

**Vergleichend-ontogenetische Untersuchungen an der
Ethmoidalregion der Muroidea (Rodentia, Mammalia).
Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik der Nagetiere.**

Dissertation

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

vorgelegt

von

Irina Ruf

aus München

2004

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Mai 2004

Dekan: Prof. Dr. H.U. Schnitzler

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Maier

2. Berichterstatter: Prof. Dr. F. Schrenk

Für Aaron und Thom

Danksagung

Mein Dank gilt an erster Stelle Herrn Prof. Dr. W. Maier für die Möglichkeit, an diesem Thema zu arbeiten und für die Bereitstellung von Material und Arbeitsplatz am Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen. In den vergangenen Jahren brachte er - trotz manchmal widriger Umstände - sehr viel Verständnis und Geduld auf.

Frau M. Meinert und Frau T.T. Fussnegger sei für die Anfertigung der histologischen Schnittserien, Frau G. Schmid für die Erstellung der Halbtonzeichnungen gedankt.

Dr. M. Ade, Museum für Naturkunde Berlin, stellte mir das Jungtier von *Dendromus kivu* zur Verfügung. Prof. Dr. H. Frick, Anatomisches Institut München, überließ mir zur Einsicht histologische Schnittserien von *Mus musculus*. Ihnen beiden sei hiermit herzlichst gedankt.

Für kollegiale Zusammenarbeit, mannigfache fachliche und technische Unterstützung, sowie eine wunderbare Zeit am Lehrstuhl für Spezielle Zoologie möchte ich mich bei Dr. habil. M. Sánchez-Villagra, Dr. habil. S. Gemballa, Dr. P. Bernstein, Dipl.-Biol. T. Schmelzle, J. Prochel, R. Basile, M. Lebelt, A. Cohrs und allen anderen, die hier unerwähnt bleiben, von ganzem Herzen bedanken.

Nicht zuletzt möchte ich meiner Familie dafür danken, dass sie mir das Studium der Biologie und diese Arbeit erst ermöglicht hat.

Mein ganz besonderer Dank gilt jedoch T. Kehrer; ohne ihn hätte ich dies alles nicht geschafft!

Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Stipendium der Landesgraduiertenförderung Baden-Württemberg finanziert.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	3
1.1 Zielsetzung.....	3
1.2 Systematische Stellung der Myodonta.....	4
1.3 Kurze Fossilgeschichte der Muroidea.....	7
1.4 Systematische und taxonomische Anmerkungen zu den Muroidea.....	9
1.5 Methodologische Vorbemerkung.....	11
2 Material und Methode	14
2.1 Histologisches Material.....	14
2.2 Vergleich und craniogenetische Literatur	17
2.3 Grafische Darstellung der Befunde.....	18
3 Deskription und Vergleich der morphogenetischen Befunde an der Regio ethmoidalis	20
3.1 Äußere Nasenkapsel.....	20
3.1.1 Cupula nasi anterior.....	20
3.1.2 Processus alaris superior.....	25
3.1.3 Tectum nasi und Spina mesethmoidalis	28
3.1.4 Lamina cribrosa und Crista galli	31
3.1.5 Foramen cribroethmoidale, Foramen epiphaniale und Nervus ethmoidalis anterior.....	34
3.1.6 Paries nasi.....	38
3.1.7 Fenestra superior nasi	43
3.1.8 Lamina infraconchalis	45
3.1.9 Processus paranasalis.....	48
3.1.10 Ductus nasolacrimalis.....	50
3.1.11 Cupula nasi posterior.....	53
3.2 Solum nasi (Nasenbodenelemente).....	56
3.2.1 Lamina transversalis anterior.....	57
3.2.2 Cartilago paraseptalis	60
3.2.3 Jacobsonsches Organ.....	65
3.2.4 Ductus nasopalatinus und Knorpel des Munddaches	67
3.2.5 Lamina transversalis posterior.....	71
3.3 Cavum nasi (Nasenbinnenraum).....	74
3.3.1 Septum nasi und Glandula nasi medialis.....	75
3.3.2 Glandula nasi infraseptalis.....	79
3.3.3 Margino-, Atrio- und Maxilloturbine	81
3.3.4 Nasoturbine.....	86

3.3.5	Crista semicircularis	89
3.3.6	Recessus frontoturbinialis und Frontoturbinalia	92
3.3.7	Recessus maxillaris, Glandula nasi lateralis und Glandula sinus maxillaris.....	97
3.3.8	Recessus ethmoturbinialis und Ethmoturbinalia	101
3.3.9	Nasenepithel	105
4	Diskussion der morphogenetischen Befunde an der Regio ethmoidalis	107
4.1	Äußere Nasenkapsel	107
4.1.1	Cupula nasi anterior.....	107
4.1.2	Processus alaris superior	112
4.1.3	Tectum nasi und Spina mesethmoidalis	115
4.1.4	Lamina cribrosa und Crista galli	116
4.1.5	Foramen cribroethmoidale, Foramen epiphaniale und Nervus ethmoidalis anterior.....	118
4.1.6	Paries nasi.....	120
4.1.7	Fenestra superior nasi	124
4.1.8	Lamina infraconchalis	125
4.1.9	Processus paranasalis	127
4.1.10	Ductus nasolacrimalis.....	128
4.1.11	Cupula nasi posterior.....	130
4.2	Solum nasi (Nasenbodenelemente).....	132
4.2.1	Lamina transversalis anterior	132
4.2.2	Cartilago paraseptalis	135
4.2.3	Jacobsonsches Organ.....	138
4.2.4	Ductus nasopalatinus und Knorpel des Munddaches	139
4.2.5	Lamina transversalis posterior.....	142
4.3	Cavum nasi (Naseninnenraum).....	144
4.3.1	Septum nasi und Glandula nasi medialis.....	144
4.3.2	Glandula nasi infraseptalis	147
4.3.3	Margino-, Atrio- und Maxilloturbinale	148
4.3.4	Nasoturbinale.....	151
4.3.5	Crista semicircularis	154
4.3.6	Recessus frontoturbinialis und Frontoturbinalia	156
4.3.7	Recessus maxillaris, Glandula nasi lateralis und Glandula sinus maxillaris.....	159
4.3.8	Recessus ethmoturbinialis und Ethmoturbinalia	161
4.3.9	Nasenepithel	162
5	Zusammenfassung.....	163
6	Literaturverzeichnis	172
7	Anhang: Legende, Abbildungen 1-96.....	188

1 Einleitung

*„Rodentology“ is a natural research field for exclusive specialists,
and other scientists enter this field only very cautiously!*
(HARTENBERGER 1985)

1.1 Zielsetzung

Die Rodentia bilden zusammen mit ihrer Schwestergruppe, den Lagomorpha, sowie den Scandentia, Dermoptera und Primates das Monophylum Euarchontoglires, eine sehr frühe und eigenständige Entwicklungslinie innerhalb der Eutheria (DEBRY & SAGEL 2001, MURPHY et al. 2001a/b, HUCHON et al. 2002, SPRINGER et al. 2003). Die Rodentia stellen mit ca. 33 Familien, 400 Gattungen und 1800 Arten fast 50% aller rezenten Säugerarten und sind damit die erfolgreichste rezente Säugetierordnung (WOOD 1965, ELLERMANN 1940, ANDERSON & JONES 1967, HARTENBERGER 1985). Der älteste bekannte Nager ist *Acritoparamys* aus dem O-Paleozän Nordamerikas, der vor 57 Mio. Jahren lebte und damit wesentlich jünger ist, wie von manchen Autoren basierend auf „Molecular-time-scaling“-Methoden vermutet wird (DAWSON & BEARD 1996, KUMAR & HEDGES 1998, HUCHON et al. 2002, SPRINGER et al. 2003, ADKINS et al. 2003). Paläontologische Daten belegen eine explosive Radiation der Rodentia vor ca. 55 Mio. Jahren an der Paläozän-Eozän-Grenze (DAWSON et al. 1984, JAEGER 1988, MCKENNA & BELL 1997).

Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind die Myomorpha (Maus- und Springmausverwandte), genauer gesagt deren rezente Infraordnung Myodonta (SCHAUB, in GRASSÉ & DEKEYSER 1955). Die Myodonta lassen sich in zwei Überfamilien aufgliedern, die auf eine gemeinsame eozäne Stammlinie (*Simimys*, Sciuravidae) aus Nordamerika zurückzuführen sind: die Dipodoidea (Hüpf- und Springmausartige) und die Muroidea (Hamster- und Mäuseartige) (ANDERSON & JONES 1984, FLYNN et al. 1985, LAVOCAT & PARENT 1985, LUCKETT 1985, VIANEY-LIAUD 1985, MCKENNA & BELL 1997). Das Schwestergruppenverhältnis der Dipodoidea und Muroidea gilt durch Merkmale aus dem Bereich der Myologie (KLINGENER 1964), der Kopfarterien (BUGGE 1971), der Fetalmembranen (LUCKETT 1985) und der Molarenmorphologie (LUCKETT & HARTENBERGER 1993) als gut abgesichert. Zahlreiche molekularbiologische Arbeiten bestätigen ebenfalls die Monophylie der Myodonta (NEDBAL et al. 1996, HUCHON et al. 1999, 2002, MICHEAUX & CATZEFLIES 2000, DEBRY & SAGEL 2001, ADKINS et al. 2003).

Die Klärung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge innerhalb der Rodentia und die taxonomische Gliederung basieren in erster Linie auf morphologischen Merkmalen fossiler und rezenter Taxa: Da der Nage- und Kauapparat der Rodentia weitreichenden evolutiven Veränderungen unterlag, spielt das Cranium einschließlich der Zahnmorphologie eine zentrale Rolle in der Nageriersystematik (BRANDT 1855, TULLBERG

1899, STEHLIN & SCHAUB 1951, HERSHKOVITZ 1962, 1966, CARLETON & MUSSER 1984, THENIUS 1989). In neuerer Zeit wird vermehrt versucht, mit Hilfe molekularbiologischer Daten Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Rodentia zu klären (u.a. KUMAR & HEDGES 1998, CONROY & COOK 1999, HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003). Die Interpretation der Befunde wird jedoch aufgrund der sehr großen Artenzahl sowie zahlreicher Parallelentwicklungen und Konvergenzen, die innerhalb der Rodentia zu dominanten evolutiven Trends wurden, erheblich erschwert (WOOD 1937, 1947, 1965). Eine Großgruppensystematik, die sowohl morphologische als auch molekulare Daten in Einklang bringt, fehlt bis heute. Diese Problematik betrifft insbesondere die noch unzureichend untersuchten Muroidea (THENIUS 1979, FLYNN et al. 1985, LUCKETT & HARTENBERGER 1985b, STARCK 1995).

In den letzten 15 Jahren wurde vermehrt versucht, mit Hilfe detaillierter, craniogenetischer Studien Licht in das Dunkel der Nagetiersystematik zu bringen (u.a. SCHRENK 1989, DA SILVA NETO 1996, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Während Adultschädeln myomorpher Nager in der Vergangenheit größere Aufmerksamkeit gezollt wurde (u.a. PAULLI 1900, FRAHNERT 1998, LANDRY 1999), blieb die Craniogenese der Myodonta bisher jedoch fast unberücksichtigt. So sind bis heute gerade acht Taxa der Muroidea craniogenetisch untersucht worden, wobei die Deskriptionen leider meist sehr cursorisch und oberflächlich bleiben und selten gehobenen Ansprüchen genügen. Des Weiteren wurden häufig nur sehr junge Fetalstadien sowie Adultstadien berücksichtigt; die Entwicklungszustände spätfetaler, neonater bzw. juveniler Stadien, also der Übergang zum Adultus, sind kaum untersucht. Demnach besteht noch ein großer Bedarf an Aufklärung der ontogenetischen Entwicklung der Ethmoidalregion dieser Teilgruppe der Nagetiere. In der vorliegenden Studie sollen daher die von MESS (1997) und FRAHNERT (1998) erarbeiteten Grundplanrekonstruktionen zum Chondrocranium und damit assoziierten Weichteilstrukturen der Ethmoidalregion der Rodentia durch eine umfangreiche Untersuchung an 25 Vertretern der Myodonta überprüft und ergänzt werden. Dabei stehen neben der bisher fehlenden Grundplanrekonstruktion der Ethmoidalregion für die Myodonta sowohl die verwandtschaftlichen Beziehungen bedeutender Teilgruppen der Muroidea als auch die Frage nach deren Schwestergruppe im Vordergrund.

1.2 Systematische Stellung der Myodonta

Die traditionelle Unterteilung der Rodentia in Großgruppen geht insbesondere auf BRANDT (1855) und TULLBERG (1899) zurück. Mittlerweile herrscht jedoch einhellige Meinung darüber, dass sowohl die Anordnung der Kaumuskulatur wie auch die Ausgestaltung des Unterkiefers nicht zu einer umfassend befriedigenden Großgruppensystematik der Rodentia ausreichen.

TULLBERG (1899) unterteilte die Rodentia anhand der Lage des Processus angularis am Dentale in Sciurognathi und Hystricognathi. Die Hystricognathie stellt einen vom Grundplan der Rodentia abgeleiteten Zustand dar. Mittlerweile sprechen sowohl paläontologische (HARTENBERGER 1985, WOOD 1985) als auch zahlreiche molekular-

biologische Daten (NEDBAL et al. 1996) gegen eine Monophylie der Sciurognathi, zu denen auch die Myodonta gehören. HARTENBERGER (1985) bezeichnet die Sciurognathi daher auch als „wastebasket group“. Die Hystricognathi stellen hingegen sehr wahrscheinlich ein Monophylum dar (LUCKETT 1985, WOODS 1993).

Bereits 1855 unterteilte BRANDT die Simplicidentata (Rodentia s. str.) aufgrund der Ausgestaltung des Musculus masseter und des Foramen infraorbitale in drei große Gruppen: die Sciuiomorpha, Myomorpha und Hystricomorpha. Nachdem GIDLEY (1912) die Lagomorpha von den Rodentia ausschloß, reklassifizierte WOOD (1955, 1965) die Nager und definierte anhand der Ausprägung des Musculus masseter eine weitere Unterordnung, die Protrogomorpha; einige kleinere Teilgruppen der Rodentia ließen sich jedoch keiner dieser vier Unterordnungen eindeutig anschließen und erhielten deshalb zeitweise den Status separater Unterordnungen (Glirimorpha, Geomyomorpha, Anomaluroomorpha, Pedetomorpha, Ctenodactylomorpha).

Der Ordnung Myomorpha werden heute zwei, in der Vergangenheit drei verschiedene Merkmalsausprägungen der Kaumusculatur zugeordnet. So gehörten die Gliroidea mit „pseudomyomorphen“ Massetergestaltung ebenfalls zu den Myomorpha (aber nicht zu den Myodonta) oder wurden als deren Schwestergruppe angesehen (WOOD 1965, WAHLERT 1978, FLYNN et al. 1985, SARICH 1985, ROBINSON et al. 1997). Zu dieser Ansicht führte insbesondere die fehlerhafte Interpretation der „pseudomyomorphen“ Kaumusculatur der Gliroidea (VIANEY-LIAUD 1985, MAIER et al. 2002) wie auch molekularbiologische Daten. Heute werden die Schläfer und Bilche als Schwestergruppe der Myodonta bzw. Myomorpha aufgrund morphologischer Merkmale (TULLBERG 1899, STEHLIN & SCHAUB 1951, WAHLERT 1978, PARENT 1980, BUGGE 1971, 1985, LAVOCAT & PARENT 1985, VIANEY-LIAUD 1985, MAIER et al. 2002) und molekularbiologischen Daten (u.a. CATZEFLIS et al. 1993, NEDBAL et al. 1996, BENTZ & MONTGELARD 1999, DEBRY & SAGEL 2001) ausgeschlossen und in die nähere Verwandtschaft der Sciuridae gestellt. Die Fossilgeschichte der Gliroidea mit dem frühen palaeontologischen Nachweis der Stammform *Gliravus* (M-Eozän, Europa) und einer Formenradiation im Oligozän spricht ebenfalls für eine gesonderte Stellung. Damit sind die Gliroidea älter als die Cricetiden und dürften sich unabhängig aus der *Paramys*-Gruppe entwickelt haben (THENIUS 1969, STARCK 1995). Die Geomyoidea wurden ebenfalls wiederholt als Schwestergruppe der Myomorpha wie auch der Myodonta in Betracht gezogen. Dafür sprechen sowohl morphologische als auch molekularbiologische Daten (WILSON 1949, WOOD 1965, WAHLERT 1978, 1985, BUGGE 1985, FLYNN et al. 1985, MATTHEE & ROBINSON 1997). Ein Anschluß an die Myodonta über die spezifische sciuiomorphe Kaumusculatur ist ohne weiteres nicht möglich, ebensowenig über Fossilfunde, da die Geomyoidea im U-Oligozän Nordamerikas erst sehr spät und isoliert auftreten (FAHLBUSCH 1985, HARTENBERGER 1985). Eine Verwandtschaft zu den fossilen Eomyidae und damit zu den Sciuravidae, von denen die Myomorpha abstammen, wird allerdings in Betracht gezogen (FAHLBUSCH 1985, FAHLBUSCH & BOLLIGER 1996). SIMPSON (1945) gliederte die Geomyoidea den Sciuiomorpha an; FAHLBUSCH (1985) und VIANEY-LIAUD (1985) postulierten eine eigene Unterordnung Geomyomorpha; DEBRY & SAGEL (2001) sehen in ihnen die Schwestergruppe der Hystricognathi. Nach NEDBAL et al. (1996) sind die Geomyoidea zusammen mit den Pedetidae die Schwestergruppe der Myodonta; diese gesamte Gruppe soll eine basale Abzweigung innerhalb der

Rodentia darstellen. Heutzutage umfassen die rezenten Myomorpha nur die Dipodoidea, die sich durch Hystricomorphie auszeichnen, und die Muroidea, deren Kaumuskulatur eine myomorpe Anordnung aufweist. Diese echte Myomorphie läßt sich, wie besonders der Fossilbericht zeigt, aus einem hystricomorphen Zustand ableiten (WILSON 1949, VIANEY-LIAUD 1985). Daher wird eine nähere Verwandtschaft zu den Ctenodactyloidea und Hystricognathi aufgrund der Hystricomorphie im Grundplan der Myomorpha sowie Fossilfunden aus Pakistan und Indien angenommen (FLYNN et al. 1985, VIANEY-LIAUD 1985).

LANDRY (1999) hat anhand von Merkmalen am Adultcranium versucht, eine neue jedoch bisher wenig akzeptierte Taxonomie für die Nagergroßgruppen einzuführen und fasst die Myomorpha, Geomyoidea und die ausschließlich fossilen Theridomyidae als Phaneraulata zusammen. Diese Taxonomie konnte sich bisher jedoch nicht durchsetzen.

In den letzten Jahren kristallisierte sich vornehmlich auf molekularen Daten basierend eine teilweise völlig neuartige Großgruppen-Systematik der Rodentia heraus. Die Rodentia werden danach in drei große Gruppen unterteilt (MURPHY et al. 2001a, HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003). Die Sciuroidea (Aplodontidae und Sciuridae) stehen in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Gliridae. Des Weiteren stellen diese beiden Teilgruppen die Schwestergruppe zu allen übrigen Rodentia dar und nehmen somit eine basale Stellung innerhalb der Nager ein. Eine weitere Nagergroßgruppe sind die Ctenohystrica (Ctenodactylidae und Hystricognathi), die die Schwestergruppe zu allen verbleibenden Nagern sind. Auf eine detaillierte Beschreibung der Systematik der Ctenohystrica (HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003) wird an dieser Stelle verzichtet; es sei auf die ausführlichen Darstellungen bei MESS (1997) verwiesen. Die übrigen Nagergruppen bilden zusammen den sogenannten „mouse-related clade“, der aus den Myodonta, Anomaluridae, Pedetidae einerseits und den Geomyoidea und Castoridae andererseits besteht. Eine solche Gruppierung ist bisher weder durch morphologische noch durch paläontologische Daten gut abgesichert, wurde jedoch in mehreren molekularbiologischen Studien unabhängig voneinander bestätigt (NEDBAL et al. 1996, MURPHY et al. 2001a, HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003). Interessanterweise werden die Geomyoidea durch diese Hypothese wieder enger an die Myodonta angeschlossen.

Dieser kurze Abriss der Nageriersystematik zeigt bereits, dass sich im System der rezenten Nager bis heute den Myodonta keine eindeutige Schwestergruppe zuordnen läßt. Da in den oben vorgestellten Hypothesen sowohl die Geomyoidea als auch die Ctenodactylidae und Hystricognathi in enger Beziehung zu den Myodonta stehen, sollen diese phylogenetischen Beziehungen der vorliegenden Arbeit als Argumentationsschema zu Grunde liegen (Abb. 1).

1.3 Kurze Fossilgeschichte der Muroidea

Die umfangreiche Gruppe der myomorphen Nager soll sich aus den Sciuravidae entwickelt haben, die sich ihrerseits im frühen Eozän Nordamerikas am Beginn der Ischyromyiden-Radiation abspalteten (WOOD 1959, JAEGER 1988, contra: WAHLERT 1978). Nach der „molecular clock“ von ADKINS et al. (2003) ist der Ursprung der Myodonta bereits vor 85 Mio. Jahren in der Kreide zu suchen. Im Fossilbericht treten die Dipodoidea mit *Plesiosminthus* (Zapodidae) und die Muroidea mit *Eucricetodon schaubi* (Cricetidae) jedoch erst vor etwa 35 Mio. Jahren im O-Eozän Chinas auf (HARTENBERGER 1985, DE BRUIJN et al. 1996). Die Zapodidae wandern in mehreren Migrationswellen aus ihrem Ursprungsgebiet nach N-Amerika und insbesondere im Neogen nach W-Eurasien aus (FAHLBUSCH & BOLLIGER 1996).

Erste aus Asien eingewanderte Vertreter der Cricetidae (*Eucricetodon*, *Pseudocricetodon*) treten in Europa bereits im U-Oligozän auf (HUGUENEY 1999). Moderne Cricetiden wandern aus Asien in mehreren Wellen nach Europa ein; das erste Mal treten sie im späten U-Miozän auf und bilden in Europa eine für mehr als acht Mio. Jahre stabile Fauna (FAHLBUSCH 1996, KÄLIN 1999). Besonders im Miozän und Oligozän sind die modernen Cricetiden sehr erfolgreich, weit verbreitet und dominieren die europäische Nagerfauna (DE BRUIJN & ÜNAY 1996, FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999, KÄLIN 1999). Von den ursprünglichen Cricetiden Europas sind diese modernen Formen im Fossilbericht durch ein zwei Mio. Jahre andauerndes „cricetid vacuum“ getrennt (HUGUENEY 1999, KÄLIN 1999). Die frühen Cricetiden breiten sich aus Asien auch nach N-Amerika aus und treten dort erstmals im M-Oligozän auf (WOOD 1947). Die neotropischen Sigmodontinae sollen ihren Ursprung in der nordamerikanischen Form *Copemys* aus dem O-Miozän haben (BASKIN 1989, zit. aus ENGEL et al. 1998). Eine große und diverse Teilgruppe der Cricetidae stellen die Cricetini dar, die von der Oligozän-Miozän-Grenze an bis heute existieren (DE BRUIJN & ÜNAY 1996, KÄLIN 1999). Einige europäische Formen dieser Gruppe haben weite Verbreitungsgebiete wie z.B. *Kowalskia* (Spanien bis China); die meisten bisher bekannten Taxa findet man jedoch in Europa (KÄLIN 1999). Bis heute sind ca. 100 Arten aus dem U- und M-Miozän bekannt (KÄLIN 1999). Die größte Diversität findet man im M-Miozän Zentraleuropas mit bis zu neun Spezies in einer einzigen Fauna (KÄLIN 1999). *Eumyarion* (C- und W-Europa, Miozän) besitzt eine archaische Zahnmorphologie und ähnelt darin eher den Cricetiden des Oligozäns als Formen aus dem Miozän (FAHLBUSCH 1996). Möglicherweise stammt *Eumyarion* von oligozänen Formen der Cricetidae ab (FAHLBUSCH 1996). Zeitgleich mit *Eumyarion* treten im Miozän Europas *Megacricetodon* und *Democricetodon* auf, die eine nähere Verwandtschaft zu rezenten Formen als zu denen aus dem Oligozän aufweisen (FAHLBUSCH 1996, KÄLIN 1999). An der Plio-Pleistozän-Grenze erfolgt die Einwanderung der einzigen rezenten europäischen Cricetini: *Cricetus*, in SO-Europa *Mesocricetus* und *Cricetulus*. Diese Formen zeichnet eine sekundär vereinfachte Molarenmorphologie mit zwei Höckerlängsreihen aus (FAHLBUSCH 1996, KÄLIN 1999). Im M-Miozän Europas erfolgte die Radiation der Cricetodontini, einer weiteren aus Vorderasien eingewanderten Teilgruppe der Cricetiden, die in Kleinasien im frühesten U-Miozän erstmals auftreten (DE BRUIJN & ÜNAY 1996, RUMMEL 1999). Diese artenarme Gruppe verschwindet jedoch aus dem

Fossilbericht etwa zeitgleich mit dem Auftreten von *Cricetus* und der Muriden im O-Miozän und Pliozän in Europa (RUMMEL 1999). Die erste dramatische Reduktion der modernen Cricetiden Europas erfolgte durch das Auftreten der Muriden zu Beginn des O-Miozäns; später wurde dieser Einbruch der Cricetiden-Fauna durch das Auftauchen der ersten echten Arvicoliden verstärkt (KÄLIN 1999). Am Ende des Miozäns erfolgte nochmals eine Radiation der Cricetiden, die zu den „microtoide Cricetiden“ führte; die meisten dieser Entwicklungslinien ähnelten morphologisch stark den Arvicolinae, verschwanden jedoch nach dem Erscheinen echter Arvicolinae (KÄLIN 1999). Bereits im O-Miozän treten innerhalb der Muroidea in Asien und Nordamerika simultane, dentale Adaptationen auf, die als Anpassungen an grashaltige Nahrung zu zahlreichen Entwicklungslinien führte (FEJFAR 1999). Einer dieser „offshots“ der Cricetidenstammgruppe sind die im Pliozän auftretenden und plötzlich sehr formenreichen Arvicolinae, die die Bedeutung der zeitgleich in Europa vorherrschenden Muridae herabsetzte (FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). *Baranomys*, *Microtodon* und *Bjornkurtenia* ähneln morphologisch sehr stark den Arvicolinae und sind möglicherweise mit Stammgruppenvertretern dieser Nagergruppe sehr nah verwandt; ihre Zahnmorphologie ähnelt aber eher der von miozänen Cricetiden als der von Arvicolinae (FAHLBUSCH 1996).

Nur wenige Arten der Gerbilliden sind aus dem Miozän Europas bisher bekannt (WESSELS 1999): Myocricetodontinae (*Myocricetodon*) und Gerbillinae (*Pseudomeriones*) wandern im U- bzw. O-Miozän in die Türkei ein und breiten sich von dort in ganz Südeuropa aus. *Pseudomeriones* gilt als Vorfahre der Gattung *Meriones*, die ab dem Pleistozän in Afrika auftritt. Die Taterillinae (*Protatera*) wandern am Ende des Miozäns von N-Afrika nach Spanien ein. Die Zahnmorphologie von *Pseudomeriones* und *Epimeriones* (beide mit asiatischem Ursprung) korrespondiert mit der Zahnmorphologie rezenter Gerbilliden und läßt sich von einem cricetiden Merkmalsmuster ableiten (FAHLBUSCH 1996).

Der älteste bekannte Muridae ist *Antemus chinjensis* aus dem M-Miozän Pakistans (FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). Die Muridae haben demnach ihren Ursprung in Asien und sollen von Cricetinae oder Cricetodontinae abstammen; der Stammgruppenvertreter ist womöglich sehr nah mit *Megacricetodon* verwandt (FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). KUMAR & HEDGES (1998) nehmen für die Trennung der Muridae und Cricetidae basierend auf der von ihnen berechneten „molecular clock“ einen Zeitpunkt vor 65,8 Mio. Jahren an der Kreide-Tertiär-Grenze an, was jedoch im Widerspruch zu den bisherigen Fossilfunden steht. Ähnlich verhält es sich mit den auf „molecular clocks“ beruhenden Zeitfenstern für die Trennung der Muridae und Gerbillidae: vor 44,6 Mio. Jahren (ADKINS et al. 2003) oder an der Kreide-Tertiär-Grenze vor 66,2 Mio. Jahren (KUMAR & HEDGES 1998). Nur die Berechnungen von DUBOIS et al. (1999) mit einem Zeitpunkt von vor 15,5 bis 18,1 Mio. Jahren entsprechen in etwa den Fossilfunden aus dem Miozän. Die Molarenmorphologie der Muridae ist komplizierter als die moderner Cricetidae: Die oberen Molaren besitzen drei Höckerreihen, wobei die linguale Reihe eine Neubildung darstellt (FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). Anhand der bisherigen Fossilfunde konnten hypothetische Transformationsstufen von einem „(my)cricetid pattern“ zu einem „murid pattern“ der Molaren herausgearbeitet werden (BUTLER 1985,

DE BRUIJN et al. 1996). Der erste europäische Muridae ist *Progonomys*, der ab dem unteren O-Miozän in S-Europa und Anatolien auftritt (DE BRUIJN et al. 1996, FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). Im O-Miozän und großen Teilen des Pliozäns sind die Muridae die dominanten Nager in Europa: Bis zu 15 Gattungen und 40 ausgestorbene Arten treten in Europa und Anatolien im O-Miozän und U-Pliozän auf (DE BRUIJN et al. 1996, FREUDENTHAL & SUÁREZ 1999). Rezent sind die Muridae mit über 100 Gattungen und 500 Arten die am weitesten verbreitete und diverseste Säugerfamilie (u.a. ANDERSON & JONES 1984). Nach paläontologischen Daten erfolgte die Trennung von *Rattus* und *Mus* vor 12 bis 14 Mio. Jahren im oberen M-Miozän (SPRINGER et al. 2003). „Molecular clocks“ geben diesbezüglich wiederum sehr variable Werte an: 14-24 Mio. Jahre (SPRINGER et al. 2003), 27,2 Mio. Jahre (ADKINS et al. 2003), 41-46 Mio. Jahre (KUMAR & HEDGES 1998).

1.4 Systematische und taxonomische Anmerkungen zu den Muroidea

Die Monophylie der Muroidea ist durch echte Myomorphie, die Reduktion des P4 (Zahnformel 1·0·0·3), Molaren mit „cricetid pattern“, eine abgeleitete Form der hämochorialen Plazenta (u.a. SCHAUB 1925, LUCKETT & HARTENBERGER 1993) sowie durch molekulare Daten (NEDBAL et al. 1996, CONROY & COOK 1999, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000) abgesichert. Die Schwestergruppenverhältnisse und phylogenetischen Probleme innerhalb der Muroidea sind bis heute nicht eindeutig geklärt. Es existieren z.T. widersprüchliche Annahmen (u.a. CARLETON & MUSSER 1984, BONHOMME et al. 1985, FLYNN et al. 1985, HÄNNI et al. 1995, LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 1998, CONROY & COOK 1999, SMITH & PATTON 1999). Unklarheit besteht über die Zugehörigkeit und den Familienstatus der Teilgruppen (FLYNN et al. 1985). Einige Autoren bevorzugen die Unterteilung in mehrere Familien (Cricetidae, Muridae, Arvicolidae (Microtidae), Gerbillidae), während andere alle Teilgruppen als Unterfamilien den Muridae unterstellen (u.a. ELLERMANN 1940/41, STEHLIN & SCHAUB 1951, SIMPSON 1945, CARLETON & MUSSER 1984, NOWAK 1991, MCKENNA & BELL 1997). Da MCKENNA & BELL (1997) durch ihre derzeit gültige Klassifizierung den eigentlichen phylogenetisch-systematischen Problemen der Muroidea entgehen, wird auf Familienniveau die Klassifizierung von CARLETON & MUSSER 1984 beibehalten und durch aktuelle Hypothesen modifiziert. Demnach bestehen die hier untersuchten Muroidea aus folgenden Familien und Unterfamilien: Cricetidae (Cricetinae, Sigmodontinae, Arvicolinae), Gerbillidae, Muridae (Acomyinae, Dendromurinae, Otomyinae, Murinae).

Im Mittelpunkt zahlreicher morphologischer und v.a. molekularbiologischer Untersuchungen stehen die neuweltlichen Sigmodontinae (u.a. HERSHKOVITZ 1966, BASKIN 1978, VOSS 1988, BRAUN & MARES 1995, STEPPAN 1995, 1998, ENGEL et al. 1998, SMITH & PATTON 1999, D'ELÍA et al. 2003). Die systematische Einteilung und Monophylie bzw. Paraphylie einzelner Teilgruppen der Sigmodontinae sowie die Gruppenzugehörigkeit einzelner Gattungen wird kontrovers diskutiert. Die Abgliederung der Sigmodontinae Nordamerikas als Neotominae, die den Peromyscini von HERSHKOVITZ (1966) entsprechen, wird von einigen Autoren, aufgrund der Penis-

morphologie und molekularbiologischen Daten in Betracht gezogen (REIG 1980, ENGEL et al. 1998, CATZEFLIS et al. 1993, STEPPAN 1995, D'ELÍA et al. 2003). Die Auflösung dieser Daten ist jedoch meist sehr gering und wird durch neuere molekularbiologische Arbeiten nicht bestätigt (SMITH & PATTON 1999, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000). In der vorliegenden Arbeit soll daher von einer monophyletischen Gruppe Sigmodontinae, die nord- und südamerikanische Vertreter umfasst, ausgegangen werden, was auch durch den Fossilfund unterstützt wird (s.o.). Es wurde mit molekularbiologischen Methoden versucht, auf Tribus- und Gattungsebene Ordnung in die enorme Artenfülle dieser Gruppe zu bringen und dabei je nach Methode auch eine molekulare Uhr herauszuarbeiten. Diese soll, wenn möglich, zusammen mit Fossilfunden Aufschluß über die Besiedlung Südamerikas und die damit verbundenen paläobiogeographischen Gegebenheiten sowie über den genaueren Zeitpunkt der Radiation der Sigmodontinae geben (u.a. CATZEFLIS et al. 1993, ENGEL et al. 1998, SMITH & PATTON 1999). Es gibt jedoch unterschiedliche Ansichten über die Konstanz der evolutiven Geschwindigkeit des Genoms und der damit verbundenen Aussagefähigkeit (CATZEFLIS et al. 1993, SMITH & PATTON 1999). *Peromyscus* tritt sowohl laut Fossilbericht als auch nach der „molecular clock“-Methode vor etwa 7,3 Mio. Jahren auf und ist innerhalb der nordamerikanischen Sigmodontinae basal einzuordnen (STEPPAN 1995, CATZEFLIS et al. 1993). Die Monophylie der südamerikanischen Sigmodontinae ist heute allgemein anerkannt; *Sigmodon* ist ein basaler Vertreter dieser Gruppe (ENGEL et al. 1998, SMITH & PATTON 1999, D'ELÍA et al. 2003). Ergebnisse der DNA/DNA-Hybridisierung lassen vermuten, dass die Sigmodontinae zusammen mit den Arvicolinae die Schwestergruppe der Cricetinae sind (BROWNELL 1983).

Die Arvicolinae, heute als monophyletische Gruppe anerkannt, sind nicht zuletzt wegen ihrer bedeutenden Radiation seit jeher ein taxonomisches und phylogenetisches Problem innerhalb der Muroidea (SIMPSON 1945, BROWNELL 1983, CARROLL 1993, MARTIN et al. 2000). Molekularbiologische Daten sprechen, jedoch mit z.T. schlechter Auflösung, für ein Schwestergruppenverhältnis zu den nordamerikanischen Sigmodontinae und eine basalere Stellung innerhalb der Muroidea als sie die Cricetinae aufgrund des Fossilberichtes und morphologischer Merkmale einnehmen sollen (BUGGE 1970, BROWNELL 1983, ADKINS et al. 2003). Basierend auf biochemischen und paläontologischen Daten ist *Lemmus* basaler als *Microtus* und *Arvicola* einzuordnen (CHALIN & GRAF 1988).

In der Vergangenheit wurde den Otomyinae v.a. aufgrund ihres spezifischen Molarenmusters der Rang einer eigenen Unterfamilie mit engen Beziehungen zu den Cricetidae zugestanden (SIMPSON 1945, ELLERMANN 1941, DIETERLEN 1969, MUSSER & CARLTON 1993, MCKENNA & BELL 1997). Neuere morphologische und molekularbiologische Untersuchungen befürworten jedoch einhellig, die Otomyinae als Teilgruppe den Muridae anzuschließen (CHEVRET et al. 1993b, LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 1998, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000, DUCROZ et al. 2001). Für die vorliegende Arbeit wird letztere Annahme übernommen.

Schien die Position von *Acomys* innerhalb der Muridae anhand von Zahnmorphologie und Schädelmerkmalen fossiler und rezenter Arten lange als gerechtfertigt (JACOBS 1978,

CARLETON & MUSSER 1984, LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 1998), so wird die Stellung von *Acomys* und nah verwandter Gattungen innerhalb der Muridae seit einiger Zeit angezweifelt. Makromolekulare Untersuchungen von SARICH (1985) zeigen, dass *Acomys* von *Mus* (Murinae) verwandtschaftlich genauso weit entfernt ist wie von anderen Unterfamilien wie z.B. den Cricetinae. Die gesonderte Stellung von *Acomys* innerhalb der Muridae wird durch zahlreiche molekularbiologische Analysen bestätigt, was zu der Abspaltung in eine eigene Unterfamilie Acomyinae führte (BONHOMME et al. 1985, SARICH 1985, CHEVRET et al. 1993a, CATZEFLIS ET AL. 1995, HÄNNI et al. 1995, MARTIN et al. 2000, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000, contra: ENGEL et al. 1998, LÓPEZ-MARTÍNEZ et al. 1998, CONROY & COOK 1999). Mit Hilfe der DNA/DNA-Hybridisierung wiesen CHEVRET et al. (1993a) nach, dass *Acomys* näher mit den Gerbillidae, deren systematische Stellung ebenfalls umstritten ist, verwandt sein soll. Eine nähere Verwandtschaft von *Acomys* und den Gerbillidae konnten z.B. HÄNNI et al. (1995) jedoch nicht bestätigen. Neuere Arbeiten postulieren, dass die Acomyinae die Schwestergruppe zu den Murinae plus Gerbillidae sind (DUBOIS et al. 1999, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000, DUCROZ et al. 2001). *Acomys* wird demnach in dieser Arbeit innerhalb der Muridae in die Unterfamilie Acomyinae gestellt.

Die systematische Stellung der Gerbillidae wird ebenfalls nach wie vor heftig diskutiert (CATZEFLIS et al. 1993). Der Ursprung der Gerbilliden ist bis heute nicht eindeutig geklärt. Er soll sich sowohl in Asien als auch in Afrika befinden (LAVOCAT 1978). JAEGER (1975a, in LAVOCAT 1978) vermutet, dass einige Gerbillinae von nordafrikanischen Myocricetodontinae abstammen, die ihrerseits im Miozän aus Asien nach Afrika eingewandert sind. Sie sollen aufgrund des Fossilberichtes und basierend auf DNA/DNA-Hybridisierung und Aminosäuresequenzierung mit den Muridae näher verwandt sein als mit den Cricetidae (BROWNELL 1983, FLYNN et al. 1985, KUMAR & HEDGES 1998). In jüngster Zeit wird ein Schwestergruppenverhältnis der Gerbillidae mit den Muridae angenommen (ROBINSON et al. 1997, DUBOIS et al. 1999, MARTIN et al. 2000, MICHEAUX & CATZEFLIS 2000, DUCROZ et al. 2001, ADKINS et al. 2002).

1.5 Methodologische Vorbemerkung

Phylogenese kann als eine Sequenz von Ontogenesen definiert werden (GARSTANG 1922, KRYZANOWSKY 1939). „Unter Ontogenese ist die ganze Gesamtheit der Veränderungen des lebenden Organismus, angefangen von der Eizelle und endend mit dem Alter und dem Tode aufzufassen“ und beinhaltet somit auch den Zustand des Adultus (KRYZANOWSKY 1939: S. 28). Merkmale des Adultschädels können also nur dann hinreichend verstanden werden, wenn auch deren Ontogenese berücksichtigt wird (GAUPP 1906a, DEBEER 1937, STARCK 1967, NOVACEK 1993, MAIER 1993b). Obwohl das Verständnis der Struktur und der meisten Homologien des Chondrocranium bereits weit fortgeschritten ist, fehlt für die meisten Ordnungen der Mammalia ein befriedigendes Verständnis der craniogenetischen Prozesse (ZELLER 1987). Die Unterscheidung zwischen plesiomorphen und apomorphen Merkmalszuständen, die im Sinne HENNIGS (1982) für die Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen unerlässlich ist, ist

ebenfalls oft nur unter Berücksichtigung der Ontogenese möglich (ZELLER 1987). Die Ontogenese stellt einen funktionalen Prozeß mit eigenen Gesetzmäßigkeiten dar (MAIER 1986). Daher kann der embryonale Schädel nicht mehr als starres Gefüge in Form eines "Stadium optimum" angesehen werden, sondern als sich ständig im Umbau befindliches Gebilde, das sowohl Anpassungen an spezifische Umweltbedingungen während der pränatalen Entwicklungsphasen, als auch phylogenetische Transformationen aufweisen kann (GAUPP 1906a, DE BEER 1937, REINBACH 1952, FRICK 1954, STARCK 1941, 1962, 1967).

Die Craniogenese der Ethmoidalregion ist bei Myodonta bislang kaum untersucht. Innerhalb der übrigen Rodentia ist die Regio ethmoidalis jedoch die am besten untersuchte Schädelregion; Grundplanrekonstruktionen für die Sciuroidea, Castoridae (FRAHNERT 1998), Gliridae (KLINGLER 2003) und Hystricognathi (v.a. MESS 1997) sowie die Rodentia, Lagomorpha und Glires (MESS 1997, FRAHNERT 1998) liegen bereits vor. Damit ergeben sich bezüglich der Merkmalsausprägungen sehr gute Vergleichsmöglichkeiten für die Grundplanrekonstruktionen der vorliegenden Arbeit. Ausgehend von einer detaillierten Deskription der Ontogenese perinataler Stadien von *Peromyscus maniculatus* sowie Befunden an weiteren Muroidea und *Jaculus* sollen die ontogenetisch-morphologischen Grundpläne des Chondrocranium der Ethmoidalregion der Myodonta und der hier untersuchten Teilgruppen erarbeitet werden. Da bis heute keine einhellige Meinung über die Schwestergruppe der Myodonta existiert, sollen für deren Grundplanrekonstruktionen alle bisher untersuchten Nager im Vergleich herangezogen werden. Das Hauptaugenmerk soll aufgrund der oben erwähnten Verwandtschaftshypothese auf den Geomyoidea, *Castor* und den Ctenohystrica liegen. Nicht immer konnten ontogenetische Reihen einer Art untersucht werden, so dass oft nur einzelne Entwicklungsstadien beschrieben wurden, was auch für die Ergebnisse dieser Studie gilt. Da es sich aber um prae- und perinatale Stadien handelt, deren Strukturen und Transformationen durchaus vergleichbar sind, kann von einer Vergleichbarkeit der Merkmale ausgegangen werden. Innerhalb der Muroidea ist der Nesthockertyp als Regel zu bezeichnen, die lediglich von wenigen Arten wie z.B. *Sigmodon* (Cricetidae), *Acomys* und *Otomys* (Muridae) durchbrochen wird (DIETERLEN 1961, 1963, 1968, 1969). Diese vom Grundplan der Muroidea abgeleitete precocialen Reproduktionsmodi stellen konvergente Entwicklungen dar. Die Jungtiere von *Otomys* sind im Vergleich zu *Acomys* als fortgeschrittene Nestflüchter zu bezeichnen (DIETERLEN 1961, 1963, 1968, 1969). Zum Zeitpunkt der Geburt ist der Entwicklungsgrad der Kleinhirnrinde, der ein Maß für den Reifegrad des Neonatus darstellt, bei *Acomys* deutlich größer als bei *Sigmodon* (SÁNCHEZ-VILLAGRA & SULTAN 2002). Bei der Auswertung der Befunde müssen die durch diese Reproduktionsstrategien hervorgerufenen Heterochronien berücksichtigt werden. Das gilt auch beim Vergleich mit anderen precocialen Nagern wie *Castor*, *Ctenodactylus* und den Hystricognathi. Die Auswertung der hier erarbeiteten morphogenetischen Befunde erfolgt zum einen in einem umfangreichen, nach Merkmalen gestaffelten Vergleich innerhalb der Myodonta und Geomyoidea, zum anderen als phylogenetisch-systematische Diskussion im Sinne HENNIGS (1982) innerhalb aller bisher untersuchter Rodentia, Lagomorpha und ausgewählter Außengruppenvertreter. Kann aufgrund der Merkmalsverteilung in den Außengruppen keine Lesrichtung an-

gegeben werden, so wird im Rahmen des „principle of commonality“ (ELDREDGE 1979) argumentiert.

Anfang der 90er Jahre des letzten Jahrhunderts wurde die Monophylie der Rodentia durch molekulare Untersuchungen angezweifelt (GRAUR et al. 1991, D'ERCHIA et al. 1996, REYES et al. 1998, ASHER et al. 2003). Aufgrund der beschränkten Anzahl von Nagertaxa in diesen Untersuchungen sowie aus methodologischen Gesichtspunkten wurden diese Ergebnisse jedoch stark angezweifelt. Nur wenige, jedoch gut abgesicherte, morphologische Synapomorphien belegen die Monophylie der Rodentia: Der dI2 ist einziger dauerwachsende Schneidezahn, Zahnschmelz nur auf Buccalseite der Incisiven, langes Diastema und Reduktion der Canini, je ein Praemolar pro Kieferhälfte, untere Molaren ohne Paraconid, Orbita liegt dorsal der Backenzähne, Ramus des Jochbogens liegt rostral der vorderen Backenzähne, Fossa glenoidalis mit rostrocaudaler Ausdehnung (HARTENBERGER 1985). Molekulare Daten unterstützen diese Annahme (u.a. DEBRY & SAGEL 2001, HUCHON et al. 2002, SPRINGER et al. 2003, ADKINS et al. 2003). Daher soll im Folgenden von einer Monophylie der Rodentia ausgegangen werden.

Als Außengruppe für die Grundplanrekonstruktion der Rodentia dienen im Rahmen des Glires-Konzeptes die Lagomorpha, deren Monophylie über morphologische (Stiftzähne, Reduktion des M³: LI & TING 1985, Fenestrierung im facialis Teil des Maxillare, Jugale mit Processus posterior: NOVACEK 1985) und molekulare Merkmale (u.a. HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003) gut abgesichert ist. Sowohl morphologische Daten fossiler und rezenter Taxa der Glires (TULLBERG 1899, GREGORY 1910, WEBER 1928, LI & TING 1985, LUCKETT 1985, LUCKETT & HARTENBERGER 1985b, 1993, LAVOCAT & PARENT 1985, SHOSHANI et al. 1985, SZALAY 1985, NOVACEK 1985, ADE 1997, 1999, FRAHNERT 1999, MARTIN 1999) als auch zahlreiche molekularbiologische Untersuchungen (MURPHY et al. 2001a,b, SPRINGER et al. 2003, contra: SARICH 1985, SHOSHANI 1986, HUCHON et al. 1999, ASHER et al. 2003) befürworten das Schwestergruppenverhältnis zwischen Lagomorpha und Rodentia, das derzeit eines der am besten abgesicherten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Eutheria darstellt (NOVACEK & WYSS 1986, FRAHNERT 1999). Als zweite Außengruppe, v.a. für die Grundplanrekonstruktion der Glires, dienen weitere Vertreter der Euarchontoglires. Die Monophylie der Euarchontoglires wird v.a. durch molekulare Daten belegt (DEBRY & SAGEL 2001, MURPHY et al. 2001a,b, HUCHON et al. 2002, SPRINGER et al. 2003, contra: HUCHON et al. 1999, ASHER et al. 2003). *Tupaia* spielt bei diesem Außengruppenvergleich eine wesentliche Rolle, da diese Gattung in der Vergangenheit eingehend craniogenetisch untersucht und beschrieben wurde, wobei umfangreiche, eng gestaffelte ontogenetische Serien zur Verfügung standen (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987). Bei der Auswertung von Merkmalen, die sich bei *Tupaia* in einem abgeleiteten Zustand manifestieren, sollen Vertreter der Primaten (Prosimiae) und Dermoptera für die Merkmalsdiskussionen herangezogen werden: *Daubentonia* (MAIER 1991, 1993), *Galago* (WARICH 1986), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993), *Cynocephalus* (MIELENZ 1994).

2 Material und Methode

2.1 Histologisches Material

Anhand histologischer Schnittserien wurde das Chondrocranium und damit assoziierte Weichteilstrukturen der Ethmoidalregion von 24 Myomorpha und 2 Geomyoidea eingehend untersucht. Die Schnittserien dieser Arten wurden, sofern nicht anders angegeben, vom Zoologischen Institut der Universität Tübingen zur Verfügung gestellt. Dabei liegt der Untersuchungsschwerpunkt auf *Peromyscus maniculatus*, einem nord-amerikanischen Vertreter der Sigmodontinae. Die taxonomische Klassifizierung der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Rodentia erfolgt in Anlehnung an ELLERMAN (1940/41) und MCKENNA & BELL (1997).

Spezies	KL	SSL	KRL	Schnittdicke	Alter
<u>Muroidea</u>					
<u>Cricetidae</u>					
<u>Sigmodontinae</u>					
<i>Peromyscus maniculatus</i> 1	7,5 mm	12,5 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Peromyscus maniculatus</i> 2	11,5 mm	21 mm	k. A.	10 µm	spätfetal
<i>Peromyscus maniculatus</i> 3	14,5 mm	25 mm	k. A.	10 µm	neonat
<i>Peromyscus maniculatus</i> 4	25 mm	65 mm	k. A.	20/30 µm	juvenil
<i>Peromyscus maniculatus</i> * (WAGNER, 1845)	11 mm	19 mm	k. A.	10 µm	spätfetal
<i>Sigmodon hispidus</i> 1	10 mm	16,5 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Sigmodon hispidus</i> 2	14 mm	31 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Sigmodon hispidus</i> 3	19 mm	36 mm	k. A.	12 µm	fetal
<i>Sigmodon hispidus</i> 4 SAY & ORD, 1825	21 mm	42 mm	k. A.	12 µm	k. A.
<i>Akodon longipilis</i>	10,5 mm	18,5 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Akodon longipilis</i> (WATERHOUSE, 1837)	16,5 mm	25 mm	k. A.	10/15 µm	fetal
<i>Phyllotis spec.</i> WATERHOUSE, 1837	16 mm	26 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Auliscomys micropus</i> (WATERHOUSE, 1837)	17 mm	26 mm	k. A.	15 µm	fetal
<i>Geoxus valdivianus</i> (PHILIPPI, 1858)	15,5 mm	22 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Rhipidomys spec.</i> TSCHUDI, 1844	16,5 mm	29 mm	k. A.	10µm	fetal

Spezies	KL	SSL	KRL	Schnittdicke	Alter
Cricetinae					
<i>Cricetus cricetus</i> (LINNAEUS, 1758)	20 mm	42 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Mesocricetus auratus</i> 1	12 mm	22 mm	k. A.	10 µm	spätfetal
<i>Mesocricetus auratus</i> 2	15 mm	29 mm	35 mm	10 µm	neonat
<i>Mesocricetus auratus</i> 3	17,5 mm	34 mm	42 mm	15 µm	4 Tage
<i>Mesocricetus auratus</i> 4	19 mm	42 mm	48 mm	10/15 µm	7 Tage
<i>Mesocricetus auratus</i> 5	23 mm	50 mm	60 mm	20 µm	11 Tage
<i>Mesocricetus auratus</i> 6 (WATERHOUSE, 1839)	28 mm	k. A.	72 mm	20 µm	14 Tage
<i>Phodopus sungorus</i> (PALLAS, 1773)	11,5 mm	25 mm	k. A.	10 µm	1 Tag
Arvicolinae					
<i>Lemmus lemmus</i> (LINNAEUS, 1758)	14 mm	30 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Microtus californicus</i> (PEALE, 1848)	10,5 mm ⁵	20 mm	k. A.	10 µm	fetal
Gerbillidae					
<i>Meriones unguiculatus</i>	14,5 mm	28 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Meriones unguiculatus</i> ** (MILNE-EDWARDS, 1867)	15 mm	30 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Gerbillus perpallidus</i> SETZER, 1958	10 mm	16 mm	k. A.	10 µm	fetal
Muridae					
Acomyinae					
<i>Acomys spec. 1</i>	20 mm	36 mm	41 mm	10 µm	fetal
<i>Acomys spec. 2</i> I. GEOFFROY, 1838	22 mm	k. A.	45 mm	10 µm	neonat
Murinae					
<i>Rhabdomys pumilio</i> (SPARRMAN, 1784)	11 mm	20 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Lophuromys sikapusi</i> (TEMMINCK, 1853)	10,9 mm ⁵	k. A.	k. A.	10 µm	fetal
<i>Apodemus flavicollis</i> (Melchior, 1834)	7,8 mm	12,8 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Apodemus sylvaticus</i> (LINNAEUS, 1758)	12 mm	20 mm	k. A.	10 µm	fetal

Spezies	KL	SSL	KRL	Schnittdicke	Alter
<i>Micromys minutus</i> (PALLAS, 1771)	7 mm	10,5 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Mus musculus</i> 1 ^{1,6}	k. A.	18,5 mm	k. A.	k. A.	fetal
<i>Mus musculus</i> 2 ^{1,6}	k. A.	22 mm	k. A.	k. A.	fetal
<i>Mus musculus</i> 3	k. A.	25 mm	k. A.	10 µm	k. A.
<i>Mus musculus</i> 4 ^{1,6}	k. A.	29 mm	k. A.	k. A.	k. A.
<i>Mus musculus</i> 5	k. A.	k. A.	k. A.	10 µm	6 Tage
<i>Mus musculus</i> 6 LINNAEUS, 1758	17,2 mm ⁵	k. A.	k. A.	15 µm	10 Tage
<i>Rattus norvegicus</i> 1 ⁴	14,5 mm	28 mm	k. A.	10 µm	fetal
<i>Rattus norvegicus</i> 2 ⁴	15,5 mm	32 mm	k. A.	10 µm	spätfetal
<i>Rattus norvegicus</i> 3 ⁴	19 mm	39 mm	k. A.	10 µm	neonat
<i>Rattus norvegicus</i> 3a ⁴	k. A.	k. A.	k. A.	14 µm	neonat
<i>Rattus norvegicus</i> 4 ⁴	26 mm	59 mm	k. A.	15 µm	7 Tage
<i>Rattus norvegicus</i> 5 ⁴ BERKENHOUT, 1769	34 mm	k. A.	74 mm	20 µm	14 Tage
Dendromurinae					
<i>Dendromus kivu</i> ^{2,3} THOMAS, 1916	19 mm	35 mm	k. A.	15 µm	postnatal
Dipodoidea Dipodidae					
<i>Jaculus jaculus</i> (LINNAEUS, 1758)	14 mm	29 mm	k. A.	10 µm	fetal
Geomyoidea Heteromyidae					
<i>Dipodomys heermanni</i> LE CONTE, 1853	15 mm	32 mm	k. A.	k. A.	fetal
Geomyidae					
<i>Thomomys spec.</i> WIED-NEUWIED, 1839	13,2 mm ⁵	36 mm	k. A.	10 µm	fetal

¹ = Coll. Frick, Anatomisches Institut, München

² = Coll. Mus. Naturk. Berlin

³ = Nach WILSON & REEDER (1993) sollte die systematische Zugehörigkeit von *Dendromus kivu* zu *D. mesomelas* (BRANTS 1827) diskutiert werden.

