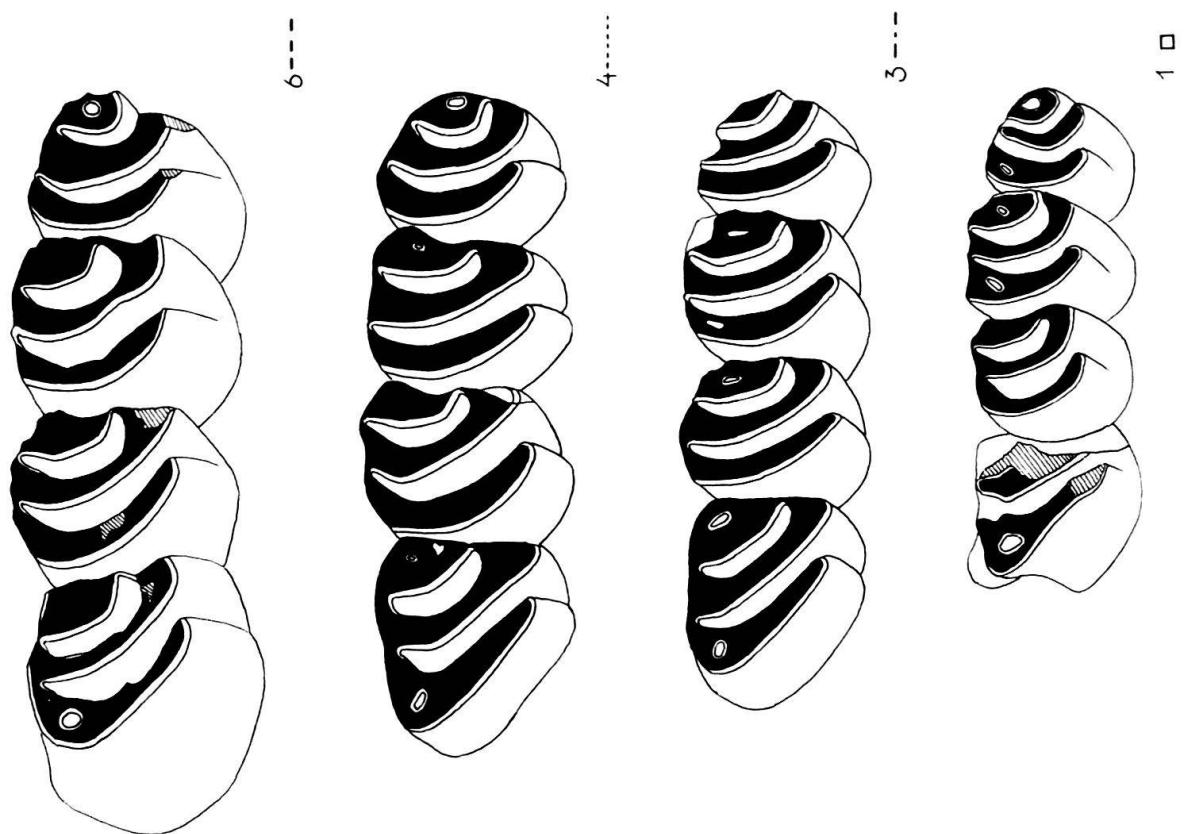
SIMPSON (1961, S. 67) schrieb folgendes: “Modern taxonomy is evolutionary and its basis involves phylogeny, which cannot be directly observed and often must be inferred ... The data used as evidence are still largely anatomical, but are being expanded into many other fields, ... They include practically everything that can be known about an animal.” Im Gegensatz hierzu werden von den Autoren sämtliche anderen wichtigen Daten ausser acht gelassen: 1. die stratigraphische Position der Schichten; 2. die unterschiedlichen Faunenzusammensetzungen in den besagten Schichten oder Niveaus (Oensingen–Ravellen und Mümliswil–Hardberg); 3. die Funktion der beobachteten diagnostischen Merkmale; 4. die evolutive Tendenz dieser diagnostischen Merkmale (z. B. zum Erwerb einer vollkommeneren Lamellenbildung im Zahnbau der Theridomyiden); 5. das Vorhandensein von anderen diagnostischen Merkmalen in den knöchernen Teilen: Lage der Foramina usw.; 6. die geographische Distanz zwischen den Fundorten (z. B. Quercy und dem Schweizer Molassebecken); 7. die ökologischen Unterschiede zwischen einer karstischen Region und einer nicht-karstischen Seelandschaft usw.

Anderseits wird MAYO (1983, S. 902) von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 933) zitiert: «Gaimersheim, Pech Desse und Pech du Fraysse sind gute Beispiele für die Spaltenfüllungen mit Mischungen von verschieden altrigen Arten[?]» Hier wird das Zitat aber unterbrochen. Von MAYO (1983, S. 902) wurde jedoch die Begründung dieser Behauptung gegeben: «Pech du Fraysse wurde von VIANEY-LIAUD (1979, S. 215) als gleichaltrig mit dem biostratigraphischen Niveau von Boningen vorgeschlagen. Diese Spaltenfüllung beinhaltet aber eine Mischung von verschiedenen Arten des jüngeren evolutiven Zweiges der Archaeomyinae. In der Schweizer Molasse sind diese Arten getrennt aufzufinden und verteilen sich auf getrennte biostratigraphische Niveaus: Wy-nau I, Aarwangen 1 und Boningen. Diese Niveaus repräsentieren eine bedeutende Sedimentmächtigkeit. Bei der Analyse der Variabilität der Morphotypen ... zeigt sich auch, dass die Variabilität wesentlich grösser ist, als man es im allgemeinen von stratifizierten Fundstellen gewohnt ist.» Hier wird also erklärt, warum Faunen aus Schichten gegenüber solchen aus Spaltenfüllungen für die biostratigraphische Arbeit bevorzugt werden. Warum wird unsere begründete Hypothese als eine unbegründete «conviction personnelle» dargestellt? Dieser Vorwurf stammt gerade von jenen Autoren, welche anderen mit «dérogations à certains principes scientifiques» beschuldigen.

