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

Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 16 53—64 München, 25. 10. 1976

Die Entwicklung der Lemminge der zentralen und östlichen Paläarktis im Pleistozän

Von Alexander Agadjanian[1])

Mit 4 Abbildungen

Zusammenfassung

Fünf Fundstellen in der UdSSR belegen die Entwicklung der Dicrostonychini, Lemmini und Lagurini während des Mindel, Riß I, Riß II und Würm. Bei den Dicrostonychini lassen 4 einander ablösende Morphotypen eine zunehmende Komplizierung des Kronenbaues von M_1, M^1—M^3 erkennen. *Lemmus* dagegen verhält sich im Zahnbau konservativ. Auch die Lagurini zeigen eine rasche Folge verschiedener Morphotypen (M_1 und M^3), die hier nur kurz berührt wird. Ökologische Ursachen für die verschiedene Evolutionsgeschwindigkeit werden diskutiert.

Summary

Dicrostonychini, Lemmini and Lagurini from five sites in the USSR show the evolution of these tribes during the Mindel, Riß I, Riß II and Würm ages. Four morphotypes replacing one another exhibit an increasing complication of the crown pattern of M_1, M^1—M^3 in the Dicrostonychini. On the contrary the teeth of *Lemmus* rest conservative. The quick sequence of different morphotypes in the Lagurini (M_1 and M^3) is only mentioned shortly here. Ecological reasons for the different evolutionary rates are discussed.

Inhalt

1. Einleitung 54
2. Die Lemmingfaunen auf dem Gebiet der Sowjetunion 54
3. Die Evolution der einzelnen Vertreter der Lemmingfaunen im Pleistozän . . . 59
3.1 Die Entwicklung der Dicrostonychini 59
3.2 Die Entwicklung des Tribus Lemmini 62
3.3 Die Entwicklung des Tribus Lagurini 63
4. Folgerungen 63

---

[1]) Dr. A. Agadjanian, Staatliche Universität, Moskau; z. Zt. Stipendiat des DAAD am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, Richard-Wagner-Str. 10, 8000 München 2.

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

1. Einleitung

Die Interpretation der Ökologie fossiler Nagetiere ist nicht immer zuverlässig und je älter, desto unzuverlässiger sind unsere Vorstellungen über die ökologischen Bedürfnisse dieser Tiere. Die Rekonstruktion von Klimazonen (CHALINE, 1972 u. a.) auf Grund der Faunenspektren ist daher nicht in jedem Fall genau. Eine bessere Deutung von Fundstellen und ihrer Fauna ergibt sich wohl durch die kombinierte Anwendung verschiedener Methoden. Neben der säugetierpaläontologischen müssen paläobotanische, geomorphologische und sedimentologische Untersuchungen durchgeführt werden. Auch die absolute Alterbestimmung kann wertvolle Beiträge leisten. Auf dem Gebiet der Sowjetunion liegen praktisch alle untersuchten Fundorte nicht in Karsthöhlen, sondern in Flußterrassen, Seeschichten, Fossilböden und Lössen. Das erlaubt uns, jede Fundstelle einer bestimmten Bildungsetappe der geomorphologischen Strukturen zuzuordnen. Das ergibt die Möglichkeit, die Entwicklungsgeschichte der Fauna mit der Geschichte der Sedimentation zu korrelieren, was eine große Bedeutung sowohl für die Stratigraphie der Ablagerungen, als auch für das Verstehen der Hauptetappen bei der Entwicklung der Säugetiere hat. Das weiter unten dargestellte Material über die Lemmingfaunen in der zweiten Hälfte des Pleistozäns ist zum großen Teil durch Mitarbeiter des Lehrstuhles für Paläogeographie der Moskauer Staatlichen Universität unter Leiter des Mitgliedes der Akademie Prof. K. K. MARKOV gewonnen worden.

2. Die Lemmingfaunen auf dem Gebiet der Sowjetunion

Die älteste Lemmingfauna der östlichen Paläarktik wurde in der Niederung von Kolyma gefunden (SHER, 1967, 1971). Hier ist aus den Ablagerungen der Oljor-Folge eine reiche Fauna von Säugetieren bekannt. Ihr charakteristischster Vertreter ist das Pferd der Untergattung *Plesippus*, ähnlich *Equus süssenbornensis*, allgemein häufig ist der Moschusochse der Gattung *Praeovibos*, typisch auch der breitstirnige Elch (*Alces latifrons*-Gruppe). Interessant ist der Fund von *Soergelia*, deren Areal sich nach der heutigen Kenntnis von Europa über Westsibirien bis nach Chukotka erstreckt. Der Elefant, der in dieser Schicht gefunden wurde, gehört zu der *Mammuthus trogontherium-wüsti*-Gruppe. In den Ablagerungen der Oljor-Folge wurden auch zahlreiche Reste von Kleinsäugetieren gefunden. Zu den letzteren gehören Lemminge, die durch die Gruppen Lemmini und Dicrostonychini vertreten sind. Der Vertreter der Gattung *Lemmus* unterscheidet sich sehr geringfügig von der jetzigen *Lemmus obensis*-Gruppe. Der Huflemming (Halsbandlemming) dagegen hat eine sehr primitive Zahnstruktur, die es ermöglicht, ihn der Gattung *Praedicrostonyx* zuzuteilen. Die Wühlmäuse sind durch zahnwurzellose Formen vertreten. Eine davon erinnert an die europäische Gattung *Allophaiomys*. Außerdem wurde ein typischer Vertreter der europäischen Mindel-Zeit gefunden, nämlich der Biber *Trogontherium cuvieri* FISCHER.