⁴ = Diese ontogenetische Serie von *Rattus norvegicus* ist Gegenstand einer vorangegangenen craniogenetischen Arbeit (RUF 1999).

⁵ = Da Angaben zur KL fehlen, wurde diese soweit möglich über die Schnittserie ermittelt.

⁶ = Diese Stadien wurden anhand ihres Entwicklungsgrades der morphologischen Strukturen in Relation zu den anderen *Mus*-Stadien in die ontogenetische Serie eingeordnet.

Die formalinfixierten Köpfe wurden in Paraffin eingebettet und nach Erstellen der Schnittserien mit Azan nach HEIDENHAIN oder DOMAGK eingefärbt. Von allen Stadien wurden Frontalschnittserien erstellt. Die mit einem Sternchen (*) gekennzeichneten Schnittserien wurden sagittal geschnitten, die mit zwei Sternchen (**) gekennzeichneten horizontal. Stadium 3a von *Rattus norvegicus* wurde nur bei der Deskription des rostralen Nasenbereichs berücksichtigt, da die Schnittserie von Stadium 3 in diesem Abschnitt schlecht erhalten ist.

Um gezielte Entwicklungsstadien von *Mesocricetus auratus* zu erhalten wurde am Zoologischen Institut der Universität Tübingen eine Zucht angelegt. Bei Stadium 2 bis 6 von *Mesocricetus* handelt es sich um Wurfgeschwister.

2.2 Vergleich und craniogenetische Literatur

Die an der Nasenregion von *Peromyscus maniculatus* erhobenen Befunde werden ausführlich dargestellt und mit den Merkmalen aller übrigen hier untersuchten Vertretern der Myodonta und Geomyoidea verglichen. Zur Identifizierung und Benennung der Merkmale wird die Nomenklatur für Chondrocranien der Mammalia übernommen (z.B. GAUPP 1900, DE BEER 1937, STARCK 1967, KUHN 1971, MAIER 1980, ZELLER 1983, MESS 1997, 1999a, FRAHNERT 1998, RUF 1999). Um in diesem vergleichenden Teil einen zusammenhängenden und vollständigen Abriss über die Ontogenese der Ethmoidalregion aller untersuchten Myomorpha zu erhalten, wird bewußt auf eine räumliche Trennung eigener Daten von solchen aus der craniologischen Literatur verzichtet. Die Quellen der Zitate werden durch Literaturangaben eindeutig hervorgehoben. Diese Daten stammen insbesondere aus den im Folgenden aufgelisteten craniologischen Arbeiten über myomorphen Nagetieren. Dabei wird der derzeit nach WILSON & REEDER (1993) gültige Artname angegeben und Artbezeichnungen der Autoren in Klammern diesen nachgestellt.

Mesocricetus auratus (Waterhouse, 1839) = ADAMS & MCFARLAND 1972, RAJTOVA 1972b, KADAM 1976

Phodopus sungorus (PALLAS, 1773) = HAUCK 1987

Arvicola terrestris (Linnaeus, 1748) = FAWCETT 1917 (*Microtus amphibius*)

Tatera indica (HARDWICKE, 1807) = KADAM 1972/73 (*Tatera indica cuvieri* (WATERHOUSE))

Otomys tropicalis THOMAS, 1902 = ELOFF 1948

Rhabdomys pumilio (SPARRMAN, 1784) = ELOFF 1951b

Mus musculus LINNAEUS, 1758 = KADAM 1976, FRICK 1986

Rattus norvegicus (BERKENHOUT, 1769) = YOUSSEF 1966 (*Rattus decumanus*), KADAM 1976, RUF 1999

Wie aus der obigen Tabelle hervorgeht, gibt es für einige dieser Arten sowohl eigene Befunde als auch Daten aus der Literatur. Die beiden Quellen dieser doppelt untersuchten Arten sollen sich dabei ergänzen, da die Literaturdaten meist von jüngeren

Entwicklungsstadien stammen und häufig nur oberflächliche Beobachtungen beinhalten. Die hier gezüchteten und untersuchten Entwicklungsstadien von *Mesocricetus* reihen sich ergänzend in die bisherigen Arbeiten von ADAMS & MCFARLAND 1972, RAJTOVA 1972b und KADAM 1976 ein. Bei *Phodopus* und *Mus* war es möglich, Einblick in die Originalserien der Autoren zu erhalten.

Für eine möglichst vollständige Analyse der Merkmalsverteilung nach der Methode der phylogenetischen Systematik (HENNIG 1982) innerhalb der Rodentia und Glires wurde auch die craniogenetische Literatur aller bisher untersuchten nichtmyomorphen Nager sowie der Lagomorpha berücksichtigt: *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1997), *Xerus* (FAWCETT 1923), *Muscardinus*, *Glis*, *Eliomys*, *Graphiurus* (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), weitere Hystricognathi bzw. Hytricomorpha (STRUTHERS 1927, RAJTOVA 1972a, ZIMMERMANN 1976, DIERBACH 1985, MAIER & SCHRENK 1987, MESS 1994, 1995, 1997, 1999a, 1999b, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, STROBEL 1997), *Oryctolagus* (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, FRICK & HECKMANN 1955), *Lepus* (ELOFF 1950), *Ochotona* (INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998). Eine detaillierte Auflistung aller bisher untersuchten Hystricognathi findet sich bei MESS (1997, 1999a,b).

2.3 Grafische Darstellung der Befunde

Zum besseren Verständnis der morphologischen Befunde dienen Plattenrekonstruktionsmodelle des Nasenskeletts und computergestützte Rekonstruktionen ausgewählter Details. Querschnittszeichnungen sollen die einzelnen Sachverhalte zusätzlich veranschaulichen.

Die histologische Schnittserie von Stadium 2 von *Peromyscus maniculatus* diente als Vorlage für ein nach MAIER (pers. Mitt.) modifiziertes BORNSches Plattenrekonstruktionsmodell (BORN 1883) der Ethmoidal- und Orbitotemporalregion. Dabei wurde mit Hilfe eines Mikroskop-Zeichenspiegels jeder dritte Schnitt bei 40-facher Vergrößerung auf 2 mm dicke Styroporplatten projiziert. Die Umrisse wurden ausgeschnitten und mit einem Wasser-Holzleim-Gemisch zu einem dreidimensionalen Modell des Schädels zusammengefügt. Die Deckknochen wurden nur auf der rechten Seite dargestellt. Mit einem Acrylfarben-Holzleim-Gemisch wurden die verschiedenen Strukturen farblich gekennzeichnet. Anschließend wurde die Nasenkapsel linksseitig durch einen vertikalen Schnitt parallel zum Septum nasi eröffnet. Ein zweiter Schnitt erfolgte schräg horizontal und parallel zur Lamina cribrosa. Auf diese Weise entstanden drei Teilmodelle, die eine bessere Einsicht in den linken Naseninnenraum gewähren sollen. Das Modell diente als Vorlage für die Halbtonzeichnungen in Abb. 2 bis 6, die mit Hilfe der Airbrush-Technik angefertigt wurden. Die histologische Schnittserie von *Jaculus jaculus* diente als Vorlage für ein weiteres Plattenrekonstruktionsmodell mit 38-facher Vergrößerung, das nach dem selben Prinzip wie eben beschrieben entstand (Abb. 7 bis 10). Hier wurde zusätzlich der Musculus masseter medialis im Bereich der

Infraorbitalregion modelliert. Das Modell wurde ebenfalls linksseitig parallel zum Nasenseptum aufgeschnitten.

Für die computergestützte 3D-Rekonstruktion der rostralen Nasenregion von *Meriones unguiculatus* wurden digitale Fotos einzelner Schnitte mit einer Pixera Professional[®] Kamera (Auflösung 1024 x 960 pixel) angefertigt. Dabei wurde jeder zweite Schnitt bis etwas caudal der Lamina transversalis anterior fotografiert. Mit Hilfe der Computerprogramme SURFdriver 3.5.3[®] und CINEMA 4D XL 3.5 DE[®] wurde mit diesen Fotos ein dreidimensionales Detailmodell der rostralen Nasenregion rekonstruiert (Abb. 11).

Von ausgewählten Schnitten einzelner Spezies wurden mittels eines Mikroskop-Zeichenspiegels Tuschezeichnungen (Abb. 12 bis 96) erstellt. Dabei wurde versucht, die Größenverhältnisse der Strukturen von rostral nach caudal weitgehend beizubehalten. Abkürzungen und Legende zu den Abbildungen werden im Anhang erklärt.

Die grafische Bearbeitung und Beschriftung aller Abbildungen erfolgte mit Hilfe der Programme Adobe Photoshop[®] 5.5 und Adobe Pagemaker[®] 6.5.

3 Deskription und Vergleich der morphogenetischen Befunde an der Regio ethmoidalis

Im Folgenden werden die Ergebnisse der morphologischen Untersuchung des Chondrocranium der Regio ethmoidalis von *Peromyscus maniculatus* präsentiert. Im vergleichenden Teil dieses Abschnitts werden auffällige Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Merkmalsausprägungen weiterer untersuchter Vertreter der Myodonta und der Geomyoidea im Vergleich zu *Peromyscus* angesprochen. Diese Befunde werden durch Daten aus der vergleichend-craniologischen Literatur über Myodonta ergänzt. Auf eine ausführliche Deskription des Vergleichsmaterials muss hier aufgrund der Materialfülle verzichtet werden.

Um einen besseren Überblick zu ermöglichen, wurde die Regio ethmoidalis in drei große morphologische Abschnitte (äußere Nasenkapsel, Solum nasi, Cavum nasi) unterteilt. Innerhalb dieser Abschnitte wurden aus dem selben Grund jeder Struktur bzw. jedem Strukturkomplex ein Kapitel zugewiesen. Jedes Kapitel wird mit einer topographischen Einführung und Definition der behandelten Strukturen eingeleitet. Zur besseren Übersicht werden die im vergleichenden Teil besprochenen Strukturen gesperrt geschrieben.

3.1 Äußere Nasenkapsel

Die knorpelige Nasenkapsel ist birnenförmig gestaltet und findet über den „central stem“ bzw. die Lamina perpendicularis und in jüngeren Stadien über die Commissura orbitonasalis Anschluß an die Regio orbitotemporalis. Der Paries nasi, die Seitenwand der knorpeligen Nasenkapsel (bestehend aus Pars anterior, Pars lateralis, Pars posterior) entsteht nach REINBACH (1952) bei Theria aus drei paarigen Knorpelzentren. Die Cartilagine parietotectales beteiligen sich jederseits am Aufbau der Pars anterior. Sie fusionieren mit dem Septum nasi und bilden auch das Tectum nasi (NOORDENBOS 1905, TERRY 1917, DE BEER 1937, contra: FRICK 1954, KUHN 1971, ZELLER 1983). Die Cartilagine paranasales bilden jederseits den caudalen Abschnitt der Pars anterior und zu einem Teil die Pars lateralis. Aus den Cartilagine antorbitales entstehen jederseits der Rest der Pars lateralis und die Pars posterior. Im Laufe der Ontogenese v.a. aber postnatal werden Paries nasi und Tectum nasi bis auf die rostralsten Anteile größtenteils abgebaut und funktionell durch die Deckknochen Nasale, Frontale, Praemaxillare und Maxillare ersetzt. Der Grad der Knorpelresorption hängt dabei vom Alter ab (ZELLER 1983). Die Lamina cribrosa und Teile der Cupula nasi posterior ossifizieren hingegen. Die Resorptionszonen im Knorpel vor der knöchernen Nasenöffnung sorgen für eine höhere Beweglichkeit der vorderen Schnauzenregion.

3.1.1 Cupula nasi anterior

Aus der Apertura piriformis des Osteocranium ragen die vorderen Nasenknorpel als Cupula nasi anterior heraus (GAUPP 1905, DE BEER 1937, MESS 1999). Die Cupula nasi anterior soll bei den Rodentia keine Verbindung zum aufliegenden Rhinarium besitzen (ADE 1997). Zur Cupula nasi anterior gehören folgende Strukturen:

- Mediale und laterale Lamelle der Cartilago cupularis, die den rostralen Abschluss der Nasenhöhle bilden. Zwischen den Cartilagine cupulares beider Seiten befindet sich die Area internarica (STURM 1936, STARCK 1967, KUHN 1971).

- Processus cupularis (ROUX 1947, SPATZ 1964, ZELLER 1983) (= Processus alaris inferior GAUPP 1908, FRICK 1954), der sich caudad an die Cartilago cupularis anschließt.

- Processus lateralis ventralis (= Processus lateralis inferior, FISCHER 1901, Processus lateralis anterior, MEAD 1909), der ventrolateral am Septum nasi entspringt

Processus cupularis und Processus lateralis ventralis bilden die ventrale Begrenzung der Fenestra narina. Zwischen den Cartilagine cupulares beginnen Sulcus suprasedalis und Sulcus ventralis Letzterer verläuft zwischen den Processus laterales ventrales caudad (GAUPP 1908, FRICK 1954). Des Weiteren bilden die mediale und laterale Lamelle der Cartilago cupularis eine wichtige Ansatzstelle mimischer Muskulatur, die der dynamischen Verspannung des beweglichen Rostrum und dem elastischen Schutz bei mechanischer Stoßbelastung der vorderen Nasenpartie dient (MAIER 1980).

Peromyscus:

Mit zunehmendem Alter wölbt sich die Cupula nasi anterior rostrad vor und bildet auf diese Weise einen kuppelförmigen rostralen Abschluss. Ein Processus cupularis fehlt in allen untersuchten Entwicklungsstadien (Abb. 3).

In Stadium 1 besteht die Cupula nasi anterior noch aus Vorknorpel. Die Fenestra narina ist weit nach ventrolateral und etwas nach rostral geöffnet. Die Cartilago cupularis geht homokontinuierlich in den Processus lateralis ventralis über, der seinerseits mit dem Septum nasi vollständig verwachsen, distal jedoch noch blastematös ist. Der Sulcus ventralis ist zwischen den beiden Processus laterales ventrales eine breite, abgerundete Furche (Abb. 12a). Etwas rostral der Lamina transversalis anterior nehmen die Processus laterales ventrales im Querschnitt betrachtet ellipsoide Form an und gehen in die Lamina transversalis über. Die Verschmelzung der Processus laterales ventrales mit dem Septum nasi ist in diesem Bereich noch unvollständig. Hinter der Nasenöffnung erhebt medial unter dem Tectum nasi eine kleine Schleimhautfalte, die caudolateral zieht. Sie begrenzt die Mündung des Ductus glandulae nasi lateralis von lateral und verstreicht in diesem Bereich.

In Stadium 2 ist die Cupula nasi anterior vollständig verknorpelt. Die Cartilagine cupulares bilden eine mäßig nach rostral gewölbte Kuppel, so dass die Fenestrae narinae von nun an rostrad teilweise geschlossen sind (Abb. 3, 16a-c). Am Vorderrand der Cartilago cupularis, etwa in der Mitte, entspringt ein kurzer, nach caudal ragender Fortsatz (Abb. 16a-b). Zwischen Tectum nasi und der vorderen Nasenkuppel erscheint nun eine von rostrad nach caudoventral ziehende Abgliederungsfurche (Abb. 2, 4, 16c-d). Die Area internarica ist tief und breit, der Sulcus ventralis ist zunächst sehr tief, wird dann aber eine breite, runde Rinne (Abb. 3, 16a-d). Der Processus lateralis ventralis ist dem Processus alaris superior stark genähert und besitzt rostral einen dorsad gerichteten, schwachen Knick (Abb. 3, 16d, 17a-b). Ab diesem Stadium werden die Processus laterales ventrales kurz vor dem Übergang zur Lamina transversalis anterior zunehmend dicker, um schließlich im Querschnitt betrachtet annähernd dreieckig zu werden (Abb. 18a). Ihre distalen Enden sind auf der Lamina transversalis anterior noch

einige Schnitte als ventrale Grate sichtbar. Der Sulcus ventralis wird vor der Zona annularis sehr flach. Rostral der Schleimhautfalte existiert ab diesem Entwicklungsstadium noch eine weitere Falte, die medial liegt und parallel zur hinteren verläuft. Diese vordere Falte entspricht der vorderen Abgliederungsfurche auf der Außenseite (Abb. 16c-d).

Die Cupula nasi anterior bildet in Stadium 3 nun eine deutlich rostral gewölbte Kuppel (Abb. 32a). Sie ist dorsal abgeflacht, wodurch der Sulcus suprasedimentalis anfangs sehr undeutlich ist. Auch in diesem Entwicklungsstadium tritt ein Fortsatz an der Cartilago cupularis auf. Der Sulcus ventralis ist – wie auch die Area internarica – hier sehr tief (Abb. 32a-b). Auf Höhe des Processus lateralis ventralis ist der Sulcus ventralis wieder sehr breit und flach (Abb. 32, 33a). Der dorsad gerichtete Knick des Processus cupularis ist hingegen fast verschwunden. Im Zentrum der starken Verdickung der beiden Processus laterales ventrales vor der Lamina transversalis anterior ist der Knorpel in Auflösung begriffen. Die vordere Abgliederungsfurche bildet auf der Innenseite des Paries nasi eine kurze Leiste aus (Abb. 33b). Die hintere Schleimhautfalte beginnt in diesem Stadium bereits im Bereich der Nasenöffnung (Abb. 32c).

In Stadium 4 bilden die Cartilagine cupulares eine noch deutlicher nach rostral gewölbte Kuppel, so dass die Fenestra narina sich ausschließlich nach ventrolateral öffnet (Abb. 42a-b). Die vordere Abgliederungsfurche hat sich rostral ausgedehnt, beginnt noch vor dem Septum nasi und ist wesentlich prominenter als in den Stadien zuvor (Abb. 42a). Der Knorpel im lateralen Bereich der Cupula nasi anterior ist sehr dünn. Auch die distalen Bereiche des Processus lateralis ventralis sind rostral graziler als in den Stadien zuvor (Abb. 42a-b, 43). Der distale Rand des Processus lateralis ventralis ragt als Grat auf der Lamina transversalis anterior weit nach caudal. Die vordere Schleimhautfalte, die unter der vorderen Abgliederungsfurche verläuft, wird in diesem Stadium von zahlreichen Blutgefäßen unterlagert.

Vergleich:

Bei *Apodemus flavicollis* besteht die Cupula nasi anterior noch vollständig, bei *Gerbillus* und *Micromys* nur rostral aus Vorknorpel. Im 7,5 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* ist der Processus lateralis ventralis noch blastematös und geht in die bereits verknorpelte Lamina transversalis anterior über (KADAM 1976). Bei *Tatera* verknorpelt die Cupula nasi anterior später als andere Strukturen (KADAM 1972/73). Bei *Acomys* sind die rostralen Anteile der Cupulae sowie der Processus laterales ventrales aufgrund des fortgeschrittenen Alters wie bei *Peromyscus* sehr filigran geworden.

Eine rostral deutlich geschlossene Nasenkuppel wie bei *Peromyscus* beobachtet man nur bei *Sigmodon 2* und *Geoxus*, tendenziell bei *Akodon 2* und *Cricetus* (Abb. 63a). Bei den hier untersuchten Geomyoidea ist die Cupula nasi anterior sehr deutlich geschlossen. Bei all diesen Arten ist die Area internarica sehr ausgeprägt und die Apertura nasi externa daher auch eher ventrolateral bis lateral orientiert. Die zunächst rostral geschlossenen Cupula nasi anterior von *Mesocricetus* weist postnatal eine Tendenz zur Auflösung auf. Bei allen übrigen Stadien und Arten der

Myodonta öffnet sich das Cavum nasi v.a. nach rostral und ventrolateral; die Area internarica bleibt dadurch relativ schmal aber gut entwickelt (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986) (Abb. 11, 75a-b). Die Cartilagine cupulares von *Phodopus* (HAUCK 1987, eig. Beob.), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Jaculus* sind stark reduziert. Daher fehlt diesen drei Arten ein rostraler Abschluss der Nasenkapsel, wodurch die Area internarica extrem schmal erscheint und die Nares rostrad orientiert sind (Abb. 8, 9, 10, 82a-b). Bei *Auliscomys*, *Rhipidomys* und *Apodemus sylvaticus* ist der Vorderrand der Cartilago cupularis konkav eingeschnitten (Abb. 61a-b, 62a).

Rhabdomys (eig. Beob., contra: ELOFF 1951b) ist der einzige bisher untersuchte Muroide mit einem deutlichen caudad isolierten *Processus cupularis* (Abb. 74). Alle anderen untersuchten Myodonta und die Geomyoidea besitzen nur einen mäßig abgrenzbaren oder gar keinen *Processus cupularis* (eig. Beob. FAWCETT 1917, ELOFF 1948, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Letzteres ist eindeutig bei *Gerbillus*, *Meriones* und *Jaculus* der Fall (Abb. 8, 11). Bei einigen Arten, z.B. *Phodopus* und *Rattus* (RUF 1999), ziehen in die Region des *Processus cupularis* Fasern mimischer Muskulatur.

Bei allen weiteren untersuchten Sigmodontinae besitzt die mediale Lamelle der Cartilago cupularis wie bei *Peromyscus* in der Mitte einen kurzen nach lateral ragenden Fortsatz (Abb. 61a-b, 62a-b). Bei *Jaculus* entspringt dorsolateral an der reduzierten lateralen Lamelle der Cartilago cupularis ein kurzer *Processus* (Abb. 82a-b). FRICK (1986, Abb. 6) benennt bei *Mus* (11 mm SSL) einen dorsalen *Processus* über der Nasenöffnung als *Processus cupularis* und einen ventralen Fortsatz unkorrekt als *Processus alaris superior*. Diese beiden *Processus* der Cartilago cupularis, die durchaus denen der Sigmodontinae ähneln, wurden bei den übrigen untersuchten Stadien von *Mus* jedoch nicht beobachtet (eig. Beob., KADAM 1976).

Bei allen hier untersuchten Spezies mit Ausnahme der sehr jungen Entwicklungsstadien von *Gerbillus* und *Micromys* tritt wie bei *Peromyscus* eine Abgliederungsfurche auf (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999, contra: YOUSSEF 1966) (Abb. 78, 87a). Bei *Otomys* soll sie fehlen (ELOFF 1948). Bei *Jaculus* verläuft die Abgliederungsfurche sehr senkrecht (Abb. 7, 9). *Thomomys* besitzt wie *Peromyscus* 3 auf der Innenseite der Abgliederungsfurche eine Crista.

Bei allen untersuchten Arten bis auf die Vertreter der Gerbillidae und *Jaculus* sind die *Processus laterales ventrales* als ventrale Aufspaltung des Septum nasi gut entwickelt und gehen caudal in die Lamina transversalis anterior über (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 61c, 62b-c, 65, 66, 67a-b, 76, 78, 87a-b, 91a-b). Form und Orientierung des *Processus lateralis ventralis* ist allerdings innerhalb der untersuchten Arten sehr unterschiedlich. *Akodon 2* besitzt auf Oberseite des *Processus lateralis ventralis* eine kleine Crista. Bei *Gerbillus* und *Meriones* hingegen ragen die *Processus laterales ventrales* senkrecht herab und fusionieren miteinander, so dass eine prominente ventrale Verlängerung des Septum nasi entsteht (Abb. 11, 70a-b,

71a-b). Inwieweit das Septum nasi ebenfalls hieran beteiligt ist, bleibt unklar. Bei *Gerbillus* ist das ventrale Ende der Nasenscheidewand zusätzlich verdickt. Bei *Jaculus* sind die Processus laterales ventrales ebenfalls stark reduziert (Abb. 8, 9, 82c). Der Sulcus ventralis ist bei diesen drei Arten reduziert bzw. fehlt ganz. Bei *Sigmodon* ist das Septum nasi in Stadium 1 zwischen den Processus laterales ventrales noch deutlich, in Stadium 2 nur noch angedeutet ventrad verlängert. Das Septum nasi von *Lemmus* steht ventrad zwischen den Processus laterales ventrales vor (Abb. 67a). Bei *Rattus* ziehen vereinzelt Muskelfasern an den Processus lateralis ventralis (eig. Beob., KADAM 1976); bei *Thomomys* inseriert hier mimische Muskulatur (Abb. 91b).

Vor der Lamina transversalis anterior verdicken sich die Processus laterales ventrales, fusionieren und nehmen bei den einzelnen Arten unterschiedliche Formen an: Bei *Sigmodon* 1, *Mus* 2-4, *Micromys*, *Lophuromys* und *Dipodomys* sind die Processus laterales ventrales nur einfach verdickt (Abb. 88a). In den älteren Stadien von *Sigmodon*, bei *Akodon* 2, *Phyllotis*, *Geoxus*, *Lemmus*, *Acomys*, *Thomomys* sind die Processus laterales ventrales, bei *Meriones*, *Jaculus* deren Reste rostral der Zona annularis stempelförmig, d.h. der Sulcus ventralis endet hier lange vor der Lamina transversalis anterior (Abb. 60, 67, 82c, 83a). Stempelförmig, aber mit einem breiten und flachen Sulcus ventralis und somit ventral konkav, sind auch die Processus laterales ventrales bei *Auliscomys*, *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987: Abb. 10), *Microtus*, *Dendromus* und *Mus* 5 u. 6 (Abb. 69). Umgedreht herzförmig, d.h. mit einem tiefen engen Sulcus ventralis, sind die Processus laterales ventrales bei *Akodon* 1, *Mus* 1, *Mus* 10 mm KL (KADAM 1976), *Rhipidomys*, *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Gerbillus* (caudale Reste der Processus laterales ventrales), *Tatera* (KADAM 1972/73: Figg. 12, 16), *Apodemus*, *Rhabdomys* und *Rattus* (KADAM 1976, RUF 1999) (Abb. 63b). Ab Stadium 4 von *Mesocricetus* besitzt diese Verdickung wie bei *Peromyscus* eine zentrale Resorptionstelle, die sich mit zunehmendem Alter vergrößert.

Bei allen hier untersuchten Arten außer *Mus*, *Micromys*, *Gerbillus*, *Jaculus* und *Dipodomys* befindet sich im Bereich der Nasenöffnung eine caudolaterad am Tectum nasi und Paries nasi entlanglaufende vordere Schleimhautfalte, die wie bei *Peromyscus* auf der Außenseite der vorderen Abgliederungsfalte entspricht (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 61, 62b, 67a, 78). Bei *Jaculus* und *Dipodomys* tritt ventral an der Cartilago cupularis zusätzlich eine prominente Epithelfalte auf (Abb. 82a-b). Medial dieser ersten Falte und etwas hinter der Nasenöffnung findet man bei allen Sigmodontinae, bei *Cricetus*, *Lemmus*, *Microtus*, bei allen Muriden außer *Apodemus sylvaticus* und *Acomys*, bei *Meriones*, *Gerbillus*, *Jaculus* und den Geomyoidea eine zweite, kleinere Falte, die wie bei *Peromyscus* den Mündungsbereich des Ductus glandulae nasi lateralis lateral begrenzt (eig. Beob., RUF 1999). Bei *Rhipidomys*, *Dendromus*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* und *Mus* tritt noch eine dritte sehr kleine, mediale Falte auf. Bei *Rhabdomys* befindet sich vor der Lamina transversalis anterior in der Seitenwand eine von Venen unterlagerte, prominente Schleimhautfalte.

3.1.2 Processus alaris superior

Relativ spät in der Ontogenese tritt der Processus alaris superior als zapfenförmiger Fortsatz etwa auf Höhe des Marginoturbinale rostralateral an der Parieswand auf (REINBACH 1952, SPATZ 1964, KUHN 1971). In Größe und Form kann er stark variieren (SCHRENK 1989). Der Processus alaris superior trennt die unvollständige primäre Fenestra narina des Knorpelschädels in einen rostralen und einen caudalen Abschnitt. Rostral entsteht so die Apertura nasi externa, die ventrocaudal vom Processus alaris superior gestützt wird, caudal die Fenestra narina accessoria, die mit dem Ductus nasolacimalis und dem Ductus glandulae nasi infraseptalis in enger Beziehung steht (GAUPP 1905, 1906, FUCHS 1911, DE BEER 1937, SPATZ 1964, KUHN 1971, MAIER 1980).

Peromyscus:

In Stadium 1 besteht der Processus alaris superior noch aus Vorknorpel. Der Processus alaris superior entspringt am Paries nasi mit einem mehr oder weniger breiten Stiel, der als Radix processus alaris superior bezeichnet werden soll. Die Radix geht in einen freien Teil über, die Ala processus alaris superior. Die Ala ragt als Processus anterior, der eine einfache massive Platte darstellt, bis an die Apertura nasi externa heran (Abb. 12a). Weiter caudal wird die Ala zunehmend steiler. Der Paries nasi ist im Bereich der Radix leicht verdickt. Der Processus alaris superior besitzt einen Processus posterior ventralis, der als Bindegewebsverdichtung bis unter die Lamina transversalis anterior ragt (Abb. 12b).

In Stadium 2 ist der Processus alaris superior vollständig verknorpelt (Abb. 3, 4, 5). Der Processus anterior bildet rostral eine massive Knorpelplatte, die sich caudad zunehmend aushöhlt, so dass ein Sulcus auf der Ala entsteht (Abb. 16d). Dieser Sulcus wird medial von einer Lamelle, die caudad verstreicht, überdacht. Etwas rostral der Radix wird die Ala wieder zu einer massiven Knorpelplatte, die ventral deutlich konvex ist. Dem Processus lateralis ventralis ist die Ala stark genähert; nur eine ventrad ragende Falte der Nasenschleimhaut trennt die beiden Strukturen (Abb. 17a-b). Auf Höhe der Radix verbreitert sich der Processus alaris superior laterad und bildet einen Processus lateralis aus, der caudad orientiert ist (Abb. 17a-b). Die Dicke der Radix nimmt nach hinten rasch ab, so dass nur der ventromediale Anteil als Ursprung übrig bleibt (Abb. 17b). Dorsorostral der Radix befindet sich eine kleine Resorptionszone im Paries nasi (Abb. 17a). Die mimische Muskulatur nimmt am Paries nasi etwas dorsal der Radix ihren Ursprung (Abb. 17a-b). Der Processus alaris superior endet mit einem sehr kurzen Processus posterior dorsalis, der in die Bindegewebsplatte zwischen Paries nasi und Processus alaris superior eingebettet ist, und einem weit unter die Lamina transversalis anterior ragenden Processus posterior ventralis, der ventrolateral dieser Bindegewebsplatte liegt (Abb 5, 18a-b).

In Stadium 3 ist der dorsale Sulcus auf dem Processus anterior der Ala sehr tief (Abb. 33a). Auch in diesem Entwicklungsstadium ist der ventrale Processus posterior wesentlich länger als der dorsale (Abb 33b).

In Stadium 4 bildet die Radix einen rostradorsal ragenden Fortsatz aus, der auf den Processus alaris superior zuwächst (Abb. 43). Der dorsale Processus posterior ist wahrscheinlich durch unterschiedlich starkes Wachstum der Ala maskiert und scheint daher zu fehlen. Der Processus posterior ventralis ist in Fettgewebe eingebettet und endet unter der Lamina transversalis anterior (Abb. 44). Am Paries nasi bleibt als Rest der Radix eine den Ductus nasolacimalis von lateral umfassende Leiste stehen, die neben der Lamina transversalis anterior endet (Abb. 44).

Vergleich:

Der Processus alaris superior erreicht bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme von *Phodopus*, *Micromys* und *Thomomys* die Apertura nasi externa und ist bei allen Myodonta und Geomyoidea prominent entwickelt (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986: in Abb. nicht beschriftet, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 8, 9, 10, 11, 66, 87a). Im 7,5 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* (KADAM 1976) und 7 mm KL-Stadium von *Tatera*, wo er recht spät verknorpeln soll (KADAM 1972/73), ist der Processus alaris superior noch blastematös. Insbesondere postnatal wird der Processus alaris superior durch Resorptionen im Bereich des Paries nasi wie z.B. bei *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) zunehmend vom Nasenskelett isoliert, wodurch eine bessere Beweglichkeit ermöglicht wird. Bei allen Sigmodontinae außer *Phyllotis* und *Geoxus* sowie bei den Muridae mit Ausnahme von *Dendromus*, *Apodemus flavicollis* und *Micromys* sind Ala und Processus lateralis ventralis einander sehr stark genähert (eig. Beob., ELOFF 1951b, KADAM 1976) (Abb. 74). Bei *Auliscomys* berühren sich beide Strukturen sogar. Der Processus alaris superior soll bei *Tatera* dem Processus lateralis ventralis ebenfalls deutlich genähert sein, was jedoch im Widerspruch zu der breiten Fissur steht, die in Fig. 12 und 16 dargestellt ist (KADAM 1972/73).

Bei allen untersuchten Muroidea und bei *Dipodomys* ist der Processus anterior der Ala auf der dorsalen Seite durch einen mehr oder weniger tiefen und breiten Sulcus ausgehöhlt (eig. Beob., KADAM 1972/73, HAUCK 1987: rostrale Spange, RUF 1999) (Abb. 61c, 62b, 67a, 87b). Ausnahmen hiervon stellen die sehr jungen Entwicklungsstadien *Sigmodon 1*, *Mesocricetus 1* und *Micromys* dar. Bei Muriden ist der Sulcus im allgemeinen schwächer ausgeprägt. Er dehnt sich im Laufe der Ontogenese rostrad aus wie Beobachtungen bei *Sigmodon*, *Akodon* und *Mesocricetus* zeigen. Bei *Rhipidomys* endet der Sulcus rostral in einem Recessus (Abb. 61c). Bei fast allen hier untersuchten Myodonta und bei den Geomyoidea überdacht vom medialen Rand der Ala auswachsend eine mehr oder weniger lange Knorpellamelle den Sulcus (Abb. 61c, 62). Bei *Lemmus*, *Acomys*, *Rhabdomys* und *Lophuromys* tritt eine sehr schmale und kurze Lamelle auf (Abb. 67a). Den jüngsten Stadien von *Sigmodon* und *Mesocricetus* sowie *Phodopus* fehlt diese Lamelle (eig. Beob., HAUCK 1987: Abb. 7). Abweichend gestaltet ist diese den Sulcus überdachende Lamelle bei den Gerbilliden: Bei *Gerbillus* und *Meriones* ist sie streckenweise durch eine mediale Fissur isoliert (Abb. 70b, 71a). Des Weiteren geht bei den Gerbilliden der Sulcus auf dem Processus anterior caudal in ein Foramen über, das auf die Unterseite der Ala führt. Der mediale Rand der Ala rollt sich hier hakenförmig dorsolaterad ein (Abb. 71a). Bei *Acomys* und *Mus 3* ist der Vorderrand

der Ala konkav geformt. *Lophuromys* und *Mus* 5 besitzen am Processus anterior der Ala einen prominenten ventralen Kiel.

Fast alle hier untersuchten Muroidea besitzen eine ventrale schwache Leiste am P a r i e s u m s c h l a g , die sich von der Radix nach vorne erstreckt. Besonders deutlich ist diese bei *Meriones* (Abb. 70b).

Bis auf *Micromys*, *Mus* 5 und die Gerbillidae besitzen alle untersuchten Myodonta und die Geomyoidea eine C r i s t a l a t e r a l i s , die sich bei *Sigmodon* 2, *Mesocricetus* 3 und *Lemmus* wie bei *Peromyscus* zu einem Processus lateralis verlängert (Abb. 69, 74, 78). Bei *Jaculus* isoliert sich die sehr prominente Crista lateralis caudal von der Radix (Abb. 82c, 83a). In Stadium 6 von *Mesocricetus* entsteht am Übergang von Ala und Radix durch Resorptionsprozesse ein Hohlraum (Abb. 65).

Dorsal auf der Crista bzw. dem Processus lateralis und am P a r i e s n a s i oberhalb der Radix entspringt bei allen untersuchten Arten m i m i s c h e M u s k u l a t u r (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 62, 67b, 83a, 91a). Rostral des ventralen Hakens am Processus anterior entspringt bei *Gerbillus* mimische Muskulatur, die caudoventrad zieht. In Stadium 2 von *Sigmodon* ziehen auch von caudal einige Fasern mimischer Muskulatur an den Processus alaris superior heran.

Mit Ausnahme von *Akodon* und *Geoxus* besitzen alle untersuchten Sigmodontinae, Cricetinae und *Lemmus* am Processus alaris superior einen dorsalen und ventralen Processus posterior (Abb. 60, 62, 63, 67b). HAUCK (1987) beschreibt bei *Phodopus* zwar nur einen ventralen Processus posterior, nach eigenen Beobachtungen existiert jedoch zusätzlich ein dorsaler Processus posterior. Innerhalb der Sigmodontinae und bei *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987) ist der ventrale Processus posterior wesentlich länger als der dorsale und reicht mehr oder weniger weit unter die Zona annularis. Bei *Cricetus* sind beide etwa gleichlang und enden kurz vor der Zona annularis. Bei *Mesocricetus* 1-4 ist der dorsale Processus hingegen länger als der ventrale. *Lemmus* besitzt einen dorsalen und einen ventralen Processus posterior, die beide recht kurz sind. Die Gerbillidae besitzen nur einen Processus posterior ventralis, der eine rückwärtige Verlängerung des ventralen Hakens am Processus anterior darstellt (eig. Beob., KADAM 1972/73) (Abb. 11, 71b). Innerhalb der übrigen hier untersuchten Nagergruppen ist die Merkmalsverteilung recht variabel: *Acomys*, ältere Stadien von *Rattus* (RUF 1999: Processus caudalis), *Lophuromys*, *Jaculus* und *Dipodomys* besitzen nur einen kurzen Processus posterior dorsalis (Abb. 76, 83a, 88a). *Microtus*, *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus* und *Rhabdomys* besitzen nur einen Processus posterior ventralis. Die einzige Ausnahme bildet Stadium 5 von *Mus*: hier sind beide Processus vorhanden, allerdings sehr kurz. Dem von KADAM (1976) untersuchten 10 mm KL-Stadium von *Mus* fehlt ein Processus posterior. Bei *Dendromus* und *Rhabdomys* ist der Processus posterior ventralis sehr lang und reicht bis unter die Lamina transversalis anterior. FAWCETT (1917) erwähnt für *Arvicola* nur einen Processus posterior, der Abbildungen nach einem ventralen entsprechen könnte. Keine Processus posteriores findet man bei *Apodemus flavicollis* und *Micromys*, was vermutlich mit dem geringen Entwicklungsgrad dieser beiden Stadien zusammenhängt. *Sigmodon* 1, *Meriones*,

Apodemus sylvaticus, *Mus* und *Thomomys* besitzen als Verlängerung der Radix am Parietumschlag eine Crista (Abb. 71b, 91b).

3.1.3 Tectum nasi und Spina mesethmoidalis

Der praecerebrale Anteil des Tectum nasi wird rostral von der Fenestra narina und caudal von der Fenestra olfactoria begrenzt, der subcerebrale Teil des Nasendaches setzt sich aus Lamina cribrosa und Lamina infracribrosa der Cupula nasi posterior zusammen. Der Limbus praecribrosus ist die Grenze zwischen praecerebralem und subcerebralem Anteil. Die Umgrenzung des Tectum nasi ist in älteren Entwicklungsstadien nicht eindeutig. So ist der Sulcus horizontalis die einzige deutliche Grenze zwischen Tectum nasi und Paries nasi. Das Foramen epiphaniale markiert die Grenze zur Cartilago paranasalis des Paries nasi, der Sulcus suprasedalis entspricht der medianen Verbindungsstelle der beiden Cartilagine parietotectales (VOIT 1909, GAUPP 1906, TERRY 1917, DE BEER 1937, FRICK 1954, KUHN 1971, ZELLER 1983). Die Spina mesethmoidalis = Protuberantia ethmoidalis posterior (HENKEL 1928, STARCK 1941, SPATZ 1964, ZIMMERMANN 1976) ist ein vom Oberrand des Limbus praecribrosus nach caudodorsal gerichteter Knorpeldorn (STARCK 1962, ZELLER 1983). MATTHES (1921) und STARCK (1941) halten die Spina mesethmoidalis für einen Rest des primären Schädeldaches. Nach ZELLER (1983) handelt es sich dabei jedoch um eine sekundäre Neubildung und damit eine Autapomorphie der Mammalia. Nach SCHRENK (1989) soll es sich bei der Spina mesethmoidalis um eine gemeinsame Bildung von Septum nasi und Tectum nasi handeln. Die Spina mesethmoidalis dient der Befestigung der Falx cerebri und stützt die aufliegenden Frontalia (MESS 1994). Im Folgenden werden zunächst der praecerebrale Anteil des Tectum nasi sowie der Limbus praecribrosus beschrieben und diskutiert. Der zum Limbus praecribrosus gehörende Canalis cribroethmoidalis und Arterienkanal wird im Zusammenhang mit dem Nervus ethmoidalis anterior in Kapitel 3.1.5 besprochen.

Peromyscus:

In den Stadien 1 bis 3 ist das Tectum nasi in seinem rostralsten Abschnitt medial verdickt. Rostral ist der Sulcus suprasedalis deutlich, verstreicht beinahe vor der Lamina transversalis anterior, um dann caudal an Tiefe zuzunehmen (Abb. 16c-d, 17, 21). Damit verbunden ist auch eine starke Aufwölbung des Tectum nasi nach dorsal. Der Sulcus suprasedalis ist direkt vor dem Limbus praecribrosus am tiefsten (Abb. 21, 36). Er flacht hier abrupt ab und bleibt in Stadium 2 schwach auf dem Limbus praecribrosus erhalten (Abb. 23, 24). Die Verbindung zum Septum nasi ist in diesem hinteren Bereich relativ dünn (Abb. 13b, 21, 35, 36). Der Limbus praecribrosus stellt die höchste Erhebung des Tectum nasi dar. Das Nasendach fällt in Stadium 2 rostral und caudal von diesem in einem Winkel von etwa 130° stark ab (Abb. 5). Der Limbus selber erscheint im Querschnitt stark verdickt und fast waagrecht (Abb. 23, 37).

Das Tectum nasi ist in Stadium 1 bis auf Höhe des Processus alaris superior noch vorknorpelig. Der Paries nasi verknorpelt demnach zeitlich vor dem Tectum. Dadurch wird die Grenze zwischen diesen beiden Strukturen deutlich (Abb. 12a-b).

In Stadium 2 beginnen die Nasalia im Bereich der Lamina transversalis anterior in den Sulcus suprasedalis einzuwachsen und füllen ihn fast bis zum Limbus praecribrosus aus (Abb. 19b, 20, 21). Im Laufe der Entwicklung wird der Sulcus aufgrund der zunehmenden Ausdehnung der Nasalia breiter und tiefer.

Der Sulcus suprasedalis ist in Stadium 3 vor dem Limbus praecribrosus mit Ausnahme des caudalsten Abschnitts vollständig von den Nasalia angefüllt (Abb. 36). Direkt rostral des Limbus praecribrosus wird der Sulcus suprasedalis von den Frontalia überdacht. Bereits in diesem Entwicklungsstadium kann man erste Resorptionserscheinungen beobachten: etwas rostral der Pars lateralis ist das Tectum nasi auf der linken Seite medial im Übergangsbereich zum Nasenseptum perforiert. Im Bereich des Limbus praecribrosus treten lateral der Crista semicircularis verdünnter Knorpel und Resorptionen auf (Abb. 37). Diese Zone zieht caudolaterad zum Frontoturbinale 1. Median auf dem Limbus praecribrosus erhebt sich eine cristaformige Spina mesethmoidalis, die die Frontalia stützt und caudad in die Crista galli übergeht (Abb. 37).

In Stadium 4 ist die Resorption des Tectum nasi bereits so weit fortgeschritten, dass noch vor der Radix des Processus alaris superior sich das Tectum nasi aufzulösen beginnt. Es bleiben jedoch Knorpelspangen erhalten, die sich caudomedial im Bereich der dorsalen Septumossifikation wieder zum vollständigen Tectum nasi vereinigen (Abb. 43). Zum Septum nasi besteht auch wieder Kontakt, jedoch nicht zum Paries nasi, da dieser hier bereits resorbiert ist. Dabei entsteht in dieser mit Venen angefüllten Lücke des Tectum nasi ein Höhenunterschied, so dass das Tectum dahinter deutlicher höher liegt als vor der Resorptionszone (Abb. 43). Über der Lamina transversalis anterior beginnt von laterad erneut eine Resorptionszone bis nur noch das mediale Drittel des Tectum nasi erhalten bleibt (Abb. 44, 45, 46). Dieser Rest verschwindet dann ganz, so dass über der Cartilago parasedalis sich die Nasalia direkt auf dem Septum nasi abstützen (Abb. 47, 48). Bis hier existiert noch ein Sulcus suprasedalis, der caudad sehr tief wird. Dieser ist auch noch rostral auf dem vollständig ossifizierten Limbus praecribrosus erhalten (Abb. 49, 50). Die Spina mesethmoidalis stützt die Frontalia und ist ebenfalls ossifiziert.

Vergleich:

Tectum nasi und Sulcus suprasedalis der untersuchten Myodonta und Geomyoidea gleichen zunächst in ihrer Form den Verhältnissen bei *Peromyscus*: Das Tectum nasi ist rostral sehr massiv, mit breiter Verbindung zum Septum nasi und flachem Sulcus suprasedalis. Letzterer wird etwa auf Höhe der Lamina transversalis anterior zunehmend tiefer mit seiner tiefsten Stelle kurz vor dem Limbus praecribrosus. Das Tectum nasi ist prominent dorsad aufgewölbt (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, RUF 1999) (Abb. 7, 9, 58, 60, 61c, 62b-c, 63, 64, 65, 66, 69, 71a-b, 74, 76, 78, 82c, 83a, 87a-b).

Bei einem 6 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* (KADAM 1976), bei *Micromys*, *Gerbillus*, einem 4,5 mm KL-Stadium von *Tatera* (KADAM 1972) und *Apodemus flavicollis* befindet sich das Tectum nasi noch in einem blastematösen bis vorknorpeligen Stadium; in Stadium 1 von *Sigmodon* ist das Tectum nasi im Gegensatz zum jüngsten Stadium von *Peromyscus* bereits weiter verknorpelt als der Paries nasi. Unter den Nasalia

löst sich das Nasendach allmählich auf, wobei die Deckknochen die angelegte Kuppelform beibehalten. Das Tectum nasi besitzt eine kurze Resorptionszone über der Lamina transversalis anterior (*Sigmodon* 3, *Cricetus*, *Mesocricetus* ab Stadium 4, *Acomys* 1, *Mus* 5 u. 6). Eine weitere Resorptionszone tritt etwas weiter caudal von lateral her auf wie bei *Sigmodon* 4, *Cricetus*, *Acomys* 2, *Mus* 5 u. 6. Das gleiche Phänomen der Höhenverschiebung über der Lamina transversalis anterior wie im ältesten Stadium von *Peromyscus* tritt auch bei *Sigmodon* 4, *Mesocricetus* 5 u. 6 (hier sogar Überlappung der beiden Tectumschichten), *Acomys* und *Mus* 5 auf. Ossifizierte Reste des praecerebralen Tectum nasi sind die Ansatzfläche des Nasoturbinale, Limbus praecribrosus und Spina mesethmoidalis. Der Limbus praecribrosus verknöchert von der Mitte ausgehend, wie bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Mesocricetus* 6 und *Acomys* zu beobachten ist. Bei *Lemmus* und *Mus* 5 geht die Verknöcherung von der Spitze der Spina mesethmoidalis aus und greift dann auf den Limbus praecribrosus über. Bei *Cricetus* und *Acomys* 2 finden sich caudal in der Pars anterior auch verknöcherte Tectum-Fragmente.

Bei den jüngeren Entwicklungsstadien ist das Tectum nasi generell deutlich dicker als der Paries nasi. Bei *Sigmodon* 1 u. 2, *Mesocricetus* 1, *Acomys*, *Apodemus sylvaticus* und *Rhabdomys* tritt eine Art lateraler Absatz zwischen diesen beiden Strukturen auf (Abb. 76). Bei *Cricetus* ist der laterale Rand des Tectum nasi hakenförmig nach außen gekrümmt und stützt ein kurzes Stück das Nasale. Caudal davon ist der Rand durch Blasenknorpel verdickt. *Apodemus flavicollis* und *Lophuromys*, *Meriones* und *Dipodomys* besitzen innen einen deutlichen Absatz, der sich bei *Dipodomys* vor der Lamina transversalis anterior nach außen verlagert (Abb. 70b, 87b, 88a).

Die Nasalia wachsen mit zunehmendem Alter in den Sulcus suprasedalis hinein, wie bei *Sigmodon*, *Mesocricetus* und *Mus* beobachtet werden kann. Sie vergrößern sich zunehmend und bedecken schließlich das ganze Tectum nasi rostral bis vor die Lamina transversalis anterior (eig. Beob., KADAM 1972/73) (Abb. 7, 58, 60, 64, 65, 68, 72, 77, 80a-b, 81a-b, 83b, 84a-b, 85, 88a-b, 89a-b, 91a-b, 92a-b, 93).

Bei einigen Arten setzt sich der Sulcus suprasedalis auf dem Limbus praecribrosus mehr oder weniger deutlich fort, so dass dieser einen medianen Sulcus aufweist: *Sigmodon* 1, *Akodon* 1, *Phyllotis*, *Geoxus*, Stadium 1, 3 und 4 von *Mesocricetus*, *Dendromys*, *Apodemus sylvaticus*, *Acomys*, *Mus* 1-3, *Rhabdomys*, *Lophuromys*, *Gerbillus*, *Jaculus*. Bei den restlichen Arten bildet der Limbus praecribrosus einen dicken waagerechten Wulst (Abb. 59). Bei *Sigmodon* und *Rhabdomys* ist der Limbus praecribrosus über dem Canalis cribroethmoidalis vorgewölbt. Der Limbus praecribrosus aller untersuchten Myodonta und Geomyoidea wird mit zunehmendem Alter von den Frontalia bedeckt (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 59).

Vom Limbus praecribrosus erhebt sich mittig bei *Sigmodon* 1, *Auliscomys*, *Cricetus*, *Mesocricetus* 5 u. 6, *Phodopus*, *Apodemus flavicollis*, *Acomys* 2, *Meriones* und *Dipodomys* eine cristaförmige Spina mesethmoidalis, die caudad homokontinuierlich in die Crista galli übergeht. Bei allen diesen Arten außer *Mesocricetus* und *Apodemus flavicollis* stützt diese Crista die Frontalia. Eine spornförmige Spina mesethmoidalis tritt bei *Sigmodon* 2-4, *Mesocricetus*, *Lemmus* (eig. Beob., SCHRENK 1989), *Micromys* und *Mus* 5 u. 6 auf. Diese Spina stützt bei *Sigmodon* und *Lemmus* die Frontalia. Bei *Acomys* 1 findet man zwei isolierte Knorpelstäbe an

betreffender Stelle; bei *Mesocricetus* 3 (hier nur rostral), *Mus* 5 u. 6 (hier verknöchert auf knorpeligem Limbus) und *Lophuromys* liegt über einer Crista auf dem Limbus praecribrosus ein isoliertes Knorpelstab, der bei *Lophuromys* rostral mit der medianen Crista zu fusionieren scheint und auch eine stützende Funktion für die Frontalia andeutet. Bei *Sigmodon* ist dies im ältesten Stadium nicht der Fall, da sich hier die Bulbi olfactorii stark vergrößert und rostral ausgedehnt haben. *Otomys* soll an betreffender Stelle ebenfalls ein isoliertes Knorpelfragment besitzen (ELOFF 1948). In Stadium 2 von *Sigmodon*, bei *Cricetus* und *Mesocricetus* wird die Spina mesethmoidalis von Blutgefäßen mehr oder weniger stark perforiert. *Akodon*, *Phyllotis*, *Geoxus*, *Rhipidomys*, *Mesocricetus* 1, *Microtus*, *Gerbillus*, *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Mus* 1-4, *Dendromus* und *Jaculus* fehlt eine Spina mesethmoidalis (Abb. 7). Bei den in der Literatur untersuchten Stadien von *Mesocricetus*, *Arvicola*, *Mus*, *Rattus* und *Rhabdomys* tritt ebenfalls keine Spina mesethmoidalis auf (FAWCETT 1917, KADAM 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, RUF 1999). KADAM (1972/73) erwähnt bei *Tatera* keine Spina mesethmoidalis, Fig. 35 vom 15 mm KL-Stadium weist jedoch auf eine Spina hin, die aber noch keinen Bezug zu den Frontalia hat.

3.1.4 Lamina cribrosa und Crista galli

Die Lamina cribrosa überdacht Teile des Recessus lateralis und der Pars posterior und bildet den subcerebralen Anteil des Tectum nasi (GAUPP 1900, VOIT 1909, STARCK 1967, 1979, ZELLER 1983, 1989, MAIER 1993a). Die gemeinsame rostrale Begrenzung der Foramina olfactoria bildet der Limbus praecribrosus; das Foramen olfactorium advehens wird zusätzlich durch Limbus paracribrosus, Lamina infracribrosa und Septum nasi begrenzt, das Foramen olfactorium evehens durch Commissura orbitonasalis, Ala orbitalis, Radix pilae praeopticae und Septum interorbitale (ZELLER 1983, SCHRENK 1989, STROBEL 1997). Diese Grenzstrukturen werden in den Kapiteln 3.1.3, 3.1.6 und 3.3.1 angesprochen. Bei basalen Amnioten verlassen die Fila olfactoria die Capsula nasalis durch das Foramen olfactorium advehens und treten durch das Foramen olfactorium evehens in das Cavum cranii ein; der Raum zwischen diesen beiden Öffnungen ist das Cavum orbitonasale (GAUPP 1900, FISCHER 1901, STARCK 1967, 1979). Ventral des Foramen olfactorium advehens entsteht bei Mammalia ein sekundärer Boden des Cavum cranii in Form der Lamina cribrosa (KUHN 1971). Das extradurale Cavum orbitonasale und der bindegewebige Raum zwischen Foramen olfactorium advehens und Lamina cribrosa werden auf diese Weise als Recessus supracribrosus in das Cavum cranii integriert (STARCK 1967, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). Die Foramina olfactoria der Lamina cribrosa entsprechen daher Nervenaustrittsstellen zweiter Ordnung (DE BEER 1937, KUHN 1971, ZELLER 1983). Die Crista galli, die der Verankerung der Falx cerebri dient, entsteht aufgrund der ursprünglich ventralen Lage der Lamina cribrosa in bezug auf das Foramen olfactorium advehens (KUHN 1971). Möglicherweise wächst sie auch aktiv vom Septum nasi aus (STROBEL 1997). Das Foramen cribroethmoidale, Foramen epiphaniale und der Verlauf der rostralen medialen Arterien werden in Kapitel 3.1.5 besprochen.