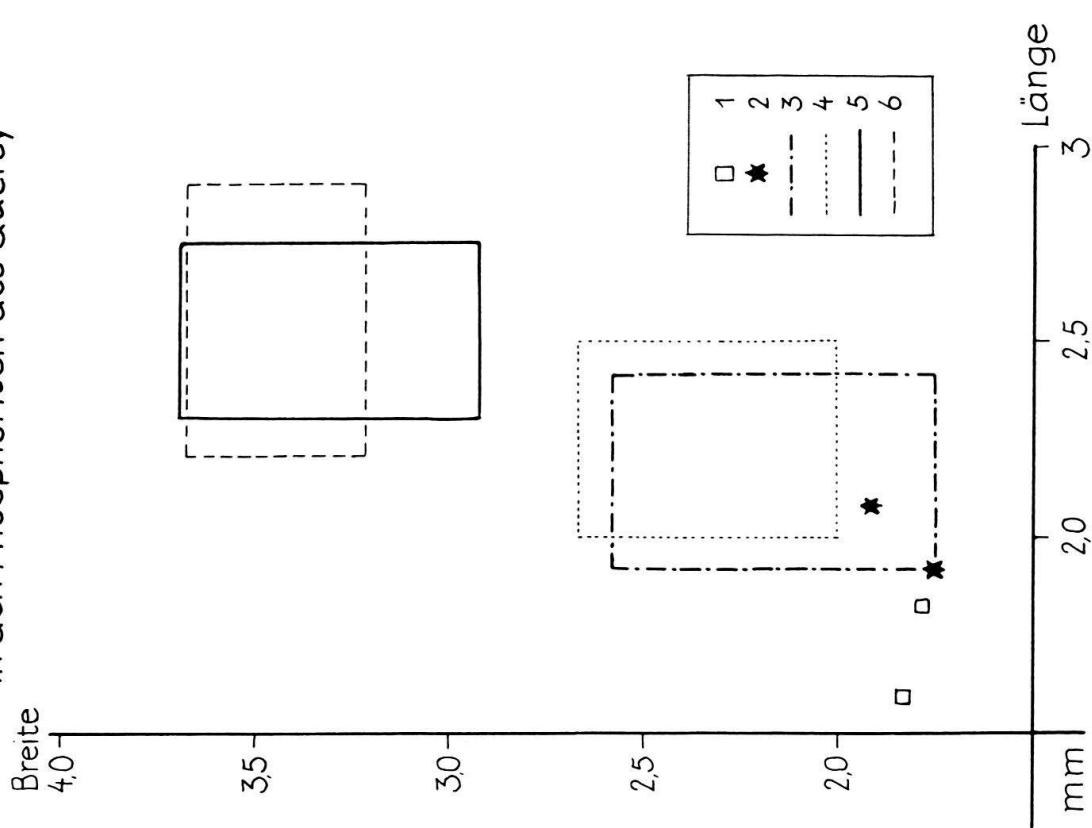
Sämtliche Daten der Fossil-Information sollen berücksichtigt werden

Jede isolierte Information des fossilen Registers repräsentiert einen kleinen Teil der von der Natur dargebotenen Informationen. Demzufolge darf keine dieser Informationen vernachlässigt werden, sogar, wenn man glaubt, dass sie keine quantitative Anwendung beinhalten. Dasselbe gilt auch, wenn sie keine präzise Information über Alter oder Fundstelle der Begleitfauna liefern. Ich bin im Gegenteil der Meinung, dass die Fossilmaterialien aus alten Sammlungen manchmal eine grosse Hilfe leisten können. Sie tragen zur besseren Kenntnis der Morphologie von Tieren bei, welche wir nur fragmentarisch kennen. Meiner Ansicht nach ist die Anwendungsmöglichkeit des gut erhaltenen Fossilmaterials aus alten und neuen Sammlungen der Spaltenfüllungen nicht zu unterschätzen. Ein Morphotyp oder die Gesamtheit von Morphotypen kann vom quantitativen Gesichtspunkt aus für die Ermittlung der Linien aufeinanderfolgender Arten oder für phylogenetische Rekonstruktionen brauchbar sein, da: "A single dimension of one specimen is part of a distribution even though it is the only known part" (SIMPSON et al. 1960, S. 205). Das heisst, ein einzelnes Stück oder die Gesamtheit aller kann zu guten taxonomischen Entscheidungen beitragen. Wie z. B. beim Test, ob eine hypothetische Linie von aufeinanderfolgenden Arten in einer bestimmten Region wie dem Quercy richtig oder

Fig. 1. Entwicklung der Gattung *Monarchaeomys* in der Region der Phosphorite des Quercy. 1. *Monarchaeomys eomajor*. Holotyp (Bach, Quercy). Alte Sammlungen. 2. *M. major*. Lectotyp (Mouillac, Quercy). Alte Sammlungen. 3. *M. major*. (Sämtliche Exemplare aus den alten Sammlungen des Quercy, welche Morphotypen mit ungefähr gleichen diagnostischen Merkmalen und mit ähnlichen Massen zum Typ von *M. major* repräsentieren.) 4. *M. cf. major*. (Sämtliche Exemplare aus den alten Sammlungen des Quercy mit beträchtlicher Grösse und mit evolvierten diagnostischen Merkmalen.) 5. *Monarchaeomys* n. sp. Neue Sammlungen (Mas de Pauffié, Quercy). 6. *Monarchaeomys* n. sp. Neue Sammlungen (La Devéze, Quercy). Besonders zu beobachten: der Unterschied in der Grösse und im evolutiven Grad zwischen den Arten und Morphotypen aus alten Sammlungen des Quercy und aus neuen Sammlungen. Auf dem Diagramm ist zu beobachten, dass *Monarchaeomys* eine verlängerte Entwicklung in der Region Quercy hatte.



