

Probleme bei der cladistischen Analyse einer Gruppe mit wenigen eindeutigen Apomorphien: Rhinocerotidae

KURT HEISSIG, München*

Mit 3 Abbildungen im Text

Abstract: A clear judgement concerning the interrelationships of the three Asiatic species of rhinocerotidae cannot be based alone on the characters of the five living species. If the pleistocene genera are included the picture becomes more puzzling. The concrete fossil sequence of each of these lines must be traced back in order so see that some characters are formed by convergence. Nevertheless the cladogram remains somewhat hypothetical.

Kurzfassung: Der Merkmalsbestand der fünf rezenten Rhinocerotidenarten erlaubt keine klare Beurteilung der Stellung der drei asiatischen Arten untereinander. Nimmt man die pleistozänen Gattungen dazu, so kompliziert sich das Bild weiter. Erst die Verfolgung der Fossilgeschichte all dieser Formen lässt einige Merkmale als Konvergenzen erkennen, doch basiert das Cladogramm weiterhin auf einer Reihe von Hypothesen.

1. Die rezenten Formen

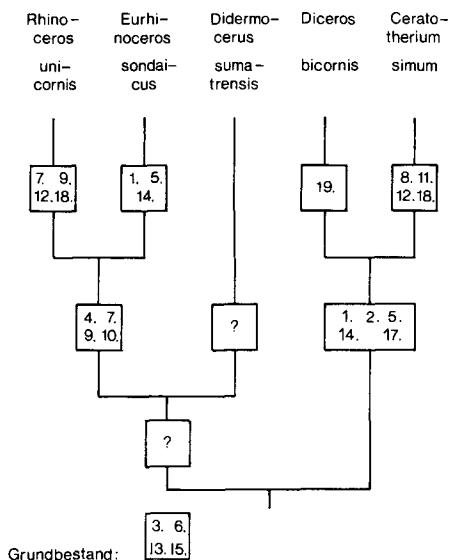
Geht man vom Formenbestand der rezenten Nashörner aus, so scheinen die Probleme der cladistischen Anordnung gering. Von den fünf lebenden Arten sind die asiatischen durch den Besitz hauerartiger Incisiven gekennzeichnet, die den afrikanischen fehlen. Diese sind untereinander durch die Synapomorphie eines abgeschrägten Orbita-Bodens verbunden.

Die drei asiatischen Formen lassen sich zwangslässig in eine Stufenleiter zunehmender Spezialisierung einordnen (für den Cladisten ein besonders schwieriger Fall), die vom schwach behaarten Sumatranashorn (*Didermocerus sumatrensis*) mit zwei Hörnern über das Halbpanzer- (*Eurhinoceros sondaicus*) zum Panzernashorn (*Rhinoceros unicornis*) mit je einem Horn führt. Auch Schädelform und Schädelhaltung lassen sich mit dieser Reihe vereinbaren. Das gilt nicht für die Morphologie der Backenzähne. Der Molaren- und Prämolarentyp des Panzernashorns lässt sich noch als hochkronige Spezialisierungsform des primitiven Sumatranashorns verstehen, nicht jedoch der Typ des Halbpanzernashorns, das in der Abschwächung der Metaconusrippe, der Molarisierung der Prämolen und der Verstärkung des Innencingulum an die afrikanischen Formen erinnert. Da in der Morphologie des postcranialen Skeletts keine Divergenzen erkennbar sind, bleiben auf dieser Stufe der Untersuchung zwei Cladogramme als mögliche Alternativen (Abb. 1).

* Anschrift des Verfassers: Dr. KURT HEISSIG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10/II, 8000 München 2.

2. Der Kreis der fossilen Verwandten

Die Einbeziehung der beiden jungpleistozänen (fossilen) Gattungen *Coelodonta* (Wollnashorn) und *Stephanorhinus*, beide mit zwei Hörnern, verwirrt das Bild noch mehr, denn beide haben keine Hauer und unterscheiden sich untereinander und von den afrikanischen Formen in zahlreichen Merkmalen. So liegt die Vermutung nahe, daß die oben angeführten Apomorphien



Alternativ:

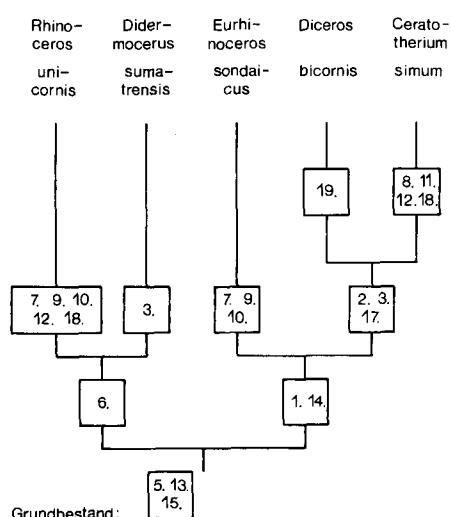


Abb. 1. Zwei mögliche Cladogramme für die rezenten Rhinocerotidae aufgrund ihres Merkmalsbestandes.