Peromyscus:

In Stadium 1 ist die Lamina cribrosa größtenteils noch nicht verknorpelt und enthält nur wenige, große Foramina (Abb. 14). Rostral ist sie ventrad eingesenkt; caudal des

Ethmoturbinale 1 wird sie zunehmend waagrecht. Der Recessus des Ethmoturbinale 1 ist noch nicht überdacht. Die Lamina cribrosa verknorpelt von rostral und medial her. Caudal des Ethmoturbinale 1 findet man nur isolierte Knorpelfragmente und caudal des Recessus maxillaris besteht die Lamina cribrosa nur aus Blastem, d.h. die Fila olfactoria ziehen durch eine einzige große Öffnung zum Bulbus olfactorius (Abb. 14). Den hinteren Abschluss dieser Öffnung bildet die Lamina infracribrosa, die dem Septum nasi nur anliegt (Abb. 15a).

Bis Stadium 2 ist die Lamina cribrosa vollständig verknorpelt (Abb. 2). Caudal des Recessus maxillaris handelt es sich um noch sehr jungen Knorpel. Eine systematische Anordnung der Foramina ist nur schwer erkennbar (Abb. 2). Die vorderste laterale Öffnung ist das Foramen cribroethmoidale, das sich rostral tief einsenkt und durch das der Nervus ethmoidalis und die Fila olfactoria ziehen; etwas caudal davon liegt medial das Foramen vomeronasale für den Nervus vomeronasalis und zusätzliche Fila olfactoria. Ein weiteres paariges Foramen liegt direkt vor der Lamina infracribrosa. Lateral am Rand der Lamina cribrosa befindet sich ein großes Foramen, durch das Fila olfactoria von caudal in den Recessus frontoturbinalis ziehen. Der Ansatz des Ethmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa bildet eine relativ schwache Crista intercribrosa, die die Fila olfactoria, die in den Recessus frontoturbinalis ziehen von denen, die caudomedial in den Recessus ethmoturbinalis ziehen, trennt. Mediocaudal ist der Ansatz des Ethmoturbinale 1 zusätzlich aufgrund starker Perforation durch Fila olfactoria trichterförmig eingesenkt (Abb. 2, 26). Eine schwache Crista galli bzw. ein Überragen der Lamina cribrosa durch das Septum nasi tritt im rostralen Abschnitt der Lamina cribrosa und caudal des Ethmoturbinale 2 auf (Abb. 26, 27, 30). Dazwischen ist die dorsale Spitze des Septum nasi streckenweise eingesenkt und längs gespalten, um ein Blutgefäß aufzunehmen (Abb. 28, 29). Rostral ist die Lamina cribrosa doppelt konkav. Caudal des Ethmoturbinale 1 wird diese waagrecht (Abb. 28, 29).

In Stadium 3 beginnen zwischen Ethmoturbinale 1 und 2 das Septum nasi bzw. die Crista galli und die angrenzende Lamina cribrosa zu verknöchern (Abb. 39).

Bis Stadium 4 ist der Limbus praecribrosus medial der Crista semicircularis vollständig verknöchert (Abb. 49, 50). Die Lamina cribrosa selber ist ebenfalls vollständig zum Os ethmoidale ossifiziert und stark eingesenkt. Die Crista galli tritt als knöcherner Grat hervor (Abb. 51, 52). Der Trichter am Ansatz des Ethmoturbinale 1 ist sehr prominent geworden (Abb. 51). Im caudalen Bereich ist das Septum nasi zwischen den beiden Hälften der Lamina cribrosa eingesenkt (Abb. 53).

Vergleich:

Alle untersuchten Arten der Muroidea besitzen eine wohlentwickelte Lamina cribrosa (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, RUF 1999) (Abb. 57, 79). Nur bei *Jaculus* ist sie aufgrund der reduzierten Pars posterior verkürzt und daher breiter als lang (Abb. 7). Auch bei *Gerbillus* und *Lophuromys* scheint die Lamina cribrosa verkürzt zu sein.

Die Lamina cribrosa von *Sigmodon*, *Akodon*, *Mus*, *Micromys* und *Rattus* (RUF 1999) verknorpelt wie bei *Peromyscus* von rostral nach caudal und von medial nach lateral. Bei *Mus* (FRICK 1986), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) und *Tatera* (KADAM 1972/73) wird eine spätontogenetische Anlage der Lamina cribrosa in der Fenestra olfactoria beschrieben. Bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* ist die Lamina cribrosa vollständig verknorpelt (KADAM 1976). *Gerbillus* besitzt noch eine vollständig blastematöse Lamina cribrosa. Bei *Apodemus flavicollis* ist sie rostral blastematös, in der caudalen Hälfte existieren nur blastematöse Ansatzstellen der Ethmoturbinalia.

Ossifikationen treten innerhalb der hier untersuchten Spezies bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Cricetus*, *Mesocricetus* 4-6, *Mus* 4-6, *Dendromus* und *Acomys* auf. Der Verknöcherungsmodus ist bei diesen Arten sehr unterschiedlich. Ein rostromediales Ossifikationszentrum schließt sich dem Limbus praecribrosus an und dehnt sich caudad und laterad aus. Sowohl bei *Sigmodon* als auch bei *Cricetus* ist hinter diesem Bereich die Lamina cribrosa bereits mit Ausnahme des Hinterendes total ossifiziert, was auf ein weiteres Verknöcherungszentrum schließen lässt. In Stadium 4 von *Mesocricetus* tritt zuerst ein caudomediales Verknöcherungszentrum über der Lamina transversalis posterior auf, erst in Stadium 5 auch das rostromediale. Während bei *Acomys* die rostrale Ossifikation in vollem Gange ist, tritt über der Lamina transversalis posterior Blasenknorpel auf. *Dendromus* besitzt in der Mitte der Lamina cribrosa ein Verknöcherungszentrum. Bei *Rattus* (RUF 1999) ossifiziert die Lamina cribrosa von rostral nach caudal und medial nach lateral.

Bei allen untersuchten Arten ist in Abhängigkeit vom Alter die Verteilung und Gestalt der größten Foramina sehr ähnlich wie bei *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, KADAM 1972/73, 1976, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 7). Dabei ist die Lamina cribrosa der Myodonta und Geomyoidea in dem für Säuger typischen Muster (KUHNS 1971) in drei Gruppen von Foramina unterteilt (REINBACH 1952). Die Beschreibungen und Abbildungen bei *Peromyscus*, *Mus* (FRICK 1986), *Otomys* (ELOFF 1948), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Rattus* (RUF 1999) zeigen, dass eine Unterteilung der Foramina olfactoria in älteren Entwicklungsstadien erschwert wird, da es zu einer erheblichen Verkomplizierung des Lochmusters kommt.

Die Tiefe des Trichters am Ethmoturbinale-1-Ansatz nimmt mit zunehmendem Alter auch bei *Sigmodon*, *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) stark zu. Bei *Geoxus*, den Gerbillidae, bei *Apodemus flavicollis*, *Micromys*, *Jaculus* und den hier untersuchten Geomyoidea ist der Trichter am Ansatz des Ethmoturbinale 1 nicht sehr prominent.

Die Crista intercribrosa lässt sich am besten mit Hilfe einer 3D-Rekonstruktion nachweisen. Bei *Jaculus* ist sie quasi nicht vorhanden (Abb. 7). *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Phodopus* (HAUCK 1987) sollen eine deutliche Crista intercribrosa besitzen. Bei *Rattus* ist sie zunächst nur schwach ausgebildet und wird im Lauf der postnatalen Entwicklung deutlicher (YOUSSEF 1966, RUF 1999).

Eine verhältnismäßig prominente *Crista galli* findet man nur bei *Mesocricetus*, *Microtus*, *Lemmus* (eig. Beob., contra: SCHRENK 1989), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Acomys* 2. Bei *Mesocricetus* 4, *Microtus* und *Acomys* 2 endet diese mit einem *Processus posterior*. RAJTOVA (1972b) beschreibt bei den von ihr untersuchten Stadien von *Mesocricetus* hingegen nur eine schwach entwickelte *Crista galli*. *Rhipidomys*, *Akodon* 2, *Geoxus*, *Dendromus*, *Apodemus flavicollis und sylvaticus* und *Mus* (eig. Beob., FRICK 1986) fehlt eine *Crista galli*. Alle übrigen hier untersuchten Arten besitzen nur eine sehr niedrige *Crista* bzw. einen schwachen medianen Grat (eig. Beob., FAWCETT 1917, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 86). In der caudalen Hälfte ist die *Lamina cribrosa* median mit einem *Sulcus* für eine Arterie versehen. Dieser *Sulcus* ist meist mit den dorsalen *Foramina* des *Septum nasi* assoziiert. Bei den Gerbillidae liegt der mediane *Sulcus* rostral. Bei *Dipodomys* fehlt er.

Die Form der *Lamina cribrosa* ist bei den untersuchten Spezies nur bedingt vergleichbar. Fast immer ist sie rostral konkav oder, je nachdem ob eine *Crista galli* oder eine mediane Erhebung vorhanden ist, auch bikonkav (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 86, 79). Im Bereich des Ansatzes des Ethmoturbinale 1 wird die *Lamina cribrosa* waagrecht und am Ende vor der *Cupula nasi posterior* meist nochmal konkav (Abb. 57, 79). Selten ist die *Lamina cribrosa* auch konvex (caudal bei *Microtus* und *Micromys*, *Dendromus*, *Lophuromys* (bikonvex)). In Stadium 3 und 4 von *Sigmodon* tritt eine V-förmige *Lamina cribrosa* auf. Nur *Rhabdomys* besitzt caudal eine laterad schräg abfallende *Lamina cribrosa* wie *Peromyscus*.

3.1.5 Foramen cribroethmoidale, Foramen epiphaniale und Nervus ethmoidalis anterior

Der Nervus ethmoidalis anterior, ein Ramus des Nervus nasociliaris, zieht zusammen mit der Arteria ethmoidalis und Vene(n) aus der Orbita durch die Fissura orbitonasalis in die Schädelhöhle und verläuft anschließend extradural über dem lateralen Rand der *Lamina cribrosa* rostralwärts. In älteren Entwicklungsstadien tritt der Nervus ethmoidalis anterior durch das Foramen ethmoidale anterior in der Pars orbitalis des Frontale. Zwischen Foramen cribroethmoidale und Foramen epiphaniale teilt er sich in einen Ramus internus, der in die Nasenkapsel zieht, und einen Ramus externus, der durch das Foramen epiphaniale auf die Außenseite der Nasenkapsel austritt; dieses liegt zwischen den Verknorpelungszentren der *Cartilago parietotectalis* und der *Cartilago paranasalis* und damit auch zwischen Pars anterior und Pars lateralis des *Paries nasi* und im Übergangsbereich zum *Tectum nasi*. Der Ramus externus des Nervus ethmoidalis anterior liegt nach seinem Austritt aus der Nasenkapsel im *Sulcus horizontalis*, der die einzige deutliche Grenze zwischen *Tectum nasi* und *Paries nasi* darstellt. Beide Rami des Nervus ethmoidalis anterior innervieren die vordere Nasenregion (GAUPP 1906, TERRY 1917, DE BEER 1937, ZELLER 1983, FENEIS 1993).

Peromyscus:

In Stadium 1 ist die Fissura orbitonasalis schlitzförmig und noch nicht vom Frontale bedeckt. Die Fissura orbitonasalis ist rostral erweitert für den Durchtritt des Nervus

ethmoidalis anterior (Abb. 14b). Zwischen Foramen cribroethmoidale und Foramen epiphaniale liegt im Limbus praecribrosus medial der Crista semicircularis ein ventral offener Sulcus, der im Folgenden als Sulcus cribroethmoidalis bezeichnet werden soll. Der Nervus ethmoidalis anterior verläuft durch diesen Kanal lateral einiger Fila olfactoria und Blutgefäßen etwas abgegrenzt in einem flachen Sulcus. Der austretende Ramus externus zieht durch den kurzen und schwachen Sulcus horizontalis nach rostrolateral. Der Sulcus horizontalis stellt eine breite Vertiefung dar, die lateral von der Prominentia anterior superior begrenzt wird. Der weitere Verlauf der beiden Rami nach rostral ist in diesem Entwicklungsstadium kaum zu identifizieren.

In Stadium 2 hat sich das Frontale ventrad bis zur Fissura orbitonasalis ausgedehnt. Der Nervus ethmoidalis anterior zieht am Unterrand des Frontale durch die Fissur. Nach dem Eintritt des Nerven in das Cavum cranii verläuft er in einem kurzen Sulcus auf dem Frontale und verläuft dann medial des Limbus paracribrosus nach vorne (Abb. 29, 28, 27, 26, 25). Das Foramen cribroethmoidale beginnt auf der Lamina cribrosa mit einem Sulcus und öffnet sich in einen Kanal, der dem Sulcus cribroethmoidalis entspricht und als Canalis cribroethmoidalis bezeichnet werden soll. Ventral besitzt dieser Kanal Perforationen für den Durchtritt einzelner Fila olfactoria und geht weiter rostral in den Sulcus cribroethmoidalis über (Abb. 24, 23). In diesem Abschnitt mündet in ihn von medial her ein Kanal, der am Septumoberrand verläuft und in dem ein Ast der Arteria cerebri anterior liegt. Dieser Kanal hat einen komplizierten Verlauf: Die Arterie zieht durch das Foramen vomeronasale aus dem Cavum cranii unter das Tectum nasi in die Nasenschleimhaut (Abb. 26, 25). Auf Höhe des Foramen cribroethmoidale wird die Arterie in einen knorpeligen Kanal eingeschlossen, der nach rostrolateral zieht. Dieser mündet von medial in den Canalis cribroethmoidalis (Abb. 24). Der Ast der Arteria cerebri anterior teilt sich in ein inneres Gefäß und in ein äußeres, das den Ramus externus durch das Foramen epiphaniale auf die Außenseite der Nasenkapsel begleitet (Abb. 23, 22). Das Foramen epiphaniale liegt etwa am dorsalen Ende des Sulcus lateralis anterior und der Sulcus horizontalis ist in diesem Entwicklungsstadium deutlich aber sehr kurz (Abb. 2, 4, 22). Der weitere Verlauf des Ramus externus nach rostral erfolgt anfangs zwischen Nasale und Tectum bzw. Paries nasi, dann weiter rostroventrad zwischen Seitenwand der Nasenkapsel und Praemaxillare.

Bis Stadium 3 wird die Commissura orbitonasalis bis auf einen rostralen Stumpf vollständig vom Frontale ersetzt. Der Nervus ethmoidalis anterior zieht nun durch ein Foramen ethmoidale anterior durch das Frontale in das Schädelcavum (Abb. 40). Dieses Foramen ist ein schräg von caudolateral nach rostromedial verlaufender Kanal. Im Schädelcavum zieht der Nerv anfangs in einem Sulcus zwischen Frontale und Limbus paracribrosus. Der mediane Arterienkanal ist deutlicher entwickelt als in den Stadien zuvor (Abb. 38). Da die Nasenkapsel im Bereich des Limbus praecribrosus vollständig von Deckknochen bedeckt ist, tritt der Ramus externus nicht mehr an die Oberfläche sondern liegt in der Lücke zwischen Nasale, Praemaxillare und Nasenseitenwand etwa auf Höhe des Nasoturbinale (Abb. 36, 35). Der Verlauf des Ramus externus lässt sich in diesem Stadium sehr gut dokumentieren (Abb. 34, 33b). Auf Höhe der Lamina transversalis anterior verläuft der Nerv am Unterrand des Nasale, liegt also lateral und

ventral frei. Rostral der Lamina transversalis anterior zieht er rostradorsal auf das Tectum nasi zur Nasenspitze.

In Stadium 4 wird der Nervus ethmoidalis anterior sowohl im Sulcus des Frontale als auch in seinem späteren Verlauf unter dem Bulbus olfactorius durch das stark ausgedehnte Gehirn eingeengt (Abb. 53). Er liegt der vollständig verknöcherten Lamina cribrosa auf; sowohl Canalis cribroethmoidalis, Arterienkanal als auch der Sulcus horizontalis über der Crista semicircularis sind ossifiziert (Abb. 52, 51, 50). Der Canalis cribroethmoidalis hat sich rostrad soweit ausgedehnt, dass er sich bis in die dorsale Lamelle der Crista semicircularis fortsetzt. Der Ramus externus verläuft in der Tiefe zwischen den Deckknochen und der Nasenschleimhaut (Abb. 47, 44).

Vergleich:

Das Foramen ethmoidale anterior wird relativ früh in der Ontogenese angelegt (KADAM 1972/73, 1976, RUF 1999), fehlt aber noch *Sigmodon 1*, *Akodon 1*, *Microtus*, *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Apodemus flavicollis*, *Mus 1* u. 2, *Micromys*, *Lophuromys*, *Gerbillus* und *Dipodomys*. Bei *Gerbillus*, *Mus 2* und *Dipodomys* findet man bereits einen Schlitz im Frontale bzw. ventral des Durchtritts Frontaleblastem. Bei *Gerbillus* wird diese Öffnung demnach sehr früh in der Ontogenese angelegt. *Phodopus* besitzt hinter dem Foramen eine Fissur für den Durchtritt einer kleineren Arterie.

Der Verlauf des Nervus ethmoidalis anterior entspricht bei allen untersuchten Muroidea weitgehend dem von *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, RUF 1999). Signifikante Unterschiede treten jedoch v.a. bei *Jaculus* und den Geomyoidea auf. Rostral seines Eintritts in das Schädelcavum verläuft der Nervus ethmoidalis anterior mit den begleitenden Blutgefäßen bei allen hier untersuchten Arten (eig. Beob., RUF 1999) mit Ausnahme von *Jaculus* in einem flachen Sulcus auf dem Frontale oder der Commissura orbitonasalis bzw. dem Limbus paracribrosus (Abb. 79). *Meriones* besitzt neben dem Vorderrand der Commissura orbitonasalis einen deutlichen Sulcus, der eine mediale Begrenzungsstruktur aufweist. Des Weiteren wird der Nervus ethmoidalis anterior hier am Vorderrand der Lamina cribrosa in einen separaten Kanal eingeschlossen, der sich weiter vorne dorsal wieder zu einem Sulcus öffnet. Bei *Apodemus sylvaticus* wird der Sulcus rostral durch ein isoliertes Knorpelfragment gefüllt. Bei allen hier untersuchten Arten, sowie *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Rattus* (RUF 1999) ziehen in das Foramen cribroethmoidale auch Fila olfactoria (Abb. 59). Der Nervus ethmoidalis anterior liegt lateral von diesen meist in einem flachen Sulcus oder einer Nische. Eine Bindegewebsscheide um Nerv und Arterie ist bei *Cricetus* und *Phodopus* eindeutig auszumachen. Bei Stadium 1, 3 und 5 (nur rechts) von *Mesocricetus* und bei *Lophuromys* wird der Nervus ethmoidalis anterior, bei *Mus 4* u. 6 der Ramus externus ein kurzes Stück in einen separaten lateralen Kanal eingeschlossen. Der Ramus externus von *Sigmodon 4* verlässt ohne Begleitarterie das Foramen epiphaniale. Etwas rostral davon tritt ein Ast der Arteria cerebri anterior aus einem separaten Foramen und gesellt sich zu einem Ramulus des Ramus externus. *Geoxus* besitzt einige weitere Rami am Nervus ethmoidalis anterior und medial des Canalis

cribroethmoidalis einen ventromedial verlaufenden Kanal für den Ramus internus. Bei *Dipodomys* tritt der Nervus ethmoidalis anterior, bei *Jaculus* nur dessen Ramus externus in einen schräg rostral-lateral führenden Kanal im Limbus praecribrosus bzw. direkt unter dem Limbus paracribrosus ein (Abb. 86). Eventuell handelt es sich hierbei um das eigentliche Foramen cribroethmoidale. Weiter vorne ziehen die Fila olfactoria in ein separates Foramen, das sich mit dem anderen Kanal auf dem Tectum nasi zum Foramen epiphaniale vereinigt. Bei *Micromys* und *Gerbillus* sind Foramen cribroethmoidale und Foramen vomeronasale noch nicht voneinander abgrenzbar. Bei *Dipodomys* tritt der Ramus internus mit den Fila olfactoria zusammen durch das mediale „Foramen cribroethmoidale“. Bei *Thomomys* befindet sich nur ein einfaches Foramen cribroethmoidale im Limbus praecribrosus, eine Abspaltung des Ramus externus ist nicht erkennbar.

Wie bei *Peromyscus* erstreckt sich zwischen den Foramina cribroethmoidale und epiphaniale bei allen hier untersuchten Arten, bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Rattus* (RUF 1999) caudal ein Canalis cribroethmoidalis mit Perforationen im Boden für Durchtritte der Fila olfactoria, der rostral in einen Sulcus cribroethmoidalis übergeht (Abb. 59). Ausnahmen hiervon stellen natürlich die Formen mit zwei getrennten Durchtritten dar (*Jaculus*, *Dipodomys*), bei denen die Fila olfactoria in einem Sulcus verlaufen, während der Nervus ethmoidalis anterior lateral in einem geschlossenen Kanal liegt (Abb. 86). Nur ein Sulcus tritt bei *Akodon* 1, *Apodemus flavicollis* und *Thomomys* auf, keine nennenswerte Struktur bei *Gerbillus* und *Micromys*. Verknöcherungen im Bereich des Canalis cribroethmoidalis treten bei den ältesten beiden Stadien von *Sigmodon*, *Mesocricetus* und *Mus*, bei *Cricetus* und *Acomys* 2 auf. Die Verknöcherung beginnt caudoventral und medial.

Bei allen hier untersuchten Arten und bei *Rattus* tritt unter dem Limbus praecribrosus zwischen Canalis bzw. Sulcus cribroethmoidalis und einem dorsal neben dem Septum nasi verlaufenden Arteriensulcus eine Verbindung auf, in der sich ein laterad abzweigender Ast der Arteria cerebri anterior zum Nervus ethmoidalis anterior gesellt (RUF 1999) (Abb. 59). Ein Ast dieser Arterie begleitet den Ramus externus rostral. Die paarigen medialen Äste der Arteria cerebri anterior kommen aus dem Cavum cranii durch das Foramen vomeronasale bzw. ein Foramen, das mit diesem fusioniert ist, und liegen rostral in einem medialen Sulcus unter dem Tectum nasi. Bei *Auliscomys*, *Geoxus*, *Mesocricetus* 1 u. 2 und *Lophuromys* tritt diese Arterie aus einem separaten Foramen rostral des Foramen vomeronasale aus.

Das Foramen epiphaniale liegt bei *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Otomys* (ELOFF 1948), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Mus* (FRICK 1986) wie bei *Peromyscus* auf Höhe des Sulcus lateralis anterior. Bei *Rattus* soll es in jüngeren Stadien in der Pars lateralis liegen (YOUSSEF 1966), später befindet es sich ebenfalls im Bereich des Sulcus lateralis anterior (RUF 1999). Bei *Phodopus* (HAUCK 1987) liegt es in der Pars anterior, bei *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Rhabdomys* (ELOFF 1951b) und *Jaculus* in der Pars lateralis (Abb. 7, 9). Bei *Micromys* ist es sehr klein, bei *Jaculus* sehr groß (Abb. 7, 9). *Mesocricetus* besitzt in frühen Ontogenesestadien (6 mm und 7,5 mm KL) zwei Foramina in dem entsprechenden Bereich, wobei das vordere sich nach kurzer Zeit schließt

(KADAM 1976). Bei *Otomys* und *Rhabdomys* hingegen soll nur ein Blutgefäß durch das Foramen epiphaniale ziehen (ELOFF 1948, 1951b). Eigene Beobachtungen an *Rhabdomys* konnten dies nicht bestätigen. *Thomomys* fehlt ein Foramen epiphaniale.

Der *Sulcus horizontalis* der meisten hier untersuchten Arten ist mäßig tief, kurz und geht direkt in den *Sulcus lateralis anterior* über. Deutlich ausgeprägt ist er nur bei *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Dendromus* und *Mus* (Abb. 58). Ein *Sulcus horizontalis* fehlt *Micromys* und *Jaculus*. Bei *Thomomys* liegt in ihm nur die Arterie.

3.1.6 Paries nasi

Der *Paries nasi*, die Seitenwand der embryonalen Nasenkapsel, wird bei Mammalia in drei Abschnitte untergliedert (NOORDENBOS 1905, VOIT 1909, TERRY 1917, STADTMÜLLER 1936, DE BEER 1937, REINBACH 1952, STARCK 1967, ZELLER 1983, contra: FRICK 1954, 1986, KUHN 1971):

- Die *Pars anterior* umfasst das vordere Drittel des *Paries nasi* und reicht von der *Fenestra narina* bis zum *Sulcus lateralis anterior*, dem im Innern die *Crista semicircularis* entspricht. Die *Prominentia supraconchalis* wölbt sich in diesem Teil nach lateral und setzt sich nach ventral in die *Lamina infraconchalis* fort.
- Die *Pars lateralis* wölbt sich stark nach lateral und erstreckt sich im mittleren Drittel der Nasenkapsel zwischen dem *Sulcus lateralis anterior* und dem *Sulcus lateralis posterior*. Die *Prominentiae anterior, superior* und *inferior* bestimmen das Oberflächenrelief und werden im Innern durch die *Recessus frontoturbinalis* und *maxillaris* repräsentiert.
- Die *Pars posterior* erstreckt sich caudal des *Sulcus lateralis posterior*, dem innen der Ansatz des *Ethmoturbinale 1* an der Seitenwand entspricht, und umfasst auch die *Cupula nasi posterior*. Eine weitere Unterteilung erfolgt in einen ventralen horizontalen Abschnitt, die *Lamina transversalis posterior* und in einen vertikalen lateralen, das *Planum antorbitale* (FAWCETT 1918a). Das *Planum antorbitale* wird durch caudales Auswachsen des *Recessus ethmoidalis laterad* verlagert (MEAD 1909, STADTMÜLLER 1936, REINBACH 1952, STARCK 1967, MAIER 1986).

Zwischen dem *Limbus paracribrosus* (Oberrand des *Planum antorbitale*) und der *Commissura orbitonasalis* kann eine Verbindung, die *Ala minima* auftreten. Sie teilt die *Fissura orbitonasalis* in ein rostrales Foramen für den Durchtritt des *Nervus ethmoidalis anterior* und ein caudal gelegenes Foramen *infracribrosum* (DE BEER 1937) = *Foramen praechiasmaticum* (MACKLIN 1914).

Peromyscus:

Der rostrale Abschnitt des *Paries nasi* ist in Stadium 1 bis zur *Lamina transversalis anterior* noch vorknorpelig (Abb. 12a-b). Die rostrale *Pars anterior* dient als Ursprung mimischer Muskulatur. Dahinter wölbt sich der *Paries* sanft nach lateral (Abb. 13a). Die *Prominentiae anteriores superior* und *inferior* sind prominent, die *Sulci laterales anterior* und *posterior* recht tief (Abb. 13b, 14a). Die *Pars lateralis* stützt sich auf dem *Maxillare ab* (Abb. 14a). Direkt im Anschluss an den *Recessus maxillaris* ist der Unterrand des *Paries nasi* verdickt (Abb. 14b). Der *Paries nasi* erhebt sich zu einer vollständigen *Commissura orbitonasalis* und geht mit dieser eine *Ala minima* ein (Abb. 14a-b). Am Übergang zur *Pars posterior* tritt eine Art Schwächezone im *Pariesknorpel* auf. Dieser ist

in diesem hinteren Abschnitt deutlich dünner. Auf dem Planum antorbitale im Bereich der Cupula nasi posterior entspringt breitflächig der Musculus obliquus superior.

Stadium 2 besitzt einen vollständig verknorpelten Paries nasi. Die Länge der Pars anterior entspricht in etwa der Länge der Pars lateralis und Pars posterior zusammen (Abb. 5). Rostral in der Pars anterior lassen sich zwei von rostrodorsal nach caudoventral ziehende Abgliederungsfurchen erkennen: Eine verläuft direkt caudal der Cupula nasi anterior, die andere parallel etwas weiter hinten (Abb. 2, 4, 16c-d, 17a-b, 18a-b, 19a). Diese hintere Abgliederungsfurche erstreckt sich bis zur Fenestra superior nasi und entspricht dem Ansatz des Nasoturbinale auf der Innenseite der Nasenkapsel. Das Marginoturbinale wird vom Paries nasi durch eine kurze Fissur getrennt (Abb. 16d). Der Pariesknorpel am dorsalen Rand der Fenestra superior nasi ist in diesem Entwicklungsstadium nach lateral ausgestellt und bildet die Verlängerung der hinteren Abgliederungsfurche (Abb. 19a). Der ventrale Rand der Pars anterior ist von lateral betrachtet zwischen Lamina transversalis anterior und Lamina infraconchalis stark nach dorsal, die Seitenwand selber nach lateral gewölbt (Abb. 4, 5, 19b, 20a-b). Die Prominentia supraconchalis fehlt (Abb. 21a-b). Direkt über der Lamina infraconchalis greift der Paries nasi mit einer ventrolateralen Crista in das Praemaxillare (Abb. 21a-b). Mittlerweile hat sich das Praemaxillare soweit ausgedehnt, dass die Nasenkapsel ihm direkt aufliegt. Der Sulcus lateralis anterior ist deutlich aber nicht sehr tief; die Prominentiae der Pars lateralis sind kaum voneinander unterscheidbar (Abb. 2, 4, 22, 23, 24). Commisura orbitonasalis und Limbus paracribrosus sind einander nur stark genähert; eine Ala minima tritt nicht mehr auf. (Abb. 2, 5). Der Limbus paracribrosus ragt caudal über das Niveau der Lamina cribrosa hinaus (Abb. 29, 30). Der Knorpel des Planum antorbitale wird caudad zunehmend massiver. Die Pars posterior ist größtenteils noch nicht von Deckknochen bedeckt (Abb. 30). Der Musculus obliquus superior entspringt nun von einem kleinen Fortsatz des Planum antorbitale im Bereich der Cupula nasi posterior (Abb. 31).

Bis Stadium 3 hat sich die Fissur zwischen Marginoturbinale und Paries nasi caudad ausgedehnt. Sie zieht caudolaterad und trennt damit einen ventromedialen Pariesanteil von der restlichen Seitenwand ab (Abb. 33a). Auf Höhe des Processus alaris superior findet ein Verschluss der Fissur statt, um sich dann eine kurze Strecke zwischen Atrioturbinale und Paries nasi fortzusetzen (Abb. 33b). Der Knorpel der Pars anterior ist stellenweise bereits sehr dünn und caudad zwischen Maxillo- und Nasoturbinale auch resorbiert, wobei der Knochen sich an diesen Stellen in die Nasenkapsel vorwölbt (Abb. 35). Das caudale Ende der Incisivenalveolen ragt deutlich in die Nasenkapsel hinein, so dass der verdünnte Paries nasi zwischen Recessus frontoturbinalis und Recessus maxillaris sich stark nach medial vorwölbt. Im Übergangsbereich von Lamina infraconchalis zu Recessus maxillaris wird der ventrale Rand des Paries nasi stark vom Maxillare umwachsen (Abb. 36, 37). Der Limbus paracribrosus überragt die Lamina cribrosa sehr deutlich (Abb. 38, 39). Die Commissura orbitonasalis hat sich stark verkürzt und ist zu einem Processus orbitonasalis geworden. Zwischen Interturbinale und Ethmoturbinale 2 tritt auf der rechten Seite ein durchgehender Kanal im Paries nasi auf. Dieser verläuft von rostrodorsal nach caudoventral in das Innere der Nasenkapsel. Das Frontale wächst von caudad sehr tief in diesen bindegewebig gefüllten Kanal ein. Dies gilt auch für die linke Seite, nur dass der Kanal hier noch nicht nach innen

durchgebrochen ist. Der Unterrand der Pars posterior, der sich auf dem Maxillare abstützt, ist verdickt (Abb. 40). Mittlerweile haben sich die umliegenden Deckknochen soweit ausgedehnt, dass die Nasenkapsel fast komplett von diesen umschlossen ist. Der Ursprung des Musculus obliquus superior ist auf das Frontale übergegangen.

In Stadium 4 hast sich die vordere Fissur rostrad bis auf Höhe der Nasenöffnung ausgebreitet, etwas weiter hinten tritt lateral eine weitere Fissur auf (Abb. 42a-b). Der auf Höhe des Atrioturbinale abgetrennte Pariesteil ist verdickt und gegenüber der Nasenkapselseitenwand dorsolateral verschoben. Über dieser Überlappungszone setzt am Paries nasi mimische Muskulatur an. Der ventrale Pariesanteil entspricht der Crista lateralis des Processus alaris superior, die nun durch eine laterale Fissur vom übrigen Paries nasi getrennt wird. Der Paries nasi besteht insbesondere rostral aus sehr dünnem Knorpel (Abb. 42a-b, 43). Zum Nasoturbinale besteht keine Verbindung mehr und die Nasenkapselseitenwände werden allmählich von dorsal her resorbiert bis der Paries nasi vor der Cartilago paraseptalis endet (Abb. 43, 44, 45, 46). Ein Rest der Radix des Processus alaris superior bleibt am Paries nasi als ventromedial orientierter Grat erhalten und begrenzt von lateral her den Sulcus ductus nasolacrimalis (Abb. 44). Er verstreicht zu Beginn der Lamina transversalis anterior. Die Nasenkapsel wird nun vollständig von den umliegenden Deckknochen gebildet. Verknöcherte Reste des Paries nasi sind die Lamina infraconchalis und die ehemaligen Ansatzstellen der Turbinalia (Abb. 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53). Der Processus orbitonasalis ist ebenfalls verknöchert und sehr kurz.

Fenestra superior nasi, Lamina infraconchalis und Processus paranasalis werden in den Kapiteln 3.1.7 bis 3.1.9 eingehend besprochen.

Vergleich:

Eine separate **C h o n d r i f i k a t i o n** der Pariesanteile wurde bisher bei *Mesocricetus* (KADAM 1976), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Otomys* (ELOFF 1948) beobachtet. RAJTOVA (1972b) beschreibt für die von ihr untersuchten Stadien von *Mesocricetus* hingegen eine von rostral nach caudal fortschreitende Verknorpelung. Bei *Mus* tritt eine einheitliche Knorpelanlage des Paries nasi auf (FRICK 1986). Wie bei *Peromyscus* verknorpelt die Pars anterior rostral der Lamina transversalis anterior zuletzt von caudal und dorsal her, wie bei *Sigmodon* 1 u. 2, *Gerbillus*, *Lophuromys*, *Apodemus flavicollis*, *Mus* 1 u. 2 und *Micromys* zu beobachten ist. Bei *Apodemus flavicollis* ist die Pars anterior weiter caudal schon verknorpelt, die Pars lateralis und posterior besteht noch aus sehr jungem Knorpel. Rostral um die Nasenöffnung herum wird der Knorpel mit zunehmendem Alter wesentlich dünner, was besonders bei *Akodon* und *Acomys* beobachtet werden kann (Abb. 76, 77, 78). Die **R e s o r p t i o n** des Paries nasi erfolgt bei den Muroidea erst sehr spät in der praenatalen Ontogenese und nahezu gleichzeitig an mehreren Stellen (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Ein Resorptionszentrum liegt in der Pars anterior und beginnt über der Pars posterior der Lamina transversalis anterior (Abb. 77, 78). Ein weiteres Zentrum befindet sich rostral in der Pars lateralis und betrifft die untere Seitenwand der Prominentia anterior (Abb. 58, 59). Eine weitere Resorptionszone liegt weiter caudal unterhalb der Lamina horizontalis.

Zuletzt beginnt die Resorption in der Pars posterior vor der Cupula nasi posterior. Der ventrale Umschlag des Paries nasi bleibt fast vollständig erhalten und verknöchert zum größten Teil in älteren Stadien. Bei allen Sigmodontinae mit Ausnahme von *Akodon* ist die Resorption des Paries nasi zumindest in der Pars anterior bereits praenatal in vollem Gange. Auch *Cricetus*, *Mesocricetus* (ab Neonatus), *Dendromus*, *Acomys* und *Mus* 3-6 weisen ab der Lamina transversalis anterior Resorptionen des Paries nasi auf (Abb. 77). *Phodopus* hingegen besitzt über der Lamina infraconchalis zwei direkt hintereinander liegende Resorptionszonen, sowie eine weitere in der Vorderwand des Recessus maxillaris in der Pars lateralis (eig. Beob., HAUCK 1987). Bei *Rattus* 3 beginnt die Resorption ebenfalls über der Lamina infraconchalis (RUF 1999). Bei *Tatera* (15 mm KL) beginnt die Resorption des Paries nasi an mehreren Stellen der Cartilago paranasalis, wobei KADAM (1976) jedoch nicht genauer auf die Lokalisation dieser Stellen eingeht. Bei den hier untersuchten Geomyoidea beginnt die Resorption in der Pars lateralis. Bei *Acomys* und *Cricetus* beginnt die Resorption des Paries schon sehr lange vor der Geburt. Die ältesten Stadien von *Mesocricetus*, *Tatera* (KADAM 1972/73), *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) besitzen einen fast total aufgelösten Paries nasi. Nur am Anfang und am Ende eines Turbinale verbinden Pariesreste in der Pars lateralis und posterior mit der darunter bzw. darüber liegenden Strukturen (eig. Beob., RUF 1999). Pariesreste, die schließlich auch ossifizieren, treten an den Ansatzstellen der Turbinalia an der Seitenwand auf (Abb. 57). Die Resorption wird von den aufliegenden Deckknochen induziert (STARCK 1967), die sich z.T. massiv in das Cavum nasi vorwölben (Abb. 91a-b). Verknöcherungen der Pariesreste treten bei *Sigmodon* 3-4, *Cricetus*, *Mesocricetus* 4-6, *Mus* 4-6, *Dendromus* und *Rattus* 5 (RUF 1999) auf.

Der Paries nasi aller bisher untersuchten Myodonta und Geomyoidea ist mit dem von *Peromyscus* vergleichbar (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986: in Abb. nicht beschriftet, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 9). Bei einigen Arten ist der Paries nasi rostral der Lamina transversalis anterior deutlich dünner als das Tectum nasi und durch einen medialen Absatz von diesem getrennt: *Sigmodon* 1, *Acomys* 1, *Lophuromys*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus*, *Dipodomys* (Abb. 88a). Bei *Acomys*, *Lophuromys* und *Mus* bildet der Absatz des Paries nasi, bei *Meriones* an vergleichbarer Stelle eine Einbuchtung, eine prominente Crista auf der Innenseite, die bis über die Lamina transversalis anterior ragt (Abb. 70b, 71a). In den älteren Stadien von *Mus* scheint diese Crista jedoch mitten im Paries nasi zu liegen. Bei *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987) ist der Sulcus lateralis anterior recht undeutlich. Das 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* soll keinen Sulcus lateralis posterior besitzen (KADAM 1976).

Eine prominente Trennung von Prominentia anterior superior und inferior kann man nur bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Jaculus* beobachten (Abb. 9). Bei den übrigen Arten sind beide Abschnitte der Pars lateralis aber durchaus unterscheidbar. Bei *Rhabdomys* (ELOFF 1951b) ragt die Prominentia anterior superior zapfenartig nach vorne. *Phyllotis* besitzt in der hinteren Seitenwand des Recessus maxillaris einen starken lateralen Knick, der das Frontale stützt und als caudal freier Processus endet. Bei *Dipodomys* ist der Paries nasi dorsal am Recessus maxillaris ebenfalls stark laterad vorgewölbt und stützt zusammen mit dem Processus paranasalis das Lacrimale (Abb. 90). Die Oberfläche des Paries nasi ist am Hinterende des Recessus maxillaris sehr unregelmäßig geformt (Abb.

94b). Bei *Rhabdomys* tritt an der Innenseite des Recessus maxillaris auf Höhe des Foramen infraorbitale im Bereich des Processus paranasalis eine Crista auf. Die Geomyoidea besitzen in der Seitenwand des Recessus maxillaris und auch dahinter schräge Kanäle von rostromedial nach caudolateral im sehr dicken Paries nasi für Blutgefäße und Nerven; bei *Rhipidomys* erreicht ein vergleichbarer Kanal nicht das Innere der Nasenkapsel.

Ein bis zwei Fissuren unterschiedlicher Ausdehnung zum Margino- und Atrioturbinale und zur Radix des Processus alaris superior kommen bei allen untersuchten Arten und Stadien mit Ausnahme von *Sigmodon* 1, *Micromys*, *Apodemus flavicollis*, *Rhabdomys*, *Mus* und *Dipodomys* vor (Abb. 63b, 65, 67, 76, 78, 91a). Über der Radix und der Fissur liegt ein mit zunehmendem Alter sich ausdehnender Ursprung mimischer Muskulatur, meist in einem Sulcus (Abb. 60, 62c, 65, 66, 67, 71b, 74, 76, 83a, 88a). Überlappungen des Paries nasi im Bereich der Fissuren treten bei einigen Arten, insbesondere in älteren Entwicklungsstadien, auf: *Sigmodon* 2-4, *Akodon*, *Geoxus*, *Mesocricetus*.

Eine sehr prominente Margo lateralis zwischen Lamina transversalis anterior und Lamina infraconchalis tritt bei *Mesocricetus*, *Lemmus*, *Lophuromys*, *Mus* 1 u. 2 und *Rattus* (RUF 1999) auf (Abb. 64, 65, 68, 80a-b). Bei den Sigmodontinae, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Jaculus* und den Geomyoidea ist die Margo lateralis abgerundet (Abb. 85, 88b, 89a-b, 91b, 92a-b). Den Gerbillidae und *Micromys* fehlt eine Margo lateralis, der Paries nasi ist hier nur rund nach außen gewölbt (Abb. 72). In den älteren Stadien von *Sigmodon*, *Mesocricetus* und *Mus*, bei *Cricetus*, *Dendromus* und *Acomys* ist der Paries nasi in diesem Bereich bereits aufgelöst. Bei *Akodon* 1 tritt eine prominente Margo lateralis auch in der Pars posterior auf. Eine gewellter Paries nasi über der Lamina infraconchalis tritt bei *Rattus* (RUF 1999) auf. Bei den übrigen untersuchten Arten ist dieser Abschnitt des Paries nasi gerade (Abb. 80a-b, 81a-b).

Bei allen hier untersuchten Arten und *Rattus* (RUF 1999) ist der ventrale Rand des Paries nasi, der Umschlag, stellenweise verdickt und stützt sich dann meist auch mit einer Crista auf dem darunterliegenden Deckknochen ab: rostral in der Pars anterior auf dem Praemaxillare, caudal in der Pars lateralis und v.a. vor und unter der Cupula nasi posterior auf dem Maxillare, bei *Lophuromys* und *Mus* auch auf dem Palatinum (Abb. 55, 85, 89b, 92b). Die Cricetinae, *Phyllotis*, Gerbillinae, *Apodemus flavicollis*, *Micromys* und *Rhabdomys* besitzen nur caudal eine mehr oder weniger ausgeprägte Crista, *Sigmodon* 1 u. 2, *Akodon*, *Auliscomys* und *Geoxus* nur rostral. Alle übrigen Arten haben sowohl rostral als auch caudal zumindest einen auffällig verdickten Pariesumschlag (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 89b). Bei *Mus* 3-6 endet die caudale Crista unter der Cupula nasi posterior mit einem Processus posterior, der in Stadium 3 in den ventralen Processus posterior der Cupula nasi posterior übergeht. Bei *Microtus* ist die prominente Crista in der Pars posterior zapfenartig mit dem Maxillare verzahnt.

Der Limbus paracribrosus steht rostral der Commissura orbitonasalis bzw. des Processus orbitonasalis bei allen Arten deutlich vor (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986,

HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 57, 79, 86). Bis auf *Thomomys* erhebt er sich auch zumindest vor der Cupula nasi posterior deutlich über die Lamina cribrosa. Der Limbus paracribrosus wird zunehmend vom Frontale überwachsen und verknöchert in den älteren Stadien (eig. Beob., RUF 1999).

Bei fast allen Myodonta und allen Geomyoidea tritt praenatal eine durchgehende *Commissura orbitonasalis* auf (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Einen *Processus orbitonasalis* beobachtet man bereits praenatal bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Cricetus*, *Acomys* und postnatal bei *Phodopus* (HAUCK 1987), *Dendromus*, *Mus* (eig. Beob., FRICK 1986) und *Rattus* (RUF 1999). Bei *Mesocricetus* wächst die *Commissura orbitonasalis* von der *Cartilago sphenethmoidalis* aus (KADAM 1976). Im Gegensatz dazu bildet die *Cartilago paranasalis* bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) zur Hälfte, bei *Tatera* (KADAM 1972/73) vollständig die *Commissura orbitonasalis*. Eine *Ala minima* existiert bei *Sigmodon* 1, *Otomys* (ELOFF 1948), *Rhabdomys* (eig. Beob., ELOFF 1951b), *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, einem 10 mm KL-Stadium von *Mus* (KADAM 1976) und bei zwei Neonati von *Rattus* (RUF 1999).

Der *Musculus obliquus superior* entspringt bei *Apodemus flavicollis* großflächig vom *Planum antorbitale*. Bei *Apodemus sylvaticus* entsteht an der Ursprungsfläche eine lange *Crista*, die sehr prominent zwischen *Frontale* und *Palatinum* vorsteht und bis auf die *Cupula nasi posterior* reicht. Bei *Micromys* entspringt der Augenmuskel an einer niedrigen *Crista* auf der Seitenwand der hinteren Nasenkapsel. *Rattus* (RUF 1999) besitzt zunächst ebenfalls einen *Processus* am *Planum antorbitale*, der als Muskelursprung dient; in postnatalen Stadien übernimmt das *Frontale* diese Aufgabe. Bei *Mus* liegt der Ursprung ventral am *Planum antorbitale* und geht ab Stadium 2 auf den Unterrand des *Frontale* über. Bei *Dipodomys* entspringt der *Musculus obliquus superior* an einem *Processus* auf der *Cupula nasi posterior* und am *Frontale*. Bei allen übrigen hier untersuchten Arten entspringt der Augenmuskel an der *Pila praeoptica*, meist jedoch am *Frontale* neben der hinteren Nasenkapsel.

3.1.7 Fenestra superior nasi

In der rostralen Nasenseitenwand, im Grenzbereich von *Tectum nasi* und *Paries nasi*, tritt bei vielen Säugern eine persistierende Knorpellücke auf: die *Fenestra superior nasi*. Sie bleibt bindegewebig verschlossen; medial von ihr verläuft der *Ductus glandulae nasi lateralis* (VOIT 1909).

Peromyscus:

In Stadium 1 ist die *Fenestra superior nasi* eine lange, bindegewebig bzw. mit *Perichondrium* verschlossene Lücke im noch vorknorpeligen *Paries nasi* dorsal der *Lamina transversalis anterior* (Abb. 12). Caudal wird die *Fenestra superior nasi* bereits von Knorpel begrenzt. Sie endet unterhalb des *Nasoturbinale*. Medial der *Fenestra*

verläuft der Ductus glandulae nasi lateralis. Durch die Fenestra treten kleine Blutgefäße in bzw. aus der Nasenkapsel.

In den folgenden Stadien ist die Fenestra superior nasi im Verhältnis zur Nasenkapsel deutlich kleiner als im jüngsten Stadium. Die Lage verschiebt sich im Laufe der Entwicklung rostrad. In Stadium 2 liegt die Fenestra superior nasi größtenteils auf Höhe der Pars posterior der Lamina transversalis anterior (Abb. 4, 5), in Stadium 3 über deren Pars anterior und in Stadium 4 vor der Lamina transversalis anterior. Zusätzlich zu Arterien und Venen gelangt in diesen Stadien nun auch ein Ramus des Nervus ethmoidalis lateralis von caudolateral nach rostromedial durch die Fenestra superior nasi in die Nasenkapsel (Abb. 19a). In Stadium 2 tritt der Nervenast sehr weit rostral hindurch, noch bevor die Fenestra ihre volle Höhe erreicht hat. Der dorsale Rand ist hier verdickt und nach lateral ausgestellt (Abb. 19a). In Stadium 4 geht die Fenestra superior nasi caudal in eine Resorptionszone des Paries nasi über (Abb. 44).

Vergleich:

Bei fast allen anderen Vetretern der Muroidea tritt eine Fenestra superior nasi auf, die über der Lamina transversalis anterior im Paries nasi lokalisiert ist (eig. Beob., ELOFF 1948, eig. Beob. contra: ELOFF 1951b, FRICK 1986: hier als Fenestra lateralis bezeichnet, eig. Beob. contra: HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Cricetus* ist sie etwas caudad hinter die Zona annularis verschoben. *Lemmus* und v.a. *Microtus* besitzen eine sehr kleine Fenestra. Bei *Apodemus flavicollis* sind Paries nasi und Tectum nasi großflächig noch nicht miteinander verwachsen, weshalb die Fenestra superior nasi sehr groß erscheint. Die Verhältnisse bei *Micromys* sind aufgrund der noch nicht weit fortgeschrittenen Verknorpelung der Seitenwand unklar. *Gerbillus*, *Jaculus* und *Dipodomys* fehlt eine Fenestra superior nasi in typischer Lage über der Lamina transversalis anterior (Abb. 9). Bei allen Arten mit einer Fenestra liegt der Ductus glandulae nasi lateralis medial von dieser in der Nasenschleimhaut. Nur bei *Meriones* und *Microtus* verläuft der Ausführungsgang weit unterhalb der Fenestra superior nasi, bei *Lemmus* deutlich darüber. Bei *Acomys* verlagert sich der Ductus glandulae nasi lateralis zu Beginn der Fenestra superior nasi in dieser nach lateral.

In älteren Entwicklungsstadien geht die Fenestra superior nasi caudal in eine Resorptionszone des Paries nasi über: *Sigmodon* 3 u. 4, *Rhipidomys*, *Cricetus*, *Acomys*, *Mus* 5 u. 6, *Lophuromys* und *Rattus* (RUF 1999) (Abb. 77). Bei *Mesocricetus* 4-6 dehnt sich die Fenestra zusätzlich auch rostrad als Resorptionszone aus. Während bei *Sigmodon* die Fenestra superior nasi mit zunehmendem Alter bis zum Übergang in die Resorptionszone zunächst kleiner wird, nimmt die Größe der Fenestra bei *Akodon*, *Mesocricetus* und *Mus* zu.

Bei *Akodon* beginnt die Fenestra superior nasi in Stadium 1 als Sulcus, der als Ursprung mimischer Muskulatur dient. In Stadium 2 entspringt der Muskel jedoch am Unterrand der Fenestra. Auch bei *Mus* entspringt in Stadium 1 mimische Muskulatur vom Oberrand, ab Stadium 2 vom Unterrand und auf der Membran der Fenestra superior nasi. In Stadium 5 ist die Fenestra mit ihrem Oberrand laterad geneigt, so dass der Muskel in diese hineinziehen muss, um deren Unterrand zu erreichen.

Bei allen hier untersuchten Spezies mit Ausnahme von *Sigmodon* 1, *Akodon* 1, *Lemmus* und *Apodemus sylvaticus* ziehen durch die Fenestra superior nasi Blutgefäße und bzw. oder ein bis drei Nerven, die Ramuli des Nervus ethmoidalis anterior sind (eig. Beob., KADAM 1972/73, 1976).

Bei einigen Arten treten im Bereich der Fenestra superior nasi weitere Lücken in der Seitenwand auf: So besitzt *Rhipidomys* caudal der Fenestra superior nasi noch weitere kleinere Foramina. Bei *Cricetus* beginnt rostroventral der eigentlichen Fenestra superior nasi ein weiteres Foramen über der Pars posterior der Lamina transversalis anterior, das deutlich unterhalb des Ductus glandulae nasi lateralis und neben einem anderen Gang dieser Drüse liegt; es ist bindegewebig verschlossen. *Arvicola* besitzt dorsal über der Lamina transversalis anterior mehrere kleine Foramina, die jedoch nicht mit dem Ductus glandulae nasi lateralis korrespondieren (FAWCETT 1917). Über eine Fenestra superior nasi s. str. werden keine genauen Angaben gemacht. Bei *Arvicola* (FAWCETT 1917: als Fenestra dorsalis bezeichnet), *Gerbillus* und *Mus* 2-6 tritt wie bei *Peromyscus* ein weiteres Foramen über der Radix des Processus alaris superior auf, das keinen Bezug zum Ductus glandulae nasi lateralis hat. Bei *Gerbillus* ist es sehr klein; bei *Mus* reicht es caudal bis an die Lamina transversalis anterior heran. In den Stadien 3 und 4 von *Mus* dehnt sich dieses Foramen rostradorsad aus, wohingegen es in den Stadien 5 und 6 bis auf eine schmale Fissur geschlossen ist. Bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mus* liegt nur ein großes Foramen vor, durch dessen hinteren Teil ein Ramulus des Ramus externus nervi ethmoidalis anterior in die Nasenkapsel eintritt (KADAM 1976). *Rattus* besitzt im 13 mm KL-Stadium bis zum Hinterende der Zona annularis eine große Fenestra, die in der Mitte fast geteilt ist und durch deren hinterer Abschnitt ebenfalls der Ramulus zieht (KADAM 1976). Bis zum 14,5 mm KL-Stadium hat sich der caudale Abschnitt als separates Fenster isoliert (RUF 1999). *Rhabdomys* besitzt rostral der Fenestra superior nasi und der Lamina transversalis anterior eine kurze Fissur (Abb. 74). Bei *Thomomys* tritt auf Höhe des Processus anterior des Processus alaris superior ein sehr großes Foramen auf, das als Sulcus auf der Innenseite der Seitenwand beginnt. Medial davon liegt der Ductus glandulae nasi lateralis. Das Nasale wächst in diese Fenestra hinein und bedeckt sie von lateral (Abb. 91a-b). Daher ist anzunehmen, dass es sich hierbei um eine Resorptionszone handelt.

3.1.8 Lamina infraconchalis

Die Lamina infraconchalis ist eine annähernd vertikale Verlängerung der Parieswand ventral des Maxilloturbinale (VOIT 1909). Sie bildet die laterale Begrenzung des unteren Nasenganges (= untere Legal'sche Furche = Sulcus infraconchalis) und liegt bei Rodentia dem Praemaxillare auf (VOIT 1909, KUHN 1971, ZELLER 1983, SCHRENK 1989). Auf der Außenseite der Lamina infraconchalis befindet sich ein Sulcus ductus nasolacimalis, der vom Praemaxillare zum den Tränennasengang beherbergenden Canalis nasolacimalis geschlossen wird (SCHRENK 1989, FENEIS 1993).

Peromyscus:

In Stadium 1 besteht die Lamina infraconchalis rostral noch aus Vorknorpel. In diesem Bereich scheint sie eher vom Paries nasi als vom Maxilloturbinale gebildet zu werden, da letzteres noch blastematös ist bzw. caudal fehlt (Abb. 13b). Die Lamina infraconchalis steht rostral senkrecht und orientiert sich caudad nach ventromedial (Abb. 13b). Zum Praemaxillare besteht noch kein Kontakt. Der Sulcus ductus nasolacimalis ist in diesem Stadium kaum ausgeprägt (Abb. 13b).