Eine große Anzahl von Makroresten, Pollen und Sporen der Pflanzen der Oljor-Folge weist auf einen Bewuchs hin, der sich vom heutigen wenig unterscheidet. Von 60 Pflanzenarten sind nur einige Arten von *Potamogeton* und *Ceratophyllum* in der Arktik unbekannt (SHER, 1971). Nach Holzresten wurde die Lärche, die Weide und die Birke bestimmt. Diese Tatsache und eine Reihe anderer Fakten bezeugen,

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

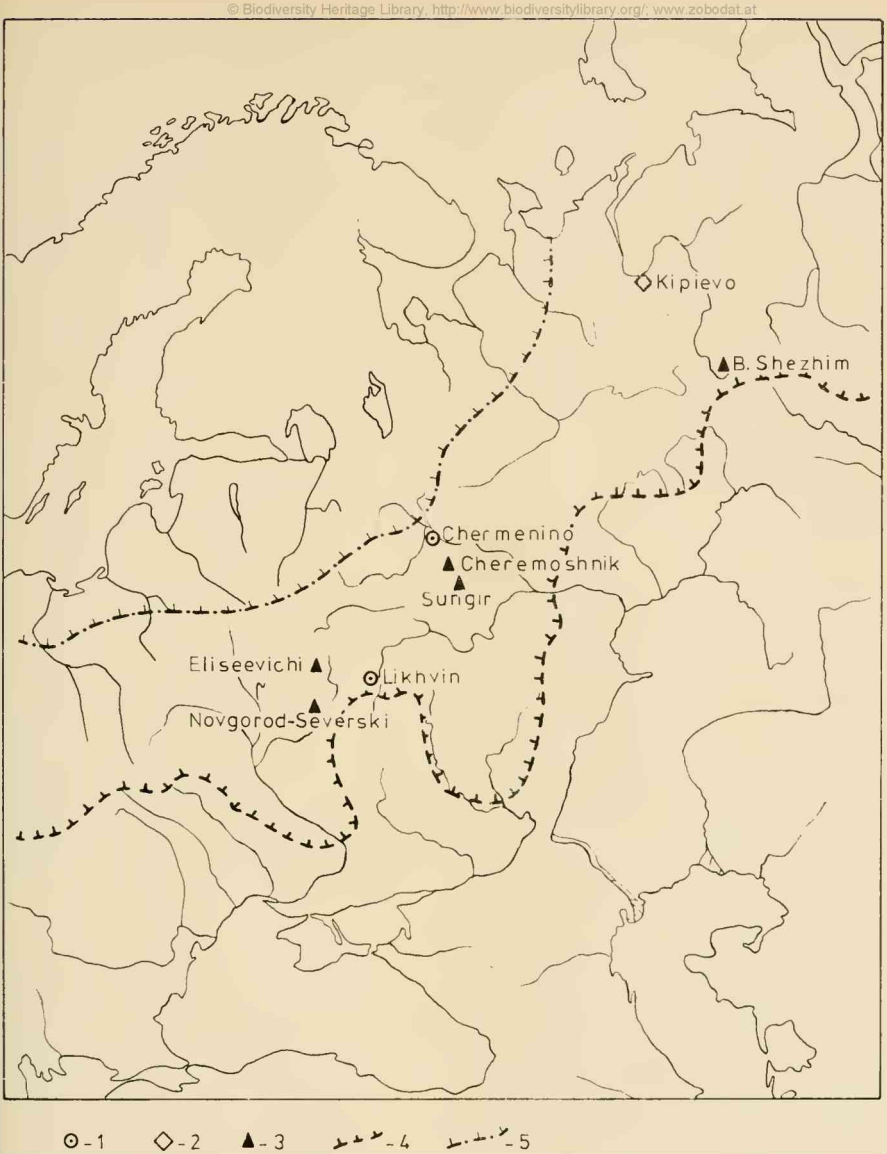

Abb. 1: Die wichtigsten Fundstellen der Lemmingfauna in der Russischen Ebene. — 1. Fundstellen des Riß I, 2. Fundstellen des Riß II, 3. Fundstellen des Würm, 4. Weitester Vorstoß des Eises der Riß I — Eiszeit, 5. Weitester Vorstoß des Eises der Würm-Eiszeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
daß schon die älteste, bisher bekannte Lemmingfauna der Paläarktis unter Umweltbedingungen existierte, die der jetzigen Tundra nahestehen. Ihr Alter gehört zur Mindel-Zeit.

Lemmingfaunen aus der ersten Hälfte des mittleren Pleistozäns (Riß I) sind von drei Punkten auf dem Gebiet der Sowjetunion bekannt (Abb. 1). Die reichste Fundstelle befindet sich in den Schichten des Stratotyp-Profils der Likhvin-Zeit an der Oka nahe der Stadt Chekalin im Gebiet von Tula. Die Knochen der Kleinsäugetiere befinden sich hier direkt in den fluvioglazialen Ablagerungen unter der Moräne des Riß I (Abb. 2). Im ganzen hat man mehr als 530 Zähne gesammelt, 85% davon gehören Lemmingen an. Der *Lemmus* unterscheidet sich geringfügig von dem heutigen *Lemmus sibiricus*. Der Huflemming ist durch *Dicrostonyx simplicior* FEJFAR vertreten. Er wurde von FEJFAR als zum Mindel gehörig aus Höhlenfaunen der Tschechoslowakei beschrieben. Ein entsprechender Huflemming wurde von HELLER aus der oberen Mittelterrasse des Rheins gefunden (FEJFAR, 1966; HELLER, BRUNNACKER, 1966).