Bezifferung der »Apomorphien« (für alle Abbildungen)

1. Reduktion der Metaconusrippe
2. Reduktion der Incisiven
3. Entwicklung eines Stirnhorns
4. Reduktion des Stirnhorns
5. Cingulum der ob. P verstärkt
6. Cingulum der ob. P reduziert
7. Schädelverkürzung
8. Schädelverlängerung
9. Panzerung
10. Höhere Kopfhaltung
11. Gesenkte Kopfhaltung
12. Hochkronigkeit der Molaren
13. Prämolaren paramolariform
14. Prämolaren molariform
15. Reduktion der hinteren Protoconusfurche der Molaren
16. Verknöcherung des Nasalseptums
17. Abschrägung des Orbitabodens
18. Größenzunahme
19. Unterkiefersymphyse verschmälert

zum größeren Teil konvergent mehrmals entstanden sind. Das gilt insbesondere für den Incisivenverlust, die Hochkronigkeit des Gebisses, Schädelform und Schädelhaltung, wobei der Wert der ersten beiden Merkmale darin liegt, daß in ihnen nur eine einsinnige Entwicklung möglich ist. Lediglich die Abschrägung des Orbitabodens bleibt als echte Synapomorphie.

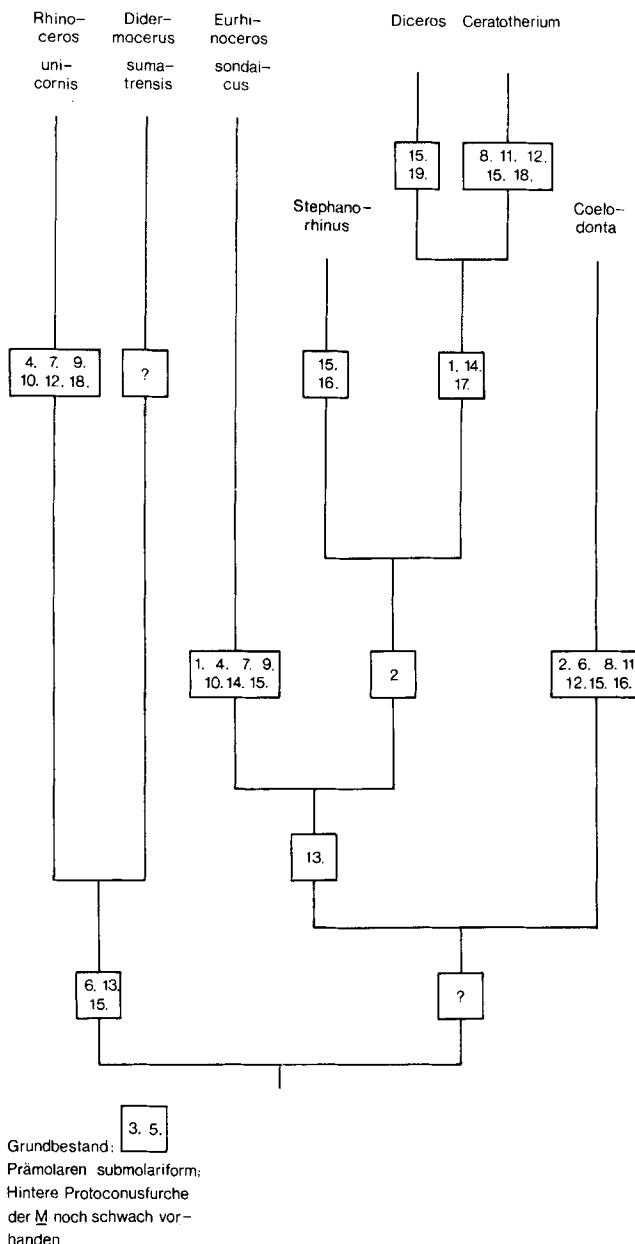


Abb. 2. Cladogramm der rezenten und jungpleistozänen Rhinocerotidae aufgrund ihres Merkmalsbestandes und einer Übersicht über die Verteilung dieser Merkmale bei benachbarten (fossilien) Gruppen.