Bis Stadium 2 ist die Lamina infraconchalis vollständig verknorpelt. Sie beginnt ventral am Maxilloturbinale mit einer Crista und verstreicht in der Pars lateralis; ventral besitzt sie einen Processus anterior, der unter dem Ductus nasolacimalis liegt und in das Praemaxillare eingesenkt ist (Abb. 3, 4, 5, 21a-b). Der Sulcus ductus nasolacimalis ist deutlich ausgeprägt (Abb. 21b). Caudal bilden Lamina infraconchalis, Maxilloturbinale, Paries nasi und Praemaxillare einen Kanal, durch den der Ductus nasolacimalis verläuft, den Canalis nasolacimalis (Abb. 21b). Im Gegensatz zu Stadium 1 steht die Lamina infraconchalis rostral ventrolateral ab, caudal hingegen nach medial (Abb. 21b, 22). Sie stützt sich auf dem Praemaxillare ab.

In Stadium 3 ist der Processus anterior hauptsächlich blastematös und nur noch sehr kurz (10 µm), da die Lamina infraconchalis sich insgesamt nach rostral verlängert hat (Abb. 35). Sie ist nun höher, an ihrem ventralen Ende verdickt und nach medial orientiert, wodurch sie im Querschnitt S-förmig geschwungen erscheint. Kurz vor der Pars lateralis ist die Lamina infraconchalis hingegen schaufelförmig nach lateral gebogen (Abb. 36). Das ventrale, nach innen orientierte Ende der Lamina infraconchalis wird zunehmend vom Praemaxillare umwachsen (Abb. 36). Zu Beginn der Pars lateralis wird die Lamina infraconchalis niedriger und zeigt fast waagrecht nach medial.

In Stadium 4 ist die Lamina infraconchalis eine vollständig ossifizierte und sehr dünne Knochenlamelle, die rostral über den ebenfalls verknöcherten Processus anterior hinaus verlängert ist (Abb. 47). Weiter caudal bleibt ein knöcherner Pariesrest als Querverbindung zum Praemaxillare erhalten (Abb. 48). Medial an der Lamina infraconchalis entspringt weiter caudal ein kurzes Epiturbinale. Die Lamina infraconchalis ist auch hier schaufelartig nach lateral gebogen und in das Maxillare eingesenkt (Abb. 48).

Vergleich:

Alle bisher untersuchten Vertreter der Myodonta sowie der Geomyoidea besitzen eine Lamina infraconchalis (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Die Verknorpelung der Lamina infraconchalis erfolgt deutlich später als die der umliegenden Pariesanteile (KADAM 1972/73, 1976). Die Lamina infraconchalis besteht bei *Sigmodon* 1 noch aus jungem Knorpel, bei *Apodemus flavicollis* ist sie blastematös, bei *Micromys* rostral noch vorknorpelig. KADAM (1976) beschreibt bei *Mesocricetus* (7,5 mm KL) die Lamina infraconchalis als separates Verknorpelungszentrum. Diese soll

jedoch mit der Cartilago paranasalis blastematös verbunden sein und auch gemeinsam angelegt werden.

Die Verknöcherung erfolgt bereits prænatal bei *Sigmodon* 3 u. 4 (mit zwei Verknöcherungszentren von rostral und distal), *Cricetus* (von rostral und proximal) und *Acomys* 2 (rostral, von distal), postnatal bei *Dendromus* (rostral und proximal), *Mesocricetus* 5 u. 6 (zwei Zentren rostral und proximal) und *Mus* (von rostral) (Abb. 56a-b).

Rostral entspringt die *Lamina infraconchalis* bei allen bisher untersuchten Myodonta und Geomyoidea wie bei *Peromyscus* hauptsächlich unter dem Maxilloturbinale (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 8, 9, 10). Bei *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Acomys* 2 und *Mus* 4-6 verlängert sich wie bei *Peromyscus* der proximale Teil der *Lamina infraconchalis* rostral unter dem Maxilloturbinale. Die *Lamina infraconchalis* erfährt bei allen hier untersuchten Arten eine Kippung: Rostral ist sie laterad geneigt, caudal mediad (Abb. 81a,b, 85). Caudal nimmt die Höhe der *Lamina infraconchalis* ab, während ihre Dicke zunimmt. Sie verstreicht löffelförmig mediad orientiert etwa zu Beginn der Pars lateralis (Abb. 81a-b). Die *Lamina infraconchalis* ist mit Ausnahme von *Peromyscus* und *Geoxus* bei allen Sigmodontinae und Cricetinae, außerdem bei *Acomys*, *Rhabdomys* und *Lophuromys* distal im Querschnitt stempelförmig verbreitert (Abb. 81a). Der hintere Bereich ist bei einigen wenigen Arten extrem verbreitert, so dass die *Lamina infracribrosa* hier fast die ganze Breite des Pariesumschlages einnimmt: *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Mesocricetus* 2, *Mus* 3; bei *Lophuromys* ist dieser Bereich im Querschnitt zweizipfelig (Abb. 81b). Die *Lamina infraconchalis* stützt sich bei allen hier untersuchten Arten wie bei *Peromyscus* mit zunehmendem Alter auf Praemaxillare und Maxillare ab und wird distal von diesen Deckknochen umwachsen (Abb. 56a, 80a-b, 81a-b, 85). Sie beteiligt sich wie bei *Peromyscus* am Aufbau des Canalis nasolacimalis. Bei *Gerbillus* besteht nur Kontakt zum Maxillare. Die *Lamina infraconchalis* liegt zumeist in einem Sulcus des Praemaxillare (Abb. 85). In Stadium 2 von *Acomys* ist die *Lamina infraconchalis* weiter caudal mit einer hohen Crista des Praemaxillare verhakt. Fast immer bilden Praemaxillare und Maxillare stellenweise auch einen sockelförmigen Sims aus, auf dem sich die *Lamina infraconchalis* abstützt (Abb. 56b).

Ein ventraler *Processus anterior* tritt bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme von *Lemmus*, *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Gerbillus*, *Meriones*, *Apodemus flavicollis*, *Mus* 5, *Micromys* und *Thomomys* auf (eig. Beob., contra FRICK 1986 und HAUCK 1987; RUF 1999) (Abb. 8, 9, 10, 85). In Stadium 4 von *Mesocricetus* existiert auf der rechten Seite weiter caudoventral ein zweiter *Processus anterior*. Bei *Lophuromys* wächst etwa auf Höhe des „outer bar“ ventral am Pariesumschlag und lateral des Ductus nasolacimalis eine Lamelle aus (Abb. 81a). Diese wird dorsal allmählich dicker und wölbt sich laterad vor; dann trennt sie sich vom Paries nasi und nimmt als Knorpelspange die Lage eines *Processus anterior* ein (Abb. 81b). Sie beginnt sich unter dem Tränennasengang mediodorsad auszudehnen und erhält Verbindung zum ventralen Rand des Maxilloturbinale, von dem gleichzeitig ein Fortsatz auf die Knorpelspange zuwächst. Nach der Fusion dieser beiden Strukturen liegt eine typische *Lamina infraconchalis* vor (Abb. 81a-b).

Der *Sulcus ductus nasolacrimalis* ist bei allen untersuchten Arten vorhanden, jedoch in unterschiedlich starker Ausprägung (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999).

Bei *Mesocricetus* tritt im ältesten Stadium medial an der Lamina infraconchalis wie bei *Peromyscus* ein *Epiturbinale* auf.

3.1.9 Processus paranasalis

Der Processus paranasalis, ein Knorpelzapfen am caudalen Pariesabschnitt, tritt bei vielen Mammalia auf (u.a. TERRY 1917, REINBACH 1952, STARCK 1960, KUHN 1971, ZELLER 1983, MÜLLER 1986, KLUTZNY 1994). Er steht zumeist in engem Bezug zum Ductus nasolacrimalis, Musculus obliquus inferior, Maxillare, Frontale und Lacrimale. Ob es sich bei den hier beschriebenen Fortsätzen um homologe Strukturen handelt, ist nicht eindeutig zu klären. Der Processus paranasalis könnte mit dem Processus maxillaris anterior rezenter Amphibien und Sauropsiden homolog sein (TERRY 1917, MATTHES 1921, DE BEER 1937, REINBACH 1952, STARCK 1960, JOLLIE 1962, zit. aus KUHN 1971). Nach MEAD (1909) handelt es sich bei dem Processus paranasalis um die caudale Begrenzung der Nasenkapselseitenwand der Sauropsiden. STADTMÜLLER (1936) diskutiert ihn als Rest einer ehemaligen lateralen Bedeckung des Ductus nasolacrimalis.

Peromyscus:

In den Stadien 1 bis 3 entspringt caudal in der Pars lateralis von der Seitenwand des Recessus maxillaris der Processus paranasalis, der jedoch nur als Crista vorliegt (Abb. 2, 3, 4, 6). Er beginnt im Bereich des Foramen infraorbitale und reicht bis in die Orbitalregion. Dorsal des Processus befindet sich eine schwächere und kürzere Knorpelleiste (Abb. 14a, 38). Der Ductus nasolacrimalis liegt direkt lateral des Sulcus, der zwischen diesen beiden Cristae entsteht. Der Processus paranasalis ragt in den Stadien 2 und 3 rostral weit in das Foramen infraorbitale hinein, wodurch der Musculus masseter medialis an dieser Stelle eine tiefe Einbuchtung erhält (Abb. 25, 38). Zwischen dem dorsalen Rand des Processus paranasalis und dem Processus zygomaticus des Maxillare spannt sich eine Bindegewebsplatte über den Musculus masseter medialis hinweg. In allen Stadien entspringt caudal am Processus paranasalis der Musculus obliquus inferior (Abb. 14a, 26). Der Processus paranasalis stützt ab Stadium 2 zunehmend das Lacrimale und caudal des Augenmuskels auch das Frontale (Abb. 25, 26, 38).

Bis Stadium 4 haben die umliegenden Deckknochen den Paries nasi ersetzt. Der Musculus obliquus inferior entspringt nun vom Unterrand des Lacrimale und Oberrand des Maxillare.

Vergleich:

Die meisten untersuchten Arten besitzen an betreffender Stelle keinen frei endenden *Processus paranasalis* sondern eine *Crista* (eig. Beob., KADAM 1972/73, HAUCK 1987: nicht erwähnt, s. Abb. 17). Ein richtiger *Processus paranasalis* tritt bei *Apodemus flavicollis*, *Mus 2*, *Rattus* (RUF 1999), *Lophuromys* und *Dipodomys* auf. FRICK (1986) erwähnt bei den von ihm untersuchten *Mus*-Stadien keinen *Processus paranasalis*; Abb. 7 und 10 zeigen jedoch bei einem 7,5, 11, 16 und 28 mm SSL-Stadium einen prominenten Fortsatz am *Recessus maxillaris*. *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Microtus* und *Meriones* besitzen an betreffender Stelle nur einen Knick in der Seitenwand. *Arvicola* fehlt ebenfalls ein *Processus paranasalis*, obwohl die *Pars lateralis* noch nicht vollständig von Deckknochen bedeckt ist (FAWCETT 1917). Bei *Jaculus* ist der *Processus paranasalis* aufgrund der rostralen Lage der Augen, deren Größe und der Verkürzung der *Pars posterior* der Nasenregion caudad verschoben, so dass die typischen Lagebeziehungen zu den umliegenden Strukturen verloren gehen (Abb. 8). Bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Geoxus*, *Lemmus*, allen Muriden außer *Apodemus flavicollis* und bei *Dipodomys* reicht der *Processus paranasalis* rostral weit in das *Foramen infraorbitale* hinein (Abb. 90). Der *Processus paranasalis* von *Lemmus*, *Lophuromys* und *Mus 1-3* ist hakenförmig nach dorsal gekrümmt. Bei *Thomomys* wird er caudad ein extrem massiver, dreieckiger Vorsprung an der Seitenwand, der die Nasenkapsel großflächig auf dem Maxillare abstützt (Abb. 94b). Bei *Cricetus*, *Mesocricetus 2* und *Mus 6* haben die umliegenden Deckknochen den *Paries nasi* bereits ersetzt. Das Überwachsen des *Processus paranasalis* durch das Maxillare ist bei *Sigmodon* zu beobachten; bei *Akodon* geschieht dies durch das *Lacrimale*.

Bei allen Arten, die einen *Processus paranasalis* besitzen, mit Ausnahme von *Apodemus flavicollis*, *Micromys* und *Thomomys*, stützt der rostrale Abschnitt des *Processus* das *Lacrimale* (eig. Beob.; HAUCK 1987: nicht erwähnt, s. Abb. 17; RUF 1999) (Abb. 90). Sowie bei *Peromyscus* stützt der *Processus paranasalis* auch bei *Auliscomys*, *Phodopus* (eig. Beob.; HAUCK 1987: nicht erwähnt, s. Abb. 17), *Acomys* und *Dipodomys* zusätzlich das *Frontale*.

Caudal am *Processus paranasalis* entspringt der *Musculus obliquus inferior* bei den jüngeren Stadien von *Sigmodon*, bei *Akodon 1*, *Geoxus*, *Phodopus*, den *Arvicolidae*, *Tatera* (KADAM 1972/73), *Dendromus*, *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus*, *Mus 1-4*, *Micromys* und *Lophuromys*. Bei allen anderen Arten entspringt der Muskel am Unterrand des *Lacrimale* und teilweise auch am Oberrand des Maxillare. Bei *Acomys* und *Jaculus* dehnt sich der Ursprung auch bzw. ausschließlich auf das *Frontale* aus. Nur bei *Auliscomys* entspringt der *Musculus obliquus inferior* einfach auf dem *Paries nasi*, bei *Thomomys* oberhalb des *Processus paranasalis*.

Bei einigen Arten verläuft der *Ductus nasolacrimalis* sehr dicht lateral am *Processus paranasalis* vorbei: *Sigmodon*, *Rhipidomys*, *Akodon*, *Lemmus*, *Micromys*, *Rhabdomys*, *Lophuromys*, *Jaculus* und *Dipodomys* (Abb. 8, 9). Bei den von FRICK (1986) untersuchten *Mus*-Stadien tritt eine deutliche Variabilität in Bezug auf die Lage des *Processus paranasalis* auf: bei einem 7,5 und 11 mm SSL-Stadium liegt ein prominenter Fortsatz am *Recessus maxillaris* vor, der jedoch weit caudad des vorderen Augenwinkels

liegt und damit keinen Bezug zum Ductus nasolacrimalis aufweist (FRICK 1986: Abb. 7 und 10); aus Abb. 10 geht ebenfalls hervor, dass in einem 16 und 28 mm SSL-Stadium von *Mus* der Processus paranasalis in typischer Lagebeziehung zum Ductus nasolacrimalis steht.

3.1.10 Ductus nasolacrimalis

Ein Grundplanmerkmal der Tetrapoden ist der Ductus nasolacrimalis, der im vorderen Augenwinkel mit Hilfe zweier Canaliculi lacrimales die Tränenflüssigkeit sammelt. Er verläuft im Sulcus ductus nasolacrimalis auf dem Paries nasi und durch den Canalis nasolacrimalis der Deckknochen rostrad (BORN 1876, 1879, FENEIS 1993). Bei Eutheria mündet der Ductus nasolacrimalis rostral in die Fenestra narina accessoria = Pars lacrimalis der Fenestra narina (ZELLER 1983).

Peromyscus:

Der Verlauf des Ductus nasolacrimalis in den Stadien 1 bis 3 lässt sich sehr gut am Modell von Stadium 2 nachvollziehen (Abb. 3, 4, 5). Im vorderen Augenwinkel vereinigen sich ein längerer dorsaler und ein kürzerer ventraler Canaliculus lacrimalis mit dem Sacculus zum Ductus nasolacrimalis (Abb. 14a, 26). Ein Foramen lacrimale fehlt, so dass der Ductus nasolacrimalis ab Stadium 2 nun lateral auf dem Lacrimale liegt (Abb. 25, 37). In Stadium 3 wird er von einem kugelförmigen, dorsolateralen Processus des Lacrimale überdacht (Abb. 38). Zum Processus paranasalis besteht kein engerer Bezug. Zwischen Lacrimale und Processus zygomaticus des Maxillare zieht der Tränennasengang in das Foramen infraorbitale und liegt so dorsomedial bis medial des Musculus masseter (Abb. 25, 38). Am Übergang von der Pars lateralis zur Pars anterior weicht der Ductus nasolacrimalis deutlich ventrad aus (Abb. 4). Dem Paries nasi im Bereich des Recessus maxillaris aufliegend verläuft der Ductus nasolacrimalis in einer Lücke des Maxillare und tritt dann rostral des Foramen infraorbitale in ein Foramen im Maxillare ein (Abb. 13b, 24, 23, 22, 37). Dieses Foramen geht rostrad in den Canalis nasolacrimalis über, der lateral und ventral von den umliegenden Deckknochen (Maxillare, Praemaxillare), dorsal vom Paries nasi und medial vom Paries nasi bzw. der Lamina infraconchalis gebildet wird (Abb. 22, 21b, 36, 35). Der Sulcus ductus nasolacrimalis beginnt schon auf dem Paries nasi als relativ flache Rinne und wird auf der Lamina infraconchalis mit zunehmendem Alter deutlicher (Abb. 13b, 21b). Beim Neonatus ist der Sulcus jedoch relativ flach (Abb. 35). Ab Stadium 2 wird der Tränennasengang vom Processus anterior der Lamina infraconchalis gestützt (Abb. 21b, 35, 47). Der Ductus nasolacrimalis liegt in den drei jüngeren Stadien nach dem Durchtritt durch den Canalis nasolacrimalis immer medial der Incisivenalveole, die ab Stadium 3 auch einen deutlichen Sulcus besitzt (Abb. 35). Der Tränennasengang folgt zwischen Lamina infraconchalis und Lamina transversalis anterior dem Pariesunterrand und führt damit einen sanften Bogen nach oben aus (Abb. 3, 4, 21a, 20, 34b). Sobald das Praemaxillare vorne endet, liegt der Ductus nasolacrimalis nach ventral frei unter der Nasenkapsel, wobei sich die Knochengrenze mit zunehmendem Alter rostrad verschiebt (Abb. 13a, 20a, 34a, 46). Auf der Lamina transversalis anterior verläuft der Tränen-

nasengang ebenfalls in einem Sulcus ductus nasolacrimonalis (Abb. 12b, 19, 18a, 34a). Der Sulcus wird rostral tiefer und der Ductus nasolacrimonalis zieht rostradorsal durch die Fenestra narina accessoria in die Nasenkapsel hinein und liegt nun unter dem Atrio- und Marginoturbinale (Abb. 4, 5, 12a, 18a, 17, 33b). Er mündet über der Pars anterior des Processus alaris superior und caudal der Nasenöffnung in das Vestibulum nasi (Abb. 3, 5, 33a).

In Stadium 4 wird der Ductus nasolacrimonalis im Foramen infraorbitale durch einen dünnen Muskel vom Musculus masseter medialis abgeschirmt (Abb. 50). Da sich die Incisivalveolen mittlerweile weit nach caudal ausgedehnt haben, muss der Ductus nasolacrimonalis diese nun unterkreuzen (Abb. 49, 48). Dabei macht der Ductus noch auf der lateralen Seite der Alveole im Foramen des Maxillare eine S-förmige Schleife (Abb. 48). Der Canalis nasolacrimonalis wird nun ausschließlich von knöchernen Strukturen gebildet, da die Lamina infraconchalis und der Paries nasi mittlerweile ossifiziert sind. Dabei wird der Kanal rostral durch die Lamina infraconchalis erheblich verlängert (Abb. 47). Da weiter vorne der proximale Teil des Maxilloturbinale fehlt, kann sich der Ductus nasolacrimonalis zwischen dessen distalen Teil und das Praemaxillare nach dorsal verschieben (Abb. 46). Obwohl rostral in der Pars anterior weite Bereiche der knorpeligen Nasenkapsel von Resorption betroffen sind, behält der Ductus nasolacrimonalis seine typische Lage und seinen Verlauf weitgehend bei (Abb. 45, 44, 43). Er mündet caudal der Nasenöffnung, aber rostral des Processus alaris superior (Abb. 42b).

Ist das Lumen des Ductus nasolacrimonalis in Stadium 1 noch kaum ausgebildet, so erweitert es sich v.a. ab dem neonaten Stadium gravierend, da spätestens ab der Geburt die Tränenflüssigkeit abgeführt werden muss (Abb. 45). Da sich die Deckknochen im Laufe der Entwicklung weiter ausdehnen, ist der Ductus nasolacrimonalis zunehmend vom Maxillare und Praemaxillare von lateral her verdeckt. Im Foramen infraorbitale und rostral bis zum Foramen im Maxillare liegt der Tränennasengang im Juvenilstadium dem Lacrimale bzw. Maxillare auf (Abb. 50, 49). Ab Stadium 3 kann man im Foramen infraorbitale und Canalis nasolacrimonalis den Ductus nasolacrimonalis begleitende Venen und Arterien ausmachen (Abb. 50, 49, 48, 47).

Vergleich:

In Bezug auf den Verlauf des Ductus nasolacrimonalis, das Fehlen eines Foramen lacrimale im Lacrimale, den Sulcus ductus nasolacrimonalis sowie den Aufbau des Canalis nasolacrimonalis stimmen die übrigen Myodonta weitgehend mit den Verhältnissen bei *Peromyscus* überein (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, YOUSSEF 1966, ADAMS & MCFARLAND 1972, KADAM 1972/73, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 8, 9, 10, 11, 58, 59, 60, 62c, 63b, 64, 65, 67b, 68, 69, 71b, 72, 74, 76, 77, 81a-b, 82, 83, 84, 85, 86, 88a-b, 89a-b, 91b, 92a-b, 93). Mit Ausnahme der Infraorbitalregion gilt dies auch für die Geomyoidea. Bei diesen tritt der Ductus nasolacrimonalis zwischen Lacrimale und Maxillare direkt in ein Foramen lacrimale, das weit dorsolateral des Foramen infraorbitale liegt, ein und verläuft dann zwischen Maxillare und Paries nasi rostral (Abb. 90, 94a).

Microtus besitzt im Gegensatz zu allen anderen hier untersuchten Arten keine Canaliculi lacrimales; der vordere Augenwinkel mündet direkt in den caudal blind endenden Sacculus bzw. Ductus nasolacimalis. Bei *Meriones* und *Dipodomys* wird der Ductus nasolacimalis wie bei *Peromyscus* stark vom Lacrimale überdacht (Abb. 90). Bei *Cricetus*, *Acomys*, *Mus* 5 u. 6 und *Rattus* (RUF 1999) sind die Suturen der die Nasenwand bildenden Deckknochen im Bereich des Foramen infraorbitale noch nicht geschlossen, wobei der Paries nasi hier jedoch schon soweit resorbiert ist, dass der Ductus nasolacimalis stellenweise direkt der Nasenschleimhaut anliegt. Bei *Lophuromys* verläuft der Ductus nasolacimalis im Infraorbitalkanal in einer separaten, vom Processus paranasalis abgeschirmten Nische. Bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Mus* und den Gerbilliden kann man deutlich eine bindegewebige Trennschicht zwischen dem Ductus nasolacimalis und den restlichen Strukturen des Foramen infraorbitale erkennen. Bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) ist die Ausbreitung der Deckknochen und die damit zusammenhängenden Lageverhältnisse sowie die Vergrößerung des Ductus-Lumens wie bei *Peromyscus* zu beobachten. *Rhabdomys* besitzt wie *Peromyscus* den caudalen Abschnitt des Tränennasengangs dorsolateral und ventromedial begleitende Blutgefäße. Der Canalis nasolacimalis von *Thomomys* ist im Gegensatz zu allen anderen Arten sehr flach und breit. Eine rostromediale Verlängerung des Canalis nasolacimalis in Form einer Verlängerung der Lamina infraconchalis beobachtet man auch bei *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Acomys* 2 und *Mus* 4-6.

Eine Schlingenbildung des Ductus nasolacimalis tritt auch bei *Sigmodon* 2-4 und bei *Mus* 5 u. 6 auf. Bei *Sigmodon* macht der Tränennasengang im Foramen infraorbitale eine Biegung nach rostradorsal; in Stadium 3 u.4 wird diese Schlinge nach außen auf das Maxillare abgeschnürt (Abb. 56b). Bei *Mus* 5 u. 6 erstreckt sich der Sacculus mit einer rostralen Austülpung auf das Maxillare; in Stadium 5 besitzt der Ductus nasolacimalis im Foramen infraorbitale eine rostradorsale Schlinge, die auf der linken Seite aus dem Maxillare herausragt. *Jaculus* besitzt neben dem Recessus maxillaris ein kurzes Stück einen doppelten Ductus nasolacimalis, wobei sich der vordere Anteil des Ductus medial befindet, der hintere lateral; beide Anteile sind durch einen kleinen Gang miteinander verbunden. Bei *Acomys* 2 und *Mus* 6 ragt der Ductus nasolacimalis rostral in die Sutura zwischen Maxilloturbinale und Praemaxillare.

Bei einigen Arten treten den Tränennasengang stützende Strukturen auf: *Lophuromys* besitzt auf dem Paries nasi ventral des Sulcus ductus nasolacimalis eine Crista, die sehr prominent wird. Die Besonderheiten des Processus anterior der Lamina infraconchalis werden im vorhergehenden Kapitel besprochen. In Stadium 5 und 6 von *Mus* entspringt ventral am Lacrimale ein kleiner lateraler Processus, der den Ductus nasolacimalis stützt und von dem sich ein Bindegewebszug zum Processus zygomaticus des Maxillare erstreckt. Bei *Dendromus* ist das Lacrimale rostral am Unterrand nach lateral gekrümmt und bildet so einen Sulcus für den Ductus nasolacimalis aus. Dieser vordere Abschnitt ragt mit einem Processus weit in das Foramen infraorbitale hinein. In der Pars anterior wird der Ductus nasolacimalis von einem ventralen Fortsatz des Maxilloturbinale umfasst und die Lamina transversalis anterior besitzt ebenfalls ventral des Sulcus ductus nasolacimalis stützende Auswüchse.

Eine Unterkreuzung der Incisivalveole durch den Tränennasengang findet auch in älteren Entwicklungsstadien statt, so bei *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6 (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972), *Dendromus*, *Acomys* 2, *Mus* 4 u. 5 und *Rattus* (RUF 1999). Bei Stadium 6 von *Mus* ist die Incisivalveole sehr kurz, so dass eine Unterkreuzung fehlt.

Bei allen Myodonta liegt die Mündung des Ductus nasolacrimalis rostral über dem Processus alaris superior, d.h. nicht im Bereich der Pars lacrimalis der Fenestra narina und fast immer etwas caudal der Nasenöffnung (Abb. 10, 67a, 71a, 78). Nur bei den Geomyoidea mündet der Ductus nasolacrimalis deutlich caudal der Radix und damit in der Fenestra narina accessoria.

Zur detaillierten Histologie des Ductus nasolacrimalis von *Mesocricetus* sei auf die Arbeit von ADAMS & MCFARLAND (1972) verwiesen.

3.1.11 Cupula nasi posterior

Die Cupula nasi posterior entsteht nach TERRY (1917) aus einem Knorpelzentrum der Cartilago antorbitalis und bildet als caudad gewölbte Hinterwand der knorpeligen Nasenkapsel den Abschluss des Cavum nasi. Bei Mammalia setzt sie sich aus folgenden Teilen zusammen:

- Das Planum antorbitale bildet mit seinem caudalen Anteil die Seitenwand (FAWCETT 1918a). Hier befindet sich bei vielen Nagern der Ursprung des Musculus obliquus superior (SCHRENK 1989).
- Die Lamina transversalis posterior und der Vomer bilden den hinteren Bodenabschnitt der Nasenkapsel und trennen so das Cavum nasi vom Ductus nasopharyngeus (MAIER 1986).
- Die Lamina infracribrosa (TERRY 1917) = Tectum nasi posterior (FAWCETT 1918a) bildet das Dach der Cupula nasi posterior.

Peromyscus:

Die Cupula nasi posterior endet in allen untersuchten Stadien von *Peromyscus* kurz vor der Pila praeoptica (Abb. 2, 3, 15a).

In Stadium 1 gibt es noch keine Verbindung zwischen Lamina infracribrosa und Septum nasi (Abb. 15a). Das Planum antorbitale ist hier ventral am Übergang in die Lamina transversalis posterior bereits deutlich verdickt und stützt sich auf dem rostral noch blastematösen Palatinum ab (Abb. 15a). Das Septum nasi ragt dorsal über die Cupula nasi posterior hinaus und fungiert dahinter als Septum interorbitale (Abb. 15a-b). Die Cupula nasi posterior endet jederseits des Septum nasi als isolierter Knorpelzapfen (Abb. 15b).

Bis Stadium 2 ist die Lamina infracribrosa dorsal mit dem Septum nasi verwachsen und bildet so das Dach der hinteren Nasenkuppel (Abb. 2, 31). An der Seitenwand befindet sich eine lange Crista, die dem Musculus obliquus superior als Ursprung dient. Die Lamina infracribrosa fällt lateral steil ab, wobei das Septum nasi nach wie vor dorsad vorsteht (Abb. 31). Zwischen dem Hinterende der Lamina transversalis posterior und

dem Septum nasi entsteht eine tiefe Fissur, da erstere medial mit der Lamina infracribrosa verwächst (Abb. 3, 31).

Bis Stadium 3 hat sich das Frontale soweit nach ventral ausgedehnt, dass es das Planum antorbitale zu einem großen Teil lateral bedeckt. Der Musculus obliquus superior hat daher seinen Ursprung auf das Frontale verlagert (Abb. 41). Das Palatinum ist nun vollständig verknöchert und trägt die ganze hintere Nasenkapsel. Das Septum nasi steht immer noch leicht nach dorsal vor. Der hintere Teil der Nasenkuppel fällt nicht mehr so steil nach lateral ab wie im Stadium zuvor und ist dorsal abgerundet (Abb. 41). Die ventrale Verdickung des Planum antorbitale im Bereich der Cupula nasi posterior ist nun wesentlich prominenter (Abb. 41)

In Stadium 4 sind Lamina transversalis posterior, Lamina infracribrosa und die oberen zwei Drittel des Septum nasi vollständig verknöchert. Letzteres behält bis zum Ende der Nasenkapsel ein knorpeliges Zentrum (Abb. 54). Die ventrale Verdickung am Planum antorbitale hat sich rostral vor das Palatinum ausgedehnt; caudal bildet sie eine prominente Crista (Abb. 54). Das Septum nasi ist im Gegensatz zu den jüngeren Stadien tief zwischen den beiden Hälften der Cupula nasi posterior eingesenkt. In diesem Sulcus verlaufen epidurale Venen (Abb. 54).

Vergleich:

Bei allen Muroidea und Geomyoidea ist die Cupula nasi posterior prominent entwickelt (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Jaculus* ist die Cupula nasi posterior aufgrund der caudalen Verkürzung der Nase nicht ganz so gut entwickelt wie bei den Muroidea (Abb. 7, 8, 9, 10). Die Cupula nasi posterior ist bei allen hier untersuchten Arten (eig. Beob., RUF 1999) lateral verdickt. *Akodon 2*, *Phyllotis*, *Mesocricetus* 4-6, *Acomys*, *Mus* 5 u. 6 und *Thomomys* besitzen in diesem verdickten Bereich eine Crista. *Jaculus* und die Geomyoidea besitzen eine im Querschnitt rechteckige, auffällig breite und v.a. lateral massive Cupula nasi posterior. Bei *Jaculus* tritt zusätzlich ein prominenter lateraler Fortsatz auf (Abb. 7, 8). Bei *Phodopus*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus*, *Rhabdomys* und *Lophuromys* ist der ventrolaterale Rand der Cupula nasi posterior als deutliche Crista verdickt und stützt sich auf dem Maxillare bzw. Palatinum ab. Bei *Phodopus* endet diese Crista mit einem caudalen Fortsatz, der weit unter die Pila praeoptica ragt, bei *Apodemus sylvaticus* als ventrolateraler Zipfel.

Bei *Phyllotis* und *Gerbillus* ist die Lamina infracribrosa wie in Stadium 1 von *Peromyscus* noch nicht mit dem Septum nasi fusioniert; bei *Apodemus flavicollis* ist sie sehr kurz und gerade erst mit dem Septum nasi verwachsen. Im jüngsten Stadium von *Mus* bestehen Paries nasi und Lamina infracribrosa caudal noch aus sehr jungem Knorpel, der unreifer als das Septum nasi erscheint. Bei *Sigmodon* 1 u. 2, *Auliscomys*, *Geoxus*, *Mesocricetus* (eig. Beob., RAJTOVA 1972b), *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Tatera* (KADAM 1972/73), *Gerbillus*, *Acomys*, *Rhabdomys*, *Lophuromys*, *Micromys*, *Mus* 5 und bei den Geomyoidea erhebt sich das Septum nasi mehr oder weniger deutlich über die hintere Nasenkapsel. Bei den übrigen untersuchten Stadien und Spezies sowie *Rattus*

(RUF 1999) ist die Lamina infracribrosa entweder gerade oder leicht eingesenkt, bei *Sigmodon* auffällig V-förmig (Abb. 55b, 73). Bei *Lophuromys* fällt die Lamina infracribrosa ähnlich wie bei *Peromyscus* laterad schräg ab.

Die Lamina transversalis posterior aller hier untersuchten Arten zieht dorsad am Septum nasi hoch und fusioniert entweder mit diesem oder medial mit der Lamina infracribrosa (eig. Beob., RUF 1999). Auf diese Weise entstehen ventral auf der Cupula nasi posterior tiefe S u l c i , in die der Vomer und das Palatinum einwachsen (Abb. 55b, 73).

Die Cupula nasi posterior endet bei allen Sigmodontinae, Cricetinae, sowie *Lemmus*, *Microtus*, *Acomys*, *Mus* 3 u. 4, *Gerbillus* und *Jaculus* jederseits mit einem P r o c e s s u s p o s t e r i o r , der vom Palatinum gestützt wird (Abb. 9). Bei fast allen hier untersuchten Arten endet die Cupula nasi posterior vor der Radix pilae praeopticae (Abb. 7, 8), bei *Akodon* 1, *Phyllotis*, *Mesocricetus*, *Lemmus*, *Microtus* unter derselben bzw. der Pila praeoptica. Bei *Micromys* liegt dieser dorsal der Pila praeoptica. Bei *Gerbillus* befindet sich der Processus posterior im Bereich des Foramen opticum und endet dorsal des „central stem“. Auch in einem 10 mm KL-Stadium von *Mus* soll die Cupula nasi posterior dem vorderem Teil der Pila praeoptica aufsitzen (KADAM 1976). Bei *Arvicola* wird zwar kein Processus posterior erwähnt, jedoch ragt die Cupula nasi posterior weit nach hinten und schmiegt sich eng der Pila praeoptica an (FAWCETT 1917). Diese Beschreibung erinnert stark an den Zustand bei den meisten Cricetiden. In Stadium 2 von *Mesocricetus* ragt die dorsolaterale Crista am Septum nasi über die Pila praeoptica hinaus und endet über derselben; in Stadium 5 taucht auf der rechten Seite dorsolateral über dem Septum nasi ein kurzer isolierter Knorpelstab auf, der sich mit dem Processus posterior verbindet. *Phyllotis* besitzt zusätzlich noch einen kürzeren dorsalen Processus; der linke ventrale Processus zieht als dünner Knorpelstab weit caudad und fusioniert auf Höhe des Foramen opticum mit dem „central stem“. Der Processus posterior von *Mesocricetus* 1 u. 2, *Phodopus* (eig. Beob.; HAUCK 1987, hier als Processus caudalis bezeichnet), *Lemmus* (eig. Beob., HAUCK 1987) und *Microtus* ist sehr lang und endet erst unter dem Foramen opticum. Bei *Lemmus* liegt dieser Fortsatz medial des Palatinum, bei *Phodopus* lateral davon und erreicht das Orbitosphenoid (eig. Beob., HAUCK 1987). *Mesocricetus* 2-6 und *Microtus* besitzen an der Ventralseite der Pila praeoptica einen Sulcus für den Processus posterior. Bei *Rattus* (RUF 1999) geht die Cupula nasi posterior gleichförmig in die Pila praeoptica über. Bei den Geomyoidea treten ein kürzerer ventraler und ein längerer dorsaler Processus posterior auf; bei beiden untersuchten Arten endet die Cupula nasi posterior lange vor der Pila praeoptica. Bei allen übrigen hier untersuchten Myodonta endet die hintere Nasenkapsel einfach als dorsolaterale Crista am „central stem“. Bei *Mus* ist sie deutlich mit dem Palatinum verzahnt. Diese Crista tritt auch bei fast allen Arten mit einem Processus posterior auf. Je nach Länge der Nasenkapsel endet diese vor (*Sigmodon*, *Rhipidomys*, *Akodon* 2, *Dendromus*, *Apodemus flavicollis*, *Lophuromys*, *Meriones*, *Jaculus*) oder unter (*Akodon* 1, *Mesocricetus*, *Phodopus*, *Arvicolidae*, *Gerbillus*) der Pila praeoptica (Abb. 7, 8). Bei einigen Arten (*Mesocricetus*, *Phodopus*, *Arvicolidae*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus*, *Rhabdomys*, *Rattus*) geht die dorsolaterale Crista in die Radix über.

Mit zunehmendem Alter treten an der Cupula nasi posterior **R e s o r p t i o n e n** und **V e r k n ö c h e r u n g e n** auf. Die hintere Nasenkapsel wird bei den hier untersuchten Spezies (eig. Beob., RUF 1999) wie bei *Peromyscus* vom Frontale, Palatinum und Vomer, v.a. bei den Cricetinae, *Microtus* und *Dendromus* auch vom Maxillare umwachsen und teilweise ersetzt. Daher steckt der Processus posterior bei *Sigmodon* 3, *Mesocricetus* 4-6 und *Acomys* 2 wie ein Zapfen im Frontale, bei *Geoxus* im Palatinum, bei *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987) im Palatinum (Processus ascendens) und Frontale. In Stadium 5 von *Mus* beginnt sich das Planum antorbitale im Bereich der Cupula nasi posterior von ventral her aufzulösen. Im ältesten Stadium von *Sigmodon* ist die dorsolaterale Crista verknöchert, im ältesten Stadium von *Mesocricetus*, *Acomys* und *Mus* die Lamina infracribrosa und der dorsale Anteil des Planum antorbitale. Bei *Mesocricetus* erreicht die Ossifikationszone das Ende der Nasenkapsel nicht, wobei diese aber durch eine Fissur vom Nasenseptum getrennt bleibt. Die allmähliche Resorption mit Ablösung vom Septum nasi und Einwachsen des Frontale in diese Fissur kann man bei *Acomys* beobachten. Bei *Rattus* ersetzt das Frontale postnatal die Cupula nasi posterior bis auf die verknöcherte Lamina transversalis posterior vollständig (RUF 1999).

3.2 Solum nasi (Nasenbodenelemente)

Das Solum nasi, der Nasenboden, besteht von rostral nach caudal aus Lamina transversalis anterior, Cartilago paraseptalis und Lamina transversalis posterior. Zwischen diesen drei Strukturen und dem Paries nasi befindet sich im Chondrocranium eine Aussparung, die Fenestra basalis (FAWCETT 1917). Durch Verschmelzung der rostralen Trabeculae entsteht die Lamina transversalis anterior, ein stammesgeschichtlich sehr altes Element (GAUPP 1900, DE BEER 1937, KUHN 1971, SCHLIEMANN 1987, ZELLER 1989, NOVACEK 1993). Als Grundplanmerkmal der Tetrapoden verbindet die Cartilago paraseptalis communis die Laminae transversales anterior und posterior miteinander und wird vom Septum nasi durch die Fissura septoparaseptalis getrennt (KUHN 1971, ZELLER 1983). Die Cartilago paraseptalis, ein Rudiment der ursprünglichen medialen Nasenkapselwand, dient als Stütze der primären Gaumenregion und beherbergt das Jacobsonsche Organ (GAUPP 1906, DE BEER 1937, STARCK 1967, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). Das Jacobsonsche Organ (= Vomeronasalorgan) dient den meisten Mammalia als autonomes Geruchsorgan. Durch das bei Säugern weitverbreitete „Flehmen“ werden Pheromone in das Jacobsonsche Organ geschleust. Fremdgerüche werden über den Mundraum eingesogen und gelangen durch die Ductus nasopalatini mit Hilfe eines als vasomotorische Pumpe funktionierenden Gefäßplexus in das Lumen des Jacobsonschen Organs. Dabei ist die Pumpbewegung vom Füllungszustand der umliegenden Blutgefäße abhängig. (BROMAN 1920, KNAPPE 1964, ESTES 1972, ENGEL 1975, BAILEY 1978, MAIER 1980, STARCK 1982b, 1995, WÖHRMANN-REPENNING 1984, 1991). Die Lamina transversalis posterior bildet bei Säugern den ventralen Abschluss der Cupula nasi posterior und trennt damit den Recessus ethmoidalis vom Ductus nasopharyngeus (VOIT 1909, KUHN 1971, STARCK 1979, MAIER 1986). Nach ZELLER (1987) gehört die Lamina transversalis posterior nicht zum primären Solum nasi.

3.2.1 Lamina transversalis anterior

Die Lamina transversalis anterior ist ursprünglich ein reiner Nasenbodenknorpel der Amnioten (GAUPP 1900, KUHN 1971, SCHLIEMANN 1987, ZELLER 1989), der sich bei Theria seitlich aufrichtet, so dass der horizontal-mediale Anteil (Pars horizontalis) weiterhin einen Teil des Nasenbodens bildet, während der vertikal-laterale Abschnitt (Pars verticalis) mit dem Paries nasi zur Zona annularis verwächst (GAUPP 1908, STURM 1936, KUHN 1971). Bei Marsupialia besitzt die Lamina transversalis anterior eine prominente Pars horizontalis und ist breiter als bei Eutheria, was mit der großen mechanischen Beanspruchung des Rostrum in der frühen Ontogenese zusammenhängen soll (KUHN 1971, SÁNCHEZ-VILLAGRA 2001). Bei Soricidae zeichnet sich die Lamina transversalis anterior durch eine rostrocaudale Verlängerung aus, die ebenfalls in Zusammenhang mit einer mechanisch stabilisierenden Wirkung steht (DE BEER 1929, SCHRENK 1989, MAIER 2002). Die Größe der Lamina transversalis anterior und ihre Verbindung zu umliegenden Strukturen soll innerhalb der Säuger auch bei nahe verwandten Arten variabel sein (ROUX 1947, SCHRENK 1989). Die dorsale Grenze der Zona annularis wird durch den Verlauf des Ductus nasolacimalis markiert (REINBACH 1952, FRICK 1954, KUHN 1971).

Peromyscus:

Es lassen sich in allen untersuchten Entwicklungsstadien an der Lamina transversalis anterior zwei Abschnitte unterscheiden, die im Folgenden eine eigene Bezeichnung erhalten sollen: der rostrale Abschnitt, der als Pars anterior bezeichnet werden soll, ist relativ dick, der caudale im Bereich der Incisura atriomaxilloturbinalis gelegene Abschnitt, der als Pars posterior bezeichnet werden soll, hingegen sehr dünn und im Querschnitt betrachtet V-förmig (Abb. 5, 19b, 34b). Beide Abschnitten sind durch einen deutlichen Absatz, der auf der Unterseite der Zona annularis sichtbar wird, voneinander getrennt (Abb. 5).

In Stadium 1 ist die Lamina transversalis anterior weiter verknorpelt als der sich anschließende Paries nasi, weist jedoch stellenweise noch Vorknorpel auf. Zwischen beiden Hälften der Lamina transversalis anterior und dem Septum nasi existieren gut ausgeprägte Fissuren (Abb. 12b). Am Übergang von Pars anterior zu Pars posterior befindet sich auf der Unterseite der Lamina transversalis anterior ein Absatz. Ist der Sulcus ventralis auf der Pars anterior noch deutlich, so verstreicht er auf der Pars posterior. Die Verbindung zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis ist noch vorknorpelig und vollständig vom Septum nasi isoliert (Abb. 13a).

In Stadium 2 verwachsen die verdickten Processus laterales ventrales als Pars horizontalis mit ventralen Auswüchsen der Atrioturbinalia, die der Pars verticalis entsprechen, zur Lamina transversalis anterior (Abb. 18a). Es liegt nun eine Zona annularis vor (Abb. 3, 5). Der distale Rand des Processus lateralis ventralis bleibt als schwacher Grat auf der Lamina transversalis anterior erhalten (Abb. 18b). Zwischen Lamina transversalis anterior und Paries nasi verläuft ein besonders auf der Pars anterior prominenter Sulcus ductus nasolacimalis (Abb. 18a, 19b). Auffällig ist eine schon sehr früh auftretende zentrale Resorptionszone in der Lamina transversalis anterior (Abb. 18b, 19a).

Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis verbindet nun eine durchgehende Knorpelspange, die ventrolateral am Septum nasi verläuft. Diese ist in Stadium 2 und 3 direkt hinter der Lamina transversalis anterior als relativ dünner Processus mit dem Septum nasi ein Stück weit verwachsen (Abb. 3, 20a, 34b).

Der distale Rand des Processus lateralis ventralis bildet lateral auf der Lamina transversalis anterior bis Stadium 4 einen deutlichen Grat (Abb. 44). Die Lamina transversalis anterior wird noch in der Pars anterior aufgelöst und von Fettgewebe ersetzt, so dass das Septum nasi ventral frei endet (Abb. 45). Nur ventral am Atrioturbinale bleibt ein Rest der Lamina transversalis anterior erhalten. Dieser Rest löst sich weiter hinten, zieht als schmale Knorpelspange zum ventralen Rand des Septum nasi und fusioniert dort mit diesem zum Processus posterior (Abb. 46). Dieser erstreckt sich im Gegensatz zu den jüngeren Stadien bis fast an die Cartilago paraseptalis, d.h. die Fissura septoparaseptalis ist rostral extrem verkürzt.

Vergleich:

Die Lamina transversalis anterior aller Muroidea und der Geomyoidea ist relativ lang und besitzt eine gut entwickelte Pars horizontalis (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). *Jaculus* besitzt eine vergleichsweise kurze Lamina transversalis anterior (Abb. 8, 10). Bei allen bisher untersuchten Vertretern der Myodonta und Geomyoidea tritt vorübergehend in der Ontogenese eine *Zona annularis* auf (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). KADAM (1976) beobachtet bei einem 6 mm KL-Stadium von *Mesocricetus*, dass die noch blastematöse Lamina transversalis anterior mit der Cartilago parietotectalis verbunden, von Septum nasi und Cartilago paraseptalis allerdings durch Fissuren getrennt ist. Diese Fissuren schließen sich bis zum 7,5 mm KL-Stadium. Bei *Otomys* (ELOFF 1948) und *Rattus* (YOUSSEF 1966) wächst die Lamina transversalis anterior vom Paries nasi aus. Im Gegensatz dazu entwickelt sich bei *Tatera* (KADAM 1972/73) die Lamina transversalis anterior frühontogenetisch als selbständige Anlage unabhängig vom Paries nasi und Septum nasi in Form einer rostralen Blastemverlängerung der Cartilago paraseptalis. Dann fusioniert das Blastem der Lamina transversalis anterior mit dem der Cartilago parietotectalis und bildet im 9 mm KL-Stadium eine *Zona annularis*, die im 13 mm KL-Stadium verknorpelt.

Bei allen Myodonta und Geomyoidea verwächst der Processus lateralis ventralis wie bei *Peromyscus* mit einem ventralen Auswuchs des Atrioturbinale (eig. Beob., KADAM 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Nur bei *Lemmus* verbindet sich der Processus lateralis ventralis untypischerweise durch einen lateralen Fortsatz mit dem Paries nasi. Der laterale Rand des Processus lateralis ventralis bildet hier eine kurze dorsolaterale Crista auf der *Zona annularis*. Dorsal auf der Lamina transversalis anterior beobachtet man bei *Lemmus*, *Dipodomys* und *Thomomys* eine Crista, die das Atrioturbinale mit dem lateralen Rand des Processus posterior verbindet (Abb. 88b, 92a).

Bei allen Muroidea und bei *Dipodomys* kann man eine Pars anterior und eine Pars posterior an der Lamina transversalis anterior unterscheiden (Abb. 10) (eig. Beob., KADAM 1972/73: Fig. 19, FRICK 1986: Abb. 8, HAUCK 1987: Abb. 10 u. 11, RUF 1999). Dabei bildet die Pars anterior durch starke Verbreiterung des Sulcus ventralis laterale Cristae aus, die auf der Pars posterior verstreichen. Innerhalb der südamerikanischen Sigmodontinae und bei *Tatera* (KADAM 1972/73: Fig. 12 u. 16) sind die Cristae besonders prominent. Bei *Microtus* und bei *Dipodomys* sind die Cristae nicht sehr ausgeprägt, der Übergang ist eher fließend. Bei *Lemmus* gehen beide Teile ohne jeglichen Höhenunterschied ineinander über. Bei *Meriones* und *Lophuromys* enden die lateralen Cristae der Pars anterior mit einem caudal orientierten Processus unter der Lamina transversalis anterior. Die rechte Crista von *Dendromus* wächst ventrad aus und umgreift den Ductus nasolacrimalis. *Phyllotis* und *Geoxus* besitzen eine sehr kurze Pars posterior. Die distalen Ränder der Processus laterales ventrales von *Geoxus* und *Microtus* bleiben auf der Unterseite der Pars anterior als laterale Cristae erhalten. Die Pars posterior ist wie bei *Peromyscus* bei einigen Arten im Querschnitt V-förmig: bei *Auliscomys* nur schwach, deutlich bei *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Microtus*, *Acomys*, *Thomomys* und *Tatera* (KADAM 1972/73: Fig. 13 u. 20) (Abb. 92a), bei *Geoxus* und *Microtus* besonders im Bereich des Processus posterior.

Die Ausprägung des Sulcus ventralis auf der Pars anterior vor den lateralen Cristae ist bei den hier untersuchten Arten recht unterschiedlich. Bei *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Sigmodon*, *Tatera* (KADAM 1972/73: Fig. 12 u. 16), *Micromys* und *Rhabdomys* ist er sehr tief; bei den untersuchten Arvicolidae und *Acomys* ist er sehr schwach ausgeprägt. Er fehlt *Thomomys* und *Jaculus*. Alle anderen Spezies haben einen mäßig tiefen Sulcus ventralis (eig. Beob., RUF 1999). Auf der Pars posterior ist bei allen hier untersuchten Myodonta außer *Sigmodon* 1 u. 2 und *Phyllotis* und bei den Geomyoidea kein Sulcus ventralis mehr vorhanden.

Die Pars posterior endet bei fast allen untersuchten Muroidea (eig. Beob., ELOFF 1951b, RUF 1999) und den Geomyoidea (FRAHNERT, pers. Mitt.) mit einem Processus posterior (Abb. 64, 68, 72, 77, 89a-b, 92b). Bei *Sigmodon*, *Gerbillus*, *Dendromus*, den vier jüngeren Stadien von *Mus*, *Micromys*, *Lophuromys* und *Jaculus* beginnt hingegen die Fissura septoparaseptalis noch innerhalb der Pars posterior oder direkt dahinter, so dass eine solche Verbindung fehlt (Abb. 84a-b). KADAM (1976) nennt den rostral des Jacobsonschen Organs gelegenen Abschnitt der Cartilago paraseptalis bei *Tatera* Processus paraseptalis anterior. Dieser ist nicht mit dem Septum nasi fusioniert. Bei *Micromys* besteht der Processus posterior noch aus Vorknorpel. Bei *Mesocricetus* und *Mus* kann man wie bei *Peromyscus* eine Verlängerung der Fusionsstrecke im Laufe der Entwicklung beobachten, bei *Acomys* hingegen eine Verkürzung. Auch bei *Akodon*, *Cricetus* und *Microtus* ist dieser fusionierte Abschnitt sehr kurz. Bei den beiden ältesten Entwicklungsstadien von *Mesocricetus*, bei *Phodopus* und *Thomomys* ist die Verwachsungszone von Processus posterior und Lamina transversalis anterior hingegen sehr lang. Der Processus posterior ist bei allen untersuchten Arten flach bis rinnenförmig. Nur bei *Lophuromys* ist er ein runder Knorpelstab. Das gilt auch für die rostrale Cartilago paraseptalis von *Jaculus* (Abb. 84b). Bei *Meriones* ist er im Querschnitt zunächst

hakenförmig und gliedert sich noch vor dem caudalen Ende der Zona annularis auf tieferem Niveau unter der Pars posterior ab (Abb. 72).

Die Verbindung zwischen Septum nasi und Lamina transversalis anterior ist bei *Cricetus*, *Mus* 1 und *Meriones* in der Pars anterior sehr dünn. Bei *Mus* besteht hier in Stadium 1 und 2 auch noch eine Fissur. Die Fissura septoparaseptalis setzt sich als Sulcus bei *Dipodomys* bis auf die Pars anterior, bei *Jaculus* sogar bis zum Vorderrand der Zona annularis fort, wodurch die Verbindung zum Septum nasi ebenfalls relativ dünn erscheint (Abb. 83a, 88b, 89a). Am Übergang zur Pars posterior tritt bei *Mesocricetus* 6, *Mus* 6, *Dendromus* und *Rattus* 5 (RUF 1999) eine Fissur zwischen Lamina transversalis anterior und Septum nasi auf, die das Hinterende der Lamina nicht erreicht. Diese Fissur erstreckt sich bei *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) caudolaterad und gliedert wie bei *Peromyscus* einen spangenförmigen Rest der Lamina transversalis anterior ab. Bei *Acomys* zeichnet sich diese Fissur in Stadium 1 durch eine sehr dünne Verbindung zum Septum nasi ab. Zwischen Pars posterior und Septum nasi beobachtet man bei *Microtus*, *Mesocricetus* 2-6 und *Apodemus flavicollis* eine sehr dünne Verbindung. Bei *Micromys* und *Lophuromys* tritt an dieser Stelle eine Fissur auf. Bei einigen Spezies steht das Septum nasi im Bereich der Lamina transversalis anterior ventrad vor: bei *Meriones* in der Pars anterior, bei *Cricetus* im Übergangsbereich zwischen Pars anterior und Pars posterior, bei *Microtus* und den Geomyoidea in der Pars posterior bzw. im hinteren Abschnitt.

3.2.2 Cartilago paraseptalis

Bei vielen Mammalia wird die Cartilago paraseptalis communis in eine Cartilago paraseptalis anterior, die das Jacobsonsche Organ beherbergt, und in eine Cartilago paraseptalis posterior, die mit der Lamina transversalis posterior in Verbindung steht, unterteilt (GAUPP 1906, TOEPLITZ 1920, DE BEER 1937, STARCK 1967, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). In verschiedenen Säugergruppen wird die Cartilago paraseptalis communis v.a. durch die Ausbreitung des Vomer unterbrochen, weshalb die Cartilago paraseptalis posterior meist nur als Processus paraseptalis posterior erhalten bleibt oder vollständig fehlt (ZUCKERKANDL 1908, FAWCETT 1919, TOEPLITZ 1920, KUHN 1971). Als plesiomorphes Merkmal der Mammalia gilt eine röhrenförmig geschlossene Cartilago paraseptalis anterior (KUHN 1971, ZELLER 1989). Rostral tritt über dem Ductus vomeronasalis als Überrest der Seitenwand des Paraseptalknorpels ein ringförmiger Abschluss auf, der „outer bar“ (BROOM 1896) = Fibula reuniens (REINBACH 1952) (MATTHES 1922, STURM 1936, STARCK 1941).