Entwicklung von *MONARCHOMYS*
in den Phosphoriten des Quercy



falsch ist. Diese Exemplare können uns nämlich zeigen, dass sie in die vermutete Linie nicht hineinpassen. Daraus kann auch abgeleitet werden, dass diese Linie unvollständig ist oder dass die Beziehungen der Arten mit der phylogenetischen evolutiven Verwandtschaft nicht richtig ausgewählt wurden oder dass die phylogenetischen Beziehungen komplizierter sind. Dies wurde von MAYO (1983, S. 833–856 und 898, Fig. 54) gezeigt, und zwar nicht nur mit *Monarchaeomys* MAYO 1983, sondern auch mit *Protechimys* SCHLOSSER 1884 (vgl. Fig. 1, 2).

MAYO (1983, S. 840–843) betrachtete nur den Lectotyp als *M. major* SCHLOSSER 1884. Demzufolge beschrieb er nur dieses Exemplar, und die Diagnose und Differentialdiagnose basierten auf diesem Exemplar. Im weiteren wurde die Variabilität von Morphotypen von neuen und alten Sammlungen des Quercy diskutiert und erklärt. Es wurde versucht – wobei die vollkommene Willkürlichkeit immer wieder betont wurde –, die möglichen Beziehungen dieser irgendwie verwandten Morphotypen qualitativ und quantitativ zu zeigen. Abgesehen von der Hypothese der Existenz einer anderen Linie von aufeinanderfolgenden Arten: *Monarchaeomys*, haben wir eher Probleme aufgeworfen als versucht, sie zu lösen. Und da es sich um eine kleine geographische Region mit einer gemeinsamen Umgebung handelt, kann diese Hypothese als wohl möglich betrachtet werden (Fig. 1). Dieses Vorgehen sollte außerdem nur die «Dokumente» für eine Tatsache liefern, welche auf anderem Wege bereits gefunden wurde: 1. aufgrund der biostratigraphischen Daten der Molasse der Schweiz und Savoyens; 2. wegen des Fehlens von *Monarchaeomys major* oder dieser Art ähnlichen Morphotypen in den Schichten desselben Beckens; 3. wegen der Unwahrscheinlichkeit des Verlustes und Wiedererwerbs diagnostischer Merkmale, welche in der von VIANEY-LIAUD (1979) vorgeschlagenen hypothetischen Linie aufeinanderfolgender Arten angenommen werden.

Sogar wenn unsere Angaben und ständigen Bemerkungen bezüglich der Willkürlichkeit der Morphotyp-Gruppierungen nur oberflächlich gelesen werden, wird klar, dass wir nur zeigen versuchten, dass die Art *M. major* SCHLOSSER 1884 weder qualitativ noch quantitativ der Morphotyp-Gruppe von La Déveze und Mas de Pauffié zugeordnet sein kann. Dies erklärt sich einfach dadurch, dass der Lectotyp von *M. major* einer quantitativ kleineren und qualitativ primitiveren Population entspricht.

Das von uns angewandte Vorgehen kann die Taxonomisten auf die Funktion der diagnostischen Merkmale aufmerksam machen: die Größenzunahme; das Vorhandensein von primitiven Merkmalen (Synkinalen und Pseudograben) bei den kleineren Morphotypen; das Fehlen derselben bei den größeren usw. Nie wurde dieses heterogene Material als eine wirkliche Population aufgefasst, so wie es von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986) interpretiert wurde. Und es wurde auch keine neue Art mit der willkürlichen Unterscheidung von drei beobachteten Gruppen aus den alten Sammlungen (*M. major* + *M. cf. major*) und mit einer aus der neuen (*M. aff. major*) vorgeschlagen. Diese Analyse hat keinen biochronologischen Zweck und keine taxonomische Entscheidung zum Ziele ausser zu zeigen, dass die Hypothese von VIANEY-LIAUD (1979) nicht aufrechtzuerhalten ist.

Hervorzuheben ist auch, dass von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986) ein Vorgehen kritisiert wird, welches in der Tat von VIANEY-LIAUD (1976, S. 42, Fig. 22; S. 48, Fig. 27; S. 51, Tf. 11 und 1979, S. 152 und 162) angewandt wurde. Die Autorin ordnete *Nesokerdon minor* (= *I. minor*) und *M. major* (= *A. major*) verschiedene Morphotypen aus den alten Sammlungen von Basel und München zu. Es wurde von ihr jedoch nicht untersucht,