Außer den Lemmingen gibt es in der Zusammensetzung der Fauna unter der Moräne bei der Stadt Chekalin gewöhnlich Wühlmäuse der Gattung *Microtus: M. oeconomus* und *M. (Stenocranius) gregalis*. Manchmal trifft man den Pfeifhasen, den Ziesel und den Steppenlemming, *Lagurus*. Waldarten sind nicht vertreten.

In den Ablagerungen mit Knochenresten ist das Vorhandensein von unbeständigen Mineralien charakteristisch. Im Spektrum der Pollen und der Sporen dominieren Moose, Flechten, Moosgras (z. B. Wollgras, *Eriophorum*), *Carex*, Gramineen und andere. Auch die Zwergbirke (*Betula* sec. *Nana*) und die Weide kommen vor. Ein typischer Vertreter der arktischen Flora — *Sellaginella sibirica* wurde entdeckt. Nach der Thermolumineszenzmethode wurde das Alter der Ablagerungen auf ein Intervall von 250 000—300 000 Jahre festgelegt. Der ganze Datenkomplex bezeugt, daß auf dem Gebiet des Zentralen Teils der Russischen Ebene in der ersten Hälfte des mittleren Pleistozän (Riß I) eine besondere Landschaft mit Tundragewächsen existierte, in der die weitere Evolution der Lemmingfauna stattfand. Analoge Daten erhielt man durch die Resultate bei der Erforschung des Profils von Chermenino im Gebiet von Jaroslavl und des Profils von Mamontova gora am Aldan-Fluß im Zentralen Jakutien (AGADJANIAN, BOIARSKAIA, 1968; AGADJANIAN, 1973).

In letzter Zeit hat man zahlreiche Daten über Lemmingfaunen der zweiten Hälfte des mittleren Pleistozäns gesammelt. Das Material wurde von GUSLIZER im Tal der Pechora gefunden (Abb. 1). Dabei fand man Knochenmaterial in zwei Schichten. Die eine liegt unter einer Moräne des Riß II, die andere darüber. In beiden Fällen herrschen in der Zusammensetzung der Fauna Lemminge der Art *Lemmus* cf. *sibiricus* KERR. und *Dicrostonyx* vor. Der letztere nimmt nach der Bezahnung eine Zwischenstellung zwischen dem altrissischen *Dicrostonyx simplicior* FEJFAR und dem würmischen *Dicrostonyx henseli* HINTON ein (AGADJANIAN, ISAICHEV, 1975).

Die Fundstellen der Lemmingfaunen des Jungpleistozän sind zahlreich und auf dem Gebiet der Sowjetunion und besonders der Russischen Ebene gut erforscht. Ein großer Teil davon wird den Siedlungen des paläolithischen Menschen zugeschrieben. Eine genaue Beschreibung dieses Materials wurde von PIDOPLICHKO gegeben. In neuerer Zeit entdeckte man eine ganze Reihe von Fundstellen dieser Fauna in den Terrassenablagerungen im Becken des Sees Nero im Gebiet von Jaroslavl (AGAD-