Peromyscus:

Der Processus posterior der Lamina transversalis anterior löst sich vom Septum nasi und geht in allen hier untersuchten Entwicklungsstadien homokontinuierlich in die Cartilago paraseptalis anterior über (Abb. 3, 4). Diese bleibt durchgehend durch die Fissura septoparaseptalis vom Septum nasi getrennt. Da *Peromyscus* eine Cartilago paraseptalis posterior fehlt, soll im Folgenden der Einfachheit halber nur von einer Cartilago paraseptalis die Rede sein.

In Stadium 1 ist die Cartilago paraseptalis rostral noch vorknorpelig. Ein „outer bar“ ist noch nicht erkennbar. Die Cartilago paraseptalis verknorpelt unvollständig von der dorsalen Lamelle ausgehend und stellt eine dorsolateral weit offene Knorpelrinne dar, in der das Jacobsonsche Organ ruht. Im Querschnitt erscheint sie daher hakenförmig (Abb. 13b). Rostral liegt die Cartilago paraseptalis dem Septum nasi von ventrolateral eng an, auf Höhe der Ductus nasopalatini und des Vomer liegt sie jedoch deutlich ventral von diesem (Abb. 13b). Ab hier besteht die Cartilago paraseptalis noch fast vollständig aus Knorpelblastem. Im Bereich der Communicatio internasalis umgreift sie nur noch ventral das Jacobsonsche Organ. Die Cartilago paraseptalis ist rostral und caudal länger als das Jacobsonsche Organ.

In Stadium 2 geht der vom Septum nasi abgelöste Processus posterior in eine flache Rinne über (Abb. 20). Laterad verbreitert sich diese zur lateralen Lamelle, medial verdickt und erhöht sie sich zur medialen Lamelle der nun vollständig verknorpelten Cartilago paraseptalis. Der mittlerweile wohl entwickelte „outer bar“ ist ein schräg nach caudolateral verlaufender Knorpelsteg, der den Oberrand der medialen Lamelle mit dem der lateralen verbindet und damit den Eingang in das Jacobsonsche Organ überdacht (Abb. 4, 96a). Am caudalen Ende der Cartilago paraseptalis sind beide Lamellen etwa gleich hoch bzw. die laterale überragt die mediale stellenweise; die Cartilago paraseptalis bildet so im Querschnitt betrachtet einen Halbring (Abb. 23, 24). Beide Cartilagine paraseptales schmiegen sich von ventrolateral dem Septum nasi an. Weiter caudal liegen sie weit unterhalb von diesem. Die medialen Lamellen erhöhen sich bis etwa zur Mitte der Cartilago paraseptalis, wobei sie immer noch dem Septum nasi anliegen (Abb. 21a-b). Von lateral betrachtet erscheint die Cartilago paraseptalis daher wie ein sehr flaches Dreieck, dessen Unterkante nach oben eingerollt ist. Etwas über die Hälfte der Cartilago paraseptalis liegt in diesem Entwicklungsstadium rostral der Cartilago papillae palatinae (Abb. 3). Die laterale Lamelle stützt sich auf dem Processus palatinus medialis des Praemaxillare ab (Abb. 21a-b, 22, 23, 24). Der Processus palatinus medialis hat sich zwischen die Cartilagine paraseptales geschoben. Ganz hinten schiebt sich von dorsal der Vomer zwischen die beiden Paraseptalknorpel und verdrängt das Praemaxillare (Abb. 23, 24, 25). Die Cartilago paraseptalis endet caudal des Jacobsonschen Organs als dem Vomer anliegende, flache Rinne (Abb. 25).

In Stadium 3 liegt die Cartilago paraseptalis auf ganzer Länge dem Praemaxillare auf. Der Knorpel ist stellenweise ungleichmäßig dick und zeigt v.a. in der lateralen Lamelle erste Resorptionserscheinungen (Abb. 35, 36). Noch vor dem „outer bar“ weist die Cartilago paraseptalis medial eine starke Verdickung auf. Es kommt zu einer Abschnürung eines Processus anterior an der medialen Lamelle, die wesentlich dicker als die laterale Lamelle ist. Der lateral des Paraseptalknorpels gelegene Teil des Processus palatinus medialis des Praemaxillare beginnt direkt hinter dem „outer bar“ mit einem Processus anterior (Abb. 35). Der Processus palatinus medialis hat sich medial bis zum Septum nasi ausgedehnt (Abb. 35). Zusätzlich umfasst dieser mit einer lateralen Lamelle die Cartilago paraseptalis zu Beginn der Foramina incisiva. Diese Knochenlamelle liegt weiter caudal im Bereich der verkürzten lateralen Lamelle dem Jacobsonschen Organ an (Abb. 36, 37). Das Praemaxillare wird nun caudal neben dem Vomer von lateral her auch

vom Maxillare verdrängt (Abb. 37, 38). Caudal erhöht sich die laterale Lamelle der Cartilago paraseptalis über das Praemaxillare und die mediale Lamelle, wobei letztere gleichzeitig niedriger wird (Abb. 37). Das caudale Ende der Cartilago paraseptalis ist als flacher Stab in den hier im Querschnitt stempelförmigen Vomer eingelassen (Abb. 38).

In Stadium 4 ist die Cartilago paraseptalis bis auf einen rostralen und dorsomedialen Rest vollständig resorbiert (Abb. 47, 48, 49). Rostral ist der Knorpel sehr dünn. Der dorsal an der medialen Lamelle der Cartilago paraseptalis entspringende Processus anterior ragt prominent nach rostral. Die laterale Lamelle ist vorne sehr breit und ausladend. Der rostrale Ursprung des „outer bar“ bildet einen kurzen Recessus in der medialen Lamelle. Der „outer bar“ ist nur noch ein dünner Knorpelstab, der keinen Anschluß mehr an die laterale Lamelle erfährt, da diese und die ventrale Hälfte der medialen Lamelle in diesem Bereich bereits resorbiert sind. Der obere Teil der medialen Lamelle stellt also nun den einzigen Rest der Cartilago paraseptalis dar; er liegt in der Lücke zwischen den beiden Lamellen des Processus palatinus medialis und dem Septum nasi (Abb. 47). Der rostrale Fortsatz der lateralen Lamelle des Processus palatinus medialis hat sich bis zum Vorderende des „outer bar“ vorgeschoben. Das Praemaxillare hüllt das Jacobsonsche Organ allmählich vollständig ein (Abb. 47, 48). Diese Knochenröhre schließt sich jedoch nicht ganz; der dorsomediale Rest der Cartilago paraseptalis verhindert dies (Abb. 47). Sowohl dorsal wie auch lateral treten am Praemaxillare Perforationen für den Durchtritt der Fila des Nervus vomeronasalis, für Blutgefäße und Drüsengänge auf (Abb. 47, 48). Diese Strukturen füllen auch die Knochenröhre caudal des Jacobsonschen Organs bis zu deren Ende im Bereich der Foramina incisiva.

Vergleich:

Der Übergang von der Lamina transversalis anterior in die Cartilago paraseptalis ist bei den hier untersuchten Arten rostral im Querschnitt meist bohnenförmig, zu Beginn der Cartilago paraseptalis rinnenförmig (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 89b, 93).

Die Cartilago paraseptalis ist bei allen Myodonta von sehr ähnlicher Gestalt wie bei *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1992/73, 1966, FRICK 1966, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 8, 58, 59, 80a-b, 81a-b, 86). *Dipodomys* und *Thomomys* besitzen zum größten Teil eine im Querschnitt ringförmige Cartilago paraseptalis, die nur dorsal eine schmale Fissur aufweist. Dieser Zustand tritt caudal auch bei *Rhabdomys* und *Mus* auf. Bei *Otomys* (ELOFF 1948, Fig. 8), einem Adultus von *Rattus* (WÖHRMANN-REPENNING 1984: Abb. 20) und *Dipodomys* berühren sich beide Knorpelrinnen in der Mitte unter dem Septum nasi. Bei allen anderen hier untersuchten Spezies besteht rostral in keinem der Entwicklungsstadien Kontakt zwischen den beiden Paraseptalknorpeln.

Bei *Lemmus* löst sich dorsal an der medialen Lamelle hinter dem Ductus nasopalatinus ein runder Knorpelstab ab, der frei endet und dem Vomer aufliegt. Das caudale Ende der Cartilago paraseptalis wird bei einigen Arten (*Phyllotis*, *Auliscomys*, *Cricetus*, *Rhabdomys*, *Apodemus sylvaticus*) vom Nervus palatinus medialis auf seinem Weg von der Fossa pterygoidea unter der Lamina transversalis posterior entlang in die Papilla

palatina und den sekundären Gaumen perforiert. Bei *Phodopus* wird die Cartilago paraseptalis caudal sehr massiv und bildet ventrolateral eine Crista aus, die sich auf Vomer und Praemaxillare abstützt. Mit zunehmendem Alter wird die Cartilago paraseptalis caudal länger als das Jacobsonsche Organ. Das Hinterende der Cartilago paraseptalis ist bei den untersuchten Arten auch innerhalb einer Spezies sehr variabel geformt (eig. Beob., RUF 1999).

Die Anlage der Cartilago paraseptalis erfolgt bei *Mesocricetus* (10 mm und 13 mm KL-Stadium) getrennt von Septum nasi und Lamina transversalis anterior (RAJTOVA 1972b). KADAM (1972/73) beobachtet bei *Tatera* eine sehr frühe und gemeinsame Anlage von Cartilago paraseptalis, Lamina transversalis anterior und Septum nasi, was er als Hinweis auf die phylogenetische Verwandtschaft von Cartilago paraseptalis und Septum nasi deutet.

In sehr jungen Stadien wie *Sigmodon* 1, *Akodon* 1, *Gerbillus*, *Apodemus flavicollis*, *Micromys* und *Mus* 1 ist zu beobachten, dass die Verknorpelung der Cartilago paraseptalis von der Mitte aus rostrad und caudad erfolgt, wobei sie caudad schneller voranschreitet. Bei *Mesocricetus* beobachtet KADAM (1976) eine von medial nach lateral fortschreitende Verknorpelung. Bei *Tatera* verknorpelt der Verbindungsknorpel zur Lamina transversalis anterior später als die Cartilago paraseptalis (KADAM 1972/73).

Der Modus der Resorption und des Ersatzes durch das Praemaxillare und den Vomer entspricht bei allen Muroidea dem von *Peromyscus* (eig. Beob., KADAM 1972/73, HAUCK 1987, RUF 1999). Das Praemaxillare ersetzt bereits in den spätfetalen Stadien (sehr ausgeprägt bei *Cricetus* und *Acomys*) den Paraseptalknorpel und bildet zusammen mit Vomer und Maxillare eine geschlossene Knochenröhre mit zunächst dorsaler Fissur, später dorsalen Foramina für Nerven- und Drüsengangdurchtritte (Abb. 55a, 56a-b). Die Resorption der Cartilago paraseptalis beginnt etwa in deren Mitte und dehnt sich rostrad bis zum „outer bar“ und caudad aus. Die Beobachtungen von WÖHRMANN-REPENNING (1982) an *Rattus*, dass die Cartilago paraseptalis durch chondrale Ossifikation verknöchert, kann demnach weder an *Rattus* (RUF 1999) noch an anderen hier untersuchten Nagerarten bestätigt werden. Das distale Ende der medialen Lamelle verdickt sich, bleibt noch lange in der Ontogenese erhalten und reicht dann bis zum Vomer (eig. Beob., WÖHRMANN-REPENNING 1982, RUF 1999) (Abb. 58). Bei *Cricetus* ossifiziert dieser Knorpelrest; die restliche Cartilago paraseptalis wird jedoch wie bei allen anderen Myodonta resorbiert.

Bei allen untersuchten Myodonta und Geomyoidea dehnt sich wie bei *Peromyscus* die mediale Lamelle zu Beginn der Cartilago paraseptalis dorsad stark aus und bildet etwa in ihrer Mitte lateral einen Fortsatz aus, der den Ursprung des „outer bar“ darstellt (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Acomys* entspringt der „outer bar“ jedoch sehr weit ventral. Alle Sigmodontinae, Arvicolinae, *Cricetus*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus* 2-5, *Rhabdomys* (eig. Beob., ELOFF 1951b) und *Rattus* 3 u. 4 (RUF 1999, contra: YOUSSEF 1966) besitzen einen vollständig durchgehenden „outer bar“, der eine relativ grazile Knorpelspange ist. Der „outer bar“ von *Mesocricetus* 1, *Meriones*, *Acomys* 1, *Rattus* 1 u.

2 (RUF 1999), *Lophuromys* und *Jaculus* ist zweigeteilt, d.h. in der Mitte tritt eine blastematöse Zone auf (Abb. 95c). Des Weiteren besitzen *Lophuromys* und *Mesocricetus* 2-6 eine Überlappung der beiden „outer bar“-Hälften (Abb. 80a). Bei einem 26 mm SSL-Stadium von *Mesocricetus* ist angeblich noch kein „outer bar“ ausgebildet (RAJTOVA 1972b). Dagegen sprechen jedoch Befunde von KADAM (1976) an *Mesocricetus*, bei dem ein „outer bar“ in einem 10 mm KL-Stadium zu verknochen beginnt. *Apodemus flavicollis*, *Micromys*, *Gerbillus*, *Akodon* 1, *Mus* 1 und *Rattus* 1 u. 2 (RUF 1999) weisen im rostralen Bereich des „outer bar“ noch Blastem oder Vorknochen auf. Der „outer bar“ wächst scheinbar von der lateralen Lamelle nach rostromedial aus. Bei *Tatera* wächst der „outer bar“ auf die laterale Lamelle zu und bildet in älteren Stadien eine durchgehende Knochenbrücke (KADAM 1972/73). Bei *Acomys* 1 endet der „outer bar“ caudal frei, da die laterale Lamelle bereits in Auflösung begriffen ist. Bei *Mesocricetus* 4-6 wird der „outer bar“ seinerseits von caudal her zunehmend blastematös, bei *Acomys* 2 und *Rattus* 5 (RUF 1999) reduziert. Bei *Phodopus* existiert nur die rostrale Hälfte des „outer bar“, der caudad durch den Processus anterior des Processus palatinus medialis des Praemaxillare vervollständigt wird (eig. Beob., HAUCK 1987). *Dendromus* besitzt offensichtlich nur einen blastematösen „outer bar“. WÖHRMANN-REPENNING (1985) beschreibt bei einem 20 Tage alten Embryo von *Rattus* einen relativ späten Ringschluß des „outer bar“. Bei den untersuchten Geomyoidea stellt der „outer bar“ eine breite und lange Knochenplatte dar, so dass eine kurze geschlossene Röhre entsteht (Abb. 95a-b). Bei allen Muroidea mit Ausnahme von *Meriones*, *Gerbillus* und *Lophuromys*, die einen vollständigen „outer bar“ besitzen, sowie bei den Geomyoidea ergänzt dieser distal die verkürzte laterale Lamelle (Abb. 95a-b). Die Besonderheiten dieser Region bei *Meriones*, *Gerbillus*, *Lophuromys* und *Jaculus* werden in Kapitel 3.2.4 besprochen.

Nur bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Dipodomys* tritt eine in den Vomer eingebettete, knorpelige *Cartilago paraseptalis communis* auf. Bei *Dipodomys* ist die *Cartilago paraseptalis communis* caudal im Querschnitt hochoval und liegt zusätzlich dem Septum nasi an.

Einen *Processus paraseptalis posterior*, der medial von der *Lamina transversalis posterior* rostrad entspringt und dem Vomer aufliegt, findet man innerhalb der Muroidea nur bei *Rattus* bis zum neonaten Stadium (RUF 1999). Bei einem 13 mm KL-Stadium von *Rattus* gibt es keinen Hinweis auf einen *Processus paraseptalis posterior* (KADAM 1976). Bei *Jaculus* und *Thomomys* ist der *Processus paraseptalis posterior* in den Vomer eingebettet.

Die laterale Lamelle des *Processus palatinus medialis* des *Praemaxillare* bildet schon pränatal bei allen untersuchten Arten, außer den noch sehr jungen Stadien von *Apodemus flavicollis*, *Micromys* und *Gerbillus* zunehmend eine rostralen Fortsatz aus, der etwa dorsolateral des „outer bar“ zu liegen kommt und schließt somit mehr oder weniger die dorsale Lücke im Paraseptalknochen (eig. Beob., HAUCK 1987: Abb. 5, RUF 1999). Bei *Sigmodon* 4, *Acomys*, *Mus* 6 und *Dendromus* verlängert sich der dorsolaterale Rand des *Processus palatinus medialis* des *Praemaxillare* neben dem dorsomedialen Rest des Paraseptalknochens weit nach oben und erscheint im

Querschnitt stempelförmig (Abb. 56a-b). Bei *Mus* 3-6, *Rattus* 5 (RUF 1999) und bei *Thomomys* rollt sich dieser stark ein.

3.2.3 Jacobsonsches Organ

Das Jacobsonsche Organ (= Vomeronasalorgan) ist ein Derivat der Nasenhöhle und liegt umgeben von der Cartilago paraseptalis anterior bzw. dem Praemaxillare am Nasenboden (STARCK 1982b). Es entwickelt sich aus einer frühontogenetischen Epithelverdickung, aus der eine Furche hervorgeht, die sich ihrerseits durch Verwachsen der Ränder zu einer Röhre schließt (GLAS 1904, zit. aus WÖHRMANN-REPENNING 1981). Der Ductus vomeronasalis bildet vom „outer bar“ überbrückt den Eingang in das Jacobsonsche Organ. Bei den meisten Säugern mündet der Ductus vomeronasalis direkt in den Ductus nasopalatinus; bei den Glires ist der Eingang in den Ductus nasopalatinus aufgrund der starken Ausdehnung des Praemaxillare durch die Incisivenalveole sekundär caudad verschoben (BROOM 1897, STARCK 1982b, WÖHRMANN-REPENNING 1984). Die mediale Fläche des Jacobsonschen Organs ist mit säulenartigem Sinnesepithel ausgekleidet, die laterale Fläche mit nonsensorischem Flimmerepithel (STARCK 1982b). Paraseptale Drüsen münden von dorsal und caudal in das Jacobsonsche Organ (BROMAN 1921). Das Sekret dieser Drüsen unterstützt zusammen mit den gefüllten Gefäßplexus die Entleerung des Jacobsonschen Organs (MAIER 1980).

Peromyscus:

Der Ductus vomeronasalis öffnet sich in allen hier untersuchten Stadien nach ventrolateral in die ventrale Schleimhautrinne (Abb. 13a, 20b, 34b, 46, 96a). Erst caudal des „outer bar“ besitzt das Jacobsonsche Organ die typische Verteilung von Sinnes- und Flimmerepithel, die ihm im Querschnitt ein bohnenförmiges Aussehen verleiht (Abb. 13b). Das Jacobsonsche Organ wird lateral von einem großen Blutgefäß begleitet. Der ganze Epithelschlauch unterliegt einer Torsion. In der Mitte besitzt das Jacobsonsche Organ den größten Durchmesser. Mit zunehmendem Alter, v.a. postnatal, findet eine Größenzunahme des Lumens statt. Fasern des Nervus vomeronasalis treten dorsomedial an das Jacobsonsche Organ heran (Abb. 21a-b, 22, 23, 24).

Das Jacobsonsche Organ wird in Stadium 1 rostral nur von Blastem umgeben. Dorsal und lateral ist es unbedeckt und wölbt sich daher aus der Cartilago paraseptalis hervor. Das begleitende Blutgefäß liegt vorne lateral; dann findet eine leichte Torsion des Jacobsonschen Organs einschließlich des Blutgefäßes um etwa 45° nach ventral statt (Abb. 13b). Caudal wird es im Querschnitt wieder kleiner und endet vor dem Ende der Cartilago paraseptalis. In diesem Stadium sind noch keine paraseptalen Drüsen entwickelt, die in das Jacobsonsche Organ münden.

In Stadium 2 münden vor allem in der vorderen Hälfte zahlreiche Drüsengänge von dorsal in das Jacobsonsche Organ (Abb. 22). Weiter caudal unterliegt das Jacobsonsche Organ einer deutlicheren Torsion: es dreht sich zusammen mit dem mit seiner lateralen, dem Blutgefäß zugewandten Seite, zunächst aus einer dorsolateralen Position nach

medial und dann nach dorsal (Abb. 21a-b, 22, 23, 24). Das Jacobsonsche Organ endet als Drüsengang (Abb. 25).

In Stadium 3 ist die Torsion stärker geworden: am caudalen Ende dreht es sich noch weiter zum Septum nasi ein, so dass seine laterale Wand nun nach dorsomedial zeigt (Abb. 37). Der Drüsengang, in den das Jacobsonsche Organ caudal übergeht, hat sich zu einer Drüse differenziert, die von der Cartilago paraseptalis gestützt wird; die von dorsal einmündenden Drüsenanteile sind größer geworden (Abb. 35, 36, 37).

Da in Stadium 4 die Cartilago paraseptalis nun fast vollständig vom Praemaxillare ersetzt wurde, müssen nun sämtliche Nerven, Blutgefäße und Drüsengänge den Deckknochen durch zahlreiche Foramina passieren (Abb. 47, 48). Das Jacobsonsche Organ endet bereits auf Höhe der Cartilago papillae palatinae (Abb. 49). Die dorsal einmündenden Drüsen sind nicht mehr von den übrigen Anteilen der Glandula nasi medialis unterscheidbar (Abb. 47, 48). Die sich caudal anschließende Drüse ist nun noch größer geworden und liegt zwischen Vomer und Praemaxillare.

Vergleich:

Alle Myodonta und Geomyoidea stimmen in der Ausgestaltung des Jacobsonschen Organs weitgehend mit *Peromyscus* überein (eig. Beob., ADDISON & RADEMAKER 1928, ELOFF 1984, 1951b, YOUSSEF 1966, VIDIC et al. 1972, ADAMS & MC FARLAND 1972, KADAM 1972/73, 1976, VACCAREZZA et al. 1981, WÖHRMANN-REPENNING 1982, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 85). FAWCETT (1917) macht zum Jacobsonschen Organ von *Arvicola* keine Angaben. Bei fast allen hier untersuchten Spezies öffnet sich der Ductus vomeronasalis unter dem „outer bar“ nach ventrolateral in die ventrale Schleimhautrinne am Nasenboden (eig. Beob., WÖHRMANN-REPENNING 1982, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 80a, 95a-c, 96b). Bei *Akodon* und *Jaculus* öffnet sich der Ductus vomeronasalis hingegen nach dorsolateral. Direkt vor dem Ductus vomeronasalis von *Thomomys* entsteht auf der linken Seite ein blinder kurzer Gang als Abschnürung der basalen sSchleimhautrinne. Bei allen bisher untersuchten Stadien der Myodonta und Geomyoidea sind Ductus vomeronasalis und Ductus nasopalatinus weit voneinander getrennt, d.h. das Jacobsonsche Organ mündet ventral in das vordere Cavum nasi, während der Ductus nasopalatinus sekundär aufgrund der starken Ausdehnung der Incisivenalveole nach hinten verlagert ist (eig. Beob., ELOFF 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1976, WÖHRMANN-REPENNING 1982, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Solange die Cartilago paraseptalis bzw. das Praemaxillare das Jacobsonsche Organ und die mit diesem assoziierten Drüsengänge und Nervenfasern noch nicht vollständig umschließen, ragt das Jacobsonsche Organ v.a. in den jüngeren Entwicklungsstadien (u.a. *Apodemus flavicollis*, *Micromys*, *Gerbillus*, *Sigmodon 1*, *Mesocricetus*, *Rattus 1* u. 2 (RUF 1999)) weit nach dorsolateral aus dem Processus palatinus medialis des Praemaxillare heraus (Abb. 55a, 56a-b, 58, 59, 81a-b).

Das Jacobsonsche Organ unterliegt zusammen mit dem lateralen Blutgefäß bei allen hier untersuchten Arten wie bei *Peromyscus* einer Torsion (eig. Beob., ELOFF 1948, VACCAREZZA et al. 1981, HAUCK 1987, Abb. 15-17, RUF 1999) (Abb. 58, 59, 80a-b, 81a-

b). Das Flimmerepithel liegt bei *Jaculus* und den Geomyoidea rostral zunächst dorsolateral, dreht sich im weiteren Verlauf nach dorsal und wieder nach dorsolateral zurück. Bei den Muroidea ist die Torsion etwas komplizierter und nicht einheitlich. Tendenziell findet aber eine Drehung des Jacobsonschen Organs gemessen am Flimmerepithel um 90° bis 180° nach medial statt. Rostral tritt zunächst häufig eine Rückdrehung ventralwärts auf. Die Verhältnisse bei *Sigmodon*, *Mesocricetus*, *Acomys* und *Mus* zeigen, dass die Torsion sich wie bei *Peromyscus* mit zunehmendem Alter verstärkt.

In das Jacobsonsche Organ münden bei allen Myodonta und Geomyoidea wie bei *Peromyscus* von dorsal mehrere paraseptale Drüsen und von caudal eine Spüldrüse (eig. Beob., BROMAN 1921, ADDISON & RADEMAKER 1928, ELOFF 1948, YOUSSEF 1966, VIDIC et al. 1972, ADAMS & MC FARLAND 1972, VACCAREZZA et al. 1981, HAUCK 1987, Abb. 15-17, RUF 1999) (Abb. 58, 59). Mit zunehmendem Alter werden diese größer, die paraseptalen Drüsen kommen teilweise auch wie bei *Sigmodon*, *Acomys* und *Rattus* 4 u. 5 innerhalb der Cartilago paraseptalis bzw. der Knochenröhre zu liegen (eig. Beob., ADDISON & RADEMAKER 1928, RUF 1999) (Abb. 56a-b). Der Entwicklungsgrad und die Größe der Drüsenkörper, v.a. der caudalen Spüldrüse, die sich innerhalb der Cartilago paraseptalis bzw. der Knochenröhre befindet, unterscheiden sich jedoch bei vergleichbaren Entwicklungsstadien, der hier untersuchten Arten. So besteht diese caudale Drüse nicht nur bei sehr jungen Stadien wie z.B. *Micromys* oder *Gerbillus* sondern auch bei *Rhipidomys*, *Phyllotis*, *Auliscomys*, den Arvicoliden, *Meriones*, *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *Rhabdomys*, *Jaculus* und *Thomomys* noch aus einem einfachen Drüsengang. Bei *Gerbillus*, *Apodemus flavicollis* und *Micromys* fehlen die paraseptalen Drüsen noch. Bei *Rhipidomys* und einem 12,5 mm KL-Stadium von *Rattus* (YOUSSEF 1966: Fig. 16) münden paraseptale Drüsengänge auch in den Ductus vomeronasalis. BROMAN (1921) beschreibt die Morphologie der in das Jacobsonschen Organ mündenden Drüsen u.a. bei verschiedenen myomorphen Nagern. Die von ihm postulierte Unterteilung der Drüseneinheiten in obere und untere Drüsengruppen konnte an dem hier vorliegenden Material nicht nachvollzogen werden.

Zur Histologie des Jacobsonschen Organs von *Mesocricetus* sei auf ADAMS & MC FARLAND (1972) verwiesen. ADDISON & RADEMAKER (1928), VIDIC et al. (1972) und VACCAREZZA et al. (1981) präsentieren für *Rattus norvegicus* detaillierte Beschreibungen der Histologie des Jacobsonschen Organs, dessen früher Ontogenese und postnatalen Wachstums.

3.2.4 Ductus nasopalatinus und Knorpel des Munddaches

Die Ductus nasopalatini stellen als primäre Choanen eine rostrale Verbindung von Mund- und Nasenhöhle dar. Sie ziehen durch die vom Praemaxillare und Maxillare gebildeten Foramina incisiva. Die Cartilago ductus nasopalatini ist ein Stützknorpel des Ductus nasopalatinus und stellt eine Autapomorphie der Eutheria dar; sie umgreift den Ductus nasopalatinus von rostral (TERRY 1917, STURM 1936, STARCK 1962, SCHLIEMANN 1966, ZELLER 1983, 1989). Die Cartilago palatina liegt caudal der Cartilago ductus nasopalatini im Foramen incisivum und stellt ein plesiomorphes Merkmal der Eutheria dar (STURM 1936,

STARCK 1941, 1967, KUHN 1971). Die Cartilago papillae palatinae – eine Autapomorphie der Theria – ist ein isolierter Sekundärknorpel in der Papilla palatina, der den Verschluss der Ductus nasopalatini am Gaumendach bei Zungendruck unterstützen soll (STARCK 1967, KUHN 1971, ESTES 1972, MAIER 1980). Die Cartilago papillae palatinae tritt erst spät in der Ontogenese auf und liegt bei Rodentia aufgrund der besonderen Ausdehnung des Praemaxillare sehr weit caudal (WÖHRMANN-REPENNING 1984, MESS 1997).

Peromyscus:

Der Ductus nasopalatinus durchbricht in allen hier untersuchten Entwicklungsstadien im Bereich der Pars lateralis schräg von rostradorsal nach caudoventral das Munddach und zieht relativ weit rostral durch das Foramen incisivum. Durch differenzielles Wachstum der einzelnen Strukturen verlagert sich diese Stelle im Laufe der Ontogenese nach caudal.

In Stadium 1 sind die beiden Ductus nasopalatinae und die dazwischen liegende Papilla palatina breite Strukturen (Abb. 13b). Die Papilla palatina wird caudal schmaler und zieht sich nach dorsal zurück. Auf diese Weise gehen die beiden Ductus nasopalatini caudal direkt in die Communicatio internasalis über. Caudal davon ist der Verschluss des sekundären Gaumens noch als epitheliale Naht erkennbar (Abb. 14a-b, 15a-b). Die Papilla palatina wird von zwei Arterien flankiert (Abb. 13b, 14a). Das Foramen incisivum ist noch nicht vollständig von Praemaxillare und Maxillare umgrenzt und entspricht damit einer weit offenen Knochenlücke.

Ab Stadium 2 schiebt sich die untere Legal'sche Furche caudad zunehmend unter die Cartilago paraseptalis und geht in den Ductus nasopalatinus über (Abb. 21a-b, 22). Die Papilla palatina ist nun im Querschnitt stempelförmig und beherbergt zusätzlich einen Venenkomplex, der sich weit nach rostral erstreckt. In der Gingiva verlaufen gleichzeitig in rostrocaudaler Richtung zwei deutliche Sulci. Diese werden im Bereich der Ductus nasopalatini tiefer und befinden sich schließlich lateral von diesen. Auf diese Weise bildet die medial davon gelegene Mundschleimhaut laterale Verschlussfalten für die Ductus nasopalatini (Abb. 22). In der Papilla palatina liegt eine tellerförmige Cartilago papillae palatinae (Abb. 3, 4). Rostral ist sie im Querschnitt betrachtet queroval und noch bindegewebig, caudad wird sie keulenförmig und besteht aus Vorknorpel (Abb. 22). Die Cartilago papillae palatinae beginnt am Vorderrand der Ductus nasopalatini und erstreckt sich über deren Hinterende hinaus (Abb. 22). Die Communicatio internasalis liegt in diesem Stadium relativ weiter caudal (Abb. 26).

Bis Stadium 3 ist die Cartilago papillae palatinae vollständig verknorpelt und hat sich weiter nach vorne ausgedehnt. Sie wird an mehreren Stellen von kleinen Blutgefäßen und Nerven perforiert (Abb. 36). Ihre Oberflächenstruktur ist im mittleren, keulenförmigen Abschnitt relativ unregelmäßig; dorsal entsteht ein medianer Grat. Caudad wird die Cartilago papillae palatinae sehr massiv, queroval und endet als dünner Knorpelstab.

In Stadium 4 sind die subseptal gelegenen unteren Legal'schen Furchen am Nasenboden sehr tief und weit unter den Vomeronasalkomplex gerückt (Abb. 47). Am Gaumen verlaufen die Sulci besonders weit lateral und sind auffallend tief (Abb. 48). Sie befinden

sich oberhalb der *Inflexa pellita*. Die *Papilla palatina* ist rostral der *Cartilago papillae palatinae* stark vaskularisiert (Abb. 48). Die *Cartilago papillae palatinae* liegt größtenteils caudal der *Ductus nasopalatini* und weicht in ihrer Form völlig von der in den jüngeren Stadien ab. Sie beginnt rostral mit einem dorsalen und einem etwas längeren ventralen Fortsatz. Diese beiden Fortsätze fusionieren zu einer vertikalen Knorpelplatte, die caudal im Querschnitt rundlich wird und fast die ganze *Papilla palatina* einnimmt. In diesem Bereich bildet die *Cartilago papillae palatinae* einen röhrenförmigen Hohlraum, durch den Nerven und Blutgefäße verlaufen (Abb. 49). Caudal löst sich die ventrale Hälfte dieser Knorpelröhre auf; der verbleibende dorsale Teil endet in zwei lateralen Processus. Direkt hinter den *Ductus nasopalatini* erstrecken sich caudolaterale Knorpelspangen, die diese stützen (Abb. 49). Auf der rechten Seite ist diese Struktur besonders gut ausgeprägt. Es handelt sich hierbei um kleine *Cartilagine palatinae*.

Vergleich:

WÖHRMANN-REPENNING (1981) konnte an *Rattus* die Entwicklung der *Papilla palatina* beobachten: Das embryonale subseptale Bindegewebe schiebt sich zwischen die sekundären Gaumenleisten und schnürt sich zur *Papilla palatinae* ab. Bei *Sigmodon*, *Mesocricetus* (eig. Beob., RAJTOVA 1972), *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) wird die *Papilla palatina* mit zunehmendem Alter wie bei *Peromyscus* höher und schmaler, so dass sich die beiden *Ductus nasopalatini* einander annähern. Des Weiteren verlagern sich die Schleimhautfalten am Nasenboden aller hier untersuchter Myodonta und Geomyoidea (eig. Beob., RUF 1999) wie bei *Peromyscus* mit zunehmendem Alter unter den Vomeronasal-Komplex (Abb. 55a, 56a, 80b, 81a-b). Die Verschiebung der *Papilla palatinae* bei *Rattus* nach caudal beschreibt WÖHRMANN-REPENNING (1984) bei einem sieben Tage alten Jungtier im Vergleich zu einem Adultus. Die *Papilla palatina* besitzt bei *Rattus* (hier v.a. lateral) und bei *Mus* Geschmacksknospen, die sich erst postnatal entwickeln (WÖHRMANN-REPENNING 1980/81/82). Bei allen hier untersuchten Arten findet man die typischen Verschlußfalten lateral der *Papilla palatina* (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 56b). Bei *Mesocricetus* entwickelt sich in Stadium 4 eine zweite Falte lateral der Verschlußfalte. Bei *Acomys* und *Mus* tritt jederseits eine zusätzliche Verschlußfalte lateral an der *Papilla palatina* auf.

Eine *Cartilago papillae palatinae* tritt bei fast allen Myodonta und Geomyoidea auf, wobei sie erst recht spät in der Ontogenese entsteht (eig. Beob., ELOFF 1948, KADAM 1972/73, WÖHRMANN-REPENNING 1982, 1984); bei *Peromyscus*, *Mesocricetus* (eig. Beob., KADAM 1976), *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987), *Rattus* (RUF 1999) tritt sie erst perinatal auf. *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Microtus*, *Apodemus flavicollis*, *Gerbillus* und *Thomomys* besitzen in den hier untersuchten Stadien noch keine *Cartilago papillae palatinae*, *Lophuromys* und *Rhabdomys* (ELOFF 1951b, als „prenasal cartilage“ bezeichnet) nur eine Mesenchymverdichtung an entsprechender Stelle. Die *Cartilago papillae palatinae* beginnt meist noch etwas rostral der *Papilla palatina* und endet bei fast allen Cricetiden, *Lemmus*, *Mus* 3 u. 4 und *Rhabdomys* caudal des *Ductus nasopalatinus*. Bei *Phyllotis* und den übrigen Spezies endet sie innerhalb der *Papilla palatina* (eig. Beob., RUF 1999). Bei *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987) liegt sie mitten in der *Papilla palatina*. Die Form der *Cartilago papillae palatinae* ist variabel innerhalb

der untersuchten Arten: Von stabförmig über trapezoid oder pilzförmig bis zum Auftreten von mehreren Processus ist jede erdenkliche Form vertreten (eig. Beob., ELOFF 1951b, WÖHRMANN-REPENNING 1982, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 8, 9, 56b). Es ist anzunehmen, dass die Cartilago papillae palatinae wie bei *Peromyscus*, *Mesocricetus*, *Rattus* (WÖHRMANN-REPENNING 1982, RUF 1999) und *Mus* peri- und postnatal komplizierter wird. In den beiden ältesten Stadien von *Sigmodon* zieht ein Bindegewebsstrang von der Cartilago papillae palatinae caudad an die Schleimhautrinne am Nasenboden.

Der *Ductus nasopalatinus* zieht in der Regel bei allen untersuchten Myodonta und Geomyoidea schräg von dorsorostral nach caudoventral durch den Gaumen, wobei der Vorderrand wesentlich flacher ist als der Hinterrand (WÖHRMANN-REPENNING 1981, RUF 1999). Mit zunehmendem Alter verlagert er sich etwas caudad. Sehr junge Stadien wie *Sigmodon* 1 u. 2, *Micromys*, *Gerbillus*, aber auch *Rattus* 1 u. 2 (RUF 1999), *Lophuromys*, *Meriones* und *Jaculus* besitzen einen gerade durch den Gaumen tretenden Ductus nasopalatinus. Bei *Apodemus flavicollis* und *Dipodomys* zieht er schräg nach rostral durch den Gaumen. Bei den Gerbillidae und bei *Lophuromys* ist der Ductus nasopalatinus zusätzlich stark nach rostral vorgewölbt. *Mus* 4, *Rattus* (RUF 1999) und *Dipodomys* weisen am Ductus nasopalatinus einen kleinen rostroventralen, *Mus* 2 und *Dendromus* einen kleinen caudalen Recessus auf. Wie im jüngsten Stadium von *Peromyscus* besitzen auch *Apodemus flavicollis*, *Micromys* und *Gerbillus* caudal der Ductus nasopalatini noch Reste der epithelialen Verwachsungsnaht des sekundären Gaumens.

Bei *Meriones*, *Gerbillus* und *Jaculus* ist die laterale Lamelle der Cartilago paraseptalis rostral nicht verkürzt, so dass der „outer bar“ caudal etwa in deren Mitte entspringt und dabei eine laterale Knorpelrinne abtrennt (Abb. 8, 9, 85, 95b, 96b). Diese kann als Rest der *Cartilago ductus nasopalatinus* gedeutet werden, da sie direkt rostral an der Cartilago paraseptalis entspringt. Zum Ductus nasopalatinus besteht aufgrund der Caudalverschiebung der Papilla palatina kein Kontakt mehr. Unterhalb der caudalen „outer bar“-Hälfte, und damit an gleicher Stelle wie bei den Gerbilliden und *Jaculus*, bildet sich am lateralen Rand der Cartilago paraseptalis von *Lophuromys* eine ventrale Crista aus, die caudad dicker und breiter wird, und recht prominent hinter dem Ductus nasopalatinus endet (Abb. 80a-b). Hierbei könnte es sich demnach um eine stark reduzierte Cartilago ductus nasopalatinus handeln. Bei *Sigmodon* 3 u. 4 befinden sich sowohl am Nasenboden rostral des Ductus nasopalatinus als auch lateral des Ductus zwei Knorpelstrukturen, die aufgrund ihrer Lage ebenfalls als Derivate der Cartilago ductus nasopalatini interpretiert werden können (Abb. 55a-b, 56a-b).

Eine *Cartilago palatina* tritt neben *Peromyscus* nur bei *Mesocricetus* 6 auf. Am Hinterrand des Ductus nasopalatinus finden sich bei *Mesocricetus* stellenweise noch unvollständig verknorpelte Strukturen. *Dendromus* weist caudal und ventromedial des Ductus nasopalatinus eine blastematöse Verdichtungszone auf, die sich möglicherweise zu einer Cartilago palatina ausdifferenziert.

3.2.5 Lamina transversalis posterior

Relativ spät in der Ontogenese schlägt in der Pars posterior der Unterrand des hinteren Paries nasi (Planum antorbitale) nach medioventral um und bildet so die Lamina transversalis posterior (FAWCETT 1917, DE BEER 1937, STARCK 1941, 1967, KUHN 1971). Gleichzeitig dehnt sich der Recessus ethmoidalis caudad aus (KUHN 1971). Reste einer durchgehenden Verbindung zur Cartilago paraseptalis finden sich oft in Form eines Processus paraseptalis posterior, der der Lamina transversalis posterior anliegt (KUHN 1971). Bei vielen Mammalia schiebt sich der Vomer zwischen Lamina transversalis posterior und Septum nasi; durch Synostose mit der Lamina transversalis posterior beteiligt er sich erheblich am Aufbau des hinteren Nasenbodens (FUCHS 1909, ELOFF 1951a).

Peromyscus:

Rostral der Lamina transversalis posterior besteht zunächst eine Schleimhautbrücke zwischen Paries nasi und Septum nasi, in die die Lamina bis Stadium 4 hineinwächst. Die Lamina transversalis posterior ist bis auf ihr caudales Ende medial in keinem der hier untersuchten Stadien mit dem Septum nasi verwachsen.

In Stadium 1 beginnt die Lamina transversalis posterior am Hinterende des Recessus maxillaris als medialer Auswuchs des Paries nasi. Schon vor der Lamina transversalis posterior besitzt der Vomer seitlich flügelartige Strukturen, die Alae. Diese gehen in den medialen Vorderrand der Lamina transversalis posterior über. Die Lamina transversalis posterior besteht größtenteils noch aus Vorknorpel (Abb. 14b). Sie liegt von ventrolateral dem Septum nasi an und bildet so eine laterad schräg abfallende Platte (Abb. 14b, 15a). Im Übergangsbereich in die Cupula nasi posterior wird sie sehr dick, zunehmend steiler und rollt sich medial nach oben ein (Abb. 15a). Der freie Rand fusioniert dabei medial mit der Lamina infracribrosa.

In Stadium 2 beginnt die Lamina transversalis posterior noch neben dem Recessus maxillaris (Abb. 28). Der Vorderrand der Lamina transversalis posterior ist konkav (Abb. 3, 5). Sie beginnt nun rostromedial mit dem Vomer zu verschmelzen, dessen Alae rostral prominenter geworden sind (Abb. 3, 27, 29, 30). Der Vomer beteiligt sich vor allem rostral zu einem erheblichen Anteil am Aufbau der Lamina transversalis posterior. Seine caudalen Knochenspangen schließen die Lücke zwischen Septum nasi und Lamina transversalis posterior (Abb. 3). Der Vomer bildet nur in diesem Entwicklungsstadium ventromedial an seinen Spangen eine breite Crista aus, so dass sich der Abstand zwischen Septum nasi und Ductus nasopharyngeus vergrößert (Abb. 29).

Bis in Stadium 3 hat sich die Lamina transversalis posterior noch weiter nach vorne und der Recessus maxillaris nach hinten verlängert, so dass die Lamina bereits vor dem Hinterende des Recessus und noch im unpaaren Abschnitt des Vomer beginnt (Abb. 39). Die Lamina transversalis anterior ist rostromedial nicht vom Vomer zu unterscheiden. Der laterale Bereich des Vorderrands der Lamina transversalis posterior wächst ventromedial von der Lamina horizontalis aus. Die Lamina transversalis posterior ist rostral relativ gerade und nur leicht nach dorsal gewölbt, weiter caudal jedoch wie in den beiden jüngeren Stadien laterad schräg abfallend (Abb. 39, 40, 41). Der mediale Rand der

Lamina transversalis posterior einschließlich des Vomer hat sich medial verbreitert und umgreift das Septum nasi von ventrolateral (Abb. 40). Der Vomer endet deutlich weiter hinten zu Beginn der interorbitalen Basalplatte.

Bis Stadium 4 haben sich die Alae des Vomer und die Lamina transversalis posterior noch weiter rostrad bis an den Vorderrand der Schleimhautbrücke ausgedehnt (Abb. 51). Die Lamina transversalis posterior ist nun vollständig ossifiziert und bildet eine sehr dünne Knochenlamelle, die rostral etwas schräg nach lateral abfällt, weiter caudal kuppelförmig und zum Hinterende der Nasenkapsel hin erneut sehr schräg ist (Abb. 52, 53, 54). Lateral stützt sich die Lamina transversalis posterior auf dem Maxillare ab; vom verknöcherten Paries nasi bleibt sie durch eine Fissur getrennt (Abb. 52, 53).

Vergleich:

Der Lamina transversalis posterior ist bei fast allen anderen Muroidea und bei den Geomyoidea wie bei *Peromyscus* gut entwickelt (eig. Beob., ELOFF 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1976, WÖHRMANN-REPENNING 1982, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Tatera* (KADAM 1972/73), *Rhabdomys* (ELOFF 1951b) und *Mus* (FRICK 1986) schlägt der Unterrand des Planum antorbitale mediad um und wächst zur Lamina transversalis posterior aus. *Apodemus flavicollis* besitzt eine größtenteils noch vorknorpelige Lamina transversalis posterior. Bei *Arvicola* ist sie auffallend lang und reicht bis in die Pars lateralis (FAWCETT 1917); bei *Tatera* (KADAM 1972/73), *Otomys* (ELOFF 1948) und *Jaculus* ist sie hingegen stark verkürzt (Abb. 8, 10). KADAM (1976) beschreibt bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* und bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mus* eine auffällig kurze Lamina transversalis posterior. In älteren Entwicklungsstadien untersuchten Stadien dieser beiden Arten liegt eine wohlentwickelte und lange Lamina transversalis posterior vor (eig. Beob., FRICK 1986). Diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass sich die Lamina transversalis posterior im Laufe der Ontogenese nach vorne ausdehnt. Bei allen Cricetiden außer *Sigmodon* und *Phyllotis* sowie bei den Arvicoliden, einigen Muriden (*Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus*, *Lophuromys*) und *Dipodomys* ist die Lamina transversalis posterior rostral laterad schräg abfallend. Bei allen anderen hier untersuchten Arten bleibt sie in diesem Bereich eher waagrecht (Abb. 57) (eig. Beob., RUF 1999). Nur bei *Sigmodon 4* und *Acomys* ist die Lamina transversalis posterior caudal wie bei *Peromyscus* aufgrund des Ductus nasopharyngeus stark dorsad gewölbt. Bei allen anderen Arten ist die Lamina hier ebenfalls waagrecht und im Bereich der Cupula nasi posterior ventrad vorgewölbt (eig. Beob., RUF 1999). Die Lamina transversalis posterior von *Sigmodon 3* besitzt lateral eine ventrale Crista und weiter caudal am medialen Rand einen Processus anterior. Bei *Rhipidomys* besitzt der Vorderrand der Lamina transversalis posterior lateral einen Processus anterior. Auch bei *Rhabdomys* tritt caudal eine ventrolaterale Crista auf. Bei *Mus 4* ragt ein Processus ventrolateral an der Lamina transversalis posterior nach caudal. Bei *Rattus* (RUF 1999) tritt rostroventral am Umschlagpunkt in die Lamina transversalis posterior eine deutliche Crista auf, die ventral als Processus maxillaris posterior auf dem Maxillare ruht. Weiter caudal existiert zusätzlich ein ventraler Fortsatz, der sobald er verknöchert ist, sich stark mit dem Palatinum verzahnt (RUF 1999).

Bei allen hier untersuchten Arten befindet sich rostral der Lamina transversalis posterior eine relativ lange Schleimhautbrücke zwischen Septum nasi und Paries nasi, die mit zunehmendem Alter durch die rostrale Ausdehnung der Skelettstrukturen, wie bei *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) zu beobachten, ausgefüllt wird. Bei *Meriones* schnürt sich von dorsal her ein caudal blind endender Recessus in diese Schleimhautbrücke ab.

Bei *Rattus* 1-3 (RUF 1999), *Jaculus* und *Thomomys* entspringt rostromedial an der Lamina transversalis posterior ein *Processus paraseptalis posterior*. Die Cartilago paraseptalis communis von *Dipodomys* liegt zunächst zwischen Septum nasi und einem medialen Processus anterior der Lamina transversalis posterior, mit dem sie weiter caudal fusioniert. Bei *Arvicola* geht die Lamina transversalis posterior rostromedial in die Cartilago paraseptalis communis über (FAWCETT 1917).

Bei allen Cricetiden, mit Ausnahme von *Sigmodon* und den jüngeren Stadien von *Akodon* und *Mesocricetus*, bei *Arvicola* (FAWCETT 1917), den Gerbillidae, bei *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *A. flavescens*, *Rattus* 4 u. 5 (RUF 1999) und *Dipodomys* erstreckt sich die Lamina transversalis posterior vorne bis neben den *Recessus maxillaris*. Bei allen anderen hier untersuchten Arten und Stadien liegt sie caudal des *Recessus maxillaris*.

Wie bei *Peromyscus* ist die Lamina transversalis posterior auch bei den übrigen Myodonta und bei den Geomyoidea zu keinem Zeitpunkt (abgesehen vom äußersten Hinterende an der Cupula nasi posterior) mit dem *Septum nasi* verwachsen (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, WÖHRMANN-REPENNING 1982, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). In einem 15 mm KL-Stadium von *Tatera* soll die Lamina transversalis posterior mit dem *Septum nasi* fusionieren (KADAM 1972/73). Je nachdem ob das Hinterende der Lamina transversalis posterior mit dem *Septum nasi* oder mit der Lamina infracribrosa verwächst, sind die ventralen Sulci eng und tief oder breit und sehr tief (Abb. 55b).

Die Lagebeziehungen des *Vomer*, seiner Alae und die von ihm induzierte Ossifikation der Lamina transversalis posterior bei den Myodonta und Geomyoidea ist mit den Verhältnissen bei *Peromyscus* vergleichbar (Abb. 8, 57) (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951a,b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, HAUCK 1987, RUF 1999). Die sehr jungen Stadien von *Apodemus flavicollis* und *Gerbillus* besitzen rostral der Lamina transversalis posterior an ihrem Vomer keine laterale flügelartige Verlängerung der Ala. Bei *Dendromus* und den Geomyoidea fehlt diese Struktur ebenfalls. In Stadium 2 von *Sigmodon* ist der Vomer im Bereich der Lamina transversalis posterior rostral stark verbreitert und schiebt sich über den knorpeligen Anteil der Lamina. Bei *Akodon* 2 und *Mus* 1 sind die Lagebeziehungen genau umgedreht: hier liegt der Knorpel auf dem Vomer. In Stadium 3 von *Sigmodon* tritt caudal eine auffallend breite Fissur zwischen Vomer und Lamina transversalis posterior auf.

Die *Ossifikation* geht offensichtlich vom Vomer aus, der rostral demnach einen Mischknochen darstellt. Die Verknöcherung dehnt sich mit zunehmendem Alter laterad

und caudad aus. Caudal ossifizieren Vomer und Lamina transversalis posterior getrennt voneinander. Auffällig ist, dass die Ossifikation der Lamina transversalis posterior bei den Muroidea wesentlich früher einsetzt als bei *Jaculus* und den Geomyoidea. Bei ersteren findet man in fast allen Fetalstadien bereits eine größtenteils verknöcherte Lamina transversalis posterior (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951a,b, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999).

3.3 Cavum nasi (Nasensinnenraum)

Das Septum nasi teilt den Innenraum der Nasenkapsel in zwei symmetrische Hälften. Das Cavum nasi (= Nasensinnenraum) wird nach VOIT (1909) und REINBACH (1952) in vier Abschnitte unterteilt:

- Die Pars anterior (REINBACH) = Pars maxillonasoturbinalis (VOIT) erstreckt sich von der Cupula nasi anterior bis zur Crista semicircularis und wird durch Margino-, Atrio-, Maxillo-, Naso- und ein evtl. vorhandenes Rostroturbinale gegliedert.
- Die Pars lateralis (REINBACH) = Recessus lateralis oder Pars intermedia (VOIT) liegt lateral der Pars anterior und Pars posterior und entspricht der lateralen Prominentia des Paries nasi. Sie enthält den Recessus maxillaris (REINBACH) = Recessus laterales inferiores anterior und posterior (VOIT) und die dorsal gelegenen Recessus frontalis und frontoturbinalis (REINBACH) = Recessus lateralis superior (VOIT). Der Recessus frontoturbinalis wird durch die Frontoturbinalia untergliedert und vom Recessus maxillaris durch die Lamina horizontalis und das Septum frontomaxillare getrennt.
- Die Pars posterior (VOIT) = Pars ethmoturbinalis (REINBACH) umfasst den Recessus ethmoturbinalis, der die Ethmoturbinalia beherbergt und bei Säugern durch die caudale Ausdehnung des Antorbitalraumes bis in eine subcerebrale Lage entsteht (GAUPP 1906, STARCK 1982b). Die Abgrenzung zum Pharynx erfolgt durch die Lamina transversalis posterior.
- Zwischen dem Septum nasi, den medialen Rändern der Ethmoturbinalia, der Lamina cribrosa und der Fenestra basalis erstreckt sich der paraseptale Raum (REINBACH). Er steht mit dem Recessus ethmoturbinalis direkt, mit dem Recessus lateralis über den Hiatus semilunaris in Verbindung.

Die Ursprungsorte der Fronto- und Ethmoturbinalia werden nach REINBACH (1952) als Paries conchalis zusammengefaßt und in folgende Elemente unterteilt:

- Unter der Pars libera versteht man den Pariesabschnitt, der die Außenwand des Recessus ethmoturbinalis und des Recessus frontoturbinalis bildet. Sie entspricht ungefähr dem Planum antorbitale (TERRY 1917).
- Die Pars obtecta ist eine Knorpelplatte, die im Innern der Nasenkapsel nach caudoventrad schräg abfällt. Sie besteht aus der Lamina horizontalis, die das Dach des Recessus maxillaris bzw. den Boden des Recessus frontoturbinalis bildet, und der Lamina verticalis, dem Ansatzort des Ethmoturbinalis 1 (SCHLIEMANN 1966). Die Lamina horizontalis verstreicht caudolateral im Paries nasi. Die Lamina verticalis begrenzt den Recessus frontoturbinalis von medial, sitzt der Lamina horizontalis dorsal auf und geht in die Pars libera über.

Nach REINBACH (1952) sollen zuerst die Fronto-, Ethmo- und Interturbinalia, zuletzt dann durch aktives Auswachsen die Epiturbinalia (= „sekundäre Blätter“ im Sinne PAULLIS 1900) entstehen.