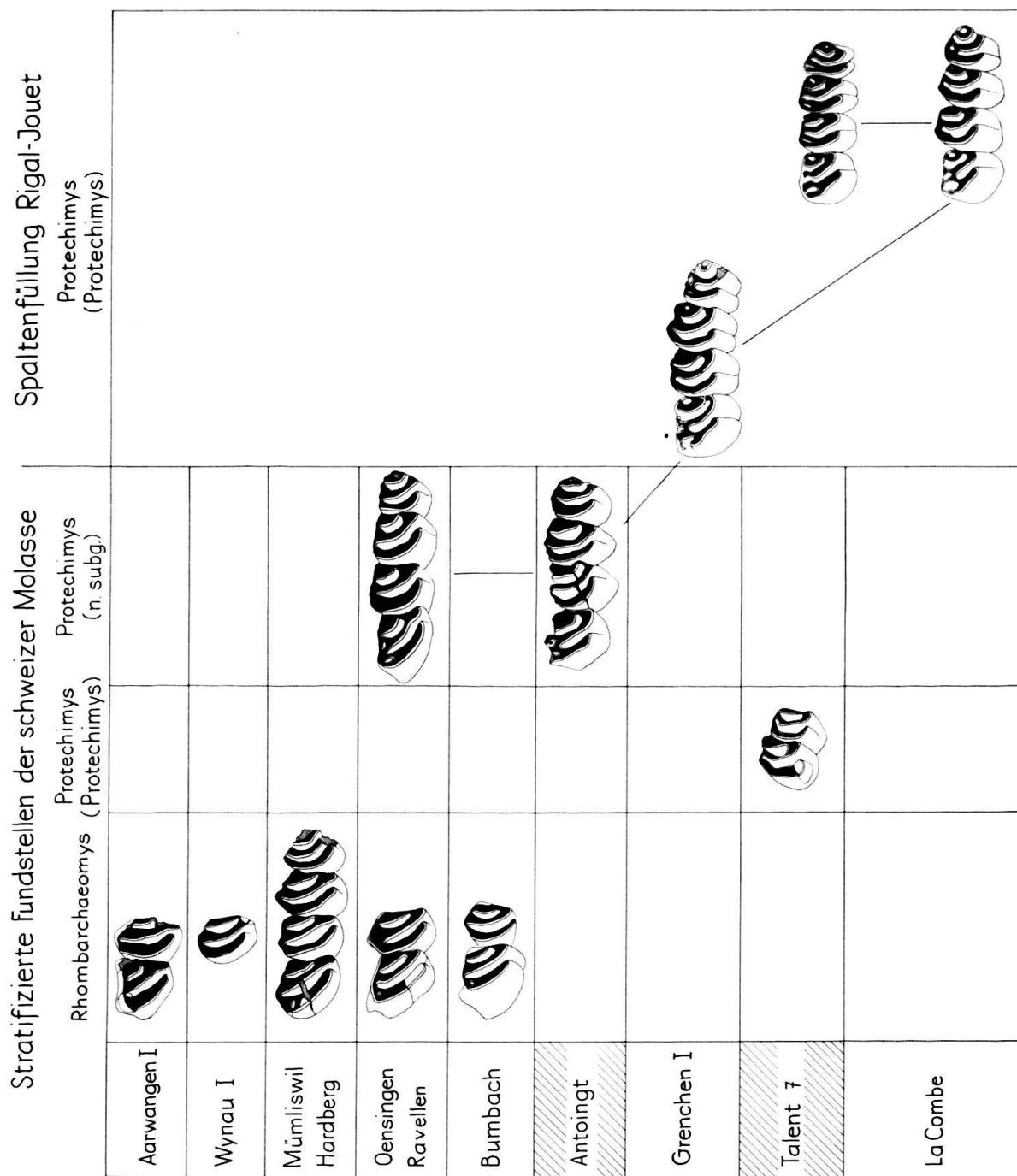


Fig. 2. Entwicklung der Gattungen *Protechimys* und *Rhombarchaeomys* im Molassebecken der Schweiz und Savoyens, im Vergleich mit dem Material aus der Karstspalte von Rigal-Jouet (Quercy). Erste Kolonne (von links nach rechts): Nicht gestrichelt: Referenz-Niveaus von fossilen Säugetieren des Oligozäns in der Molasse der Schweiz und Savoyens. Gestrichelt: Referenz-Niveau von Antoingt (Frankreich) und von Talent-7 (fossile Schicht der Molasse). Zweite Kolonne: Verschiedene aufeinanderfolgende Arten von *Rhombarchaeomys* in der Molasse. Dritte Kolonne: Eine Art von *Protechimys* (*Protechimys*) cf. *gracilis* aus der Molasse. Vierte Kolonne: Arten von *Protechimys* (n. subg.) *gervaisi* aus den stratifizierten Schichten, gefunden sowohl in der Schweizer Molasse als auch in Frankreich. Fünfte Kolonne: Die Arten, welche in den stratifizierten Becken getrennt vorkommen, erscheinen in der Karstspalte von Rigal-Jouet (Quercy) zusammen und mit Morphotypen von unterschiedlichem evolutiven Grad.

ob solche Morphotypen der von ihr als repräsentativ angenommenen Populationen dieser Arten entsprachen. Ebenfalls wurde es ausser acht gelassen, welche Rolle diese Morphotypen – als im Raum und Zeit vorhandene Verwandte – in ihrer hypothetischen Linie spielten.

MAYO (1983, S. 847–848) bemerkte anderseits: «Ausserdem möchte ich die Stücke charakterisieren, welche mir wegen Morphologie und Grösse der Zähne eine Population darzustellen scheinen ... Obwohl diese Auswahl zugegebenermassen genau so willkürlich ist ...» Solche Hinweise sind in der Diskussion um *M. major* wiederholt zu finden. Demzufolge vermag die Verbergung dieser stetigen Aussagen des Autors zum besseren wissenschaftlichen Verständnis nichts beitragen. Das gleiche gilt, wenn einige «Populationen» für ungültig erklärt werden, wobei ich nie der Meinung war, dass der Lectotyp von *M. major* und die Morphotypen von La Déveze usw. dieselbe Population waren. Ja, hier werden die «dérrogations à certains principes scientifiques» ziemlich erreicht. Im weiteren wird von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 234) behauptet: «... et sept spécimens d'une troisième localité représentent une troisième espèce, nouvelle (*A. oensingensis*). Ce matériel supporte également une analyse biométrique, dans laquelle des coefficients de variations sont calculés pour deux spécimens (voir tableaux in MAYO 1983).» Die Nummer der Tabelle wird jedoch nicht zitiert. Aber Tabelle 12, welche die Masse der Exemplare von *R. oensingensis* MAYO 1983 enthält, hat keine statistische Anwendung. Durch diese Kritik erfahren wir auch, dass als VIANEY-LIAUD (1979, S. 165) wiederholt ihre Variations-Koeffizienten für nur zwei oder drei Stücke dargelegt hatte, sie die «Variabilität der Population» kalkulierte. Von MAYO wurde jedoch die Trennung von zwei isolierten Beobachtungen in bezug auf das provisorische Mittel numerisch gezeigt, um so die Bestimmung der theoretischen Verbreitung der Population dieser zwei Beobachtungen durch logarithmischen «Plots» zu erleichtern.

VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 934) werfen dem Autor vor, dass er eine neue Art, *R. muemliswilensis*, vorgeschlagen hat, welche «représentant chaque élément décrit n'excède pas le nombre 13 [obwohl VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986, S. 935, Fig. 5, 19 Exemplare erwähnen] et est le plus souvent compris entre 6 et 10. ... Malgré l'indigence du matériel, cet auteur prétend apprécier l'ensemble de la variation de l'espèce, tout morphologique que biométrique». Die Nummer der Exemplare, wo die Länge der M^{1-2} von Mümliswil-Hardberg messbar ist, ist jedoch 19 und nicht 13. Anderseits behaupten die Autoren (S. 928, Tf. 3): «Les coefficients de variation ne sont pris en compte que pour un nombre de mesures égal ou supérieur à 15.» Diesbezüglich sei zu erwähnen, dass der Variations-Koeffizient für eine minimale Kalkulierung auf 4 Exemplare geschätzt werden kann. Eine gute Schätzung kann mit 8 oder mehr Exemplaren erreicht werden. Der Vergleich der 5 Exemplare von Mümliswil-Hardberg mit den zwei von Oensingen-Ravellen mit Hilfe der Student-Probe für kleine Proben wird von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE ebenfalls kritisiert³⁾. Die Proben sind in der Tat klein, sie befinden sich jedoch oberhalb des Minimums. In diesem Zusammenhang ist zu sagen, dass die

³⁾ VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 934, Fussnote 4) behaupten, dass die Ergebnisse der Student-Probe falsch sind. Sie bemerken im weiteren, dass die Masse für die Sinuslänge (Alter 3 und 4) auf Tabelle 5 (MAYO 1983, S. 868) nicht mit den Angaben und Ergebnissen der Student-Probe – angegeben auf Tabelle 13 – übereinstimmen. Bezüglich solchen Bemerkungen könnte man folgern, dass sich in einer der beiden Tabellen ein Fehler eingeschlichen hat. VIANEY-LIAUD & LEGENDRE geben die Angaben der Tabelle 13 als falsch an, da diese ihre Hypothese nicht begünstigen. Die auf der Tabelle 13 angegebenen Daten sind aber korrekt. Trotz der Aufmerksamkeit, mit welcher

Student-Probe theoretisch für ein Minimum von 2 Exemplaren angewendet werden kann. Und wie vorher erwähnt, ist das empfehlenswerte Minimum mit 6 und ein guter Vergleich mit 12 oder mehr Exemplaren zu erreichen. Im gegebenen Fall erwies sich der Sicherheitskoeffizient mit 99 % als signifikant. Obwohl mir bewusst war, dass das mögliche Risiko bei einer kleinen Probe grösser ist, war ein solcher Test in meiner Arbeit (MAYO 1983) nur eine Angabe unter den vielen verschiedenartigen Daten. Es ist noch darauf hinzuweisen, dass sich das verglichene diagnostische Merkmal auf die von STEHLIN (1951, S. 80 und 254), LAVOCAT (1952, S. 56), HÜRZELER (1947, S. 4), THALER (1966, S. 51) und VIANEY-LIAUD (1973, S. 342 und 346, und 1979, S. 142) angegebene evolutive Tendenz der Archaeomyinae bezieht. Es handelt sich um die Tendenz zum lamellären oder «teniodonten» Zahnbau. MAYO (1983, S. 829 und 898, Fig. 54) anerkannte diese Tendenz und unterstrich den funktionellen Charakter des Verlustes und Erwerbes neuer diagnostischer Merkmale, welche in dieser Tendenz enthalten sind. Und einfach, um die Subjektivität solcher taxonomischer Entscheidungen wie «mehr teniodont als ...» oder «weniger teniodont als ...» (THALER 1966, S. 79 und VIANEY-LIAUD 1973, S. 340, 342 und 1979, S. 151 und 152) zu vermeiden, versuchte MAYO (1981, S. 1010, Fig. 1a–b und 1983, S. 832–833, 898, Fig. 54), bestimmte Etappen im evolutiven Prozess dieser Tendenz begrifflich zu beschreiben.

Die «Prinzipien» von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986

Die von MAYO (1983, S. 903 und 905, Fig. 55 und 56) und ENGESSER et al. (1984, S. 10, Tf. 1) vorgeschlagene biostratigraphische Zonierung für die Schweiz und Savoyens Molasse ist das Ergebnis einer mehrjährigen Arbeit. Die Ergebnisse sind noch nicht vollständig veröffentlicht. Für die Erstellung dieser Zonierung wurden neue Materialien – möglichst bevorzugend aus Profilen – sowohl aus alten als auch von vielen neuen Fundstellen gesammelt. Die in diesen Schichten belegten Faunen wurden unter sich verglichen. Meistens war ihre genaue stratigraphische Position in den Profilen und die Sedimentmächtigkeit, welche eine Schicht von der anderen trennt, bekannt. Auf diesen Grundvoraussetzungen fussen die vorgeschlagenen Linien der aufeinanderfolgenden Arten aus einem einzigen Becken. Diese biostratigraphische Abfolge ist viel zuverlässiger, als eine vermutete Entwicklungslinie einer Art, wobei eine Population aus Spanien belegt ist, eine andere aus Frankreich und eine dritte aus der Schweiz. Demzufolge erweist sich die Kritik von VIANEY-LIAUD, dass die Schlussfolgerungen «a priori» festgelegt seien, eher als eine Unzufriedenheit darüber, dass sich nicht sämtliche ihrer Ergebnisse (1973, 1976 und 1979) als haltbar und brauchbar erwiesen. Dies bezieht sich vor allem auf die Linien sukzessiver Arten mit einer weit auseinanderliegenden geographischen Verbreitung.