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

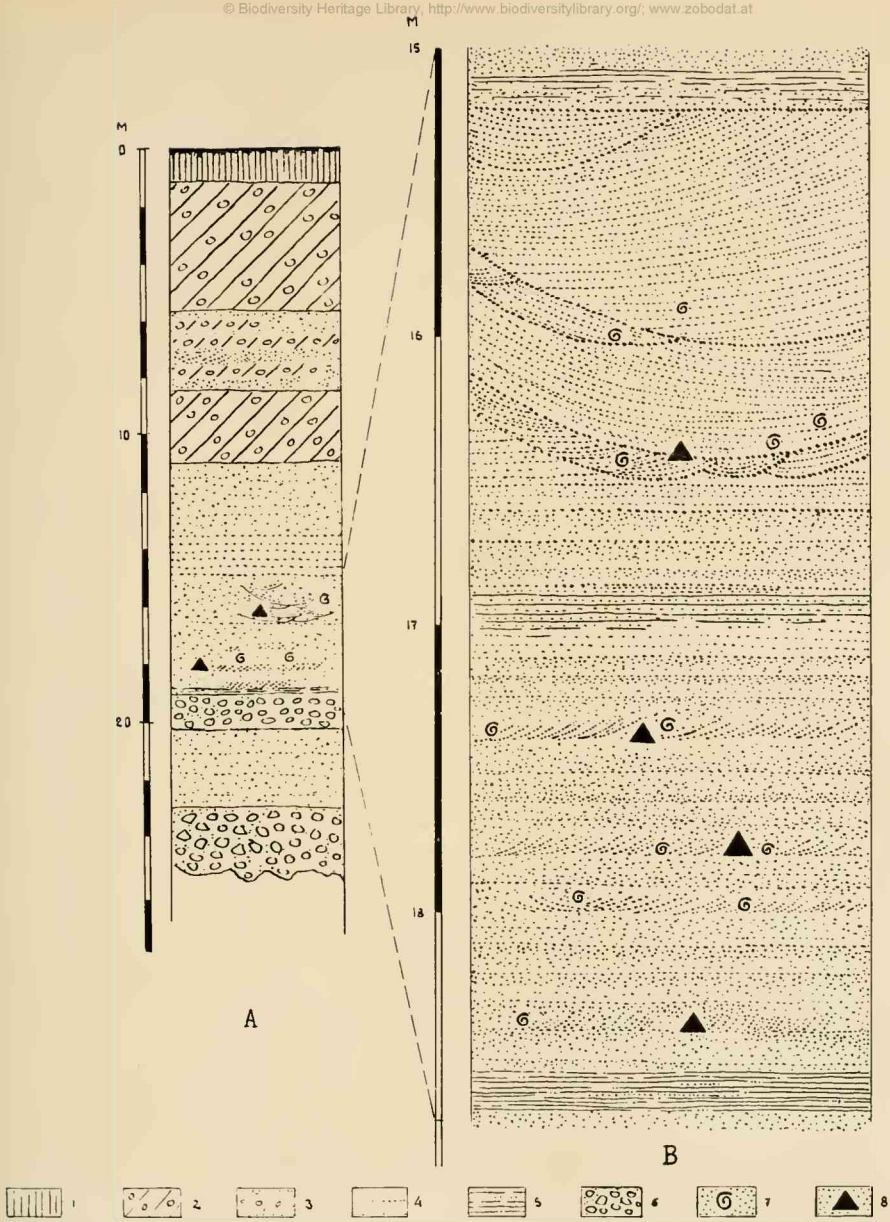

Abb. 2: Das Profil von Likhvin (südlicher Teil). A. Gesamtprofil, B. die knochenführenden Schichten. — 1. Lößlehm, 2. Moränen des Dnepr- (= Riß) Stadiums, 3. Sande und Lehme innerhalb der Moräne, 4. Sande, 5. horizontal geschichtete Schluffsande, 6. Schotter, 7. Molluskenschalen, 8. Knochen von Kleinsäugern der Tundra.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
JANIAN, 1972, 1973). Hier gibt es knochenhaltige fluvioglaziale Sande und Lehmböden des Würm. Sie sind auf typischen Torfböden der Mikulino (= Eem)-Zeit abgelagert, deren Sporen- und Pollenspektrum gut erforscht ist (MOSKVITIN, 1967, GORLOVA, 1968). Beurteilt man die Sporen- und Pollendiagramme der höhergelegenen knochenhaltigen Schichten, so herrschten Moose, Flechten, verschiedene Arten von *Carex*, Gramineen, *Ephedra* und andere vor. Gewöhnlich waren die Zwergbirke, die Weide und die Erle vertreten. Die gesammelte Menge der Knochenreste betrug ungefähr 300 Exemplare. Mehr als die Hälfte davon besteht aus Zähnen des Huflemmings, *Dicrostonyx henseli* HINT. In der Fauna findet man auch *Lemmus cf. sibiricus* KERR., *Microtus (Stenocranius) gregalis* PALL., *Lagurus sp.*, *Citellus sp.* und andere. Diese Fakten bezeugen das Vorhandensein von Tundra-Steppen-Biozänosen im Gebiet von Jaroslavl im Jungpleistozän.

In neuerer Zeit gibt es, wie man weiß, ausführliche Literatur über die Lemmingfaunen des Spätpleistozäns. Erinnern wir an die Arbeiten von NEHRING, HINTON, HELLER, ZHUKOV, PIDOPLICHKO, JANOSSY, KOWALSKI und andere. Heute vervollständigen sich diese Arbeiten durch die Erkenntnisse von vielen sowjetischen Paläontologen (VANGENGEIM, 1961, SHER, 1971, u. a.). Alle diese Daten geben einen Überblick über Tundrasteppenzonen des Jungpleistozäns und bestimmen ihre Grenzen. In diesem Areal kann man einige Bezirke aus dem riesigen Gebiet der Paläarktis von Großbritannien bis Chukotka herausnehmen. Es ergibt sich die Möglichkeit ihre Struktur herauszustellen, die Unterschiede zwischen den nördlichen und den südlichen Teilen der Tundrasteppen zu zeigen, was uns ermöglicht den Verlauf ihrer Bildung zu verstehen.

Die Lebensbedingungen der heutigen Lemmingfauna sind gut bekannt. Viele skandinavische, sowjetische, amerikanische und kanadische Wissenschaftler haben darüber Arbeiten abgefaßt. Es ist daher lediglich nötig auf einem wichtigen Punkt zu verweilen, der sofort ins Auge fällt, wenn man sich mit den Biozänosen der jetzigen Tundra beschäftigt: ihre typischen Bewohner sind stenobiont und stenophag. *Lemmus* zum Beispiel, bewohnt immer die Niederungen und feuchten, von Moos bedeckten Teile des Reliefs. Seine Hauptnahrung besteht aus Moos und Flechten *Dicrostonyx* dagegen bewohnt die erhöhten von Büschen bewachsenen Flächen. Seine Hauptnahrung besteht aus Zweigen und Wurzeln der Zwergweide. Der Ziesel — *Urocitellus parri* — wird hauptsächlich auf den Terrassenhängen und Flußbänken angetroffen. Hier trägt die Wasser- und Winderosion ständig die moosbewachsene Oberfläche ab. Es treten Sand und Gerölle hervor, darauf setzen sich Gramineen und andere Steppengräser fest. Beim Wegbleiben einer ständigen Erosion werden die Gräser von Moos und Flechten verdrängt, was das Leben für einen Ziesel unmöglich macht. Die Grundnahrung des Ziesels sind die grünen Teile, Samen und Zwiebelchen der Gramineen. *Microtus oeconomus* bewohnt hauptsächlich die Flächen mit Wollgrasbewuchs. Die aufgeführten Fakten beweisen, daß, obwohl typische praktisch verschiedene Nager in einer einzigen Biozönose der Tundra leben, sie doch verschiedene, streng abgegrenzte ökologische Nischen bewohnen. Das letztere spiegelt offensichtlich die Geschichte der Entstehungen der Tundrabiozönose im Ganzen wieder. Zahlreiche Publikationen sowjetischer und amerikanischer Fachleute, ebenso wie persönliche Beobachtungen des Autors in Jakutien und auf Chukotka zeigen, daß für die nördlichen Gebiete der Paläarktis und Alaskas die Zusammenstellung von Tundra- und Steppenbiotopen sehr charakteristisch ist. Das erlaubt die Schlußfolgerung, daß im Holzän bei Wiederherstellung der Waldzone