3.3.1 Septum nasi und Glandula nasi medialis

Das Septum nasi bildet mit dem sich caudal anschließenden Septum interorbitale (Lamina trabecularis) als Pars interorbitonasalis den rostralen Anteil des "central stem" (FAWCETT 1917). Durch Verschmelzung der rostralen Trabeculae cranii und der medialen Nasenkapselwänden entsteht das Septum nasi früh in der Ontogenese (NOORDENBOS 1905, TERRY 1917, MATTHES 1921, DE BEER 1937, SLABY 1960, STARCK 1967, 1979, NOVACEK 1993). Es ist jedoch noch nicht geklärt, ob es sich beim Septum nasi nicht doch um eine Neubildung handelt (ZELLER 1989). STRUTHERS (1927), SLABY (1960) und SPATZ (1963, 1964) halten den typischerweise verdickten Ventralrand des Septum nasi für eingeschmolzenes Trabekelmaterial. Septoturbinalia und vergleichbare Schleimhautleisten am Septum nasi kommen in variabler Lage und Anzahl bei vielen Theria vor (MESS 1994). Durchbrechungen im rostralen Nasenseptum (Fenestra internasalis), die jedoch nur die skelettalen Elemente betreffen, wurden ebenfalls bei vielen Eutheria beobachtet (SPURGAT 1896, STARCK 1941, KUHN 1971). Die Glandula nasi medialis flankiert das Septum nasi und besteht bei Rodentia aus mehreren Untereinheiten, die rostral am Septum nasi münden (BROMAN 1921). Caudal gelegene, paraseptale Drüseneinheiten münden direkt in das Jacobsonsche Organ und werden in Kapitel 3.2.3 besprochen.

Peromyscus:

In Stadium 1 ist das Septum nasi ganz vorne sowie im oberen Drittel in der Pars posterior noch vorknorpelig. Im hinteren Abschnitt der Pars anterior wird es zunehmend dicker und ventral tropfenförmig (Abb. 13a-b, 14a-b). Auf Höhe des Processus alaris superior befindet sich in der Mitte des Septum nasi ein kleines Foramen, das durch eine Lamina membranacea (STARCK 1941) verschlossen bleibt und im Folgenden als Fenestra internasalis anterior bezeichnet werden soll (Abb. 12a). Die Nasenschleimhaut ist von dieser Fenestra jedoch nicht betroffen. Die Fusion von Septum nasi und Lamina transversalis anterior zu einer Zona annularis ist noch nicht vollständig abgeschlossen: Zwischen beiden Strukturen bestehen noch deutliche Fissuren (Abb. 12b). Auch zwischen der noch vorknorpeligen Lamina cribrosa, der Lamina infracribrosa und dem Nasenseptum existieren noch lange Lücken (Abb. 15a). Das Septum nasi erhebt sich deutlich über die Cupula nasi anterior (Abb. 15b). Dieses verstreicht caudal der Cupula nasi posterior als Grat auf der im Querschnitt rautenförmig bis querovalen interorbitalen Basalplatte. Die dorsalen und mittleren Anteile der Glandula nasi medialis bestehen in diesem Entwicklungsstadium nur aus kurzen Drüsengängen, die bereits über der Lamina transversalis anterior enden.

Bis Stadium 2 ist das Septum nasi vollständig verknorpelt. Die Fenestra internasalis anterior hat sich geschlossen; das Septum nasi ist mit der Lamina transversalis anterior und der Lamina infracribrosa vollständig verwachsen. Auf Höhe des Processus alaris superior befindet sich dorsal und ventral am Septum eine Schleimhautfalte; die Schleimhaut dazwischen liegt dem Nasenseptum eng an. Diese verdünnte Zone verjüngt sich bis zur Lamina transversalis anterior (Abb. 17b, 18a-b, 19a). In die ventrale Schleimhautleiste ragt vom Processus lateralis ventralis bzw. vom Septum nasi und der Lamina transversalis anterior ausgehend eine dorsad gerichtete Knorpelleiste hinein; diese verwächst caudal mit dem Nasenseptum und bildet so ein Septoturbinale (Abb. 18a-b, 19a). Das Septoturbinale ist weiter caudal nicht mehr sehr prominent und verstreicht zu

Beginn der Cartilago paraseptalis in der ventralen Septumverdickung (Abb. 19b). Über dem Septoturbinale ist die Nasenschleimhaut bis auf Höhe des „outer bar“ deutlich verjüngt (Abb. 19b, 20a-b). Unter der Lamina cribrosa besitzt das Septum nasi im Querschnitt betrachtet eine mehr oder weniger ausgeprägte Sanduhrform, die durch eine leichte, dorsale Vorwölbung hervorgerufen wird (Abb. 27, 28). Dorsal treten hier wiederholt Perforationen durch Blutgefäße auf, so dass Septum nasi und Lamina cribrosa nur lückenhaft verbunden sind (Abb. 29). Im Bereich der Pars posterior besteht nun ventral Kontakt zum Vomer, der das Septum nasi umgreift (Abb. 22, 23, 24, 25, 26, 27). Caudal der Nasenkapsel wird der „central stem“ rasch queroval; dessen dorsaler Grat aus Stadium 1 ist verschwunden. Die Glandula nasi medialis hat sich mittlerweile deutlich ausdifferenziert. Im Bereich der Radix des Processus alaris superior treten am Septum nasi dorsal und in der Mitte zwei Drüsengänge auf (Abb. 17b). Der untere ist sehr kurz, zum oberen gesellen sich weitere Gänge, die allmählich caudoventrad verlaufen (Abb. 18a-b, 19a-b). Neben dem Septoturbinale mündet über der Pars posterior der Lamina transversalis anterior ein dritter, ventraler Drüsengang, der kurz vor dem „outer bar“ endet. Die dorsale Drüse erstreckt sich weit caudad und liegt den paraseptalen Drüseneinheiten an, die in das Jacobsonsche Organ münden (Abb. 19b, 20a-b, 21a-b, 22).

In Stadium 3 ist das Septum nasi dorsal des Septoturbinale verjüngt (Abb. 34a-b). Septoturbinale und verjüngtes Septum nasi erstrecken sich bis zur Cartilago paraseptalis. Hinter dem Limbus praecribrosus verknöchert das Septum nasi von der Lamina cribrosa ausgehend nach ventral. Der Bereich dieser Ersatzverknöcherung reicht bis zu Beginn des Ethmoturbinale 3 (Abb. 39). Die Anzahl der Drüsengänge der Glandula nasi medialis hat stark zugenommen (Abb. 34a-b, 35, 36).

Das Septum nasi ist in Stadium 4 rostral des Processus alaris superior sehr dünn geworden (Abb. 42a-b, 43). Die Nasenschleimhaut legt sich dem Septum nasi eng an. Da das Tectum nasi hier stellenweise bereits resorbiert ist, besteht die Verbindung zu diesem nicht mehr durchgehend; weiter caudal stützt das Septum nasi die Nasalia (Abb. 43, 47, 48, 49). Das Septoturbinale hat sich im Vergleich zu den jüngeren Stadien rostrad etwas verlängert und ist über der Pars anterior der Lamina transversalis anterior sehr prominent (Abb. 44, 45, 46). Hier befindet sich auch zwischen Septoturbinale und Lamina transversalis anterior ein Ossifikationszentrum im Septum nasi (Abb. 44). Etwas weiter caudal liegt das Septum nasi ventral frei in einem Fettkörper, da die Pars posterior der Zona annularis größtenteils resorbiert wurde (Abb. 45). Ein dorsales Verknöcherungszentrum befindet sich caudal des Processus alaris superior, ein weiteres beginnt rostral des Limbus praecribrosus und breitet sich ventrad bis fast zum Unterrand des Septum nasi aus (Abb. 48, 49, 50, 51, 52, 53). Caudal ist das verknöcherte Septum nasi sehr dünn, während der knorpelige Ventralrand prominent verdickt bleibt (Abb. 53). Im Bereich der Cupula nasi posterior ist das nun sehr breite Septum nasi noch knorpelig und wird von der bereits verknöcherten Cupula nasi posterior vollständig umschlossen (Abb. 54). Am Übergang zum „central stem“ ossifiziert das im Querschnitt hochovale Septum nasi. Der dorsale Anteil der Glandula nasi medialis ist sehr groß und endet erst über der Lamina transversalis posterior (Abb. 44, 45, 46, 47, 49, 50, 51).

Vergleich:

Das *Septum nasi* der hier untersuchten Arten stimmt in Form und Ausdehnung mit dem von *Peromyscus* überein (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Rattus* (VIDIC et al. 1972) und *Mus* (FRICK 1986) wurde eine unpaarige Anlage des Septum nasi beobachtet. Bei *Mesocricetus* ist in einem 6 mm KL-Stadium das Septum nasi rostral z.T. noch blastematös, während der Rest bereits aus Vorknorpel besteht (KADAM 1976). Die Verknorpelung des Septum nasi ist bei *Mus* 1 und bei *Micromys* dorsal direkt unter der Lamina cribrosa noch nicht abgeschlossen. Die Ossifikation der Nasenscheidewand beginnt ebenfalls dorsal unter der Lamina cribrosa und schreitet zunächst von rostral nach caudal sowie ventrad voran; ist der subcerebrale Bereich verknöchert, dehnt sich diese Zona rostral aus. Praenatal beginnt die Verknöcherung bei *Sigmodon*, *Cricetus* und *Acomys*, postnatal bei *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999). Beim ältesten Stadium von *Mus* beginnt das dünne Septumstück wie bei *Peromyscus* 4 unter dem caudalen Septoturbinale zum Ethmoid zu verknöchern.

Bei allen hier untersuchten Arten tritt in der hinteren Hälfte des Septum nasi wie bei *Peromyscus* ein im Querschnitt sanduhrförmiger Wulst auf (RUF 1999). Des Weiteren treten dorsocaudal am Septum nasi bei *Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis* und *Thomomys* an unterschiedlichen Stellen weitere Schleimhautwülste und knorpelige Leisten auf. Bei *Thomomys* handelt es sich wie beim rostralen Septoturbinale um aufgelagertes Knorpelmaterial. Bei allen Arten ist das Septum nasi im Bereich der Lamina cribrosa für den Durchtritt von Arterien perforiert (Abb. 79). Das Septum nasi der Gerbillidae ist rostral der Lamina transversalis anterior ventrad verlängert und endet frei, da die Processus laterales ventrales reduziert sind (Abb. 70b, 71a-b).

Eine *Fenestra internasalis anterior* tritt auch bei *Phodopus* (eig. Beob., contra: HAUCK 1987), *Lemmus*, *Arvicola* (FAWCETT 1917: hier als Foramen internasale bezeichnet), *Acomys*, einem 10 mm KL-Stadium von *Mus* (KADAM 1976) und *Jaculus* (eig. Beob., SCHRENK 1989) auf (Abb. 66, 67a, 78, 82c). Bei *Dendromus* und *Micromys* ist die Nasenscheidewand an betreffender Stelle stark ausgedünnt. *Lemmus* scheint in der *Fenestra internasalis anterior* keine Lamina membranacea zu besitzen; weiter caudal befindet sich am Septum nasi ein weiteres auffällig ausgedünntes Areal.

Ein caudal über der Lamina transversalis anterior gelegenes, verdünntes Areal des Septum nasi, das sich bis zur Cartilago paraseptalis erstrecken kann, existiert bei den Sigmodontinae mit Ausnahme von *Rhipidomys* und *Geoxus*, bei den Cricetinae, bei *Lemmus*, allen Gerbillidae, Muridae und bei *Dipodomys* (eig. Beob., FRICK 1986, SCHRENK 1989, RUF 1999) (Abb. 72, 77, 89b). Im Laufe der postnatalen Entwicklung wird das Septum nasi an dieser Stelle sehr dünn wie man bei *Mesocricetus*, *Rattus* (RUF 1999) und *Mus* (eig. Beob., FRICK 1986) beobachten kann. *Rattus* 5 und *Mus* 5 u. 6 besitzen hier schließlich eine sehr große Aussparung im Septum nasi, die als *Fenestra internasalis posterior* bezeichnet werden soll und die durch hauchdünne Schleimhaut bedeckt bleibt. Bei *Sigmodon*, *Akodon* und *Acomys* (eig. Beob., RUF 1999) wird das Septum nasi bereits praenatal sehr dünn.

Einige Arten besitzen rostral der Lamina transversalis anterior ein rostrales Septoturbinale, das bei *Jaculus* unter der Fenestra internasalis anterior liegt (Abb. 63b, 65, 83a, 89a). In den älteren Stadien von *Sigmodon*, bei den Cricetinae (eig. Beob., RUF 1999), *Apodemus sylvaticus*, *Acomys*, *Jaculus* und *Thomomys* ist dieses Septoturbinale sehr deutlich ausgeprägt. *Akodon*, *Phyllotis*, die Gerbilliden und *Dipodomys* besitzen ein nicht sehr deutliches Septoturbinale an dieser Stelle; bei den Arvicolinae und bei *Phyllotis* ist ein zusätzlich ventral des Septoturbinale gelegener Schleimhautwulst vorhanden (Abb. 69).

Zwischen Lamina transversalis anterior und verdünntem Septumareal bzw. Fenestra internasalis posterior tritt bei allen hier untersuchten Arten und Stadien ein mehr oder weniger prominentes caudales Septoturbinale auf, das wie bei *Peromyscus* in der ventralen Septumverdickung vor der Cartilago paraseptalis verstreicht (eig. Beob., FAWCETT 1917, SCHRENK 1989, RUF 1999) (Abb. 64, 68, 77, 83b, 84a, 88b, 89a-b). Bei *Lemmus*, *Jaculus* und *Dipodomys* ist es sehr prominent. *Rhipidomys*, *Apodemus flavicollis* (eig. Beob., RUF 1999) und *Micromys* besitzen an betreffender Stelle, möglicherweise aufgrund des noch nicht weit fortgeschrittenen Differenzierungsstadiums, einen Schleimhautwulst. Bei *Gerbillus* endet das Septoturbinale als Blastemleiste. Bei *Thomomys* liegt dem nur schwach entwickelten Septoturbinale hinter der Lamina transversalis jederseits eine isolierte Knorpelleiste auf (Abb. 92b, 93). Das Septoturbinale von *Dipodomys* endet ebenfalls als aufgelagerter Knorpel. Bei *Akodon*, *Dendromus*, *Mus*, *Acomys* (RUF 1999) und *Jaculus* handelt es sich um zwei konvergierende Turbinalia, die sich caudal zu einem ventralen vereinigen, wobei das dorsale nicht sehr prominent ist. Bei *Geoxus*, *Phodopus* und *Microtus* beginnt das caudale Septoturbinale dorsal am Septum nasi und wandert caudoventrad (eig. Beob., RUF 1999). Das caudale Septoturbinale erhebt sich bei allen Sigmodontinae außer *Rhipidomys* und *Geoxus*, bei *Lemmus*, *Gerbillus*, *Dendromus*, *Mus*, *Rhabdomys* und *Lophuromys* aus einem basalem Absatz über der Lamina transversalis anterior. Das Septum nasi ist unterhalb des caudalen Septoturbinale bei *Akodon*, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Lemmus*, *Lophuromys* und ganz extrem bei *Mus* (RUF 1999) verjüngt. Bei *Rattus* entwickelt sich das caudale Septoturbinale erst relativ spät in der Ontogenese (RUF 1999).

Ein Septum interorbitale tritt bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Phyllotis*, *Mesocricetus* 5 u. 6, *Acomys* 1, *Mus* 5, *Micromys*, *Rhabdomys*, *Gerbillus* und den Geomyoidea auf. Bei diesen Arten ist das Septum nasi am Ende der Nasenkapsel zunächst höher als breit. Bei *Micromys* endet es mit einem dorsalen Processus und befindet sich wie auch bei *Thomomys* größtenteils hinter den Augen. Allen übrigen hier untersuchten Stadien und Arten der Myodonta fehlt ein Septum interorbitale (eig. Beob., RUF 1999).

Die drei Einheiten der *Glandula nasi medialis* sind bei den hier untersuchten Arten durchaus mit denen von *Peromyscus* vergleichbar (eig. Beob., BROMAN 1921, ADAMS & MC FARLAND 1972, VIDIC et al. 1972, RUF 1999) (Abb. u.a. 59, 61, 78, 81a-b, 82a-b). Es wird deutlich, dass die dorsalen und v.a. mittleren Drüsengänge mit dem rostralen Septoturbinale (sofern vorhanden) assoziiert sind (Abb. 63b). Beide Drüseneinheiten vereinigen sich mit zunehmendem Alter caudad bis sie sich über den

zum Jacobsonschen Organ gehörenden Drüsenanteil schieben. Der ventrale Drüsengang liegt auf dem caudalen Septoturbinale (Abb. 64, 68, 88b, 89a, 92b, 93). Nur bei *Jaculus* handelt es sich hierbei um den mittleren Gang (Abb. 83b, 84a). Der dazu gehörende Drüsenkörper entwickelt sich in der Ontogenese erst später als die anderen. Bei *Mesocricetus*, *Dendromus* und *Lophuromys* trennt die Fenestra internasalis posterior bzw. das an dieser Stelle verjüngte Septum nasi die dorsale von der mittleren Drüseneinheit.

3.3.2 Glandula nasi infraseptalis

Ventral des Septum nasi liegt auf Höhe der Nagezahnalveolen in einer Knochenlücke zwischen den Praemaxillaria bei allen bisher untersuchten Vertretern der Glires eine große Nasendrüse, die Glandula nasi infraseptalis (BROMAN 1916, 1921). Der Drüsenkörper erscheint unpaar, besitzt jedoch mindestens einen paarigen Ausführgang, der sich etwas caudal des Ductus nasolacimalis in der lateralen Nasenwand in das Cavum nasi öffnet (BROMAN 1916, 1921, SCHRENK 1989).

Peromyscus:

In Stadium 1 besteht zwar bereits die Aussparung zwischen den Praemaxillaria, eine Glandula nasi infraseptalis bzw. deren Ausführgänge sind jedoch noch nicht ausgebildet. Von caudoventral zieht ein Ast der Arteria palatina in die Knochenlücke.

In Stadium 2 füllt die Glandula nasi infraseptalis die Knochenlücke bereits fast vollständig aus (Abb. 20b). Obwohl streckenweise nur einzelne Drüsengänge vorliegen, sind beide Drüsenkörper nicht mehr voneinander unterscheidbar. Die Aussparung zwischen den Praemaxillaria liegt nach hinten etwas schräg abfallend im Gaumen. Sie wird bis auf den vordersten Abschnitt von mediad ragenden Lamellen der Praemaxillaria überdacht, caudal ist sie nach unten geöffnet (Abb. 3, 4, 20b). Der Ast der Arteria palatina scheint die Glandula nasi infraseptalis zu versorgen. Zwischen Cartilago paraseptalis und Lamina transversalis anterior spalten sich nun auf jeder Seite zwei Ausführgänge ab, die ventral der Praemaxillaria dorsolaterad und rostrad verlaufen. Rostral des Praemaxillare liegen die beiden etwa zwischen Processus posterior der Lamina transversalis anterior und Ductus nasolacimalis, den sie rostrad begleiten (Abb. 20a). Weiter vorne verlaufen die Ausführgänge zwischen Ductus nasolacimalis und der Lamina transversalis anterior (Abb. 19a-b, 18a-b). Der zunächst dorsolateral liegende Drüsengang schiebt sich dabei in seinem weiteren Verlauf dorsal über den anderen. Rostral der Lamina transversalis anterior weichen beide Ausführgänge auseinander. Der dorsale zieht medial vom Ductus nasolacimalis rostradorsad und mündet medial der Radix des Processus alaris superior in der Fenestra narina accessoria in das Cavum nasi (Abb. 17a-b). Der ventrale Gang mündet weiter rostral davon etwa zugleich mit dem Ductus nasolacimalis in eine laterale Schleimhautfalte.

Bis Stadium 3 füllt der unpaare Drüsenkörper die Knochenlücke im Praemaxillare vollständig aus. Die Glandula nasi infraseptalis beginnt in diesem Entwicklungsstadium erst hinter dem Bereich des „outer bar“. Die Knochenlücke ist wie in Stadium 2 geformt,

aber ventral nun vollständig geschlossen und sehr groß. Der Drüsenkörper ragt sehr weit nach vorne über die Abspaltung der Ausführungsgänge hinaus. Das Praemaxillare besitzt hier ein Foramen für den Durchtritt der Ausführungsgänge (Abb. 34b). Neben den paarigen Ausführungsgängen sind weitere Drüsengänge sichtbar, die sich von diesen abspalten, jedoch noch keinen Bezug zum eigentlichen Drüsenkörper aufweisen (Abb. 34a, 33a-b).

Auf Höhe des „outer bar“ ragen in Stadium 4 von dorsal die Knochenlamellen und von ventral her Cristae in den Zwischenraum und damit auch in den Drüsenkörper, der rostral dadurch vollständig geteilt wird. Die beiden Ausführungsgänge und weitere davon abzweigende Drüsengänge verlaufen zunächst in einer ventral offenen Rinne des Praemaxillare nach vorne. Auch rostral der Praemaxillaria findet man in Fettkörper eingebettet neben den Ausführungsgängen weitere Drüsengänge. Der weitere Verlauf der beiden Ausführungsgänge pro Seite entspricht trotz caudal aufgelöster Lamina transversalis anterior dem in den jüngeren Stadien (Abb. 46, 45, 44, 43).

Vergleich:

BROMAN (1921) unterscheidet eine Glandula nasi infraseptalis anterior s. minor und posterior s. major und ordnete diesen Drüsenteilen die Ausführungsgänge zu. Das vorliegende Material gibt über diese Unterteilung wenig Aufschluß weswegen von einer solchen Bezeichnung in dieser Arbeit abgesehen wird.

Die Glandula nasi infraseptalis samt Ductus fehlt *Cricetus*, *Jaculus* und *Dipus* (eig. Beob., BROMAN 1921) (Abb. 63, 82, 83a-b, 84a-b). Bei den übrigen bisher untersuchten Muroidea und bei den Geomyoidea tritt eine Glandula nasi infraseptalis auf, wobei die Lage in den Praemaxillaria, das Umwachsen durch diese und die Abspaltung der Ausführungsgänge mit den Verhältnissen bei *Peromyscus* vergleichbar sind (eig. Beob., BROMAN 1916, 1921, FAWCETT 1917, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 72, 92a-b, 93). Nur *Akodon 1* und *Dipodomys* besitzen keine Knochenlücke für die Aufnahme der Glandula nasi infraseptalis. Beide Drüsenkörper liegen weit voneinander getrennt in Sulci der Praemaxillaria direkt unter dem Septum nasi; caudal enden sie noch vor der Cartilago paraseptalis. Bei *Sigmodon 1*, *Mesocricetus 1*, *Apodemus flavicollis* und *Micromys* existiert noch kein Drüsenkörper sondern nur ein Drüsengang auf jeder Seite, der maximal bis unter die Lamina transversalis anterior ragt und hier blind endet. Bei *Microtus* enden die Drüsenkörper direkt hinter der Lamina transversalis anterior. In Stadium 2 von *Mesocricetus* fehlt rechts ein Ausführungsgang und die Drüse ist auf dieser Seite unterentwickelt (Abb. 64). Durch das Einwachsen der Praemaxillaria von dorsal und manchmal auch ventral wird die Glandula nasi infraseptalis bei *Akodon*, *Geoxus*, *Mesocricetus*, *Meriones*, *Acomys* und *Mus* sekundär zumindest rostral und caudal geteilt. Bei *Thomomys* treten zwei getrennte Drüsenkörper auf (Abb. 92b). In den älteren perinatalen Stadien der hier untersuchten Arten dehnt sich die Glandula nasi infraseptalis rostral paarig aus. Bei *Acomys* und *Dipodomys* treten unter der Lamina transversalis anterior zusätzliche Drüsenlappen auf (Abb. 88b, 89a-b).

Nach BROMAN (1921) soll zwischen einer Glandula nasalis extracapsularis und einer unter dem Septum nasi gelegenen Glandula nasi infraseptalis unterschieden werden. Die Glandula nasalis extracapsularis erreicht die Lücke zwischen den Praemaxillaria nicht und endet paarig im Bereich der Lamina transversalis anterior. Wie die eben

beschriebenen Befunde zeigen, scheint die Glandula nasi infraseptalis im Laufe der Ontogenese caudad auszuwachsen, so dass sie in älteren Stadien immer infraseptal liegt. Eine unterschiedliche Benennung erscheint mir daher nicht sinnvoll.

Die Anzahl der *Ausführgänge* ist recht variabel. So besitzen die Sigmodontinae, *Phodopus*, *Dendromus*, *Acomys*, *Mus*, *Rhabdomys*, *Lophuromys* und *Thomomys* zwei Ausführgänge pro Seite (eig. Beob., BROMAN 1916, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 60, 62, 71, 74, 76, 77, 78, 92a). Bei *Akodon*, *Sigmodon* und *Mus* (BROMAN 1916) wird der zweite Gang deutlich später in der Ontogenese angelegt und wächst zu einer zweiten Glandula nasi infraseptalis aus, die mit der ersten eine mehr oder weniger einheitliche Drüsenmasse bildet. *Mesocricetus*, *Microtus*, *Lemmus*, *Arvicola*, *Meriones* und *Gerbillus* besitzen nur einen Ausführgang (eig. Beob., BROMAN 1916, 1921, FAWCETT 1917, ADAMS & MCFARLAND 1972, RUF 1999) (Abb. 65, 69). *Apodemus sylvaticus* besitzt rechts zwei und links drei (RUF 1999), *Dipodomys* beidseitig drei Ausführgänge (Abb. 88a-b). Bei *Rattus* variiert die Anzahl (1-2) der Ausführgänge sowohl zwischen den Ontogenesestadien als auch den Körperseiten (BROMAN 1921, RUF 1999). Anhand des Mündungsortes kann man die Ausführgänge der hier untersuchten Arten eindeutig wie bei *Peromyscus* mit einem dorsalen oder ventralen Ausführgang homologisieren. Danach besitzen alle hier untersuchten Arten mit nur einem Ductus glandulae nasi infraseptalis einen dorsalen Ausführgang. Allerdings tritt bei *Dendromus*, *Acomys* 1 und *Lophuromys* weiter hinten auf einer Seite eine Verdrillung der Ausführgänge auf. In Stadium 4 von *Sigmodon* mündet links der ventrale Ausführgang rostral der Lamina transversalis anterior in den dorsalen, rechts endet der ventrale Gang blind. Bei *Apodemus sylvaticus* mündet der zusätzliche mittlere Gang gleichzeitig mit dem ventralen; bei *Dipodomys* mündet der mittlere mit dem Tränennasengang, der ventrale etwas weiter rostral (Abb. 87b). Die Ausführgänge von *Thomomys* münden umgekehrt: der ventrale Gang mündet zuerst, der dorsale weiter rostral zusammen mit dem Tränennasengang (Abb. 91b).

Bei *Phyllotis* knickt der linke ventrale Gang noch vor der Lamina transversalis anterior laterad ab, zieht durch die mimische Muskulatur bis in die Subcutis der Oberlippe hinein und bildet hier auf Höhe der Incisura atriomaxilloturbinalis einen Drüsenkörper aus. Der Drüsengang von *Lemmus*, der einem dorsalen entspricht, liegt auf der rechten Seite und zeigt das gleiche Verhalten; die Knochenlücke zwischen den Praemaxillaria bleibt leer (Abb. 67b, 68). Bei *Gerbillus* mündet der einzige Ausführgang weit caudal des Ductus nasolacimalis und endet als Drüsenkörper zu Beginn der Lamina transversalis anterior auf einem höheren Niveau als diese.

3.3.3 Margino-, Atrio- und Maxilloturbinale

Der ventrale, nach medial umgeschlagene Pariesrand der Pars anterior differenziert sich in ein Margino-, Atrio- und Maxilloturbinale (VOIT 1909, FAWCETT 1923, REINBACH 1952). Da diese Turbinalia bei Rodentia häufig zusammenhängend auftreten (SCHRENK 1989), werden sie im Folgenden gemeinsam besprochen. Das Marginoturbinale begrenzt im Naseneingang die Fenestra narina von dorsolateral (FAWCETT 1923, REINBACH 1952, SCHRENK 1989). Caudal schließt sich vor und über der Lamina transversalis anterior das Atrioturbinale an (VOIT 1909, REINBACH 1952). Bei Lagomorpha und fast allen

Rodentia tritt ein Atriomarginoturbinale auf (SCHRENK 1989). Das Maxilloturbinale der Mammalia wird als Homologon der Concha inferior der Sauropsiden gedeutet (BEEKER 1903, GAUPP 1908, VOIT 1909, WEBER 1927, STADTMÜLLER 1936, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). Es beginnt etwa über dem Hinterende der Lamina transversalis anterior, kann sich bis in den Recessus lateralis erstrecken und begrenzt die obere Legalsche Furche (= Sulcus supraconchalis) von medial (VOIT 1909). Beim Adultus können zur Oberflächenvergrößerung Epiturbinalia auftreten (PAULLI 1900, REINBACH 1952). Zwischen Margino- und Atrioturbinale tritt selten eine deutliche Incisura marginoatrioturbinalis auf. Eine Incisura atriomaxilloturbinalis zwischen Atrio- und Maxilloturbinale ist hingegen recht häufig. Die Nasenschleimhaut überbrückt meist die Incisuren zwischen den Turbinalia, so dass letztere zu einer funktionellen Einheit werden. Margino- und Atrioturbinale dienen der Regulation des Luftstroms; an beiden Turbinalia setzt dazu mimische Muskulatur an (MAIER 1980).

Peromyscus:

In Stadium 1 sind Margino-, Atrio- und Maxilloturbinale größtenteils noch blastematös (Abb. 12a-b). Das Marginoturbinale beginnt caudal der Nasenöffnung zunächst als Schleimhautwulst. Zwischen Margino- und Atrioturbinale befindet sich auf Höhe der Radix processus alaris superior eine Stufe, d.h. das Atrioturbinale ragt weiter nach medial in das Cavum nasi hinein als das Marginoturbinale. Dieser Einschnitt stellt die Incisura marginoatrioturbinalis dar. Der Unterrand des Atrioturbinale wächst mit dem Paries nasi zur Lamina transversalis anterior aus (Abb. 12b). Die Schleimhaut der Incisura atriomaxilloturbinalis neigt sich in ihrem weiteren Verlauf nach hinten zur Seite und fusioniert mit der Nasenschleimhaut der Seitenwand. Das Maxilloturbinale erhebt sich hinter der Lamina transversalis anterior vom ebenfalls noch blastematösen, nach innen umgeschlagenen Rand des Paries nasi. Es stellt eine niedrige Struktur dar, die caudal in der Pars anterior fast nicht mehr auszumachen ist.

Bis Stadium 2 sind die drei Turbinalia fast vollständig verknorpelt. Nur das Maxilloturbinale weist distal noch sehr jungen Knorpel auf. Das Marginoturbinale beginnt mit einem kurzen Processus anterior. Der rostrale Schleimhautfortsatz ist deutlich kürzer als im Stadium zuvor. Weiter caudal wird das Marginoturbinale zusammen mit einem Stück Paries nasi vom Rest der Seitenwand durch eine Fissur getrennt (Abb. 16d). Die Incisura marginoatrioturbinalis ist nun eine deutliche Stufe (Abb. 5, 17a). Die Fissur endet hier. Das Atrioturbinale bildet eine senkrechte Knorpelplatte, die dem nach dorsomedial umgeschlagenen Pariesrand aufsitzt, neigt sich distal etwas laterad und ist ventral verdickt (Abb. 17b, 18a). Über der Pars anterior der Lamina transversalis anterior wird das distale Ende des Atrioturbinale dünner und endet mit einem Processus posterior (Abb. 5, 19a). Der proximale Rest bildet eine Crista auf der Lamina transversalis anterior. Diese Crista wird im Bereich der Incisura atriomaxilloturbinalis schwächer und wächst dann zu einem niedrigen Maxilloturbinale aus, das über dem Hinterrand der Lamina transversalis anterior mit einem sehr kurzen Processus anterior beginnt (Abb. 19a-b, 20a-b, 21a). Über der Lamina infraconchalis wird es sehr undeutlich und verstreicht an der medialen Wand des Recessus maxillaris (Abb. 5, 21b).

Bis Stadium 3 hat sich das Marginoturbinale als Schleimhautwulst deutlich rostrad bis in den Bereich der äußeren Nasenöffnung ausgedehnt. Das Knorpelskelett beginnt am

Hinterrand der Nasenöffnung mit einem Processus anterior (Abb. 32c). Die Incisura marginoatrioturbinalis hat sich etwas nach vorne verschoben. Das Atrioturbinale ist an seinem Übergang zum Paries nasi stark eingeschnürt und mediad abgelenkt. Es ist sehr prominent, besitzt medial zwei flache Sulci für Gänge der Glandula nasi lateralis (Abb. 33b). Zwischen der Fissur zum Paries nasi und der Lamina transversalis anterior tritt eine weitere Lücke im Knorpel auf. Im Bereich der Incisura atriomaxilloturbinalis wölbt sich die Schleimhaut medial vor. In diesen Auswuchs ragt noch über der Lamina transversalis anterior der Processus anterior des Maxilloturbinale (Abb. 34a). Das Maxilloturbinale ist nun wesentlich prominenter und höher als in den Stadien zuvor und nimmt durch einen ventralen Auswuchs die Form eines liegenden T an (Abb. 34b). Caudal wird es sehr niedrig, bleibt jedoch bis in die Pars lateralis durchgehend erhalten (Abb. 35, 36).

Bis Stadium 4 hat sich der rostrale Processus des Marginoturbinale soweit nach vorne verlängert, dass er noch im Bereich der Nasenöffnung beginnt und den Schleimhautwulst ganz ausfüllt. Margino-, Atrio- und das rostrale Maxilloturbinale bestehen nun aus einem deutlich zierlicheren Knorpelskelett als in den Stadien zuvor (Abb. 42a-b, 43, 44, 45). Das Atrioturbinale hat sich medial am Marginoturbinale etwas rostrad vorbeigeschoben. Von Margino- und Atrioturbinale wächst ventral eine Lamelle aus (Abb. 42a-b). Das Atrioturbinale ist deutlich höher als im Stadium zuvor und endet noch vor der Lamina transversalis anterior mit einem Processus posterior (Abb. 43). Der Processus anterior des Maxilloturbinale schiebt sich als rostral freies Element medial an der Schleimhaut der Incisura atriomaxilloturbinalis vorbei (Abb. 44). Die das Atrioturbinale umgebende Nasenschleimhaut bleibt im Bereich der Lamina transversalis anterior lateral als Wulst erhalten und fusioniert erst hinter der Lamina mit der Schleimhaut der Seitenwand (Abb. 44, 45, 46). Zwischen Atrio- und Maxilloturbinale erstreckt sich auf der Lamina transversalis anterior eine deutliche Crista (Abb. 45). Das Maxilloturbinale beginnt noch über der Pars posterior der Lamina transversalis anterior und ist distal bereits verknöchert (Abb. 45). Knochen und Knorpel sind jedoch stets durch Bindegewebe getrennt. Das verknöcherte Maxilloturbinale wächst nun nach ventrolateral aus und ersetzt nach hinten zunehmend den knorpeligen Anteil. Nach dorsolateral wächst ein Epiriturbinale aus, das sich distal mediad einrollt (Abb. 46, 47). Auf der linken Seite entsteht unter diesem ein zweites, sehr kurzes Epiriturbinale. Das vollständig ossifizierte Maxilloturbinale wird durch eine sehr breite Lücke vom Praemaxillare getrennt und sitzt diesem weiter caudal mit einem ossifizierten, verbreiterten Pariesrest auf (Abb. 46, 47, 48). Das Maxilloturbinale zeichnet sich durch eine ventrale Verlängerung aus, die in die Lamina infraconchalis übergeht (Abb. 47). Das Epiriturbinale verlängert sich und neigt sich zur Seite, weiter caudal wird es wieder niedriger und verstreicht; medial davon entsteht auf der linken Seite ein neues Epiriturbinale, rechts bleibt das erste erhalten. Caudal in der Pars anterior wird das Maxilloturbinale niedriger und bildet eine gerade Knochenlamelle, die in der Pars lateralis dem Maxillare aufsitzt und so die mediale Begrenzung des Recessus maxillaris bildet (Abb. 48, 49).

Vergleich:

Bei allen bisher untersuchten Myodonta und Geomyoidea kann man in etwa die gleichen Verhältnisse wie bei *Peromyscus* beobachten: Margino- und Atrioturbinale sind durch

eine meist deutliche *Incisura marginoatrioturbinalis* getrennt; das Atrioturbinale beginnt rostral der *Lamina transversalis anterior* und erhebt sich über deren *Pars anterior*; die *Incisura atriomaxilloturbinalis* ist meist relativ lang; das Maxilloturbinale ist vor allem in seinem hinteren Abschnitt schwach ausgebildet und endet meist in der *Pars lateralis*; die Nasenschleimhaut überbrückt alle drei Turbinalia ohne deutliche Einschnitte (eig. Beob., ELOFF 1948, KADAM 1972/73, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999, contra: SCHRENK 1989) (Abb. 10, 60, 61, 62a-b, 63, 65, 66, 67a, 69, 70a-b, 71a-b, 74, 87a, 88a, 91a-b). In der Literatur treten im Bereich der vorderen Turbinalia häufig unterschiedliche Benennungen auf. So bezeichnen einige Autoren in Anlehnung an VOIT (1909) das Marginoturbinale als Atrioturbinale oder Teil desselben, obwohl eine *Incisura marginoatrioturbinalis* bzw. eine deutliche Stufe vorliegt (FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, RAJTOVA 1972b). FRICK (1986: Abb. 8) benennt das Atrioturbinale bei *Mus* fälschlicherweise als Marginoturbinale und den rostralen Abschnitt des Maxilloturbinale als Atrioturbinale. Zwischen den beiden vorderen Turbinalia aber v.a. zwischen Atrioturbinale und *Paries nasi* treten bei allen hier untersuchten Spezies mit zunehmendem Alter Fissuren auf (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 63, 65, 67a, 76, 78, 83a, 91a).

Die jüngeren untersuchten Stadien geben Aufschluß über die *Verknorpelung* der Turbinalia. So verknorpeln alle drei Turbinalia von proximal nach distal und jeweils von caudal nach rostral (eig. Beob., RUF 1999). In Stadium 2 von *Akodon* befindet sich auf dem *Pariesrand* im Bereich des Maxilloturbinale eine Blastemhaube. Nach diesem Modus entwickelt sich bei *Akodon* und *Phyllotis* auch der rostrale Abschnitt des Maxilloturbinale. KADAM (1972/73) beobachtet bei *Tatera*, dass das Atrioturbinale (einschließlich Marginoturbinale) zeitlich vor dem Maxilloturbinale angelegt wird. RAJTOVA (1972b) beschreibt für *Mesocricetus* die umgekehrte Reihenfolge.

Eine *Ossifikation* betrifft nur das Maxilloturbinale und erfolgt hingegen von distal nach proximal, wobei der rostrale Teil wie bei *Peromyscus* durch eine Fissur getrennt knorpelig erhalten bleibt (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 57). Praenatale Ossifikation tritt bei *Sigmodon*, *Cricetus* und *Acomys* auf, peri- bzw. postnatal bei *Mesocricetus*, *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987), *Dendromus* und *Mus*. In Stadium 2 von *Acomys* endet das verknöcherte Maxilloturbinale als freier *Processus* in der *Pars lateralis*. Bei *Mesocricetus*, *Rattus* (RUF 1999) und *Mus* sitzt es als Knochenlamelle dem *Praemaxillare* bzw. *Maxillare* auf.

Bei allen hier untersuchten Arten beginnt das *Marginoturbinale* mit einem nach vorne gerichteten Schleimhautfortsatz, in den bei *Sigmodon*, *Rhipidomys*, *Apodemus sylvaticus* und *Rhabdomys* auch ein knorpeliger *Processus anterior* hineinragt (Abb. 75a). In den beiden ältesten Stadien von *Sigmodon*, den beiden jüngsten Stadien von *Mesocricetus* und bei *Micromys* fehlt ein *Processus anterior*. Bei *Phyllotis*, *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Dendromus*, *Acomys*, *Jaculus* und *Thomomys* tritt eine deutliche ventrale *Crista* am Marginoturbinale auf (Abb. 75b); im jüngsten Stadium von *Mesocricetus* dient diese *Crista* als Ursprung mimischer Muskulatur, im ältesten endet sie als *Processus posterior*.

Zwischen Margino- und Atrioturbinale tritt fast immer eine mediad vortretende Stufe, die *Incisura marginoatrioturbinalis*, auf (eig. Beob., FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 82c). Es kann hier auch eine Fissur zwischen beiden Turbinalia bestehen, wobei sich das Atrioturbinale mit einem nach vorne ragenden Processus dorsomedial über das Marginoturbinale schiebt. Dies ist v.a. in jüngeren Entwicklungsstadien der Fall: *Sigmodon* 1 u. 2, *Rhipidomys*, *Akodon* 1, *Mesocricetus* 1, *Phyllotis*, *Lemmus*, *Meriones*, *Acomys*, *Rhabdomys*, *Dipodomys*, *Thomomys* (Abb. 71a, 87b).

Das Atrioturbinale endet bei allen hier untersuchten Myodonta außer *Micromys* und bei *Tatera* mit einem dorsalen Processus posterior (eig. Beob., KADAM 1972/73, RUF 1999) (Abb. 10, 83b, 84a). Für *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Otomys* (ELOFF 1948) fehlen entsprechende Angaben. Bei den Geomyoidea geht das Atrioturbinale stattdessen in eine caudomedial verlaufende Crista über, die im lateralen Rand des Processus posterior der Lamina transversalis anterior verstreicht (Abb. 88b, 92a). Der ventrale Rest des Atrioturbinale bleibt auch bei *Cricetus*, *Microtus* und *Apodemus sylvaticus* als Crista erhalten. *Mesocricetus* 6, *Acomys* 2 und *Mus* 6 besitzen jeweils auf der linken Seite noch einen zweiten sehr kurzen Processus posterior.

Die *Incisura atriomaxilloturbinalis* ist bei allen Myodonta und Geomyoidea eine deutliche und relativ lange Aussparung im Knorpelskelett (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, KADAM 1976, HAUCK 1987, RUF 1999). Bei *Mesocricetus* 6, *Mus* 6, *Tatera* (KADAM 1972/73) und besonders bei *Meriones* ist sie extrem verkürzt, da sich hier das Maxilloturbinale von caudomedial stark dem Processus posterior des Atrioturbinale nähert bzw. diesen mit einem Processus anterior überlagert. Der Schleimhautwulst im Bereich der *Incisura atriomaxilloturbinalis* neigt sich zur Seite und erhält bei allen Muroidea außer *Cricetus* einen medialen Auswuchs, in den etwa über dem Hinterende der Lamina transversalis anterior das Maxilloturbinale einwächst (eig. Beob., KADAM 1976) (Abb. 64, 68). Diese beiden Turbinalia liegen in dieser Gruppe immer hintereinander auf einer Linie. Bei den Arvicolidae erhebt sich das Maxilloturbinale zunächst lateral vom Atrioturbinale, wächst aber dann medial von diesem aus. Bei den Geomyoidea beginnt das Maxilloturbinale ebenfalls lateral vom Atrioturbinale als parallele Crista (Abb. 88b, 92a).

Bei allen Sigmodontinae außer *Akodon* und *Sigmodon* 1, bei *Mesocricetus* 1,4 u. 6, *Meriones*, *Tatera*, *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *Acomys*, *Mus* 2-6, *Rattus*, *Jaculus* und *Dipodomys* beginnt das Maxilloturbinale mit einem Processus anterior (eig. Beob., KADAM 1972/73: Fig. 20, RUF 1999) (Abb. 10, 77, 84b, 89b). FAWCETT (1917) macht dazu bei *Arvicola* keine Angaben. Wie die Verhältnisse bei *Peromyscus*, *Rattus* und *Mus* zeigen, tritt dieser rostrale Processus des Maxilloturbinale relativ spät in der Ontogenese auf, weshalb ein späteres Auftreten bei den übrigen Arten ohne Processus anterior nicht auszuschließen ist. Das Maxilloturbinale ist bei allen hier untersuchten Arten hauptsächlich in den ältesten postnatalen Stadien eine prominente Verlängerung des Pariesrandes (eig. Beob., FAWCETT 1917, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 72, 80a-b, 81a-b, 85, 89b, 92b, 93). Mit zunehmendem Alter rollt es sich laterad ein. Es scheint zunächst über der Lamina infraconchalis zu verstreichen und erhebt sich dann erneut und reicht meist bis in die Pars lateralis (eig. Beob., KADAM 1976, HAUCK

1987, RUF 1999) (Abb. 10). Das Maxilloturbinale entwickelt bei allen Sigmodontinae, bei *Mesocricetus* (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972), *Rattus* (RUF 1999), *Apodemus sylvaticus*, *Mus* und *Thomomys* weiter hinten eine ventrale Crista bzw. Lamina, die in die Lamina infraconchalis übergeht. *Mesocricetus* 6 (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972) und *Mus* 6 besitzen medial, *Rattus* 6 (RUF 1999) lateral auf dem Maxilloturbinale ein kurzes und niedriges Epiriturbinale.

Eine Unterteilung des Maxilloturbinale in drei Lagetypen wie SCHRENK (1989) sie beschreibt, halte ich innerhalb der hier untersuchten Spezies nicht für sinnvoll, da Abwinkelung und Höhe der Schleimhaut und des knorpeligen Turbinale vom Entwicklungsstadium abhängig sind.

3.3.4 Nasoturbinale

Das Nasoturbinale hängt an der Grenze von Tectum nasi und Paries nasi in das Cavum nasi. Es beginnt als Schleimhautfalte im Bereich der Fenestra narina und endet kurz vor der Crista semicircularis (VOIT 1909, SCHRENK 1989). Das Nasoturbinale soll eine dorsale Ausstülpung des Paries nasi und das Homologon der Concha posterior der Sauropsida sein (BEEKER 1903, VOIT 1909, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). Bei manchen Säugern ist das Nasoturbinale rostral über Nasenschleimhaut mit einem Rostroturbinale assoziiert (SCHRENK 1989).

Peromyscus:

In Stadium 1 beginnt über der Pars anterior der Lamina transversalis anterior das Nasoturbinale als Crista im Grenzbereich von Tectum nasi zu Paries nasi. Außen auf der Nasenkapsel entspricht dieser Crista ein Sulcus auf der Seitenwand. Zusätzlich sitzt der Crista eine Bindegewebsverdichtung auf (Abb. 12b, 13a). Das Nasoturbinale hängt ventromedial herab (Abb. 13a). Weiter Caudal wird es kürzer, dicker und zieht am Paries nasi ventrad. Auch in diesem noch unverknorpelten Stadium tritt bereits ein Foramen für den Durchtritt eines Blutgefäßes auf. Kurz vor der Crista semicircularis wird das Nasoturbinale zu einer hohen Bindegewebsplatte und verstreicht.

Bis Stadium 2 ist das Nasoturbinale vollständig verknorpelt sowie rostral und caudal mit der Nasenseitenwand fusioniert. Das Nasoturbinale beginnt kurz vor der Lamina transversalis anterior (Abb. 18a). Es ist zunächst eine ventromedial herabhängende Lamelle, steht dann fast waagrecht ab und zeigt caudal nach dorsomedial (Abb. 19a, 21b). Distal und proximal ist das Nasoturbinale verdickt, so dass es im Querschnitt hantelförmig erscheint (Abb. 20a-b). Über dem Processus anterior der Lamina infraconchalis befindet sich ein von rostroventral nach dorsocaudal schräg verlaufendes Foramen, durch das eine Arterie zieht (Abb. 21a). Über der Fenestra superior nasi beginnt eine Fissur zur Crista der Nasenseitenwand, die sich hinter dem Arterien-Foramen wieder schließt (Abb. 5, 20a-b, 21a). Dieser Verschluss erfolgt jedoch zunächst nur dorsal; ventral persistiert an dieser Stelle ein Sulcus (Abb. 21b). Kurz vor dem Hinterende befindet sich eine weitere kurze Fissur, die sich nur ventral schließt, so dass dorsal ein Sulcus bestehen bleibt.

Bis Stadium 3 hat sich das Nasoturbinale deutlich rostrad ausgedehnt (Abb. 33b). Die Fissur beginnt erst weit hinter der Fenestra superior nasi und ist caudal recht undeutlich (Abb. 34b). Das Nasoturbinale endet als isolierter Processus posterior auf einer Crista des Paries nasi (Abb. 36).

Das rostral noch knorpelige Nasoturbinale beginnt in Stadium 4 bereits direkt hinter der Nasenöffnung (Abb. 42). Rostral hängt das Nasoturbinale am Rand des Tectum nasi herab. Weiter caudal wird das Tectum von lateral her resorbiert, so dass das Nasoturbinale isoliert in der Nasenschleimhaut liegt (Abb. 43). Es ist länger und dünner geworden. Kurz vor der Lamina transversalis anterior beginnt sich das Nasoturbinale von proximal nach distal aufzulösen und dann von proximal her zu ossifizieren (Abb. 44). Ab hier sitzt es dem Nasale mit einer verbreiterten Basis auf. Im Bereich der Lamina transversalis anterior befindet sich distal immer noch ein Knorpelrest; dem verknöcherten Teil entspringt lateral in der Mitte ein Epiturbinale (Abb. 44). Während das distale Ende nun nach lateral weist, zeigt das Epiturbinale nach ventral. Distal sitzt dem Nasoturbinale auf der Außenseite ein weiteres Epiturbinale auf, das seinerseits mit einem verknöcherten Processus anterior beginnt (Abb. 45). Das Nasoturbinale fusioniert mit der Mitte dieses Processus anterior. Das distale Epiturbinale dehnt sich vor allem ventrad aus und liegt lateral des Maxilloturbinale. Am medialen Unterrand verlängert sich das Nasoturbinale als weiteres Epiturbinale ventrad (Abb. 46). Das Nasoturbinale nähert sich dem Maxilloturbinale nun stark und umfasst es mit seinen beiden unteren Epiturbinalia lateral und medial. Das freie Ende des Nasoturbinale verlängert sich nach oben und rollt sich nach medial ein, wobei eine Knochenröhre entsteht, die sich nach hinten verjüngt (Abb. 46). Das untere laterale Epiturbinale verkürzt sich allmählich. Das dorsale Epiturbinale wird kürzer und steht dabei waagrecht ab; es verstreicht zu Beginn des Jacobsonschen Organs. Das dorsale und das medioventrale Epiturbinale verstreichen, so dass das Nasoturbinale nun eine laterad eingerollte Lamelle ist (Abb. 47). Durch das Foramen für die Arterie zieht in diesem Stadium zusätzlich ein Ast des Ramus internus nervi ethmoidalis anterior. Mittlerweile ist das Nasoturbinale bis an den ventralen Rand des Nasale herabgewandert (Abb. 47). Es nähert sich nun erneut stark dem Maxilloturbinale und wird zunehmend kürzer. Auf Höhe der Crista semicircularis ist es eine kurze, waagrecht abstehende Lamelle, die dem Praemaxillare aufsitzt und einen Teil der Glandula nasi lateralis abstützt (Abb. 48). Das Nasoturbinale endet als freier verknöchertes Processus posterior.

Vergleich:

Das Nasoturbinale der hier untersuchten Arten ähnelt sehr dem von *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, HAUCK 1987, RUF 1999). Das knorpelige Nasoturbinale dehnt sich mit zunehmendem Alter rostrad und caudad noch etwas in der umliegenden Nasenschleimhaut aus. Es beginnt bei den Myodonta und Geomyoidea meist rostral der Lamina transversalis anterior und endet bei *Rhipidomys*, *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Arvicola*, *Meriones*, *Gerbillus*, *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Rattus*, *Acomys*, *Micromys*, *Jaculus* und *Dipodomys* in der Pars anterior, bei den übrigen hier untersuchten

Arten in der Pars lateralis medial der Crista semicircularis (eig. Beob., FAWCETT 1917, KADAM 1976, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 60, 65, 69, 83a, 91b). Bei allen untersuchten Spezies liegt das Nasoturbinale dorsal oder lateral des Atrio- und Maxilloturbinale (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 60, 64, 65, 68, 69, 72, 77, 80a-b, 81a-b, 83b, 84a-b, 85, 89a-b, 92a-b). Bei *Jaculus* beginnt es rostral allerdings deutlich medial des Atrioturbinale (Abb. 82c, 83a). Das knorpelige Nasoturbinale der hier untersuchten Spezies besteht aus einer mehr oder weniger stark distal verdickten und nach lateral eingerollten Lamelle (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 72, 77, 80b, 81a, 83b, 84a-b, 88, 89a-b, 92a-b, 93). Dies gilt auch für *Arvicola* (FAWCETT 1917). Bei den Geomyoidea beginnt das Nasoturbinale innerhalb der umliegenden Schleimhaut mit einem Processus anterior.

Rostral in der Pars anterior tritt bei allen hier untersuchten Muroidea und den Geomyoidea zumindest in der frühen Ontogenese auf der Außenseite der Nasenkapsel ein flacher bis mäßig tiefer Sulcus auf, der dem Ansatz des Nasoturbinale auf der Innenseite entspricht (Abb. 9, 60, 80b, 88, 89a-b, 92a-b). Bei *Jaculus* fehlt ein solcher Sulcus (Abb. 9).

Bei *Phyllotis*, *Mesocricetus*, *Lemmus*, den Gerbillidae, bei *Apodemus*, *Acomys* und *Rattus* (RUF 1999) sitzt das Nasoturbinale - rostral und caudal sehr deutlich - einer Crista an der Grenze zwischen Tectum nasi und Paries nasi auf (Abb. 60, 64, 65). Bei allen Myodonta außer *Sigmodon*, *Rhipidomys*, *Akodon*, *Geoxus* ist das Nasoturbinale mit dieser Crista bzw. der Seitenwand stellenweise fusioniert, wobei in der Mitte, manchmal auch am caudalen Ende, eine Fissur erhalten bleibt (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951b, KADAM 1976, RUF 1999) (Abb. 68, 80a, 85). Nur eine solche caudale Fissur, die das Nasoturbinale mit einem isolierten Processus posterior enden lässt, findet man bei *Akodon*, *Geoxus*, *Mesocricetus* 1-3, *Acomys* 1, *Lophuromys*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus* 3, *Rhabdomys*, *Dendromys* und den Geomyoidea. Die in der Mitte des Nasoturbinale gelegene Fissur von *Rattus* verkürzt sich im Laufe der Ontogenese (RUF 1999). Bei *Cricetus*, *Sigmodon* 4, *Mesocricetus* 4 u. 5, *Acomys* 2, *Rattus* 5 (RUF 1999) und *Mus* 5 u. 6 ist das Nasoturbinale aufgrund der Verknöcherung von der Seitenwand isoliert.

Alle hier untersuchten Myodonta, *Arvicola* und *Thomomys* besitzen ein wie bei *Peromyscus* beschriebenes Foramen im Nasoturbinale, durch das ein Nerv und Blutgefäße ziehen (eig. Beob., FAWCETT 1917, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999) (Abb. 81b). Zu *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Otomys* (ELOFF 1948) fehlen entsprechende Angaben. Da die Qualität des Materials nicht immer eine genaue Bestimmung der Nerven und Gefäße zulässt, sehe ich hier von der Beschreibung einer detaillierten Merkmalsverteilung dieser Strukturen ab. In Stadium 1 von *Mus* erfolgt der Nerven- und Gefäßdurchtritt umgekehrt wie bei allen anderen Arten: schräg von rostradorsal nach caudoventral. In Stadium 4 von *Sigmodon* finden sich im ossifizierten Nasoturbinale zusätzliche Foramina für kleinere Arterien. Die drei älteren Stadien von *Mus* besitzen medial des Foramen weitere Arterien durchtritte und rostralateral davon Venedurchtritte. Bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* treten an mehreren Stellen Nerven und Blutgefäße durch die Fissur (KADAM 1976).