Unter den Merkmalen, die keine so eindeutige Funktionsverbesserung bedingen, könnte nun weiter nach Apomorphien gesucht werden. Dazu kann man, cladistischer Methode folgend, die Ausprägung dieser Merkmale bei den nächstverwandten Gruppen untersuchen. Als nächstverwandte Fossilformen der im Tribus Rhinocerotini zusammenfassenden rezenten Formen stehen die Elasmotherini zur Verfügung. Neben den Konvergenzen wie Incisivenverlust und Hochkronigkeit der Zähne zeigen sie in der Ausprägung anderer Merkmale einen Zustand, den man für die Rhinocerotini als ursprünglich ansehen dürfte:

Die Molarisierung der Prämolaren steht auf der submolariformen Stufe (so ist die schwache Molarisierung bei *Coelodonta* wohl als plesiomorph anzusehen).

Auch die oberen Molaren haben eine Metaconusrippe.

Den oberen Backenzähnen fehlt ein Innencingulum.

Der Proctoconus ist von vorn und hinten eingeschnürt.

Es ist ein kräftiges Horn vorhanden.

Entferntere Fossilgruppen, insbesondere die Unterfamilien der Diceratheriinae und Aceratheriinae zeigen andere Merkmalskombinationen. Dabei ist auffällig, daß die oberen Prämolaren meist ein starkes Innencingulum haben und daß ihnen die Metaconusrippe fehlt, also eine Kombination, die derjenigen der Elasmotherini entgegengesetzt ist. Im noch weiteren Umkreis, bei den Indricotheriden, findet sich ebenfalls ein starkes Innencingulum, aber auch eine starke Metaconusrippe.

Hornbildungen sind unter den Unterfamilien der Rhinocerotiden so stark verschieden, daß es keinen Sinn hat, diese mit in Betracht zu ziehen.

Wertet man die Merkmale in dieser Weise aus, so erhält man das in Abb. 2 dargestellte Bild.

3. Die Fossilgeschichte der quartären Formen

Es bleibt also noch eine Reihe von zweifelhaften Punkten. Noch genauer läßt sich aber der reale Weg der Entwicklung nachzeichnen, wenn man nun auch versucht, die Fossilgeschichte der einzelnen Stämme soweit zu verfolgen, daß die Entwicklungsrichtungen erkennbar werden. Das wird dadurch erschwert, daß die Dokumentation erst im Mittelmiozän einsetzt, wo bereits mindestens zwei Stämme getrennt vorliegen. Tut man dies und trägt man die fossil dokumentierten Linien in ein festes Zeitschema ein, so erhält man ein Cladogramm, das einem konventionellen Stammbaum nurmehr künstlich unähnlich gemacht werden kann. In ein solches Cladogramm gehen aber alle die Hypothesen ein, die in der Zuordnung eines fossilen Restes zu einer bestimmten Linie inbegriffen sind. Die Gefahr eines Zirkelschlusses zwischen Bestimmung eines Fossils und Merkmalswertung aufgrund eines Fossils wächst und ist schwer erkennbar. Trotzdem muß auch die schwer faßbare Frühgeschichte der Linien herangezogen werden, um eigenständige Entwicklungen und Konvergenzen zu erkennen, zu sichern oder auszuschließen. Andernfalls läßt sich kein konvergenzverdächtiges Merkmal mehr verwenden.

Gebißreste vom Typ des *Didermocerus sumatrensis* lassen sich seit dem Mittelmiozän nachweisen. Schädelreste aus dieser Zeit zeigen ein oder zwei Hörner! Etwas später, aber noch im Mittelmiozän, kann ein einzelner Fund als Vorläufer von *Coelodonta* gedeutet werden. Auch ohne diesen würde die Stellung der Gattung nicht anders aufgefaßt. Die dritte Linie ist die von *Diceros*, bereits im Mittelmiozän in Afrika, rasch in mehrere Linien aufsplitternd. Die Linie hat ihre Incisiven bereits verloren, ihre Prämolaren über den Grad bei *D. sumatrensis* hinaus molarisiert. Die Gattung kann möglicherweise auf *D. abeli* im indischen Mittelmiozän zurückgeführt werden.