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
die Tundrasteppe nicht völlig verschwunden ist. Wie ein Relikt hat sie sich auf einigen Gebieten des östlichen Sibiriens und auf Alaska erhalten.

Die vorangegangenen Tatsachen führen zu folgenden Schlußfolgerungen:

Die Biozönosen der Tundra haben mindestens Prämindel-Alter.

Die Grenzen und Flächen der Tundra und Tundrasteppe wechselten oft im Verlauf des Quartärs.

Auf dem Höhepunkt ihrer „Transgression" vereinigte sich die Tundra mit der Steppe und bildete dabei einen Komplex der Tundrensteppe.

Die Entwicklungsgeschichte der Tundrabiozönosen ist sehr schwierig infolge der vielen Umschichtungen in Zeit und Raum.

3. Die Evolution der einzelnen Vertreter der Lemmingfaunen im Pleistozän

3.1 Die Entwicklung der Dicrostonychini

Das interessanteste Material gibt es zur Evolution des Huflemmings. Die Untersuchung der Bezahnung der heutigen und fossilen Lemminge gestattet es, einige Etappen der Entwicklung dieser Gruppe auszusondern (Abb. 3, 4).

Der älteste ist *Praedicrostonyx hopkinsi*, den man aus Ablagerungen des Cape-Deceit aus Alaska kennt. Erinnern wir uns, daß hier zusammen mit den Resten des Lemmings Zähne von *Pliomys* gefunden wurden (Guthrie, Matthew, 1971). Die Zähne des genannten Lemmings haben einen sehr einfachen Bau. Die oberen Molaren von *Praedicrostonyx hopkinsi* unterscheiden sich praktisch nicht von den Zähnen der archaischen Wühlmäuse *Microtus*. Der Zahnapparat im Ganzen hat noch nicht die spezifischen Zeichen der Gattung *Dicrostonyx*. Das Alter dieses Lemmings entspricht wahrscheinlich dem Alt-Mindel.

Etwas weiter entwickelt sehen die Zähne aus dem oberen Teil der Ablagerungen der Oljor-Folge aus. Die oberen Zähne M^1 und M^2 entwickeln in ihrem hinteren Teil kleine Vorsprünge, die sich bei den jüngeren Vertretern der Gattung in zusätzliche Prismen umwandeln. Diese Gattung existierte im Mindel (Abb. 3; 4).

Die Alt-Dnepr'sche Etappe (Riß I) der Entwicklung ist kenntlich durch Lemminge der *Dicrostonyx simplicior*-Gruppe. Das charakteristischste Zeichen für die Zähne dieses Lemmings ist der Bau von M^1 und M^2. Diese Zähne sind übrigens, genau wie die anderen, den Zähnen des *Dicrostonyx hudsonius* sehr ähnlich. Einen analogen Bau haben die Zähne aus den Ablagerungen der Höhle C 718 in der Tschechoslowakei, aus der oberen Mittelterrasse des Rheins, aus fluvioglazialen Ablagerungen der Russischen Ebene an der Oka und Wolga, aus Ablagerungen der Mamontova gora in Jakutien.

Man kann annehmen, daß *Dicrostonyx simplicior* Fejfar in der Zeit des Alt-Riß die ganze Tundra-Zone von Europa über Sibirien und Alaska bis zur Atlantikküste von Nordamerika bewohnte. Heute hat er sich nur als Relikt — *Dicrostonyx hudsonius* — auf der Halbinsel von Labrador erhalten. Irgendwelche Abweichungen im Bau der Zähne M^1 und M^2 kann man an Hand des vorhandenen Materials nicht erkennen. An den übrigen Zähnen kann man nur geringe Abweichungen im Bau der Emailleschlingen feststellen. Dabei lassen sich neben den einfachsten, nämlich den archaischen, auch progressivere Morphotypen feststellen.