Das Nasoturbinale erhöht sich bei den meisten hier untersuchten Arten im Bereich des Foramen am Ansatz sehr deutlich und verlagert sich dahinter stark ventrad. Bei *Mesocricetus*, den Arvicolidae (eig. Beob., FAWCETT 1917), *Acomys*, *Mus*, *Rattus* 5 (RUF 1999: Processus posterior) und *Lophuromys* hingegen ist das Nasoturbinale ab dieser Stelle zweigeteilt: Der dorsale Teil des erhöhten Ansatzes bildet einen kurzen Schenkel, der dorsocaudal zieht (Abb. 81b). Dieser besteht bei *Microtus* nur aus Schleimhaut und erstreckt sich bis auf die Crista semicircularis.

Mesocricetus 6 und *Mus* 5 u. 6 besitzen wie *Peromyscus* ventral bzw. ventromedial zwei Epiturbinalia. Bei *Auliscomys* deutet sich medial, bei *Geoxus* lateral ein Epiturbinale an. *Rattus* 5 und ein subadultes Stadium von *Mesocricetus* besitzen lateral in der Mitte des Nasoturbinale ein prominentes Epiturbinale (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972, RUF 1999).

Bei *Mesocricetus* erfolgt die Anlage des Nasoturbinale zeitlich nach dem Maxilloturbinale und Ethmoturbinale 1 und gleichzeitig mit dem Atrioturbinale (RAJTOVA 1972b). Bei *Apodemus flavicollis* ist das Nasoturbinale noch blastematös. Die Verknorpelung des Nasoturbinale schreitet, wie bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Mesocricetus*, *Gerbillus*, *Micromys*, *Rattus* (RUF 1999), *Mus* (eig. Beob., KADAM 1976) und *Jaculus* zu beobachten ist, distad voran. Von der Mitte ausgehend dehnt sich der verknorpelte Bereich nach rostral und zeitlich verzögert nach caudal aus. In Stadium 1 von *Sigmodon* ist der Knorpel des Nasoturbinale deutlich jünger als der des Paries nasi und Tectum nasi. Bei *Mesocricetus* und *Mus* verknorpelt das Nasoturbinale unabhängig von der Seitenwand (KADAM 1976).

Bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Phodopus*, *Dendromus*, *Acomys*, *Rattus* 4 u. 5 und *Mus* 5 u. 6 treten am Nasoturbinale erste Ossifikationserscheinungen bis hin zur vollständigen Verknöcherung auf. Die Verknöcherung erfolgt in den hier untersuchten Stadien sehr ähnlich wie bei *Peromyscus* mit einem rostralen Verknöcherungszentrum, das über einer distalen Knorpelspange liegt (eig. Beob., RUF 1999). Bei den Cricetinae und *Rattus* erfolgt die Verknöcherung von distal nach proximal (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999), bei den übrigen Arten wie bei *Peromyscus* von proximal nach distal.

3.3.5 Crista semicircularis

Die Crista semicircularis ist eine sichelförmige Lamelle, die am Übergang zur Pars lateralis den rostralen Abschnitt der Recessus frontoturbinalis und maxillaris von medial begrenzt. Auf der Außenseite der Nasenkapsel entspricht ihr der Sulcus lateralis anterior (VOIT 1909). An die Crista semicircularis schließt sich caudal der Hiatus semilunaris an. Bei einigen Spezies tritt caudoventral an der Crista semicircularis ein Processus uncinatus auf, der zwischen Recessus glandularis und Recessus maxillaris eine freie Knorpelspange bildet. Die Crista semicircularis ist ein autapomorphes Merkmal der Theria und stellt die caudale Verlängerung der Seitenwand der Pars anterior dar (KUHN 1971, ZELLER 1989). Während der Ontogenese verschmelzen Cartilago parietotectalis und Cartilago paranasalis versetzt zueinander, so dass

das caudale Ende der Cartilago parietotectalis als Crista semicircularis frei in den Nasenbinnenraum hinein ragt (VOIT 1909, TERRY 1917, DE BEER 1937, REINBACH 1952). Nach JOLLIE (1968) soll die Crista semicircularis jedoch eine sekundäre Einfaltung der Nasenkapsel sein.

Peromyscus:

In Stadium 1 löst sich die Crista ventral nach kurzer Strecke vom Paries nasi und besteht dahinter nur aus einer dorsalen, dicken Knorpellamelle (Abb. 13a). Bis zum Hiatus semilunaris bleibt eine recht lange Schleimhautwand erhalten.

In Stadium 2 existiert ein kurzes Septum horizontale, das von lateral mit der Crista semicircularis fusioniert. Auch in diesem Entwicklungsstadium ist die Crista semicircularis asymmetrisch, d.h. sie besteht caudal der vollständigen Wand nur aus einer dorsalen Lamelle (Abb. 5, 22). Die dorsale Lamelle erstreckt sie sich am Unterrand des Tectum nasi und als laterale Begrenzung des Sulcus bzw. Canalis cribroethmoidalis weit nach hinten bis hinter den Limbus praecribrosus.

In Stadium 3 verstreicht das Septum horizontale als kurze Crista lateral auf der Crista semicircularis. In diesem Bereich treten auch erste Ossifikationen auf. Zusätzlich beginnt die Crista semicircularis, von ventral her bis etwa zur Mitte zu verknöchern. Caudal besteht sie jedoch noch aus Knorpel. Die Crista semicircularis reicht nun bis an den Hiatus semilunaris heran.

Bis Stadium 4 ist die Crista semicircularis vollständig ossifiziert und erstreckt sich in der Schleimhautduplikatur bis zum Hiatus semilunaris (Abb. 48, 49, 50). Die Crista semicircularis ragt als ventrale Verlängerung der lateralen Lamelle des Nasale nach rostral und bildet somit die mediale Wand des Recessus frontomaxillaris. Parallel zum sich nach oben ausdehnenden Recessus maxillaris, erhöht sich auch die Crista semicircularis und verdrängt so das Nasale. Die Crista semicircularis stützt sich ventral auf der Incisivenalveole ab, dorsal liegt sie dem Praemaxillare an (Abb. 48). Ventral wird sie von Drüsengängen der Glandula nasi lateralis perforiert und knickt nach lateral um. An diesem Knick entsteht medioventral ein niedriges Epiriturbinale (Abb. 48). Nachdem sich die Crista semicircularis unten löst, bleibt ventral ein kleiner Rest zurück, der Processus uncinatus. Lateral entstehen an der Crista zwei Epiriturbinalia, kurz dahinter ventral von diesen ein drittes. Das dorsale Epiriturbinale ist das längste und nach dorsolateral orientiert, das ventrale stellt nur eine verdickte Crista dar. Zwischen dem mittlerem und dem unteren Epiriturbinale entsteht eine Resorptionszone, so dass sich ein weiterer kurzer Fortsatz abgliedert (Abb. 49). Das mittlere Epiriturbinale verstreicht; das dorsale ist dem Frontoturbinale 1 stark genähert (Abb. 49). Die Crista semicircularis zieht sich dorsad bis zu diesem Epiriturbinale zurück und endet als lateral offene Rinne (Abb. 50).

Vergleich:

Bei allen Muroidea und Geomyoidea tritt eine Crista semicircularis auf, deren dorsale Lamelle sich am Aufbau des Canalis cribroethmoidalis beteiligt (eig.

Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, 1951B, YOUSSEF 1966, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 10, 58, 59). Bei allen Sigmodontinae außer *Auliscomys*, bei *Mesocricetus* 1 u. 2, den Arvicolidae, *Meriones*, *Tatera*, *Dendromus* und *Rattus* tritt zusätzlich zur dorsalen auch eine ventrale Lamelle auf (eig. Beob., FAWCETT 1917, KADAM 1972/73: Fig. 19, RUF 1999). Die ventrale Lamelle ist bei *Sigmodon* 2, *Akodon* 2, *Phyllotis*, *Mesocricetus* 1 u. 2 und *Rattus* (RUF 1999) gleich groß wie die dorsale Lamelle; bei den übrigen Arten ist die ventrale Lamelle niedriger und kürzer. Bei *Lemmus*, *Apodemus flavicollis* und *Micromys* ist der vollständige Teil der Crista semicircularis noch sehr kurz (eig. Beob., SCHRENK 1989, RUF 1999). *Gerbillus* besitzt noch keine vollständige Crista, da diese ventral noch vorknorpelig ist. Bei *Apodemus flavicollis* verstreicht das Epithel erst auf Höhe der Crista intercribrosa. Bei *Microtus* reicht das Nasoturbinale als Schleimhautfalte bis auf die Crista semicircularis. Bei *Jaculus* ist die Crista semicircularis bis auf eine extrem kurze dorsale Lamelle und eine etwas längere dorsale Schleimhautfalte reduziert (Abb. 10). Wie bei *Peromyscus*, *Sigmodon*, *Rattus* und *Mus* (eig. Beob., KADAM 1976, RUF 1999) beobachtet werden kann, dehnt sich die knorpelige bzw. knöcherne Crista semicircularis mit zunehmendem Alter bis zum Hiatus semilunaris im umliegenden Epithel aus. In Stadium 2 von *Acomys* beteiligt sich die Crista semicircularis rostral an der Überdachung des Recessus frontoturbinalis. Hat die Crista semicircularis in den jüngeren Entwicklungsstadien ventral und dorsal noch Kontakt zu Paries nasi und Tectum nasi, so liegt sie später in der Ontogenese den Deckknochen auf, bzw. hängt vom Nasale oder Praemaxillare herab (eig. Beob., RUF 1999). In Stadium 6 von *Mus* wird die Crista semicircularis rostroventral durch einen dorsalen Grat des Maxillare ergänzt.

Bei allen hier untersuchten Spezies und Stadien mit Ausnahme von *Sigmodon* 4, *Mesocricetus* 2 u. 3, *Apodemus flavicollis*, *Acomys*, *Rattus* 1-4, *Mus* 4, *Gerbillus* und *Jaculus* weist die Crista semicircularis eine dorsolaterale Crista auf, die v.a. bei den Sigmodontinae und Cricetinae eine mediocaudale Verlängerung des Septum frontomaxillare darstellt (eig. Beob., RUF 1999). Dieser dorsolateralen Crista schließt sich bei *Akodon* 2, *Geoxus*, *Mesocricetus* 5 u. 6, *Acomys*, *Rattus* 5 (RUF 1999) und *Dendromus* caudal ein Epiturbinale an (Abb. 58, 59). Das Epiturbinale dieser Arten entspricht dem dorsolateralen Epiturbinale von *Peromyscus*. Bei *Acomys*, *Rattus* 5 und *Mus* 6 ist es sehr prominent, nach dorsolateral orientiert und reicht bis an das Hinterende der dorsalen Lamelle; bei *Mus* beginnt es mit einem Processus anterior. *Apodemus sylvaticus* besitzt sehr weit caudal und ventrolateral an der dorsalen Lamelle einen Schleimhautwulst.

Bei *Akodon*, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Rattus* 2,4 u. 5 (RUF 1999), *Dendromus* und *Thomomys* endet die ventrale Lamelle als Processus uncinatus. Der Processus uncinatus liegt entweder dem Paries nasi oder dem Praemaxillare auf, kann aber auch frei in der Glandula nasi lateralis enden. In Stadium 5 von *Rattus* ist der Processus uncinatus verknöchert und sitzt einer dorsalen Crista der Pars alveolaris des Praemaxillare auf (eig. Beob., RUF 1999). Bei einigen Arten (*Akodon*, *Geoxus*, *Auliscomys*, *Phyllotis*, *Dendromus*) bildet der Paries nasi zusätzlich unter der ventralen Lamelle eine Crista aus, die bei *Akodon* 2 und *Dendromus* mit einem freien Fortsatz endet.

Phyllotis besitzt ähnlich wie *Peromyscus* an der dorsalen Lamelle zwei bzw. drei kurze Fortsätze. Auch bei *Meriones*, *Acomys* und einseitig bei *Mus* 2 u. 4 endet der Unterrand der dorsalen Lamelle mit einem *Processus posterior*. Bei *Dipodomys* löst sich ein Fortsatz medial vom Septum frontomaxillare. Den übrigen hier untersuchten Spezies bzw. Stadien, *Arvicola* und *Tatera* fehlen jegliche *Processus* an der *Crista semicircularis* (eig. Beob., FAWCETT 1917, KADAM 1972/73, HAUCK 1987). Zu *Otomys* (ELOFF 1948) liegen keine Daten vor.

Erste Ossifikationserscheinungen in Form von Blasenknorpel treten bei *Sigmodon* 3, *Geoxus* und *Akodon* 2 an der dorsolateralen *Crista* auf; bei *Dendromus* geht die *Verknöcherung* eindeutig von der dorsolateralen *Crista* aus. Die Verknöcherung der *Crista semicircularis* schreitet bei *Sigmodon* 4, *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Mus* 4 und *Rattus* 4 u. 5 (RUF 1999) dann von rostral nach caudal und distal nach proximal fort. In Stadium 5 von *Mus* scheint die Verknöcherung jedoch eher von dorsal und von der Mitte der *Crista semicircularis* auszugehen. Bei *Acomys* ist die *Crista semicircularis* rostral vollständig verknöchert, weiter hinten jedoch von mehreren Verknöcherungszentren durchsetzt.

3.3.6 Recessus frontoturbinalis und Frontoturbinalia

Den durch die Frontoturbinalia untergliederten caudalen Bereich des Recessus lateralis superior von VOIT (1909) bezeichnet REINBACH (1952) als Recessus frontoturbinalis, den sich rostral anschließende Raum als Recessus frontalis. Die nach VOIT (1909) und REINBACH (1952) verwendeten Begriffe umfassen nicht immer homologe Räume (ZELLER 1983, SCHRENK 1989, MESS 1994). Zwischen Recessus frontoturbinalis und Recessus frontalis kann ein Septum frontoturbinale auftreten (REINBACH 1952). Ein wesentliches Unterscheidungskriterium dieser beiden Recessus soll die Verteilung der Epitheltypen sein: der Recessus frontalis ist mit respiratorischem, der Recessus frontoturbinalis mit olfaktorischem Epithel ausgekleidet (REINBACH 1952, ZELLER 1983). Bei den bisher untersuchten Rodentia sollen die Grenzen der Epitheldifferenzierung jedoch fließend sein (SCHRENK 1989). Das Septum frontomaxillare (REINBACH 1952), das Teilen der "horizontale Lamelle" von VOIT (1909) entspricht, verlängert bei Theria die Lamina horizontalis nach rostral (ZELLER 1983, 1989). Es reicht bis an die Vorderwand der Pars lateralis heran und entsteht ontogenetisch aus Wandteilen der Cartilago antorbitalis, die sich rostral über die Kontaktstelle mit der Cartilago paranasalis hinaus ausdehnt (TERRY 1917, REINBACH 1952). Die Frontoturbinalia verzweigen sich durch Epioturbinalia (sekundäre Blätter) in älteren Entwicklungsstadien (PAULLI 1900, REINBACH 1952).

Peromyscus:

In Stadium 1 beginnt der Recessus frontoturbinalis rostral auf gleicher Höhe mit dem Recessus maxillaris (Abb. 13b). Auf der Außenseite der knorpeligen Nasenkapsel wölbt er sich als Prominentia anterior superior deutlich über dem Sulcus lateralis posterior hervor (Abb. 13b, 14a). Die Lamina horizontalis ist noch ein vorknorpeliges, vom Paries nasi isoliertes Element, das diesem aufliegt. Sie beginnt rostral mit einem lateralen Schleimhautwulst, der von einer schwachen *Crista* der Seitenwand unterlagert wird.

Diese Crista verknorpelt weiter hinten von proximal nach distal. Das Frontoturbinale 1 ist ebenfalls noch vorknorpelig und beginnt als nach dorsomedial ragende Vorwölbung etwas über der Lamina horizontalis. Das Frontoturbinale 2 fehlt noch. Da die Lamina cribrosa noch nicht vollständig entwickelt ist, ist v.a. der caudale Abschnitt des Recessus frontoturbinialis dorsal weit offen.

In Stadium 2 sind die den Recessus frontoturbinialis begrenzenden Strukturen und die beiden Frontoturbinalia vollständig entwickelt (Abb. 5, 6): Der Recessus frontoturbinialis wird lateral von der Pars libera des Paries nasi, dorsal vom Tectum nasi und der Lamina cribrosa, rostromedial von der Crista semicircularis, caudomedial vom Ethmoturbinale 1 und caudoventral von der Lamina horizontalis begrenzt. Rostral geht der Recessus frontoturbinialis weit in den darunterliegenden Recessus maxillaris über, erreicht jedoch nicht dessen den Vorderrand (Abb. 22). Nach caudal fällt der Recessus frontoturbinialis gemäß dem Verlauf der Lamina horizontalis schräg ab. Durch den Hiatus semilunaris besteht ein gemeinsamer Eingang in beide Recessus (Abb. 5, 6, 23). Nur ein sehr kurzes Septum frontomaxillare trennt diese beiden Räume (Abb. 22). Das Septum frontomaxillare geht in eine breite der Seitenwand anliegenden Crista über, die zum gemeinsamen rostralen Ursprung von Lamina horizontalis und Frontoturbinale 1 wird (Abb. 23). Das Frontoturbinale 1 beginnt auf dem Vorderrand der Lamina horizontalis und bildet zunächst einen breiten Vorsprung. Über der Lamina horizontalis wird es länger, hängt ventromedial in den Recessus hinein und zieht auf der Pars libera nach caudodorsal (Abb. 5, 6, 24, 25). Der Vorderrand der Lamina horizontalis ist nach dorsal aufgeschlagen und bildet so eine Crista, die sich mit dem Ethmoturbinale 1 verbindet (Abb. 6, 24). Das Frontoturbinale 1 verstreicht im hinteren Drittel des Recessus dorsal zwischen Paries nasi und Lamina cribrosa. Das Frontoturbinale 2 beginnt etwas weiter hinten zwischen Frontoturbinale 1 und Lamina horizontalis ventrolateral im Recessus und bildet zunächst eine breite Crista (Abb. 25). Weiter caudal ist es annähernd waagrecht orientiert und zieht ebenfalls caudodorsal (Abb. 6, 26). Es bleibt immer schwächer entwickelt als das Frontoturbinale 1. Die Schleimhaut des Frontoturbinale 2 teilt das caudale Ende des Recessus frontoturbinialis in zwei Kompartimente (Abb. 26). Das dorsolaterale Kompartiment ist sehr kurz, so dass das Hinterende des Frontoturbinale 2 in der Schleimhaut der Seitenwand eingebettet ist. Das Frontoturbinale 2 verstreicht dorsocaudal am Hinterende des Recessus frontoturbinialis unter der Lamina cribrosa.

In Stadium 3 zeigt der laterale Abschnitt des Septum frontomaxillare in Form von Blasenknorpel erste Anzeichen von Ossifikation. Auf der Lamina horizontalis existiert medial ebenfalls eine dünne Knochenschicht. Das Frontoturbinale 1 ist prominenter und steht waagerechter als in den Stadien zuvor in den Recessus hinein (Abb. 37, 38). Rostral ist es distal durch den beginnenden Ossifikationsprozeß (Blasenknorpel) kugelig aufgetrieben (Abb. 37); daher erscheint es im vorderen Bereich nun dünn gestielt. Das Frontoturbinale 2 hat sich auf der Lamina horizontalis rostral weit vorgeschoben (Abb. 38). Die Crista am Vorderrand der Lamina horizontalis ist nun wesentlich kürzer als in den beiden jüngeren Stadien.

Bis Stadium 4 hat sich der Recessus frontoturbinialis weit nach rostral vorgeschoben; er beginnt weit vor der Lamina cribrosa (Abb. 48, 49, 50). Alle Strukturen sind vollständig

ossifiziert und der Paries nasi ist fast vollständig resorbiert, so dass Praemaxillare und Frontale Dach und Seitenwand des Recessus frontoturbinalis bilden. Die Frontoturbinalia haben sich durch Epiturbinalia verzweigt (Abb. 48, 49, 50, 51). Das Septum frontomaxillare scheint reduziert zu sein, wodurch sich der Recessus maxillaris einfach nach oben in den Recessus frontoturbinalis erweitert. Das Lumen des Recessus frontoturbinalis wird rostral zusätzlich durch Epiturbinalia der Crista semicircularis unterteilt (Abb. 49, 50). Frontoturbinale 1 und Lamina horizontalis haben rostral keinen gemeinsamen Ursprung mehr: Beide Strukturen beginnen nun weit voneinander getrennt (Abb. 48). Sie sind aber noch durch einen verknöcherten Pariesanteil verbunden. Beide hängen nun deutlich nach ventromedial herunter. Das Frontoturbinale 1 besitzt ein nach dorsomedial abstehendes Epiturbinale. Weiter caudal wird das Frontoturbinale 1 im Querschnitt T-förmig und nähert sich mit seinem Epiturbinale stark dem der Crista semicircularis (Abb. 49). Das Frontoturbinale 2 hat sich noch weiter nach vorne vorgeschoben und beginnt bereits auf Höhe der Crista semicircularis und damit weit vor der Lamina cribrosa (Abb. 49). Es entspringt aus dem verknöcherten Paries zwischen Frontoturbinale 1 und Lamina horizontalis. Caudal besteht keine Verbindung mehr zwischen den Frontoturbinalia; beide sitzen separaten Cristae des Frontale auf (Abb. 49, 50). Die Lamina horizontalis besitzt nun eine stark geschwungene Form und ist distal deutlich nach unten abgeknickt (Abb. 49, 50). Der Rand der Lamina horizontalis ist im Bereich von Interturbinale und Ethmoturbinale 2 nach dorsomedial umgebogen, wächst weiter hinten der Ala des Vomer entgegen und beteiligt sich am hinteren Nasenboden (Abb. 51). Das Frontoturbinale 2 steht rostral waagrecht in den Recessus hinein (Abb. 49); weiter caudal bildet es eine nach ventromedial abfallende Lamelle, die sich zunehmend laterad einrollt (Abb. 50, 51). Am Frontoturbinale 1 entsteht lateral nun ein zweites Epiturbinale, das nach dorsolateral ragt und sich caudad nach oben verlagert (Abb. 50). An seinem Hinterende ist das Frontoturbinale 1 eine gerade Knochenlamelle und trennt ein kurzes dorsolaterales Kompartiment vom Recessus frontoturbinalis ab (Abb. 51). Weiter caudal trennt das Frontoturbinale 2 ebenfalls ein Kompartiment ab. Rechts erfolgt die Fusion mit der Lamina cribrosa mit dem mittleren Abschnitt des Frontoturbinale 2, so dass dessen distales Ende als ventrale Lamelle absteht. Auf der linken Seite entsteht nur eine Schleimhautbrücke, da hier das Frontoturbinale 2 distal stark der Seitenwand des Recessus genähert ist.

Vergleich:

Lamina horizontalis, Recessus frontoturbinalis und die Frontoturbinalia der bisher untersuchten Myodonta und Geomyoidea ähneln in Gestalt, Lage und ontogenetischer Entwicklung den Verhältnissen bei *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, ELOFF 1948, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999).

Der Recessus frontoturbinalis beginnt bei fast allen hier untersuchten Arten immer etwas caudal des Recessus maxillaris (eig. Beob., RUF 1999). Nur bei *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Micromys*, *Lophuromys* und *Thomomys* beginnen beide Recessus auf gleicher Höhe; bei *Gerbillus* beginnt er rostral des Recessus maxillaris. *Jaculus* besitzt in der Pars posterior einen sehr massiven Paries nasi, in dem der Recessus

frontoturbinialis als langer, schräg nach ventromedial abfallender Schlitz endet. In den älteren untersuchten Stadien wird der Recessus frontoturbinialis aufgrund der Pariesresorption zunehmend vom Nasale und v.a. vom Frontale umfasst. Der Recessus frontoturbinialis von *Lophuromys*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus* 4 und *Jaculus* beherbergt rostral Teile der Glandula sinus maxillaris, bei *Apodemus sylvaticus* auch Teile der Glandula nasi lateralis (Abb. 86).

Der Vorderrand der Lamina horizontalis ist bei *Sigmodon* 1-3, *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Rhabdomys*, *Lophuromys*, *Mus*, *Dendromus* und den Geomyoidea konkav, bei *Sigmodon* 4 konvex und bei den übrigen hier untersuchten Arten gerade bis schräg nach caudomedial verlaufend. Am Vorderrand der Lamina horizontalis befindet sich bei allen Sigmodontinae außer *Sigmodon* und *Geoxus*, bei *Mesocricetus* 3-6, *Lemmus*, *Acomys*, *Lophuromys* und *Jaculus* eine Crista, die caudomedial verläuft und bei allen diesen Arten abgesehen von *Jaculus* in das Ethmoturbinale 1 übergeht. Mit fortschreitendem Alter ist die Lamina horizontalis bei allen Arten zunehmend ventromedial geneigt. Die Lamina horizontalis von *Rhabdomys* ist stark verkürzt. Bei *Akodon* 2, *Auliscomys* und *Geoxus* befindet sich rostromedial in der Lamina ein Foramen bzw. eine Fissur für den Durchtritt von Blutgefäßen.

Bei *Apodemus flavicollis* und *Micromys* ist die Lamina horizontalis noch blastematös bis vorknorpelig; bei *Micromys* verknorpelt sie von caudal nach rostral. *Mus* 1 besitzt distal an der Lamina horizontalis noch jüngeren Knorpel. Bei *Rhipidomys* besteht neben dem Ethmoturbinale 2 die mediale Hälfte der Lamina horizontalis aus Bindegewebe. Die Verknöcherung der Lamina horizontalis beginnt wie bei *Peromyscus* im Bereich des Septum frontomaxillare und distal an der Lamina selbst und kann bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Rhipidomys*, *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6 sowie *Acomys* 2 beobachtet werden. Sie schreitet von rostral nach caudal fort. Bei *Mus* 3 beginnt die Ossifikation in der Mitte der Lamina horizontalis.

Bei allen Myodonta bis auf *Lophuromys* und bei den Geomyoidea ist die Lamina horizontalis an der Seitenwand als Septum frontomaxillare rostral verlängert (eig. Beob., FAWCETT 1917: Radix anterior des Ethmoturbinale 1, ELOFF 1948: Radix anterior des Ethmoturbinale 1, YOUSSEF 1966, FRICK 1986, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999) (Abb. 58). *Jaculus* besitzt an betreffender Stelle nur eine Schleimhautfalte. Bei allen Sigmodontinae außer *Geoxus*, bei *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Lemmus*, *Meriones*, *Dendromus*, *Rhabdomys*, *Rattus* (RUF 1999) und den Geomyoidea erstreckt sich das Septum frontomaxillare auch entlang des Vorderrandes des Recessus frontalis bis zur Crista semicircularis. In Stadium 6 von *Mus* hängt das Septum frontomaxillare als lange Lamellen herab und trennt so den Recessus frontoturbinialis vom Recessus maxillaris. Bei *Thomomys* isoliert sich das Septum frontomaxillare lateral vom Paries nasi und medial von der Crista semicircularis.

Alle bisher untersuchten Cricetidae, Gerbillidae, fast alle Muridae und beide Geomyoidea besitzen zwei Frontoturbinalia (eig. Beob., FAWCETT 1917, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999) (Abb. 59, 94a). Im ältesten Stadium von *Sigmodon* ist das Frontoturbinale 2 rechts stark reduziert, links fehlt es völlig. Bei *Akodon* tritt in Stadium 2 rostral des Frontoturbinale 1 ein drittes

Frontoturbinalia auf (Abb. 58). *Mus* besitzt in den drei jüngeren Stadien ebenfalls vor dem Frontoturbinale 1 eine dorsocaudal verlaufende Schleimhautfalte. Bei *Gerbillus* und auf der linken Seite von *Meriones* besteht das Frontoturbinale 2 ausschließlich aus Nasenschleimhaut. Innerhalb der Muridae tritt bei *Otomys*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Rattus*, *Mus* und *Micromys* nur das Frontoturbinale 1 auf (eig. Beob., ELOFF 1948, YOUSSEF 1966, FRICK 1986, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999). KADAM (1976) beschreibt bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* auch nur ein Frontoturbinale, was wahrscheinlich mit dem noch nicht weit fortgeschrittenen Entwicklungszustand dieses Stadiums zusammenhängt. Bei *Jaculus* sind die Frontoturbinalia extrem reduziert: das Frontoturbinale 1 ist nur eine sehr kurze Schleimhautleiste, das Frontoturbinale 2 fehlt (eig. Beob., HAUCK 1987, SCHRENK 1989) (Abb. 86). Bei allen Arten mit zwei Turbinalia ist das Frontoturbinale 1 wesentlich größer und prominenter als das Frontoturbinale 2 (Abb. 59). Das Frontoturbinale 1 hat bei allen Myodonta und Geomyoidea mit der Lamina horizontalis rostral einen gemeinsamen Ursprung; das Frontoturbinale 2 entspringt hingegen von der Pars libera (eig. Beob., FAWCETT 1917, KADAM 1972/73, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, RUF 1999). Bei *Lemmus* beginnt das Frontoturbinale 1 jedoch als separate Crista. Beide Frontoturbinalia von *Lophuromys* erheben sich nicht von der Lamina horizontalis, sondern etwas dorsal davon am Paries nasi. Dorsocaudal wird das Frontoturbinale 1 von *Auliscomys*, *Acomys* und *Mus* von Fila olfactoria perforiert. Das Frontoturbinale 1 geht nur bei *Sigmodon* 3, *Rhipidomys*, *Akodon* 2, *Mesocricetus*, *Dendromus*, *Acomys*, *Rattus* (RUF 1999) und *Lophuromys* caudal in die Lamina cribrosa über. Bei den übrigen hier untersuchten Arten und Stadien verstreicht es am Paries nasi wie das Frontoturbinale 2 (eig. Beob., ELOFF 1951b, Hauck 1987). Bei *Sigmodon* und *Phyllotis* tritt vorne zwischen Frontoturbinale 1 und Septum frontomaxillare ein geräumiger Recessus auf.

Die Verknorpelung der Frontoturbinalia lässt sich in den jüngsten hier untersuchten Entwicklungsstadien der Muroidea beobachten. Sie beginnt in der Mitte der Frontoturbinalia und setzt sich distad sowie rostral und caudad fort. Die Verknorpelung der Frontoturbinalia ist später als beim Paries nasi abgeschlossen. Das Frontoturbinale 1 ist meist weiter entwickelt als das Frontoturbinale 2. Die Ossifikation der Frontoturbinalia erfolgt hingegen von distal nach proximal und von rostral nach caudad. Sie tritt bereits pränatal bei *Cricetus* und allen Sigmodontinae außer *Geoxus*, sowie neonat bzw. postnatal bei *Mesocricetus*, *Dendromus*, *Acomys*, *Mus* und *Rattus* (RUF 1999) auf.

Bei allen hier untersuchten Arten beginnen sich Frontoturbinale 1 und 2 mit zunehmendem Alter dorsad und ventrad einzurollen. Bereits pränatal tritt bei allen Sigmodontinae, bei *Cricetus*, *Lemmus*, *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus*, *Acomys*, *Mus*, *Rattus* (RUF 1999) und *Rhabdomys* dorsal und ventral am Frontoturbinale 1 ein Epiturbinale auf; bei *Mesocricetus* entstehen diese Epiturbinalia erst postnatal (Abb. 59). Diese beiden Epiturbinalia rollen sich im Laufe der weiteren Ontogenese, wie *Mus* 6 und *Rattus* 4 u. 5 (RUF 1999) zeigen, laterad ein. Bei *Akodon* 2, *Mesocricetus*, *Acomys* und *Mus* erhebt sich auch am Frontoturbinale 2 dorsal und ventral ein Epiturbinale.

3.3.7 Recessus maxillaris, Glandula nasi lateralis und Glandula sinus maxillaris

VOIT (1909) unterteilt den Recessus lateralis ventral der Lamina horizontalis in die beiden Recessus laterales inferiores anterior und posterior s. maxillaris. Von REINBACH (1952) werden sie als Recessus maxillaris zusammengefaßt, da eine eindeutige Trennung der beiden Räume meist nicht möglich ist. Der Recessus glandularis der Pars anterior geht caudal homokontinuierlich in den Recessus maxillaris über, der bei allen bisher untersuchten Rodentia den caudalen Teil der Glandula nasi lateralis und die Glandula sinus maxillaris beherbergt (BROMAN 1921, SCHRENK 1989). Die Glandula nasi lateralis (STENO) wird ontogenetisch früh angelegt und besteht bei Rodentia aus mehreren Einheiten (BROMAN 1921). Der Ausführungsgang verläuft im Sulcus supraconchalis und mündet im Vestibulum nasi, wo das seröse Sekret dieser Drüse der Befeuchtung der Nasenschleimhaut und des Rhinarium dient (BROMAN 1921, SCHRENK 1989).

Peromyscus:

In Stadium 1 erstreckt sich der Recessus maxillaris bis unter den Vorderrand des Recessus frontoturbinialis. Die Lamina horizontalis ist medial noch blastematös, so dass noch keine vollständige Überdachung des Recessus maxillaris existiert (Abb. 14). Da die Crista semicircularis noch recht kurz ist, besteht die vordere mediale Wand des Recessus maxillaris bis zum Hiatus semilunaris größtenteils aus Schleimhaut. Der Recessus maxillaris endet caudal neben dem Vorderrand der Lamina transversalis posterior. Die Glandula sinus maxillaris ist noch nicht vorhanden (Abb. 14). Der Ductus glandulae nasi lateralis teilt sich auf Höhe des Hiatus semilunaris in wenige Drüsengänge auf, die hier blind enden. Der Ausführungsgang zieht am Boden des Recessus glandularis in den Sulcus supraconchalis und unter dem Nasoturbinale nach rostral (Abb. 12, 13a-b). Er mündet caudal des Ductus nasolacrimalis unter dem Tectum nasi und setzt sich noch ein Stück als ventral offene Rinne nach rostral fort. Sowohl medial am Atrioturbinale als auch rostral in der Seitenwand treten einzelne kurze Drüsengänge der rostralen Anteile der Glandula nasi lateralis auf (Abb. 12a-b, 13a).

In Stadium 2 wölbt der Recessus maxillaris die Pars lateralis als Prominentia anterior inferior hervor (Abb. 4, 5). In diesem Entwicklungsstadium beginnt der Recessus maxillaris rostral deutlich vor dem Recessus frontoturbinialis. Hier treten als Grenzstrukturen zwischen beiden Recessus ein kurzes Septum frontomaxillare und die rostrolaterale Crista der Lamina horizontalis auf (Abb. 22, 23). Den Boden und die Seitenwand des Recessus bildet der umgeschlagene Paries nasi, das Dach des hinteren Abschnitts die Lamina horizontalis (Abb. 5, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28). Medial wird der Recessus maxillaris vorne von der Crista semicircularis begrenzt, hinten von der Lamina horizontalis, die mit dem nach medial umgeschlagenen Paries nasi fusioniert, ventromedial vom Paries nasi (Abb. 5, 22, 23, 24, 28). Caudal wird der Recessus immer niedriger und schmaler, da die Lamina horizontalis ventrad abfällt und die Pars lateralis sich verengt (Abb. 5, 27, 28). Im caudalen Abschnitt des Recessus schiebt sich das Maxillare medial am Pariesumschlag vorbei und bildet so seine ventromediale Begrenzung (Abb. 25, 26, 27). Der Recessus maxillaris endet neben der Lamina transversalis posterior (Abb. 28). Unter dem Recessus maxillaris verläuft im Maxillare

und Praemaxillare der Nervus alveolaris superior anterior, ein Ast des Nervus infraorbitalis (Abb. 22, 23, 24, 25, 26, 27). Im Recessus maxillaris befinden sich zwei Drüsenkörper. Die Glandula sinus maxillaris beginnt rostral im Recessus maxillaris und erstreckt sich lateral unter der Lamina horizontalis und auch medial bis zum Ende des Recessus (Abb. 22, 23, 24, 25, 26, 27). Sie mündet mit zahlreichen Drüsengängen direkt in das Lumen des Recessus maxillaris (Abb. 24, 27). Die Glandula nasi lateralis liegt ventral und ventromedial im Recessus maxillaris und erreicht dessen Hinterende nicht (Abb. 22, 23, 24, 25, 26). Sie ist nun eine gut entwickelte Drüse und ragt rostral bis in den Recessus glandularis der Pars anterior (Abb. 22, 21a-b, 20a-b, 19a-b, 18b). Sie schiebt sich caudal über das Nasoturbinale und lateral an der Crista semicircularis vorbei nach vorne in den Recessus maxillaris (Abb. 22). Am Atrioturbinale treten nun ebenfalls vermehrt Drüsengänge auf, die sich hinter der Lamina transversalis anterior dem Drüsenkomplex der Seitenwand angliedert (Abb. 17a-b, 18a-b, 19a-b, 20a). Auch distal am Nasoturbinale treten kurze Gänge auf (Abb. 20a). Der Ductus glandulae nasi lateralis zieht unter das Tectum nasi und mündet etwas weiter vorne als im Stadium zuvor im Bereich des Processus anterior des Processus alaris superior (Abb. 18a-b, 17a-b, 16d). Der Mündungsbereich bildet eine Rinne in der Schleimhaut.

In Stadium 3 hat sich der Recessus maxillaris caudad ausgedehnt, so dass die hintere mediale Wand deutlich länger ist (Abb. 39). Der Nervus alveolaris superior anterior liegt direkt unter dem Recessus maxillaris in einem Sulcus des Maxillare (Abb. 37, 38). Die Glandula nasi lateralis und die Glandula sinus maxillaris haben sich stark ausgedehnt, liegen dicht beieinander und füllen die Schleimhaut des Recessus maxillaris bis auf die mediale Wand vollständig aus (Abb. 37, 38, 39). Die Glandula nasi lateralis erreicht dennoch nicht das Hinterende des Recessus; hier nimmt die Glandula sinus maxillaris ihren Platz ein und dehnt sich auch in die mediale Wand hinein aus. Die Glandula nasi lateralis hat sich weit über dem Nasoturbinale rostral ausgedehnt (Abb. 36). Auch die Drüsenanteile in der Pars anterior sind größer geworden (Abb. 35, 34a-b, 33b).

In Stadium 4 ist die Lamina horizontalis ossifiziert und der Paries nasi ist größtenteils resorbiert (Abb. 48, 49, 50, 51, 52). Der Recessus maxillaris beginnt weit rostral und wird medioventral, ventral und lateral vom Maxillare begrenzt. Im Bereich des Foramen infraorbitale ist die knöcherne Seitenwand unvollständig, so dass Musculus masseter medialis und Nervus infraorbitalis direkt der Nasenschleimhaut des Recessus maxillaris anliegen (Abb. 50, 51). Weiter caudal bildet das Maxillare die Seitenwand. Die Incisivenalveole hat sich stark nach hinten ausgedehnt, so dass sie den Recessus maxillaris nach dorsal abdrängt (Abb. 48, 49); sie endet caudal frei in der Nasenschleimhaut (Abb. 50). Die Lamina horizontalis hängt sehr steil ventromedial herab, wodurch der Recessus maxillaris einen sehr schmalen und fast senkrechten Raum bildet (Abb. 50, 51). Die verknöcherte Lamina horizontalis bildet nun alleine den medialen Abschluss, indem sie sich mit dem Maxillare verzahnt (Abb. 52). Der Recessus maxillaris endet noch weiter caudal neben der Lamina transversalis posterior als in den Stadien zuvor. Der Nervus alveolaris superior anterior verläuft aufgrund der Resorption des Paries nasi nun scheinbar auf dem Boden des Recessus maxillaris (Abb. 50, 51). Die beiden Drüsen sind noch größer geworden und füllen auch die mediale Wand zum größten Teil aus (Abb. 48, 49, 50, 51). Ein Teil der Glandula nasi lateralis befindet sich

über dem Hiatus semilunaris am distalen Ende der Crista semicircularis. Der Ductus glandulae nasi lateralis mündet weiter rostral als in den Stadien zuvor, nämlich im Bereich der Nasenöffnung.

Vergleich:

Lage und Form des Recessus maxillaris, der Glandulae nasi lateralis und sinus maxillaris sowie Verlauf des Ductus glandulae nasi lateralis stimmen bei den Myodonta und Geomyoidea weitgehend mit den Verhältnissen bei *Peromyscus* überein (eig. Beob., FAWCETT 1917, BROMAN 1921, ELOFF 1948, YOUSSEF 1966: Rec. maxillaris als Rec. supraconchalis bezeichnet, KADAM 1972/73, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 58, 59, 60, 62c, 63b, 64, 65, 68, 69, 71b, 72, 76, 77, 80a-b, 81a-b, 83a-b, 84a-b, 85, 87, 88a, 91b, 92a-b, 93).

Der Recessus maxillaris erstreckt sich bei fast allen hier untersuchten Arten weiter nach vorne als der Recessus frontoturbinalis (eig. Beob., RUF 1999). Bei *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Micromys*, *Lophuromys* und *Thomomys* hingegen sind beide Recessus vorne gleich lang; bei *Gerbillus* ist der Recessus frontoturbinalis rostral länger. Mit zunehmendem Alter stellt der Recessus maxillaris bei allen untersuchten Arten v.a. caudal einen steil zum Nasenseptum hin abfallenden Raum dar (Abb. 90). Der Recessus maxillaris endet bei einigen Arten lateral der Lamina transversalis posterior: *Rhipidomys*, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Gerbillus*, *Meriones*, *Apodemus sylvaticus* und *flavicollis*, *Rattus* 4 u. 5 (eig. Beob., RUF 1999), *Dipodomys*. Der Recessus maxillaris von *Microtus* und *Rhabdomys* endet mit einem langen zapfenförmigen Processus im Maxillare; bei *Cricetus* und *Mesocricetus* ist er caudal durch ein kurzes Septum zweigeteilt. Die Seitenwand des Recessus entwickelt bei *Rhabdomys* auf der Innenseite eine deutliche Crista. Bei den beiden untersuchten Geomyoidea treten von lateral durch den verdickten Paries nasi im Bereich des Recessus maxillaris Blutgefäße und Nerven ein.

Die mediale Wand des Recessus maxillaris besteht bei allen hier untersuchten Arten caudal des Hiatus semilunaris überwiegend aus Schleimhaut (Abb. 59, 94a). Bei *Jaculus* und den Geomyoidea liegt darin durch die Fusion von Lamina horizontalis und Pariesumschlag eine sehr lange, knorpelige Wand (Abb. 10, 86). Nahezu alle hier untersuchten Muroidea besitzen eine wesentlich kürzere, mediale Knorpel- bzw. Knochenwand (Abb. 79). Bei *Gerbillus* ist sie ebenfalls sehr lang, jedoch besteht eine durchgehende Fissur zwischen Lamina horizontalis und Paries nasi. Bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Mesocricetus* und *Mus* wird sie mit zunehmendem Alter länger, bei *Acomys* 2, *Rhipidomys*, den Arvicolinae, *Dendromus* und *Apodemus flavicollis* fehlt sie hingegen. Bei *Micromys* ist sie noch blastematös.

Die durch die Resorption des Paries nasi sowie die Ossifikation der Lamina horizontalis bedingten Verhältnisse der hier untersuchten Arten lassen sich mit denen von *Peromyscus* vergleichen: Bei allen Sigmodontinae, bei *Cricetus*, *Acomys* und *Mus* beginnt die Resorption des Paries nasi bereits vor der Geburt. Bei *Mesocricetus*, *Tatera* (KADAM 1972/73), *Dendromus* und *Rattus* (RUF 1999) treten Resorptionen erst postnatal

auf. Die rostrale Wand des Recessus maxillaris verknöchert mit zunehmendem Alter. Ansonsten wird der Paries nasi von rostral nach caudal fortschreitend durch das Maxillare ersetzt wobei im Bereich des Foramen infraorbitale eine Lücke in der Seitenwand persistiert (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972, RUF 1999).

Die Alveolen des Incisivus und des ersten Molaren verdrängen den Recessus maxillaris mit zunehmendem Alter nach dorsal. Die Incisivalveole endet bei *Mesocricetus* 4-6 und *Rattus* 5 (RUF 1999) frei in der Schleimhaut des Recessus maxillaris. Ist der Paries nasi am Boden vollständig resorbiert, kann wie bei *Mesocricetus* 5 u. 6, *Acomys* und *Rattus* 3-5 (RUF 1999) der Nervus alveolaris superior anterior scheinbar am Boden des Recessus maxillaris liegen.

Die Glandula sinus maxillaris fehlt *Sigmodon* 1 und *Micromys*; bei *Apodemus flavicollis* differenzieren sich erste Drüsengänge. HAUCK (1986) beschreibt bei *Phodopus* nur eine Glandula nasi lateralis; eigene Beobachtungen bestätigen jedoch das Vorhandensein einer Glandula sinus maxillaris mit typischer Verteilung. Bei *Rhipidomys*, *Phyllotis*, *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Lemmus*, *Microtus*, *Dendromus*, *Apodemus flavicollis*, *Acomys*, *Mus* 6 und *Meriones* wird am Hinterende des Recessus maxillaris ein Teil der Glandula sinus maxillaris mediad verlagert. Beide Drüsen werden mit zunehmendem Alter größer und füllen, wie bei *Peromyscus* beschrieben, den ganzen Recessus maxillaris bis in den Sulcus supraconchalis hinein aus (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 56a-b, 58, 88b, 89a-b). Für *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Otomys* (ELOFF 1948) werden keine Glandula sinus maxillaris erwähnt.

Bei einigen Arten expandieren die Drüsen in andere Bereiche: So dringt die Glandula sinus maxillaris von *Lophuromys*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus* 4 und *Jaculus* in den Recessus frontalis vor, bei *Jaculus* bis über die Lamina horizontalis (Abb. 86). Bei *Apodemus sylvaticus* schieben sich zusätzlich Drüsengänge der Glandula nasi lateralis dorsad vor und die Glandula sinus maxillaris liegt rostrolateral über dem Septum frontomaxillare. In Stadium 6 von *Mus* liegen Drüsengänge der Glandula nasi lateralis auch distal an der dorsalen Lamelle der Crista semicircularis. Einen detaillierten Überblick über die Histologie der Glandulae nasi lateralis und sinus maxillaris von *Mesocricetus* geben ADAMS & MCFARLAND (1972). BROMAN (1921) beschreibt eingehend alle Untereinheiten der Glandula nasi lateralis in der Pars anterior bei Vertretern der Glires (u.a. *Mus*).

Wie bei *Peromyscus* mündet der Ductus glandulae nasi lateralis der hier untersuchten Arten fast immer medial unter dem Tectum nasi am Hinterrand der Nasenöffnung, bei *Gerbillus* ausnahmsweise bereits über der Lamina transversalis anterior (eig. Beob., RUF 1999) (Abb. 66, 67, 74, 78). Bei *Thomomys* und *Mus* 6 hat sich die Mündung rostrad in die Nasenöffnung vorverlagert und befindet sich lateral unter dem Tectum nasi. Bei allen Arten und Stadien mit Ausnahme von *Lophuromys* mündet der Ductus glandulae nasi lateralis in einem Epithelschlitz (Abb. 67, 70b, 71a, 82c).

3.3.8 Recessus ethmoturbinalis und Ethmoturbinalia

Der Recessus ethmoidalis (REINBACH 1952) bzw. die Pars posterior (VOIT 1909) beherbergt die Ethmoturbinalia, die als Autapomorphie der Mammalia angesehen werden (KUHN 1971, STARCK 1979, ZELLER 1983, 1989). ZELLER (1989) postuliert für den Grundplan der Säuger drei Ethmoturbinalia. Bei Eutheria treten meist drei bis fünf Ethmoturbinalia in variabler Anordnung auf. In Abhängigkeit von Makro- und Mikrosmatie ist die Anzahl der Ethmoturbinalia sekundär vermehrt oder reduziert (STARCK 1979). Zwischen den Ethmoturbinalia können Interturbinalia auftreten, in älteren Ontogenesestadien auch Epiturbinalia (sekundäre Blätter) (PAULLI 1900, REINBACH 1952). Das Ethmoturbinale 1 ist bei fast allen Säugern rostral auf charakteristische Weise in zwei Lamellen, die Pars anterior und Pars posterior, aufgespalten (ZUCKERKANDL 1887, REINBACH 1952, 1955, KUHN 1971). Zur Definition der Pars libera und Pars obtecta sei auf die theoretische Einführung zum Cavum nasi verwiesen.

Peromyscus:

In Stadium 1 beginnt die noch blastematöse Pars anterior des Ethmoturbinale 1 rostral des Hiatus semilunaris. Auch die Pars posterior ist noch blastematös und erscheint als isoliertes Element (Abb. 14a). Das Ethmoturbinale 2 ist rostral noch blastematös, caudal aber bereits verknorpelt und nur hier mit dem Paries nasi fusioniert (Abb. 14b). Der Kontakt zur Lamina cribrosa erfolgt nur epithelial. Interturbinale und Ethmoturbinale 3 erheben sich als Schleimhautfalten.

Bis Stadium 2 sind alle Turbinalia verknorpelt. Den Boden des Recessus ethmoturbinalis bildet in der Pars lateralis die Lamina horizontalis, in der Pars posterior die Lamina transversalis posterior; das Dach bildet die Lamina cribrosa, die Seitenwand die Pars libera (Abb. 4, 5, 6, 25, 26, 27, 28, 29, 30). Der Recessus ethmoturbinalis liegt somit über dem Recessus maxillaris und schließt sich von medial und caudal an den Recessus frontoturbinalis an. Der Recessus ethmoidalis wird von drei Ethmoturbinalia und einem Interturbinale zwischen Ethmoturbinale 1 und 2 in kleinere Kompartimente unterteilt (Abb. 5, 6, 28, 29, 30). Zwischen Pars anterior und Pars posterior des Ethmoturbinale 1 befindet sich ein weiterer Recessus. Nur das Ethmoturbinalia 1 erreicht rostromedial den freien Rand der Lamina horizontalis (Abb. 5, 6, 25). Die Größe der Ethmoturbinalia, die schräg nach rostromedial in den Recessus hineinragen, nimmt von rostral nach caudal ab (Abb. 5, 6). Das Interturbinale ist am wenigsten weit entwickelt. Die Pars anterior des Ethmoturbinale 1 hat sich bis vor den Hiatus semilunaris ausgedehnt und schirmt diesen von medial ab (Abb. 22, 23, 24). Die Pars posterior ist nun vollständig mit dem restlichen Ethmoturbinale 1 fusioniert (Abb. 25, 26). Am Vorderrand der Lamina horizontalis befindet sich eine schräg verlaufende Crista, die in das Ethmoturbinale 1 übergeht (Abb. 5, 6, 24). Der Ansatzbereich des Ethmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa ist trichterförmig eingesenkt, verdickt und von zahlreichen Fila olfactoria perforiert (Abb. 26). Interturbinale und Ethmoturbinale 2 sind als Schleimhautfalten rostral verlängert. Der caudale Anteil des Interturbinale ist in der Schleimhaut der Seitenwand eingebettet (Abb. 28). Es erreicht die Lamina cribrosa nicht, sondern verstreicht direkt darunter am Planum antorbitale. Über der Lamina transversalis posterior tritt ventrolateral am Ethmoturbinale 2 ein niedriges, kurzes Epiturbinale auf, das caudodorsad zieht (Abb. 28, 29). Das Ethmoturbinale 3 geht über der Lamina transversalis posterior aus einer ventromedialen

Crista am Ethmoturbinale 2 hervor und sitzt dann dem Planum antorbitale auf (Abb. 5, 6, 28, 29, 30). Es knickt proximal nach dorsal ab (Abb. 30).

In Stadium 3 erkennt man deutlich differenzielle Wachstumsprozesse: der Processus anterior des Ethmoturbinale 1 beginnt weiter caudal erst auf Höhe des Hiatus semilunaris (Abb. 37). Rostral im Querschnitt noch rund, wird der Processus anterior caudad zunehmend hochoval bis länglich. Der mediale Rand der Lamina horizontalis reicht nun deutlich weiter nach ventral herunter (Abb. 38). Interturbinale und Ethmoturbinale 2 sind bis ganz nach vorne verknorpelt (Abb. 39). Das Ethmoturbinale 3 beginnt weit caudal des Recessus maxillaris und erst auf Höhe des Ansatzes des Ethmoturbinale 2 an der Lamina cribrosa (Abb. 40). Das Ethmoturbinale 3 ist distal keulenartig verdickt (Abb. 40).

Bis Stadium 4 sind alle Ethmoturbinalia und das Interturbinale verknöchert. Aufgrund differenzieller Wachstumsprozesse beginnt die Pars anterior des Ethmoturbinale 1 nun weit rostral in der Pars anterior medial des Nasoturbinale. Ihr Processus anterior ist eine vertikale Knochenlamelle (Abb. 48, 49). Kurz vor der Lamina horizontalis entsteht ventromedial am Processus anterior eine Crista, die die rostrale Verlängerung des medialen Randes der Lamina horizontalis darstellt. Die Crista am Vorderrand der Lamina horizontalis ist nun sehr prominent. Die Pars posterior des Ethmoturbinale 1 beginnt mit einem Processus anterior, der sich medial an der Lamina horizontalis vorbeischiebt und dorsal dicker als ventral ist (Abb. 50). Er wird rasch höher und höhlt sich hakenförmig aus. Es entsteht nach Fusion mit der Lamina horizontalis, deren medialen Rand die Pars posterior aber nicht erreicht, ein caudal blind endender prominenter Recessus zwischen beiden Teilen des Ethmoturbinale 1. Die trichterförmige Vertiefung am Ansatz des Ethmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa ist sehr ausgeprägt (Abb. 51). Unter dem Ethmoturbinale 1 beginnt das Ethmoturbinale 2 mit einem Processus anterior. Weiter caudal besitzt es lateral etwa in der Mitte ein Epiturbinale, das dorsocaudad am distalen Rand verdickt ist. Das Interturbinale beginnt etwas hinter dem Processus anterior des Ethmoturbinale 2, ist nach dorsal abgknickt und distal laterad eingerollt (Abb. 51). Beide Turbinalia liegen hier noch unter dem Ethmoturbinale 1, d.h. die Turbinalia sind spitztütenartig ineinander geschachtelt und stark in die Länge gezogen. Medial am Knick des Interturbinale erhebt sich ein Epiturbinale, das nach ventral auswächst und schnell wieder verstreicht. Vom Ethmoturbinale 2 wächst in diesem Bereich ein zweites Epiturbinale aus, das auf der lateralen Seite in der Mitte liegt und caudodorsad verläuft (Abb. 52). Gleichzeitig knickt das Ethmoturbinale 2 distal nach dorsal um bevor es in die Lamina cribrosa übergeht (Abb. 52). Das Interturbinale erreicht ebenfalls die Lamina cribrosa. Das Ethmoturbinale 3 hat sich unter dem Ethmoturbinale 2 nach vorne ausgedehnt und ist nun deutlich von diesem mit einem Processus anterior separiert. Dieser Fortsatz bleibt jedoch durch die umliegende Schleimhaut mit der Lamina transversalis posterior verbunden. Das Ethmoturbinale 3 sitzt der Lamina transversalis posterior zunächst nur auf und besitzt dorsolateral ein Epiturbinale, das hakenförmig laterad auswächst (Abb. 52). Weiter caudal erscheint das Ethmoturbinale 3 nur einfach zur Seite eingerollt zu sein (Abb. 53). Aus dem relativ schwachen ventromedialen Knick geht ein weiteres Epiturbinale hervor, das sich nach hinten deutlich verlängert und eine vertikale Lamelle bildet (Abb. 52, 53). Das Ethmoturbinale 3 verwächst am dorsalen Umschlagspunkt mit der Lamina cribrosa, weswegen man den lateralen Anteil wohl

weiterhin als Epiturbinale ansprechen kann. Letzteres verstreicht zuerst, bleibt aber epithelial noch eine gewisse Strecke erhalten. Das mediale Epiturbinale ragt caudal über das Ethmoturbinale 3 als Processus posterior hinaus.