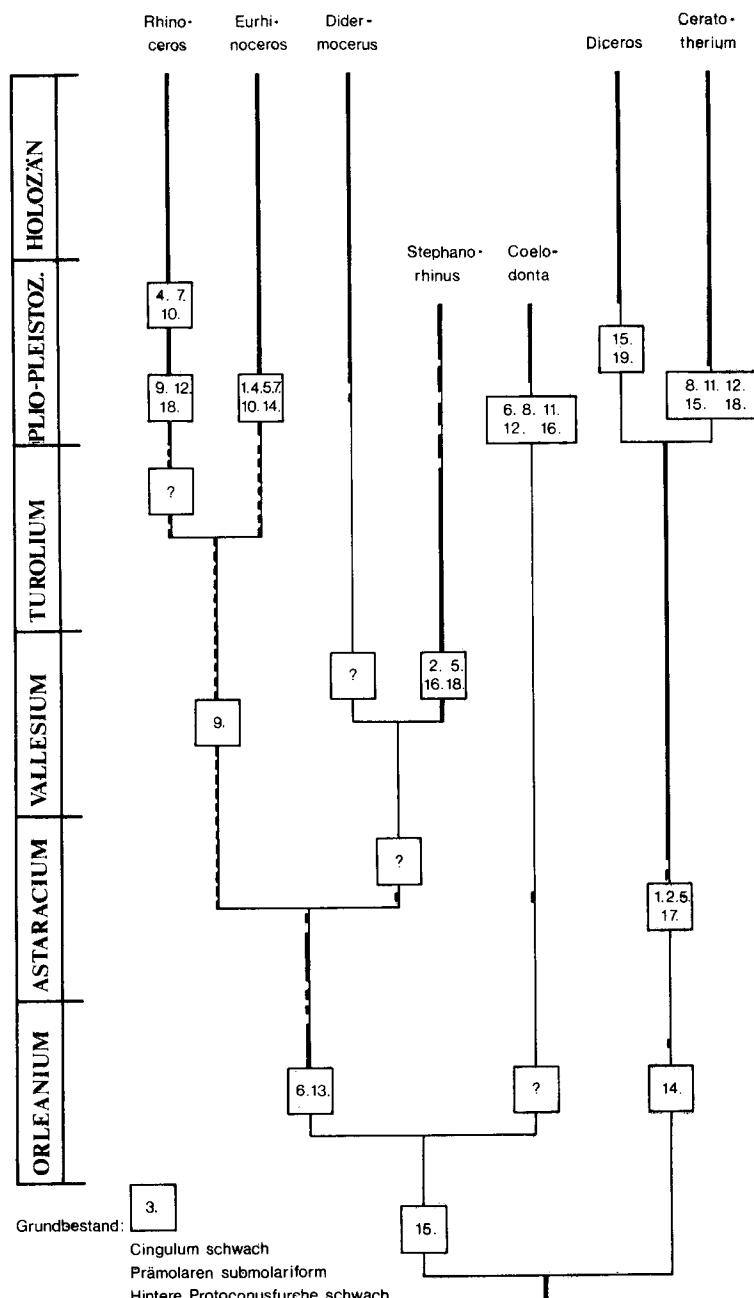


Abb. 3. Die fossile Dokumentation der rezenten und jungpleistozänen Rhinocerotidae und ihre hypothetische Phylogenie in Form eines Cladogrammes. Rein tertiäre Seitenzweige, die in großer Zahl vorhanden sind, wurden weggelassen.

Alle anderen Linien sind nicht nur vor dem Vallesium noch nicht dokumentiert, sondern lassen sich positiv in ihrem Entstehen verfolgen. Dabei wird das mittelmiozäne *Gaindatherium* als Vorläufer von *Rhinoceros* gewertet, obwohl das Auftreten nur eines Hornes dafür allein nicht beweiskräftig ist.

Am konstantesten lassen sich die Vorläufer von *Rhinoceros unicornis* verfolgen. Die Entwicklung der hochkronigen Backenzähne lässt sich schrittweise verfolgen. Bis ins jüngere Pleistozän treten aber neben kurzschädeligen Formen mit einem Horn auch langschädelige mit zwei Hörnern auf. Die ältesten Funde zeigen noch Anklänge an *Didermocerus*, sind aber schon größer.