Die Etappe, die der Epoche Riß II entspricht, ist charakterisiert durch das erste

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

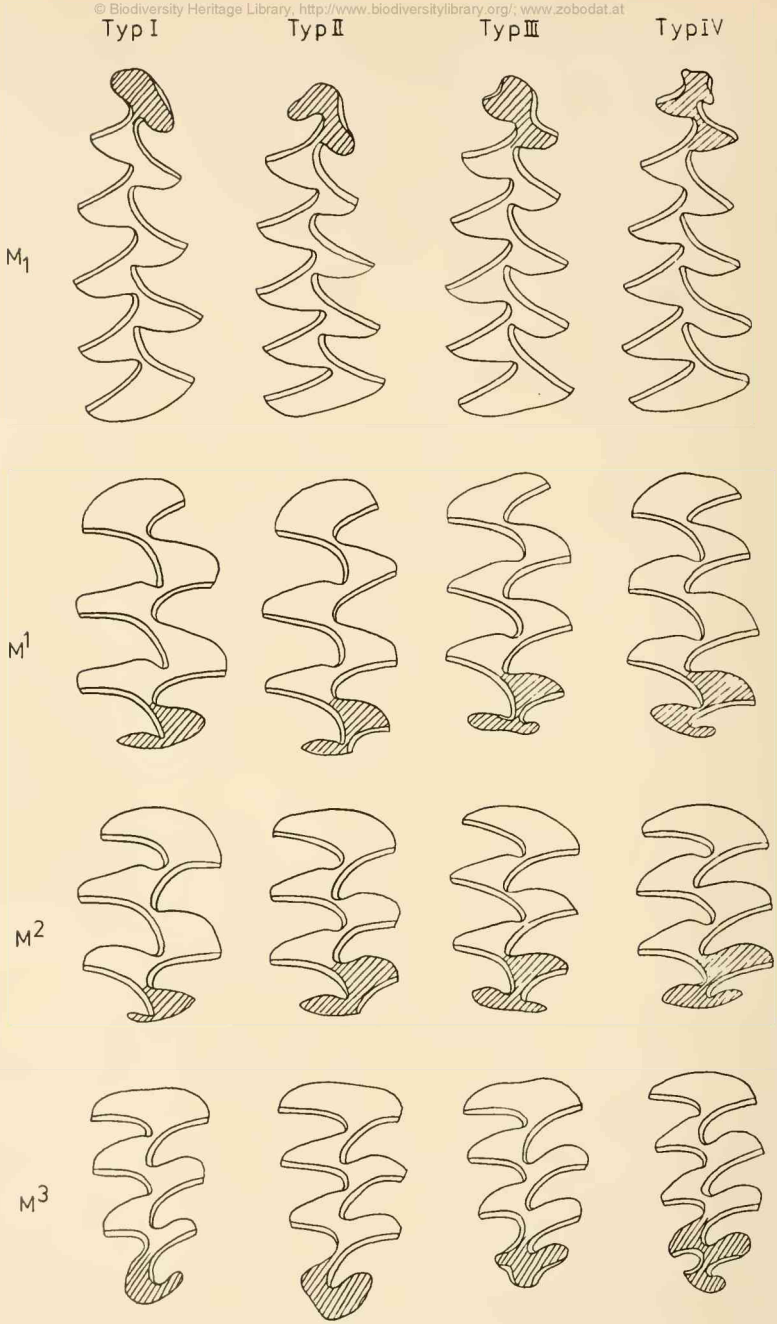

Abb. 3: Die wichtigsten Zahnmorphotypen von *Dicrostonyx* in der zweiten Hälfte des Pleistozäns.

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

Auftreten von M^1 und M^2 des Morphotyps, der *Dicrostonyx henseli* entspricht. Es ist wahr, daß es im unteren knochenhaltigen Teil des Profils von Kipievo an der Pechora erst 10—15 % davon gibt. Jedoch in den oberen knochenhaltigen Schichten dieses Profils, das dem Ende der Epoche Riß II entspricht, herrscht dieser Morphotyp schon vor — 75 %. In den bezeichneten Ablagerungen taucht ein neuer Morphotyp von M^1 und M^2 auf, der später für *Dicrostonyx torquatus* charakteristisch ist, aber hier erst in kleineren Mengen von 10—20 % zu finden ist. Ein ähnliches Bild bieten auch die anderen Zähne.