Meiner Ansicht nach besteht die Hauptursache des Irrtums von VIANEY-LIAUD (1972, 1976, 1979) im folgenden Anspruch: «Pour l’Oligocène moyen, les échelles biostratigraphiques sont basées en général sur l’étude des rongeurs, et les faunes que définissent les

diese Daten erarbeitet wurden, wurde jedoch ein Fehler in Tabelle 5 eingeführt. Statt 2,92 mm (Mass, welches auf der Umrechnungstabelle $\times 12$ entsprach) wurde 1,44 mm beobachtet (auf der Umrechnungstabelle $\times 25$ und entsprach der angewandten Vergrösserung nicht). Es handelt sich um folgenden Exemplare: UM: 2358 = 2,83; 2364 = 2,75; 2359 = 2,92; 2352 = 2,50 und 2253 = 2,67 von *R. muemliswilensis* und UM: 2196 = 2,28 und 2198 = 1,96 von *R. oensburgensis*. Für diese Note wiederholte ich die Rechnungen mit einem Computer, welche ich damals mit einem Taschenrechner vornahm, und die Ergebnisse stimmen überein (MAYO 1983, S. 868, Tabelle 13).

différents niveaux proviennent pour l'essentiel des gisements karstiques» (VIANEY-LIAUD & LEGENDRE 1986, S. 934). Eben darin besteht der Sinn der Analyse der vorher erwähnten methodischen Probleme, bezüglich der zitierten Meinung von MAYO (1983, S. 897): «... kann die Korrelation weit auseinanderliegenden Spaltenfüllungen zu beträchtlichen Irrtümern führen.» Auf den Figuren 3 und 4 werden einige Beispiele gezeigt, welche diese Behauptung bekräftigen.

Die von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 936) uns zugeschriebenen «dérogrations à certains principes scientifiques» werden folgendermassen belegt: «L'argumentation [von MAYO 1983 und von ENGESSER et al. 1984] est donc suivante. – Par principe [sic] les faunes de remplissages peuvent être mélangées.» Dies geschieht jedoch nicht aus Prinzip, sondern weil wir die Morphotypen, welche im Quercy in derselben Spaltenfüllung vorkommen, zusammen in der Molasse in aufeinanderliegenden Schichten finden.

Die Ausführungen von VIANEY-LIAUD & LEGENDRE (1986, S. 936) lauten im weiteren: «On ne peut donc tenir compte de la variabilité indiquée par les populations provenant de ce type de localités.» Was aber erklärt wurde, ist, dass dieses Material – und seine Variabilität – verglichen werden muss. Es wurde ausserdem bereits darauf hingewiesen, dass sämtliche Zähne von Archaeomyinae LAVOCAT, 1952 der Niveaus von Wynau-I, Aarwangen-1, Boningen und von anderen Niveaus nicht die grosse Variabilität der Materialien des Quercy zeigen. Die Morphotypen mit einer Synklinale II an den oberen Molaren finden sich nie mit denjenigen zusammen, welchen diese Synklinale fehlt. Die Fundstelle Fornant-6 weist z. B. den Morphotypen ohne Synklinale an den oberen Molaren (52 Zähne) auf, und den mit einer II Synklinale an sämtlichen gefundenen Prämolaren (18 Zähne). Biometrisch bedeutet dies, dass bei den Molaren die Synklinale II bei 100% der Population nicht vorhanden ist. Im weiteren schreiben die Autoren (1986, S. 936), dass MAYO (1983) zeigen will, «... que les schémas évolutifs admis dans les lignées guides de rongeurs (les Archaeomyinae en l'occurrence) sont erronés». Nein, MAYO (1980, S. 1104, Fig. 6; 1982, S. 699, 700–701, Fig. 1 und S. 702, Fig. 3; 1983, S. 829) wollte nicht beweisen, dass die evolutiven Schemata der Linien aufeinanderfolgender Arten der Archaeomyidae falsch seien, sondern er bewies die grosse Unwahrscheinlichkeit, dass der Erwerb, Verlust und Neuerwerb der diagnostischen Merkmale sich so vollzogen hat, wie VIANEY-LIAUD (1979) sich das vorstellt. Um so mehr, als sämtliche Autoren, die sich mit dieser Gruppe befassten – von STEHLIN an die besagte Autorin inbegriffen –, darauf hingewiesen haben, dass die evolutive Tendenz dieser Gruppe in Richtung lamellärer Zahnstruktur geht.

Die Taxa *Monarchaeomys eomajor* MAYO 1983 und *Rhombarchaeomys paraoensis-*
gensis MAYO 1983 dienen als Bindeglieder der Aufstellung hypothetischer phylogenetischer Linien von aufeinanderfolgenden Arten. Sie repräsentieren zweifelsohne zwei Morphotypen, jedoch mit wesentlich primitiveren Merkmalen als die bekannten jüngeren Populationen der verwandten Arten: *M. major* SCHLOSSER 1884 und *R. oensingensis* MAYO 1983⁴⁾. Die Datierung dieser Arten wurde von MAYO (1983) nie beabsichtigt. Er schlug nur auf Grund des evolutiven Grades vor, zwischen welche Referenzniveaus sie zu

⁴⁾ VIANEY-LIAUD & LEGENDRE behaupten: «Afin de remettre en vigueur cette ancienne espèce, N. Mayo envisage de désigner un néotype.» Die Autoren beziehen sich auf *M. chinchilloides* (GERVAIS). MAYO (1981, S. 1016 und 1983, S. 851) bezeichnete jedoch keinen Neotyp, sondern bemerkte, dass es in der «Zukunft ... und wenn inzwischen der Lectotyp nicht wieder aufgetaucht sein sollte, wäre ein Neotyp vorzuschlagen».