Rhinoceros sondaicus könnte mit fraglichen Funden aus dem Mittelmiozän der Chinji-Stufe in Beziehung gebracht werden, doch ist der morphologische Sprung zu groß. Formen, die zwischen *Gaindatherium* und *R. sondaicus* vermitteln könnten, erscheinen dagegen im Obermiozän der Dhok-Pathan-Stufe. Sie zeigen eine Verstärkung des Innencingulum, stärkere Molariierung der Prämolaren und eine Abschwächung der Metaconusrippe. Eventuell kann die pleistozäne Form »*Stephanorhinus*« *kirchbergensis* hier angehängt werden.

Stephanorhinus beginnt im Obermiozän mit Formen, bei denen die Reduktion der Incisiven fast ganz abgeschlossen ist. Die morphologisch nahestehende Art *Didermocerus schleiermacheri* hat noch kleine Hauer. Mindestens in einer Linie kommt es zur Verstärkung des Innencingulum (*S. etruscus*); die Metaconusrippe bleibt jedoch erhalten, weshalb die Art *kirchbergensis* trotz des Incisivenverlustes hier als fragliche Form nicht berücksichtigt wird.

4. Folgerungen

Nicht nur funktionell bedeutende Merkmale können also konvergent entstehen (hochkronige Zähne), sondern auch scheinbar bedeutungslose (Reduktion der Metaconusrippe, Verlust des Stirnhorns). Die Neubildung eines fast ganz verschwundenen plesiomorphen Merkmals (Cingulum) entzieht der cladistischen Analyse die methodische Basis zu einem beträchtlichen Teil.

Die Kenntnis der Fossilgeschichte ist also insoweit Voraussetzung einer cladistischen Analyse, als nur sie es erlaubt, einfachere Synapomorphien von Parallelismen zu unterscheiden.

Ein Cladogramm verliert also in dem Maße an hypothetischem Charakter, wie es sich einem realen Stammbaum annähert. Da aber die Qualität der Funde in der Tiefe der Zeit immer schlechter wird, lassen sich verschiedene Merkmale jeweils über eine andere Zeitspanne verfolgen, die überdies bei verschiedenen Stammlinien durch den Zufall günstiger Einzelfunde noch recht unterschiedlich sein kann. Trotzdem halte ich es für verfehlt, die Kenntnis aus den Fossilien zu vernachlässigen, nur um den Zufallsfaktor zu eliminieren.

Ihren eigentlichen Sinn hat die cladistische Analyse da, wo Fossilien zur Verbindung von Stammlinien fehlen. Da in der Regel nur ein Teil der Differenzierungsgeschichte einer Stammlinie bekannt ist, haben die Formen, die nunmehr zu verknüpfen sind, noch weniger unterscheidende Apomorphien als die rezenten. Da der Wert einer cladistischen Analyse allein von der Zahl und der Qualität der verwerteten Apomorphien abhängt, eignen sich prinzipiell nur Gruppen dafür, bei denen solche zu erkennen sind. Die Wahl zwischen der cladistischen oder der herkömmlichen Methode phylogenetischen Arbeitens sollte also davon abhängig sein, für welches Vorgehen eine brauchbare Grundlage vorhanden ist. Bei den Rhinocerotidae und vermutlich bei der ganzen Gruppe der Ceratomorpha als dem konservativen Teil der Perissodactylen sind hervorstechende Apomorphien nicht in solcher Zahl vorhanden, daß eine ausreichende Eindeutigkeit einer cladistischen Analyse möglich wäre.

Literatur

- COLBERT, E. H. (1934): A new *Rhinoceros* from the Siwalik beds of India. – Amer. Mus. Novit. **749**: 1–13, 5 Abb.; New York.
- (1935): Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. – Trans. Amer. Phil. Soc., n. S. **26**, 411 S., 198 Abb.; Philadelphia.
- HEISSIG, K. (1972): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae aus dem unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – Abh. bayer. Akad. Wiss. math. naturwiss. Kl., n. F. **152**, 122 S., 3 Abb., 25 Taf.; München.
- (1973): Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). – Säugetierkundl. Mitt. **21** (1): 25–30; München.
- HOOIJER, D. A. (1946): Prehistoric and fossil Rhinoceroses from the Malay Archipelago and India. – Zool. Meded. **26**: 1–138, 10 Taf.; Leiden.
- (1966): Miocene Rhinoceroses of East Africa. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) Geology **13** (2) (Foss. Mamm. Afr. **21**): 117–190, 15 Taf.; London.
- RADINSKY, L. B. (1966): The Families of the Rhinocerotoidea (Mammalia, Perissodactyla). – J. Mammalogy **47** (4): 631–639, 3 Abb.; New York.

Eingang des Manuskripts bei der Schriftleitung am 20. 8. 1980.