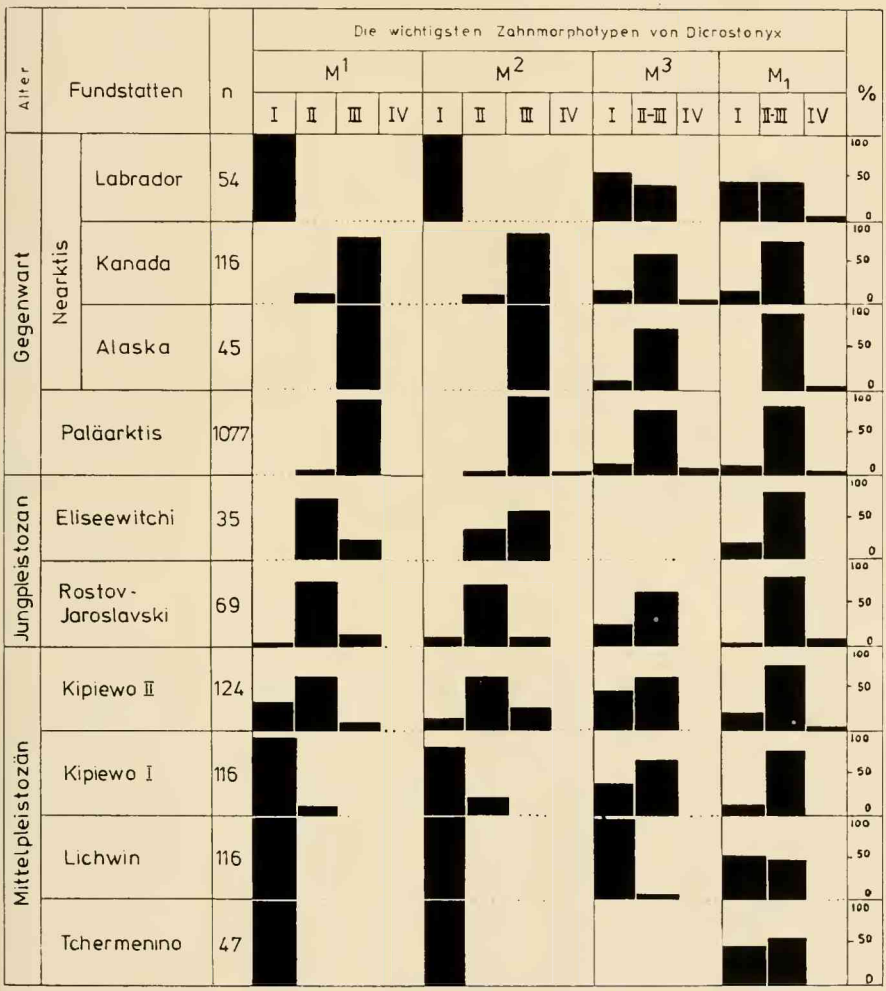

Abb. 4: Die Mengenverhältnisse der Morphotypen verschiedener Zähne von *Dicrostonyx* in der zweiten Hälfte des Pleistozäns.

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

In den Ablagerungen des Jung-Pleistozäns herrscht der Typ des *Dicrostonyx henseli* HINTON vor. Er unterscheidet sich sehr wenig von den typischen Zähnen von *Dicrostonyx torquatus,* hat aber noch keinen gut ausgebildeten inneren Vorsprung des zusätzlichen Prismas. Durch zahlreiches Material aus den Terrassenablagerungen und paläolithischen Siedlungen kann man verfolgen, wie sich die Menge dieses Morphotyps von 75 % von Anfang der Würm auf 30 % am Ende reduziert. Es findet eine Vermehrung der fortschrittlichen Morphotypen auch unter anderen Zähnen statt (Abb. 3; 4).

Die jetzigen Populationen des *Dicrostonyx torquatus* zeichnen sich durch eine absolute Vorherrschaft (80—90 %) des Morphotyps von M^1 und M^2 aus, der in der frühen Würmzeit nicht mehr als 15 % darstellte. Außerdem taucht eine völlig neue, sehr komplizierte Variante des Zahnbaus auf, der man früher überhaupt nicht begegnet. Eine Ausnahme stellt *Dicrostonyx hudsonius* dar, der einen Zahnbau ähnlich dem *Dicrostonyx simplicior* hat. Unterschiede im Bau der Zähne von *D. torquatus* im übrigen Teil von Kanada, Alaska und der Paläarktis kann man an Hand unseres Materials nicht feststellen. Bedauerlicherweise ist dieses Bild, das auf den ersten Blick so einfach aussieht, bedeutend komplizierter, wie die neuesten karyologischen Forschungen zeigen. Innerhalb des amerikanischen Lebensraums des Huflemmings, mit Ausnahme von Labrador, werden 6 Gebiete abgegrenzt, deren Populationen verschiedene Chromosomenzahlen haben (RAUSCH, RAUSCH 1969). Die ersten Daten aus der UdSSR stellen auch einen Unterschied in der Zusammensetzung der Chromosomen in verschiedenen Populationen fest. Bedauerlicherweise fängt die Inventur des Karyotyps von *Dicrostonyx* auf dem Gebiet der Paläarktik gerade erst an. Bisher kennt man noch nicht den Karyotyp des *Dicrostonoyx hudsonius.* Die Forschungen in den nächsten Jahren werden offensichtlich viel neues in unsere Vorstellungen über die Systematik dieser Gruppe bringen. Jedoch kann man schon an Hand dieser Daten annehmen, daß in der jetzigen Zeit die Gruppe der Dicrostonychini eine intensive Radiation erfährt. Das aufgeführte Material bezeugt eine große Evolutionsgeschwindigkeit des Huflemming im Quartär.

3.2 Die Entwicklung des Tribus Lemmini

Wahrscheinlich gehört zu den ältesten Vertretern des Tribus Lemmini *Synaptomys,* der von ZAZHIGIN in den mittelpliozänen Ablagerungen von Transbaikalien gefunden wurde. Dieses Material gestattet die Annahme, daß als Entstehungszentrum der Lemming-Gruppe der Asiatische Kontinent zu betrachten ist. Jedoch kann man bis heute die Lücke zwischen dem ältesten *Synaptomys* und dem ersten *Lemmus,* die fast gleichzeitig in verschiedenen Mindel-Faunen der Paläarktis erscheinen, nicht füllen. Dabei ist der Bau ihrer Zähne von erstaunlicher Stabilität. Nach unseren Untersuchungen unterscheiden sich die Zähne des Mindel-*Lemmus* praktisch nicht von den Zähnen des jetzigen *Lemmus sibiricus* KERR. Die Vertreter der verschiedenen Gattungen von *Lemmus* und *Myopus* unterscheiden sich nur statistisch in den Proportionen des M^3. Das alles beweist wie konservativ die Bezahnung der Vertreter des Tribus Lemmini ist. Karyologische Forschungen können keinen Unterschied zwischen den verschiedenen Populationen von *Lemmus* nachweisen. Nur die Vertreter verschiedener Gattungen des Tribus *Lemmini* haben verschiedene Chromosomenzusammensetzungen.