Stratifizierte Fundstellen der schweizer Molasse		Spaltenfüllungen Pech Desse und Pech du Fraysse
Fornant - 6		
Boningen		
Aarwangen I		
Wynau - I		

Fig. 3. Vergleich der Morphotypen von Archaeomyinae, gefunden in den stratifizierten Schichten (Referenzniveaus) der Molasse der Schweiz und Savoyens, mit denjenigen aus der Karstspalte von Pech du Fraysse (Quercy). Die aufeinanderfolgenden Arten der Archaeomyinae von Wynau-I, Aarwangen-1 und Boningen zeigen in der Schweizer Molasse verschiedene Größen und evolutive Grade auf. In der Karstspalte von Pech du Fraysse sind die selben Exemplare mit der gleichen Größe und mit dem gleichen evolutiven Grad zusammen aufzufinden. Der Morphotyp von der Kolonne von Pech du Fraysse – auf dem Niveau von Fornant-6 – erscheint nicht auf diesem letzteren stratigraphischen Niveau. Der Morphotyp von Fornant-6 erscheint jedoch in der Karstspalte von Pech du Fraysse. Beide Morphotypen weisen nicht nur verschiedene Abnutzungsstadien auf sondern auch verschiedene evolutive Grade. Die IV Synklinale der Art von Fornant-6 erscheint – abgesehen vom Abnutzungsstadium – immer mehr lamelliert.

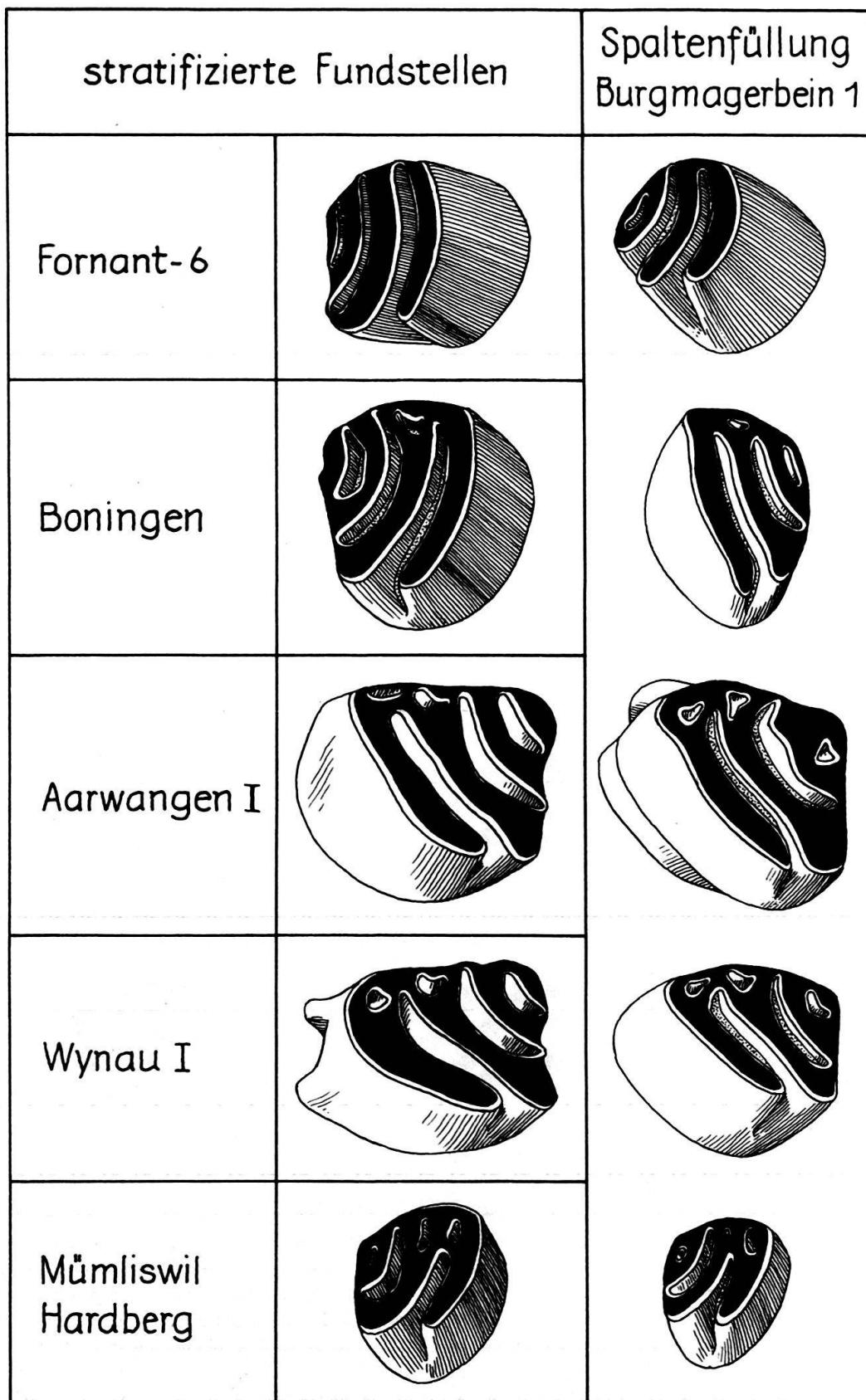


Fig. 4. Vergleich der Arten von Theridomyidae, welche in den Schichten der Molasse der Schweiz und Savoyens getrennt auftreten und in der Karstspalte von Burgmagerbein-1 (Deutschland) zusammen zu finden sind.

liegen kommen. Es ist sicher, dass alle diese Daten zusammen solide Argumente gegen die von VIANEY-LIAUD angenommenen Linien aufeinanderfolgender Arten darstellen. Dies sind also unser «abus scientifique», die «typologischen taxonomischen Methoden des XIX. Jahrhunderts», das «Ignorer ou biaiser la variabilité»; «omettre les travaux récents sur les nouvelles faunes de Quercy» [natürlich diejenigen von VIANEY-LIAUD 1972, 1973, 1976 und 1979] und das «proposer une échelle biostratigraphique personnelle» [und nicht diejenige von VIANEY-LIAUD 1979]; «denier la valeur ... des travaux afférents, sur la base d'une «conviction personnelle»».

Trotz diesen «Mängeln» konnte aber klar begründet werden, dass folgende Schlussfolgerungen richtig sind: 1. Die von VIANEY-LIAUD (1979) aufgestellten Linien aufeinanderfolgender Arten haben keine biologische Basis. 2. Die von dieser Autorin erstellte biostratigraphische Zonierung – vor allem auf Grund der Theridomyidae aus Spaltenfüllungen des Quercy – kann im Molassebecken der Schweiz und Savoyens nicht verwendet werden. Ich bezweifle auch, dass sie in irgendeinem anderen Becken zu gebrauchen ist. 3. Die Spaltenfüllungen des Quercy (La Plante-2, Rigal-Jouet, Pech Desse, Pech du Fraysse und Mas de Pauffié) repräsentieren – verglichen mit Schichten des Beckens der Schweiz und Savoyens – eine Faunenmischung von unterschiedlichem geologischem Alter.

LITERATURVERZEICHNIS

- ENGESSER, B. (1982): Le plus grand représentant du genre *Eomys* (Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène de l'Europe: *Eomys huerzeleri* nov. sp. – *Geobios* 15/2, 261–266.
- ENGESSER, B., HÜRZELER, J., & MAYO, N. A. (1986): Die Säugetiere des Talentprofils. Provisorische Faunen-Listen und Alterbestimmungen. – Schweiz. paläont. Ges. Exk. vom 27. April 1986, 7.
- ENGESSER, B., MAYO, N. A., & WEIDMANN, M. (1984): Nouveaux gisements de mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. – *Mém. suisses Paléont.* 107, 1–39.
- LAVOCAT, R. (1952): Révision de la faune de Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. – *Sci. et Avenir*, Paris.
- MAYO, N. A. (1980): Die Archaeomyinae LAVOCAT 1952 (Rodentia: Mammalia) von Oensingen und Mümliswil (Oberoligozän) im Zusammenhang mit der stratigraphischen Einstufung dieser beiden Fundstellen. – *Eclogae geol. Helv.* 73/3, 1095–1107.
- (1981): Das Problem der oberoligozänen Nagetierart *Archaeomys chinchilloides* Gervais 1848 (Mammalia). – *Eclogae geol. Helv.* 74/3, 1007–1026.
- (1982): Bemerkungen zur Systematik und Evolution einiger Theridomyidae und Cricetidae (Rodentia, Mammalia) des Oligozäns: Antwort an M. Vianey-Liaud. – *Eclogae geol. Helv.* 75/3, 697–719.
- (1983): Neue Archaeomyinae LAVOCAT 1952 (Rodentia, Mammalia) der Schweizer Molasse. Biostratigraphie und Evolution. – *Eclogae geol. Helv.* 76/3, 827–910.
- SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs. – *Paleontographica* 31, 1–143.
- SIMPSON, G. G. (1961): *Principles of Animal Taxonomy*. – New York, Columbia Univ. Press.
- SIMPSON, G. G., ROE, A., & LEWONTIN, R. C. (1960): *Quantitative Zoology*. – New York, Harcourt & Brace.
- STEHLIN, H. G., SCHÄUB, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. paläont. Abh. 67, 1–385.
- THALER, L., (1965): Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. – C. R. Séance Soc. géol. France 4, 118.
- (1966): Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du tertiaire d'Europe. – *Mém. Mus. Hist. natl. (Paris)* (C) 17, 1–295.
- VIANEY-LIAUD, M. (1972): Contribution à l'étude des Cricetidés Oligocènes d'Europe Occidentale. – *Paleovertebrata* 5, 1–144.
- (1973): L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. – *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris* (3), 98, 295–371 (1972).

- (1976): Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyiadea) de l'Eocène Supérieur à l'Oligocène Supérieur en Europe occidentale. — *Paleovertebrata* 7/1–2, 1–115.
 - (1977): Nouveaux Thridomyinae du Paléogène d'Europe occidentale. — *C. R. Acad. Sci. (Paris) (D)* 284, 1277–1280.
 - (1979): Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. — *Paleontographica (A)* 166/4–6, 135–236.
 - (1982): Observations à la note de N. MAYO (1980) sur les Archaeomyinae de Oensingen et Mümliswil (Oligocène de la molasse suisse). — *Eclogae geol. Helv.* 75/3, 689–696.
- VIANEY-LIAUD, M., & LEGENDRE S. (1986): Les faunes des phosphorites du Quercy: Principes méthodologiques en paléontologie des mammifères; homogénéité chronologique des gisements de mammifères fossiles. — *Eclogae geol. Helv.* 79/3, 917–944.

Manuskript eingegangen und angenommen am 3. September 1987