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

3.3 Die Entwicklung des Tribus Lagurini

Sehr beständige Vertreter der Lemmingfaunen vom Altpleistozän (Tiraspol-Elster) an sind die Lagurini. Zu unserer Verfügung haben wir umfassendes Material über die Evolution der Linien der Lagurini im Quartär. Dieses Material gestattet bis zu 9 Morphotypen von M_1 und M^3 auszusondern, die im Verlauf der Geschichte des Tribus entstanden. Ihre mengenmäßige Verteilung und der Vergleich der Populationen aus verschiedenen geologischen Epochen erlaubt die Feststellung mit welcher Geschwindigkeit ein vorherrschender Morphotyp durch einen anderen abgelöst wird. Ebenso wie im Fall des Huflemmings, entsteht die Möglichkeit die Evolutionsrichtung der Bezahnung der Lagurini und ihre Geschwindigkeit zu bestimmen. Während der Zeit des Pliozäns-Pleistozäns fand in der Geschichte des Tribus zwei- oder dreimal eine Umschichtung der Gattungen, und 6- bis 7mal eine Umschichtung der Arten statt.

4. Folgerungen

Die Daten dieser Mitteilungen gestatten die Äußerung einer Reihe von Vorstellungen.

1. Im Verlauf des Quartärs war die Evolutionsgeschwindigkeit in der Linie Dicrostonychini groß und auf die Komplizierung der Zahnstruktur gerichtet. Die Ablösung einer Evolutionsstufe durch eine andere ging langsam durch eine zahlenmäßige Verschiebung der Morphotypen vonstatten. Die Entwicklung des Zahnsystems der Lemmini ging im Gegensatz dazu sehr langsam voran. Eine wesentliche Komplizierung im Aufbau der Zähne kann man im Quartär nicht nachweisen.

2. Die genannten Nagetiere haben etwa gleiche Geschwindigkeiten in der Generationsablösung und folglich muß die Wahrscheinlichkeit der Erscheinung von Spontanmutationen bei ihnen ungefähr gleich groß sein. Wenn man annimmt, daß eben diese Mutationen das Material für die natürliche Auslese stellen, dann lassen sich Feststellung 1 und 2 nur schwer in Einklang bringen. Es scheint unmöglich im gegebenen Fall den Evolutionsprozeß nur durch autogene Ursachen klären zu können.

3. Bei einer generalisierten Betrachtung der Umweltbedingungen ist es jedoch ebenso unmöglich zu verstehen: warum verschiedene Arten verschiedene Evolutionsgeschwindigkeiten unter den Bedingungen einer Biozönose haben. Hier ist es angebracht an die strenge Abgrenzung der ökologischen Nischen zu erinnern. Es kann sein, daß der Konservatismus des Tribus Lemmini mit der Stabilität der Grundbedingungen der Moos-Tundren verbunden ist. Die schnelle Evolution der Dicrostonychini kann man mit den zahlreichen Umschichtungen, die die erhöhten Teile der Tundren und Tundrasteppen im Verlauf ihrer Geschichte erfuhren, erklären.

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

Literaturverzeichnis

AGADJANIAN, A. K., 1972: Lemmingenfaunen des Mittel- und Jungpleistozäns (russ.). — Bull. komis. izuch. chetver. perioda, **2**, Moskau.

AGADJANIAN, A. K., 1973: Huflemminge des Pleistozäns (russ.). — Nov. tektonika, nov. otlozh. i chelovek, **5**, Moskau.

AGADJANIAN, A. K. & BOJARSKAIA T. D., 1968: Umwelt der Nizhne-Aldanskaia Senke in der zweiten Hälfte des Pleistozäns (russ.). — Nov. tektonika, nov. otlozh. i chelovek, **3**, Moskau.

CHALINE, J., 1972: Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France, Paris, ed. CNRS.

FEJFAR, O., 1966: Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. — N. Jb. Geol. Pal., Mh. **11**, Stuttgart.

GORLOVA, R. N., 1968: Der Wachstumwechsel als Komponente von Biogeozänosen im vorletzten Interglazial (russ.). — Moskau, Nauka.

GUTHRIE, R. D. & MATTHEWS, J. V., 1971: The Cape Deceit fauna, early pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan arctic. — Quatern. Res., **1**, London.

HELLER, F. & BRUNNACKER, K., 1966: Halsbandlemming-Reste aus der Oberen Mittelterrasse des Rheins bei Niederaußem. — Eiszeitalter und Gegenwart, **17**, Öhringen/Württ.

MOSKVITIN, A. I., 1967: Stratigraphie des Pleistozäns des Europäischen Teils der UdSSR (russ.). — Moskau, Nauka.

SHER, A. V., 1967: Die frühquartären Säugetiere des Nordostens der UdSSR und das Problem der kontinentalen Beziehungen zwischen Asien und Amerika (russ.). — Dokl. Akad. Nauk SSSR, **48**, Moskau.

SHER, A. V., 1971: Säugetiere und pleistozäne Stratigraphie im äußersten Nordosten der UdSSR und von Nordamerika (russ.). — Moskau, Nauka.

VANGENGEIM, E. A., 1961: Paläontologische Begründung der Stratigraphie der anthropogenen Ablagerungen im Norden Ostsibiriens (russ.). — Trudy Inst. geol. Akad. Nauk SSSR, **48**, Moskau.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: 16

Autor(en)/Author(s): Agadjanian Alexander

Artikel/Article: Die Entwicklung der Lemminge der zentralen und östlichen Paläarktis im Pleistozän 53-64