Vergleich:

Der *Recessus ethmoturbinalis* sowie Lage und Anzahl der *Turbinalia* der Myodonta und Geomyoidea ist mit den für *Peromyscus* beschriebenen Verhältnissen vergleichbar (eig. Beob., FAWCETT 1917, YOUSSEF 1966, RAJTOVA 1972b, KADAM 1972/73, 1976, FRICK 1986, HAUCK 1987, RUF 1999). Untersuchungen an Adultschädeln von *Mesocricetus* (ADAMS & MCFARLAND 1972), *Microtus*, *Clethrionomys*, *Rattus* und *Mus* (PAULLI 1900) bestätigen die Anzahl der *Turbinalia* im *Recessus ethmoturbinalis* der hier untersuchten Myodonta. Das Ethmoturbinale 1 wird sehr früh in der Ontogenese vor allen anderen Ethmoturbinalia und als eins der ersten *Turbinalia* überhaupt angelegt, was bisher bei *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) und *Tatera* (KADAM 1972/73) beobachtet wurde. Bei *Tatera* entspricht die Reihenfolge der Entwicklung der Ethmoturbinalia ihrer Nummerierung (KADAM 1972/73). Bei einem 10 mm KL-Stadium von *Mesocricetus* (KADAM 1976) und den von ELOFF untersuchten Stadien von *Rhabdomys* (1951b) und *Otomys* (1948) treten nur zwei Ethmoturbinalia (Ethmoturbinale 1 und vermutlich 2) auf; dieser Umstand hängt wahrscheinlich mit dem geringen Alter dieser Stadien zusammen. Das Interturbinale fehlt altersbedingt den von RAJTOVA (1972b) und YOUSSEF (1966) untersuchten Stadien von *Mesocricetus* und *Rattus*. Bei *Micromys* ist es bereits als Schleimhautfalte angelegt. *Jaculus* fehlt das Interturbinale ebenfalls, was mit der Reduktion der Pars posterior der Nasenkapsel zusammenhängen könnte (Abb. 10). Die *Turbinalia* des *Recessus ethmoturbinalis* dehnen sich mit zunehmendem Alter in der sie umgebenden Schleimhaut aus und beginnen sich auch laterad einzurollen wie man z. B. bei *Sigmodon*, *Mesocricetus* und *Rattus* beobachten kann (eig. Beob., ADAMS & MCFARLAND 1972, RUF 1999). Die Ethmoturbinalia 2 und 3 und das Interturbinale sind meist distal kugelig verdickt bis kolbenförmig. In Spätstadien schieben sich die *Turbinalia* wie bei *Peromyscus* spitztütenförmig ineinander (eig. Beob., RUF 1999).

Die *Verknorpelung* der *Turbinalia* im *Recessus ethmoturbinalis* beginnt beim Ethmoturbinale 1, wobei dessen Processus anterior der Pars anterior wie bei *Sigmodon*, *Akodon*, *Apodemus flavicollis*, *Mus*, *Micromys*, *Gerbillus* zu beobachten zuletzt verknorpelt. Die hinteren *Turbinalia* verknorpeln in ihrer Reihenfolge später, wobei sich das Interturbinale meist als letztes entwickelt, jedoch schneller verknorpeln kann, wie man bei *Mesocricetus*, *Gerbillus*, *Apodemus flavicollis*, *Micromys*, *Rattus* (RUF 1999) und *Thomomys* beobachtet. Die *Turbinalia* verknorpeln von proximal nach distal. Bei *Mesocricetus* 1-5 treten basal am Ethmoturbinale 2 und 3 und Interturbinale zur Lamina horizontalis bzw. Paries nasi Knorpelgrenzen auf, die caudad in Fissuren übergehen, sich jedoch mit zunehmendem Alter schließen.

Die *Verknöcherung* erfolgt generell von rostral nach caudal, am Processus anterior der Pars anterior des Ethmoturbinale 1 von ventral nach dorsal, sonst überwiegend von distal nach proximal, so beobachtet bei *Sigmodon* 3 u. 4, *Cricetus*, *Mesocricetus* 3-6, *Dendromus*, *Acomys* 2, *Rattus* 4 u. 5 (RUF 1999) und *Mus* 4-6 (Abb.

57, 79). Bei *Rhipidomys* und *Phyllotis* tritt am Processus anterior der Pars anterior des Ethmoturbinale 1, bei *Auliscomys* zusätzlich auch distal an den übrigen Turbinalia bereits Blasenknorpel auf. In den älteren Entwicklungsstadien greift die Verknöcherung auch von der Lamina cribrosa auf die Ethmoturbinalia von dorsal her über wie z.B. bei *Acomys*.

Der Processus anterior der Pars anterior des Ethmoturbinale 1 erstreckt sich bei fast allen hier untersuchten Arten nicht über die Pars lateralis hinaus (Abb. 58). Bei wenigen Arten (Spätstadien von *Sigmodon*, *Acomys*, *Mus*, bei *Auliscomys*, *Microtus*, *Apodemus* und *Dipodomys*) schiebt er sich bis in die Pars anterior vor. Er schirmt den Hiatus semilunaris von medial her ab und bewirkt dadurch vermutlich eine Zweiteilung des Atemluftstroms in die lateral gelegenen Recessus (Abb. 58). Mit zunehmendem Alter wird der Processus anterior eine hohe S-förmig geschwungene Lamelle. Bei einigen Arten beginnt die Pars posterior des Ethmoturbinale 1 ebenfalls mit einem Processus anterior: *Sigmodon* 1 u. 2, *Akodon*, *Geoxus*, *Cricetus*, *Mesocricetus* 4-6 und alle Muridae mit Ausnahme von *Micromys*, *Rattus* 1-3 (RUF 1999) und *Lophuromys*; bei *Apodemus flavicollis* und *Thomomys* besteht dieser Fortsatz nur aus Schleimhaut. Stadium 1 von *Acomys* weist caudal an der Pars posterior des Ethmoturbinale 1 eine ventromediale Vorwölbung auf, die als sehr kurzer Processus posterior endet. Zwischen Pars anterior, Pars posterior und Lamina horizontalis der Myodonta und Geomyoidea befindet sich medial eine z.T. sehr tiefe Aushöhlung (eig. Beob., FAWCETT 1917, HAUCK 1987) (Abb. 10, 59, 94a). Zusätzlich entwickelt sich bei *Sigmodon*, *Phyllotis*, *Auliscomys*, *Mesocricetus*, *Microtus* und allen Muridae bis auf *Micromys* ein Recessus zwischen Pars posterior und Lamina horizontalis. Unter dem Ansatz des Ethmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa entsteht ventromedial eine deutliche Kante; v.a. in älteren Entwicklungsstadien kann diese als ventrale Lamelle verlängert sein (eig. Beob., Hauck 1987). Die trichterförmige Einstülpung am Ansatz des Ethmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa fehlt *Gerbillus*, *Jaculus* und *Thomomys*; bei *Apodemus flavicollis* und *Dipodomys* ist sie nur angedeutet.

Das Ethmoturbinale 2 beginnt bei *Sigmodon*, *Auliscomys*, *Microtus*, allen Muridae bis auf *Micromys*, *Rattus* 1 u. 3 (RUF 1999) und *Lophuromys* sowie bei *Jaculus* mit einem Processus anterior. In Stadium 6 von *Mus* ist der Processus anterior zweizipfelig.

Bei *Sigmodon* 2, *Acomys* und *Mus* 5 u. 6 beginnt das Interturbinale mit einem Processus anterior, wobei der von *Sigmodon* nur aus Schleimhaut besteht. Bei *Mus* 6 tritt nach der Fusion des Processus anterior mit der Lamina horizontalis dorsal ein zweiter Processus anterior auf. Im Gegensatz zu allen anderen hier untersuchten Arten beginnt das Interturbinale bei *Rhabdomys* rostral des Ethmoturbinale 2. Meist neigt sich das Interturbinale in älteren Stadien wie z.B. bei *Mesocricetus* aus Platzgründen nach lateral. Das Interturbinale fusioniert mit der Lamina cribrosa nur bei *Sigmodon* 2 u. 3, *Akodon* 2, *Mesocricetus* 5 u. 6, *Microtus*, *Mus* 4-6 und *Lophuromys*. Bei allen anderen hier untersuchten Arten und Stadien liegt es größtenteils in der Schleimhaut der Seitenwand eingebettet und verstreicht auch in dieser, so dass zwischen Interturbinale und Seitenwand ein Kompartiment fehlt.

Das Ethmoturbinale 3 beginnt kurz vor oder neben der Lamina transversalis posterior und besitzt nur bei *Auliscomys*, *Mus* 5 u. 6 und *Jaculus* einen Processus anterior; bei *Thomomys* beginnt das Ethmoturbinale 3 mit einem Schleimhautfortsatz (Abb. 10). In Stadium 4 von *Sigmodon* ist der Vorderrand des stark nach medial vorgewölbten Ethmoturbinale 3 auffallend konkav. Sein rostradorsaler Anteil wird durch den Durchtritt eines Nerven isoliert, wobei ein nach vorne ragender Fortsatz abgegliedert wird (Abb. 57).

Alle hier untersuchten Arten mit Ausnahme von *Micromys* und *Gerbillus* besitzen Epiriturbinalia an den Ethmoturbinalia. Bei *Mesocricetus* entwickeln sich die Epiriturbinalia erst sehr spät ab Stadium 4. Mit zunehmendem Alter werden die Epiriturbinalia prominenter und zahlreicher. Ethmoturbinale 2 und 3 ragen mediad in das Cavum nasi vor und knicken dorsad um. An diesem Knick entsteht ventromedial eine Crista, die später zu einem Epiriturbinale auswächst (eig. Beob., HAUCK 1987, RUF 1999) (Abb. 79). Das ventromediale Epiriturbinale des Ethmoturbinale 3 erstreckt sich oft als herabhängende Schleimhautfalte caudad. Zusätzlich entwickelt sich lateral an diesen Turbinalia und dem Interturbinale ein Epiriturbinale. Die schräg nach caudodorsal ziehenden Epiriturbinalia treten meist zuerst am Ethmoturbinale 2 und meist erst ventromedial auf. Am Ethmoturbinale 1 findet man innerhalb der untersuchten Gruppen nur selten Epiriturbinalia: ventrolateral an der Pars anterior bei *Acomys*, lateral an der Pars posterior bei *Rhipidomys* und *Akodon*, dorsomedial bei *Jaculus* sowie ventromedial an der Kante unterhalb des trichterförmigen Ansatzes bei *Cricetus*, *Mesocricetus*, *Dendromus*, *Apodemus sylvaticus* und *Mus* 6.

3.3.9 Nasenepithel

Die Nasenschleimhaut besteht aus verhorntem, respiratorischem und olfaktorischem Epithel. Letzteres ist deutlich dicker und mit Bowmanschen Drüsen durchsetzt (BROMAN 1921).

Peromyscus:

In Stadium 1 lässt sich noch keine Verhornung im Bereich des Vestibulum nasi oder am Nasenboden erkennen. Der ganze vordere Bereich der Pars anterior, sowie der Nasenboden sind mit respiratorischem Epithel ausgekleidet. Das olfaktorische Epithel beginnt caudal der Lamina transversalis anterior unter dem Tectum nasi und medial auf dem Nasoturbinale. In der Pars lateralis bildet die Crista semicircularis zunächst die laterale Begrenzung für das olfaktorische Epithel. In der caudalen Nasenhälfte bedeckt das olfaktorische Epithel etwa die dorsalen Zweidrittel sämtlicher Turbinalia und des Septum nasi. Nur der untere Abschnitt des Septum nasi, der Nasenboden, der Recessus maxillaris, die Lamina horizontalis zwischen den Turbinalia, die Lamina transversalis posterior und die Unterseite des Ethmoturbinale 1 sind mit respiratorischem Epithel ausgekleidet.

In Stadium 2 ist das Vestibulum nasi bis zum Vorderrand der Lamina transversalis anterior vollständig mit verhorntem Epithel ausgekleidet. Der verhornte Bereich endet am Nasenboden knapp hinter der Zona annularis. Über der Lamina transversalis anterior wird das verhornte Epithel von dorsal her sehr rasch durch respiratorisches Epithel ersetzt. Das olfaktorische Epithel bedeckt über der Lamina transversalis posterior das ganze Septum nasi und erstreckt sich in der Cupula nasi posterior auch am Nasenboden.

In Stadium 3 erstreckt sich das verhornte Epithel am Nasenboden bis zum Ductus nasopalatinus und kleidet diesen vollständig aus. Das olfaktorische Epithel dehnt sich zwischen den Ethmoturbinalia ventrad auf die Lamina horizontalis aus.

Bis Stadium 4 dehnt es sich das olfaktorische Epithel unter dem Nasendach bis vor die Lamina transversalis anterior aus.

Vergleich:

Bei allen untersuchten Arten findet man grundsätzlich die gleiche Verteilung der Epitheltypen wie bei *Peromyscus* (eig. Beob., FAWCETT 1917, YOUSSEF 1966, RUF 1999). Der Grad der Verhornung im Vestibulum nasi und am Nasenboden hängt vom Alter ab und nimmt, wie z.B. bei *Akodon*, *Mesocricetus* und *Mus* beobachtet werden kann, mit fortschreitendem Alter deutlich zu. Bei *Rattus* (eig. Beob., YOUSSEF 1966, WÖHRMANN-REPENNING 1980, 1982), *Mus* (WÖHRMANN-REPENNING 1982) und *Phodopus* (eig. Beob., HAUCK 1987) sind der Ductus nasopalatinus wie auch der Ductus vomeronasalis und die paraseptalen Furchen mit dünnem, keratinisiertem Plattenepithel ausgekleidet. Bei *Dipodomys* ist deutlich zu erkennen, dass das Epithel der basalen Schleimhautrinne verhornt ist. Bei *Cricetus*, *Apodemus sylvaticus*, *Lophuromys* und *Gerbillus* sind die Grenzen zwischen respiratorischem und olfaktorischem Epithel im Vergleich zu *Peromyscus* deutlich caudad verschoben, bei *Thomomys* hingegen rostrad. Bei *Mesocricetus*, *Phodopus*, *Lemmus*, *Microtus*, *Acomys*, *Mus* und *Lophuromys* ist der dorsale Schenkel des Nasoturbinale im Gegensatz zum Hinterende des Nasoturbinale mit olfaktorischem Epithel bedeckt. Bei *Akodon* erstreckt sich das olfaktorische Epithel im Recessus frontoturbinialis bis auf das vor dem Frontoturbinale 1 gelegene Turbinale. Detaillierte Angaben über die Epitheltypen und Histologie der Nasenschleimhaut von *Mesocricetus* und *Rattus* finden sich bei ADAMS & MCFARLAND (1972) sowie VIDIC et al. (1972).

4 Diskussion der morphogenetischen Befunde an der Regio ethmoidalis

In diesem Teil der Arbeit werden die im vorhergehenden Kapitel erarbeiteten Befunde an der Regio ethmoidalis für die Grundplanrekonstruktion der Myodonta und ihrer Teilgruppen, sowie der Geomyoidea, Rodentia und Glires herangezogen. Dabei wird in taxonomisch aufsteigender Reihenfolge vom Grundplan der Euarchontoglires, Glires und Rodentia ausgehend diskutiert. Wie eingangs erwähnt, sollen die phylogenetischen Hypothesen von MURPHY et al. (2001a), HUCHON et al. (2002), ADKINS et al. (2003) und DEBRY (2003) dieser Diskussion als Argumentationsschema zu Grunde liegen (Abb. 1). Um eine einfache Übersicht über die zu diskutierenden Strukturen zu ermöglichen, werden diese am Anfang eines Absatzes gesperrt geschrieben.

4.1 Äußere Nasenkapsel

4.1.1 Cupula nasi anterior

Als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Euarchontoglires gilt eine wohlentwickelte Cupula nasi anterior, mit rostrad weitgehend geschlossenen Cupulae (BROOM 1915, TOEPLITZ 1920, STURM 1936, SPATZ 1964, STARCK 1967, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986). Bei *Tupaia* differenzieren sich die Cupulae erst mit zunehmendem Alter zu einer rostral geschlossenen Cupula nasi anterior (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987). Im Grundplan der Glires und Rodentia soll die vordere Nasenkuppel ebenfalls gut entwickelt und nach rostral hin abgeschlossen sein, so dass eine breite Area internarica existiert und die Nasenöffnungen eher nach lateral orientiert sind (MESS 1997, FRAHNERT 1998, contra: YOUSSEF 1966). Den bisher untersuchten Lagomorpha fehlen die ventralen Anteile der Cupula nasi anterior, d.h. diese ist deutlich reduziert und ein rostraler Abschluss fehlt (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, INSOM et al. 1990, MESS 1999b), was nach FRAHNERT (1998) und MESS (1999b) als vom Grundplan der Glires abgeleitet zu bewerten ist. MESS (1997) weist darauf hin, dass die Beschreibung von mäßig entwickelten Cartilagine cupulares innerhalb der Glires möglicherweise auf den meist unreifen Zustand der untersuchten Entwicklungsstadien (i.d.R. Nesthocker) zurückzuführen sei und dass bei den von ihr untersuchten Nagern (v.a. Caviomorpha) eine postnatale Differenzierung der Cupula nasi anterior auftritt. Eine mit zunehmendem Alter fortschreitende Differenzierung der vorderen Nasenkuppel beobachtet man auch bei den Gliridae (KLINGLER 2003). Die beiden untersuchten Geomyoidea besitzen prominent rostrad abgeschlossene Cupulae nasi anteriores und spiegeln schon in einem recht jungen Entwicklungsstadium wie z.B. *Sciurus* (FRAHNERT 1998) den Grundplan der Rodentia wider. *Jaculus* besitzt keinen rostralen Abschluss der Cupula nasi anterior, wobei diese starke Reduzierung ein abgeleitetes Merkmal dieser Gattung darstellt. Weitere Untersuchungen sind hier von Nöten, um Aussagen über den Grundplan der Dipodoidea treffen zu können. Da die meisten Cricetinen und Sigmodontinen einen mehr oder weniger deutlichen rostralen Abschluss der Nasenkapsel mit einer breiten Area internarica besitzen, muss für den Grundplan der Muroidea wie auch der Myodonta eine gut entwickelte und rostral weitgehend geschlossene Cartilago cupularis angenommen

werden. *Phodopus* und die untersuchten Stadien der übrigen Sigmodontinae ohne rostralen Abschluss sind entweder noch zu jung oder weisen den abgeleiteten Merkmalszustand auf. Bei *Peromyscus* und *Akodon* dehnt sich die mediale Lamelle der Cartilago cupularis mit zunehmendem Alter laterad aus, bei *Mesocricetus* tritt allerdings der umgekehrte Fall ein: die jüngeren Stadien haben eine deutlich geschlossener Nasenkuppel als die älteren. Diese Reduktion stellt somit ein abgeleitetes Merkmal dar. Alle bisher untersuchten Arvicolinae, Gerbillidae und Muridae besitzen keinen deutlichen, rostralen Abschluss der vorderen Nasenkapsel. Die rostral geschlossene Cupula nasi anterior von dem von FRICK (1986: Abb. 7) beschriebenen 11 mm SSL-Stadium von *Mus* ist auf die abnormen Auswüchse der beiden Processus zurückzuführen und sollte daher hier nicht in die Auswertung miteinbezogen werden. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine individuelle Merkmalsausbildung. Bei einem Adultus von *Rattus* tritt ein rostraler Abschluss jedoch auf (MESS 1997). Entweder handelt es sich hierbei um eine Ausnahme und zum Grundplan der Murinae gehört kein rostraler Abschluss oder, was aufgrund der allgemeinen Merkmalslage wahrscheinlicher ist, die Differenzierung der Cupulae ist innerhalb dieser Gruppe zeitlich stark verzögert. Für die Arvicolinae, Gerbillinae, Acomyinae und Dendromurinae kann noch keine endgültige Grundplanrekonstruktion erfolgen, da die Untersuchung älterer Entwicklungsstadien noch aussteht. Perinatalen Stadien dieser Unterfamilien fehlt jedenfalls ein rostraler Abschluss der Nasenkapsel.

Die Cupula nasi anterior wird bei Monotremata früh, bei den meisten Eutheria hingegen spät in der Ontogenese von den dahinter liegenden Bereichen des Tectum nasi und Paries nasi abgegliedert (FRICK 1954, KUHN 1971, MAIER 1980). Auch bei *Oryctolagus* (MESS 1999b), *Peromyscus*, *Sigmodon*, *Mus*, *Rattus* (eig. Beob., RUF 1999) u.a. konnte eine allmähliche Abgliederung der Cupula nasi anterior im Laufe der Ontogenese durch Resorption des Paries nasi und Tectum nasi beobachtet werden.

Zum Grundplan der Euarchontoglires gehört ein prominenter Processus cupularis wie er bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983), *Daubentonia* (MAIER 1991: Abb. 1), *Galago* (WARICH 1986) und *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) auftritt. MESS (1997) und KLINGLER (2003) nehmen für den Grundplan der Glires einen wenig differenzierten, FRAHNERT (1998) hingegen einen deutlich differenzierten Processus cupularis an. Als Autapomorphie gegenüber dem Grundplan der Glires ist das Fehlen des Processus cupularis bei den Lagomorpha zu bewerten (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998, MESS 1999b). Bei *Aplodontia* und *Sciurus* ist der Processus cupularis vorhanden, allerdings durch die breiten Cupulae der Nasenkapsel „maskiert“ (FRAHNERT 1998). FAWCETT (1923) dokumentiert bei *Xerus* einen deutlichen Processus cupularis, benennt ihn als „inferior cupular process“ und beschriftet ihn fälschlicherweise als Processus lateralis ventralis. Den Gliridae fehlt der Processus cupularis gänzlich, was eine Autapomorphie dieser Nagerfamilie darstellt (KLINGLER 2003). Bei *Pedetes*, *Anomalurus* (SCHRENK 1989) und den meisten Hystricognathi (ZIMMERMANN 1976, DIERBACH 1985, DA SILVA NETO 1996, 2000, MESS 1997, 1999a, BECK 1997, STROBEL 1997) ist der Processus cupularis deutlich ausgeprägt. *Castor* besitzt entgegen der Beschreibung nach Abb. A-12 einen prominenten Processus cupularis (FRAHNERT 1998). Der Processus

cupularis der bisher untersuchten Muroidea und Geomyoidea ist am ehesten mit dem der Sciuridae vergleichbar: vorhanden, aber „maskiert“. *Rhodomys* bildet mit deutlich entwickelten Processus cupulares eine Ausnahme. Da *Rhodomys* aber in keinem Fall die Schwestergruppe zu allen übrigen Muroidea darstellt, handelt es sich dabei nicht um den Grundplanzustand dieser Gruppe. Ob diese Merkmalsausprägung einen Atavismus oder eine sekundäre Entwicklung darstellt, kann hier nicht entschieden werden. *Gerbillus*, *Meriones* und *Jaculus* sind in Bezug auf das eindeutige Fehlen des Processus cupularis in jedem Fall vom Grundplan der Rodentia, erstere vom Grundplan der Muroidea abgeleitet. Die ventrale Verlängerung des Septum nasi mit gleichzeitiger Reduktion der Processus laterales ventrales kann kein Grundplanmerkmal der Myodonta bzw. Muroidea sein. In diesem Fall müssten bei allen anderen Teilgruppen der Muroidea die Processus laterales ventrales sekundär und konvergent entstanden sein, was nicht anzunehmen ist, oder die Gerbillidae wären die Schwestergruppe aller übrigen Muroidea, was nach neueren Erkenntnissen ausgeschlossen werden kann (u.a. MARTIN et al. 2000). Bei den beiden hier untersuchten Vertretern der Gerbillidae steht die Reduktion des Processus cupularis möglicherweise in Zusammenhang mit der ventralen Verlängerung des Septum nasi bzw. der starken Rückbildung des Processus lateralis ventralis und stellt eine Autapomorphie dieser Familie dar. Der Grundplan der Myodonta lässt sich mit den vorliegenden Daten nicht rekonstruieren. Je nach Interpretation des Nagergrundplans würden nach MESS und KLINGLER die Muroidea und Geomyoidea in Bezug auf dieses Merkmal einen plesiomorphen, nach FRAHNERT einen abgeleiteten Zustand repräsentieren. Nach dem Parsimonie-Prinzip sind beide Zustände im Grundplan möglich. Nach ADKINS et al. (2002) und HUCHON et al (2002) soll jedoch der Grundplanrekonstruktion von FRAHNERT (1998) der Vorzug gegeben werden. Im Grundplan der Rodentia findet man die plesiomorphe Merkmalsausprägung eines prominenten Processus cupularis. Dieser wurde innerhalb der Rodentia bei den Gliriden, *Jaculus* und den Gerbilliden unabhängig voneinander reduziert. Die „Maskierung“ bei *Aplodontia* und den Sciuriden ist eine Synapomorphie dieser beiden Taxa und konvergent zu der der Muroidea und Geomyoidea entstanden. Innerhalb der „sciuromorphen“ und glirimorphen Entwicklungslinie trat die Reduktion des Processus cupularis schon sehr frühzeitig auf. Da sowohl *Pedetes*, *Anomalurus*, *Castor* als auch die Hytricornathi im Grundplan deutliche Processus cupulares besitzen, finden in den Entwicklungslinien der myomorphen, castorimorphen und hytricornathen Rodentia deren Reduktionen mehrfach konvergent erst auf niedrigerem Taxonniveau statt.

Ein Bezug der Processus cupulares zu Fasern der mimischen Muskulatur wie von MESS (1997) und FRAHNERT (1998) beschrieben, konnte in Abhängigkeit vom Alter und der Qualität des Materials vereinzelt beobachtet werden. Eine systematische Auswertung ist jedoch nur möglich, wenn ausgewachsene Tiere mit deutlich differenzierter Muskulatur in die Studie miteinbezogen werden.

Der Processus an der Cartilago cupularis wie man ihn bei *Jaculus*, den Sigmodontinae und *Mus* findet, ist weder von einem der Außengruppenvertreter (SPATZ 1964, ZELLER 1983, WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993, MIELENZ 1994), noch – mit Ausnahme von *Kerodon* (DA SILVA NETO 1996, 2000) – von einem anderen Vertreter der Glires außerhalb der Myodonta bekannt (u.a. VOIT 1909, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Bei *Kerodon* tritt ein vergleichbarer Fortsatz

dorsal an der medialen Lamelle der Cartilago cupularis wie bei den Sigmodontinae auf; DA SILVA NETO (1996, 2000) deutet diesen Processus als Rest der ursprünglichen Vorderwand der Cupula nasi anterior und bewertet ihn als Autapomorphie dieser Gattung.

Als apomorphes Merkmal der Sigmodontinae gilt ein Processus, der etwa in der Mitte der medialen Lamelle der Cartilago cupularis entspringt. *Mus* besitzt einen dorsalen und einen ventralen Processus, wobei anzunehmen ist, dass es sich hierbei um eine individuelle Fehlbildung handelt, da eine solche Merkmalsausprägung von keinem anderen Entwicklungsstadium von *Mus* bekannt ist (eig. Beob., FRICK 1986). *Jaculus* besitzt ebenfalls als konvergent abgeleitetes Merkmal einen Fortsatz dorsolateral an der Cartilago cupularis. Keiner dieser Fortsätze kann mit dem Processus cupularis homologisiert werden, da sie wesentlich weiter rostradorsal an der Cartilago cupularis entspringen und damit keinen Bezug zum Nasenboden aufweisen.

Einen deutlich entwickelter *Processus lateralis ventralis*, der in die Lamina transversalis anterior übergeht, findet man bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Daubentonia* (MAIER 1991) und *Cynocephalus* (MIELENZ 1994). Im Grundplan der Glires und Rodentia tritt der für die Außengruppenvertreter beschriebene Zustand demnach als plesiomorphes Merkmal auf (MESS 1997, 1999a,b, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Den *Lagomorpha* fehlt der *Processus lateralis ventralis* sekundär (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990, MESS 1999b). Das Fehlen des *Processus lateralis ventralis* bei *Ctenodactylus*, *Pedetes* und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) ist ein jeweils vom Grundplan konvergent abgeleiteter Zustand. Die Besonderheiten des *Processus lateralis ventralis*, damit assoziierte mimische Muskulatur und der Kontaktverlust zur Lamina transversalis anterior innerhalb der Hystricognathi werden bei MESS (1997, 1999a) ausführlich diskutiert.

Sowohl die Geomyoidea als auch die Muroidea entsprechen mit einem prominenten *Processus lateralis ventralis* dem Grundplan der Rodentia. Die starke ventrale Verlängerung des Septum nasi bzw. Orientierung der *Processus laterales ventrales* nach ventral bei den hier untersuchten Gerbilliden ist eine autapomorphe Merkmalsausprägung. *Tatera* besitzt laut KADAM (1972/73) ventrolateral abstehende *Processus laterales ventrales*. Die Ventralansichten (Fig. 12, 16, 36) der 9 mm, 10 mm und 15 mm KL-Stadien zeigen jedoch eine deutliche Verschmälerung dieser Region im Gegensatz zu den jüngsten Stadien und weisen auf eine Reduktion der *Processus laterales ventrales* hin. Die Merkmalsausprägung wie sie für *Gerbillus* und *Meriones* beschrieben wird, ist entweder ein abgeleitetes Grundplanmerkmal oder innerhalb der Gerbillidae ein apomorphes Merkmal, da nach DUCROZ et al. (2001) *Tatera* die Schwestergruppe zu den beiden anderen hier untersuchten Genera darstellt. Der Merkmalszustand von *Tatera* bleibt zu klären; eine Entwicklungsverzögerung dieses Merkmals kann nicht ausgeschlossen werden. Die reduzierten *Processus laterales ventrales* von *Jaculus* sind als vom Grundplan der Myodonta abgeleitete Merkmalsausprägung aufzufassen. Obwohl *Pedetes* und *Anomalurus*, die nach HUCHON et al. (2002) und ADKINS et al. (2003) jeweils als Schwestergruppe der Myodonta in Betracht kommen, ebenfalls ein *Processus lateralis* fehlt, muss jedoch von einer mehrfach konvergenten Reduktion ausgegangen werden, da ansonsten die *Processus laterales ventrales* der Muroidea als Neuerwerb anzusehen

wären. Untersuchungen an weiteren Vertretern der Dipodoiden können diesen Sachverhalt klären helfen.

Vor der Lamina transversalis anterior tritt bei den Gliriden (KLINGLER 2003) konvergent zu den Geomyoidea und Myodonta eine auffällige, in ihrer Form recht variable Anschwellung und Verbreiterung der Processus laterales ventrales auf. Da *Castor* (FRAHNERT 1998) bezüglich der Lamina transversalis anterior einen speziellen, abgeleiteten Zustand aufweist, könnte es sich bei diesem Merkmal um eine Synapomorphie der Geomyoidea und Myodonta handeln, die das vorliegende Argumentationschema nach ADKINS et al. (2003) stützen würde.

Eine rostrale Abgliederungsfurche zwischen Cupula nasi anterior und Tectum nasi und Paries nasi fehlt *Tupaia* (ZELLER 1983). Innerhalb der Glires fehlt die Abgliederungsfurche ebenfalls den Lagomorpha (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, INSOM et al. 1990, MESS 1999b), *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998). FRAHNERT (1998) nimmt daher an, dass im Grundplan der Glires und auch der Rodentia eine solche Abgliederungsfurche nicht existiert. KLINGLER (2003) geht auf eine mögliche Abgliederungsfurche bei den von ihr untersuchten Gliridae nicht ein, Abb. 6 lässt bei *Eliomys*, *Glis* und *Graphiurus* allerdings auf das Vorhandensein einer solchen Furche schließen. *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon* (MESS 1997), *Ctenomys* (MESS 1994) und *Galea* (DA SILVA NETO 1996, 2000) besitzen hingegen eine deutlich entwickelte Abgliederungsfurche, die daher in den Grundplan der Ctenohystrica gestellt werden sollte. Nach FRAHNERT (1998) wäre diese Merkmalsausprägung als abgeleitet anzusehen. Zum Grundplan der Myodonta und Geomyoidea gehört ebenfalls eine rostrale Abgliederungsfurche. Nach dieser Merkmalsverteilung ist die sparsamste Annahme, dass eine rostrale Abgliederungsfurche als abgeleitetes Merkmal zum Grundplan der Rodentia gehört und bei *Aplodontia*, den Sciuriden und konvergent bei *Castor* verloren gegangen ist. Die Myodonta repräsentieren somit den Grundplan der Rodentia.

Bei allen untersuchten Gliriden tritt am Dach der rostralen Nasenkuppel ein Schleimhaut-Turbinale auf, das caudolaterad verläuft (KLINGLER 2003). Bei *Aplodontia* treten im Bereich der Apertura nasi externa ebenfalls zwei Schleimhautfalten unter dem Tectum nasi auf, bei *Sciurus* eine caudoventrad an der Seitenwand entlang laufende Falte (FRAHNERT 1998: Abb. A-30, A-39, A-40, A-63). Diese Schleimhautfalten sind mit denen der Myodonta und Geomyoidea vergleichbar, lassen sich jedoch aufgrund der fehlenden Deskription nicht eindeutig einer wie oben beschriebenen vorderen oder hinteren Falte zuordnen. Innerhalb der bisher untersuchten Geomyoidea tritt bei *Dipodomys* nur die hintere, bei *Thomomys* hingegen beide Schleimhautfalten auf. *Jaculus* besitzt nur die hintere Schleimhautfalte. Bemerkenswert ist das Auftreten einer vorderen und hinteren Schleimhautfalte mit konstanten Lageverhältnissen innerhalb der Muroidea. Somit kann für den Grundplan der Myodonta und als gemeinsames Merkmal mit den Geomyoidea eine hintere Schleimhautfalte, die den Ductus glandulae nasi lateralis begrenzt, angenommen werden. Zum Grundplan der Muroidea gehört noch eine zweite vordere Falte, die unter der vorderen Abgliederungsfurche verläuft. Da bei *Thomomys* eine Falte mit gleichem Verlauf existiert, ist anzunehmen, dass der Grundplan der Muroidea und damit auch der Grundplan der Myodonta mit dem der Geomyoidea

übereinstimmt. *Dipodomys* und *Jaculus* wären bezüglich der fehlenden vorderen Falte abgeleitet. Alle bisher untersuchten Unterfamilien der Muroidea verhalten sich bezüglich der beiden Schleimhautfalten plesiomorph. Dies gilt auch für die Cricetinae; obwohl *Mesocricetus* und *Phodopus* die hintere Schleimhautfalte fehlt, sind für den Grundplan dieser Unterfamilie zwei Falten anzunehmen, da diese bei *Cricetus* auftreten. Innerhalb der Murinae fehlen einigen Spezies ebenfalls die vordere oder hintere Schleimhautfalte, für den Grundplan dieser Unterfamilie ist jedoch der plesiomorphe Merkmalszustand anzunehmen. Da *Acomys* nur die vordere Schleimhautfalte besitzt, ist für den Grundplan der Acomyinae als autapomorphes Merkmal das Fehlen derselben anzunehmen. Entweder handelt es sich bei diesen Schleimhautfalten um ein Grundplanmerkmal der Rodentia oder es kommt mindestens zwei Mal eine konvergente Entstehung in Frage. Da jedoch die Beschreibung dieses Sachverhaltes innerhalb der übrigen bisher untersuchten Rodentia nicht vorliegt, bleibt eine phylogenetisch-systematische Auswertung an dieser schwierig. Die vordere und hintere Schleimhautfalte der Myodonta und Geomyoidea könnte eine Synapomorphie dieser beiden Nagergruppen sein.

4.1.2 Processus alaris superior

Die hier vorgeschlagene **N o m e n k l a t u r** ergänzt die bisher verwendeten Begriffe von FRAHNERT (1998) u.a.: Die Ala processus alaris superior einschließlich Processus anterior und posterior entspricht der rostralen plus caudalen Komponente. Die Befestigungsspanne wird hier als Radix processus alaris superior bezeichnet.

Ein deutlich ausgeprägter **P r o c e s s u s a l a r i s s u p e r i o r** gilt als plesiomorphes Merkmal der Theria (DE BEER 1937, KUHN 1971). *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Daubentonia* (MAIER 1991), *Galago* (WARICH 1986), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) und *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) besitzen einen prominenten, schaufelförmigen und lateral konvexen Processus alaris superior, der sich von seinem Ansatz ventrolateral am Paries nasi nur nach rostral und vor allem dorsal erstreckt. Diese Merkmalsausprägungen gehören demnach zum Grundplan der Euarchontoglires. Zum Grundplan der Glires und Rodentia gehört hingegen ein prominenter, in rostrocaudaler Richtung ausgedehnter und nicht weit nach dorsal und caudal reichender Processus alaris superior (MESS 1997, FRAHNERT 1998). Es scheint, als sei der Processus alaris superior mit seiner Ala aus einer dorsoventralen Stellung in eine rostrocaudale gekippt. Bereits KADAM (1972/73) homologisierte den Processus posterior von *Tatera* mit dem „ventral process“ von *Loris* (RAMASWAMI 1958). Bei *Oryctolagus* (VOIT 1909, DE BEER & WOODGER 1930, FRICK & HECKMANN 1955) ist der Processus alaris superior rudimentär, die fortgeschrittenen Entwicklungsstadien von *Ochotona* (INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998) und *Lepus* (ELOFF 1950) weisen hingegen einen rostrocaudal ausgerichteten Processus alaris superior auf. Bei *Sciurus* (FRAHNERT 1998), den Gliriden (KLINGLER 2003) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989, MESS 1997) ist der Processus alaris superior besonders prominent, während er bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und vor allem bei den Hystricognathi (RAJTOVA 1972a, ZIMMERMANN 1976, DIERBACH 1985, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996, 2000, STROBEL 1997) ein mehr oder weniger stark

reduzierter, schlanker Knorpelstab ist. Bei *Ctenodactylus* ist der Processus alaris superior bis auf seinen Ansatz am Paries nasi stark reduziert (SCHRENK 1989). *Castor* besitzt während der perinatalen Ontogenese einen gut entwickelten Processus alaris superior; der Adultstadien jedoch fehlt (FRAHNERT 1998). *Aconaemys*, *Ctenomys* (MESS 1994, 1997), *Myocastor* (BECK 1997) und *Galea musteloides* (DA SILVA NETO 1996, 2000) fehlt er ganz. Der lange Processus posterior der Gliriden mit Insertion mimischer Muskulatur stellt ein apomorphes Merkmal dieser Familie dar (KLINGLER 2003). Die bisher untersuchten Geomyoidea und Myodonta besitzen einen deutlich entwickelten Processus alaris superior, der den äußeren Nasengang stützt. Bei den Geomyoidea und bei *Jaculus* erinnern die Strukturverhältnisse des Processus alaris superior generell an *Sciurus*. Somit gehören zum Grundplan der Geomyoidea und Myodonta die Grundplanverhältnisse der Rodentia. Die Muroidea sind allerdings im Bereich des Processus posterior abgeleitet. Zum Grundplan der Rodentia gehört ein *Processus posterior*, da sowohl bei *Sciurus* (FRAHNERT 1989) als auch bei den Gliridae (KLINGLER 2003), den Geomyoidea und *Jaculus* nur ein Fortsatz auftritt. Allerdings lässt sich nicht festlegen, ob zum Grundplan ein dorsaler oder ein ventraler Processus gehört, da die Gliriden und *Thomomys* einen ventralen, *Jaculus* und *Dipodomys* einen dorsalen besitzen und über *Sciurus* keine genauen Angaben vorliegen. Da zu einem Processus posterior bei den Lagomorpha ebenfalls genauen Angaben fehlen, ist nicht eindeutig zu klären, ob es sich bei dem Processus posterior der Rodentia um ein abgeleitetes oder ein plesiomorphes Merkmal handelt. Vom Grundplan der Rodentia abgeleitet sind jedoch die Cricetinae und Sigmodontinae, bei denen zwei Processus auftreten. Obwohl innerhalb der untersuchten Arvicolinae nur *Lemmus* zwei Processus posteriores besitzt, sollen für den Grundplan dieser Unterfamilie ebenfalls zwei Processus posteriores angenommen werden. Damit sind in den Grundplan der Muroidea und der Cricetidae als abgeleitetes Merkmal zwei Processus posteriores des Processus alaris superior zu stellen. Die Gerbilliden besitzen nur einen ventralen Processus posterior, der zumindest bei *Gerbillus* und *Meriones* eine caudale Verlängerung des ventralen Hakens am Processus anterior der Ala darstellt, was wiederum ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe ist. Innerhalb der Muridae tritt mit Ausnahme eines einzelnen Stadiums von *Mus* nur ein Processus posterior auf. Obwohl diese Merkmalsverteilung eigentlich ein plesiomorpher Zustand ist, handelt es sich in diesem Fall jedoch um ein abgeleitetes Merkmal: Aufgrund der heterogenen Verteilung von dorsalen und ventralen Fortsätzen ist eine Grundplanrekonstruktion diesbezüglich schwierig. Die Acomyinae besitzen im Grundplan einen dorsalen, die Dendromurinae einen ventralen Processus posterior. Der Grundplan der Murinae lässt sich derzeit nicht rekonstruieren, da beide Merkmalsverteilungen auftreten. Möglicherweise muss für den Grundplan der Muridae ebenfalls zwei Processus posteriores angenommen werden, die innerhalb der Teilgruppen unterschiedlich reduziert werden.

Die lamellenförmige Überdachung des Processus anterior der Ala processus alaris superior tritt nur bei den bisher untersuchten Cricetidae, bei den Gerbillidae und Muridae auf. Damit handelt es sich bei diesem Merkmal um eine Autapomorphie der Muroidea. Das Fehlen der Überdachung bei *Phodopus* wäre demnach ein vom Grundplan der Cricetinae abgeleitetes Merkmal, wobei ein späteres Auftreten einer Überdachung des Processus anterior nicht auszuschließen ist. Eine Besonderheit im Bereich des Processus anterior der Ala tritt in Form des oben beschriebenen Kanals mit

Hakenbildung bei *Gerbillus* und *Meriones* auf und soll trotz fehlender Daten über *Tatera* (KADAM 1972/73) als autapomorphes Merkmal der Gerbilliden gewertet werden.

Bei Gliriden erstreckt sich als apomorphes Merkmal die Radix des Processus alaris superior als *Processus rostralis* in Form einer ventralen Kante am Parietumschlag rostrad (KLINGLER 2003). Ein *Processus rostralis* konnte bei den Geomyoidea und Myodonta nicht beobachtet werden, allerdings tritt in beiden Nagergruppen rostral der Radix eine relativ schwache Leiste am Parietumschlag auf.

Eine *Crista lateralis* mit Bezug zu mimischer Muskulatur ist von den hier berücksichtigten Außengruppenvertretern nicht bekannt (u.a. VOIT 1909, ZELLER 1983, WARICH 1986). Innerhalb der bisher untersuchten Rodentia tritt eine *Crista lateralis* bei *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998: Abb. A-64), den Gliriden (KLINGLER 2003), Geomyoidea und mit Ausnahme der Gerbilliden bei den Myodonta auf. Demnach handelt es sich dabei um ein apomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren den Nagergrundplan. Das Fehlen einer *Crista lateralis* am *Processus alaris superior* der Gerbillidae stellt eine Autapomorphie dar.

Am *Processus alaris superior* inseriert mimische Muskulatur für die Regulation der Weite der *Apertura nasi externa* (MAIER 1980). Diese setzt bei den Außengruppenvertretern lateral am rostralen schaufelförmigen Teil, dem *Processus anterior*, an (ZELLER 1983, WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993). Bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und *Octodon* (MESS 1997) ist die caudale Komponente der Ala stark verkürzt, so dass die mimische Muskulatur ebenfalls am *Processus anterior*, in der für Euarchontoglires plesiomorphen Lage, entspringt. Bei *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), den Gliridae (KLINGLER 2003), Geomyoidea und Myodonta entspringt ebenfalls mimische Muskulatur am *Processus alaris superior*, allerdings im Bereich der Radix. Diese Merkmalsverteilung ist unter Beachtung der sparsamsten Erklärung ein apomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia. Da die caudale Reduktion des *Processus alaris superior* bei *Aplodontia* und den Hystricognathi nach MESS (1997) und FRAHNERT (1998) einen konvergent abgeleiteten Zustand innerhalb der Rodentia darstellt, ist der scheinbar plesiomorphe Muskelursprung ein sekundärer Zustand.

Bei den Myodonta und Geomyoidea ist die Funktion des *Processus anterior* in erster Linie auf das Stützen des äußeren Nasengangs beschränkt, während der bzw. die *Processus posteriores* im Gegensatz zu den Gliriden (KLINGLER 2003) keinen Bezug zu Muskelfasern besitzen. Allerdings könnte zumindest der dorsale, in die zwischen *Processus lateralis ventralis* und *Pariet nasi* aufgespannte Bindegewebsplatte eingebettete *Processus posterior* als passiver Antagonist zur mimischen Muskulatur fungieren. Auch dem ventralen *Processus posterior* kann diese Funktion zugesprochen werden, wenn man annimmt, dass er beim Absenken des *Processus anterior* der Ala und der damit verbundenen Erweiterung der Nasenöffnung gegen die elastische Bindegewebsplatte gedrückt wird und dann als Rückstellmechanismus zurückschnellt.

Der *Processus cupularis* kann bei manchen Eutheria, meist vorübergehend in der Ontogenese, mit dem *Processus alaris superior* zu einer *Commissura alicupularis* fusionieren, die dann vollständig eine *Fenestra narina accessoria* abtrennt (FUCHS 1911,

STURM 1937, REINBACH 1952, KUHN 1971, GOEBBEL 1998). Allerdings tritt eine Commissura alicupularis weder bei den hier berücksichtigten Außengruppenvertretern noch bei einem Vertreter der Lagomorpha und Rodentia auf (VOIT 1909, ELOFF 1950, ZELLER 1983, WARICH 1986, SCHRENK 1989, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993, MIELENZ 1994, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Das Fehlen einer Commissura alicupularis ist demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia. Die Myodonta und Geomyoidea entsprechen diesbezüglich dem Nagergrundplan.

4.1.3 Tectum nasi und Spina mesethmoidalis

Die Verbindung des Tectum nasi mit dem Septum nasi stellt unter funktionellen Gesichtspunkten eine T-Trägerkonstruktion dar, d.h. es bildet ein Stützelement, das die mechanische Belastung des Gaumens auffängt (MAIER 1980, SCHRENK 1989). In diesem Zusammenhang steht auch die Beobachtung an den hier untersuchten Arten, dass der Übergangsbereich von Tectum nasi in Septum nasi verbreitert und die ventrale Kante kolbenförmig verdickt ist.

Die Aufwölbung des Tectum nasi ist bei *Tupaia* (ZELLER 1983), *Daubentonia* (MAIER, pers. Mitt.) und *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) mäßig und steht in Zusammenhang mit der relativ geringen Tiefe des Sulcus suprasedalis. Diese Merkmalsausprägung gehört demnach zum Grundplan der Euarchontoglires. Sowohl die Lagomorpha als auch die meisten untersuchten Rodentia weisen ebenfalls eine mäßige Aufwölbung des Tectum nasi und einen Sulcus suprasedalis mit geringer Tiefe auf (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, DA SILVA NETO 1996, 2000, MESS 1997, FRAHNERT 1998, eig. Beob.), was nach KLINGLER (2003) als plesiomorphes Grundplanmerkmal für die Glires und Rodentia gewertet werden soll. Die Geomyoidea und *Jaculus* entsprechen diesem Grundplan. Der Sulcus suprasedalis der Muroidea wird wie bei den Gliriden (KLINGLER 2003) caudad auffällig tief und grabenförmig und ist mit den medial verbreiterten Nasalia verzahnt. Diese Merkmalskombination unterscheidet sich von allen anderen bisher untersuchten Rodentia und Lagomorpha (SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Demnach ist die Merkmalsverteilung der Muroidea und Gliridae vom Grundplan der Rodentia abgeleitet und wird von KLINGLER (2003) als Synapomorphie der Muroidea und Gliridae angesprochen. Nach der vorliegenden Arbeitshypothese muss es sich dabei allerdings um eine konvergente Merkmalsausprägung handeln.

Das praecerebrale Tectum nasi wird im Laufe der Ontogenese zum größten Teil auf charakteristische Weise von den expandierenden Nasalia ersetzt. Diesen Sachverhalt kann man auch bei *Cynocephalus* beobachten (MIELENZ 1994). In diesem Punkt unterscheiden sich die Myodonta in keiner Weise von allen anderen bisher untersuchten Rodentia (MESS 1997, KLINGLER 2003). Das Phänomen der Höhenverschiebung des Tectum nasi im Zusammenhang mit Resorptionsprozessen konnte bisher nur bei älteren Stadien der Muroidea beobachtet werden. Da entsprechende Angaben zu anderen Rodentia in der Literatur fehlen, kann eine weitere systematische

Auswertung dieses Sachverhalts hier nicht erfolgen. Möglicherweise tritt dieses Merkmal innerhalb der Rodentia häufiger auf.

ZELLER (1983) gibt eine umfangreiche Übersicht über das Auftreten der *Spina mesethmoidalis* innerhalb der Eutheria. Wie im Grundplan der Eutheria tritt auch im Grundplan der Euarchontoglires eine prominente *Spina mesethmoidalis* auf (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993). FRAHNERT (1998) und MESS (1997) nehmen auch für die Glires und die Rodentia als Grundplanmerkmal eine gut entwickelte *Spina mesethmoidalis* an, wobei sie innerhalb der bisher untersuchten Arten und Stadien der Lagomorpha fehlt (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, INSOM et al. 1990). Diesem Umstand stellen beide Autorinnen die Tatsache entgegen, dass sich die *Spina ethmoidalis* bei Mammalia erst allmählich im Laufe der Ontogenese und damit in älteren Stadien ausbilden soll (s.a. ZELLER 1983). Meist wurden aber nur recht junge Entwicklungsstadien untersucht, die keine Aussage über die Merkmalsverteilung zulassen. Bei *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998) und *Xerus* (FAWCETT 1923: als *Crista galli* beschrieben) ist die *Spina mesethmoidalis* nur schwach ausgeprägt. Bei allen Gliridae, mit Ausnahme von *Muscardinus* (KLINGLER 2003), und fast allen untersuchten Hystricognathi (MESS 1997), mit Ausnahme von *Dasyprocta* (DA SILVA NETO 1996, 2000), *Myoprocta*, *Bathyergus* und *Georychus* (MESS 1997), findet man eine deutliche *Spina mesethmoidalis*. *Castor* besitzt ebenfalls eine gut entwickelte *Spina mesethmoidalis* (FRAHNERT 1998). Das Auftreten einer *Spina mesethmoidalis* im Grundplan der Geomyoidea wird durch die *Spina* bei *Dipodomys* ebenfalls gestützt. Wenn auch das hier untersuchte Stadium von *Jaculus* keine *Spina mesethmoidalis* besitzt, so zeigt doch die breit gestreute Verteilung innerhalb der Muroidea, dass auch zum Grundplan der Myodonta eine *Spina mesethmoidalis* gehören muss. Wäre dies nicht der Fall, so müsste die *Spina mesethmoidalis* der Muroidea mehrfach konvergent zu der aller anderen Rodentia entstanden sein. Nach dem Parsimonie-Prinzip ist diese Argumentation aber nicht haltbar. Zum Grundplan der Dipodoidea lassen sich ohne weitere Untersuchungen jedoch keine Aussagen treffen. Im Grundplan der Muroidea hingegen ist die *Spina mesethmoidalis* eindeutig vertreten. Die *Spina mesethmoidalis* scheint bei *Mesocricetus* nach den hier erfolgten Beobachtungen nur zeitweise in der Ontogenese von Bedeutung und wichtiger Funktion zu sein, wie die rückläufige Entwicklung im Gegensatz zu der progressiven von *Peromyscus* und *Sigmodon* vermuten lässt. Die Muriden *Otomys* (FAWCETT 1948), *Lophuromys* und *Mus*, sowie der Acomyinae *Acomys* zeigen einen auffällig abweichenden Entwicklungsmodus: Möglicherweise ist die vom Limbus praecribrosus isolierte Anlage der *Spina mesethmoidalis* ein apomorphes Merkmal der Muridae. In jedem Fall erhält *Otomys* durch dieses Merkmal Anschluss an die Muridae.

4.1.4 Lamina cribrosa und Crista galli

Die *Lamina cribrosa* entsteht bei allen Theria spät in der Ontogenese (SPATZ 1964, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1987). Dabei werden die Fila olfactoria zunächst in einer Ebene quer zu ihrer Verlaufsrichtung von einer Bindegewebsplatte umwachsen, die

zur Lamina cribrosa verknorpelt und später zum Os ethmoidale verknöchert (SCHRENK 1989). Eine spätontogenetische Anlage der Lamina cribrosa in der Fenestra olfactoria wurde bisher auch bei *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Ctenomys* (MESS 1997) und innerhalb der hier untersuchten Muroidea beobachtet. Eine relativ späte praenatale Anlage der Lamina cribrosa ist nach dieser Merkmalsverteilung ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia und auch der Muroidea. Innerhalb der Caviomorpha verknorpelt die Lamina cribrosa deutlich früher (MESS 1997). Über viele Nagertaxa kann jedoch aufgrund mangelnder Beobachtungen keine Aussage getroffen werden. Bei *Glis* (KLINGLER 2003) und *Octodon* (MESS 1997, siehe Abb. 56, 57, 70) erfolgt die Verknöcherung der Lamina cribrosa wie bei den Muroidea von medial nach lateral. Dieser Verknöcherungsmodus ist daher auch für den Grundplan der Rodentia anzunehmen. Die Muroidea verhalten sich demnach diesbezüglich plesiomorph.

Bei *Tupaia* (SPATZ 1964), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) und *Galago* (WARICH 1986) tritt eine *Crista intercribrosa* auf, die somit in den Grundplan der Euarchontoglires zu stellen ist. *Lepus* fehlt eine *Crista intercribrosa* (ELOFF 1950). Bei *Oryctolagus* (VOIT 1909), *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1997) und den Ctenohystrica (u.a. SCHRENK 1989, BECK 1997, MESS 1994, 1997, STROBEL 1997) wird eine deutliche *Crista intercribrosa* beschrieben. Damit tritt diese als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia und Lagomorpha und somit auch im Grundplan der Glires auf. Innerhalb der Myodonta ist die *Crista intercribrosa* zwar auch vorhanden, jedoch bleibt die Beurteilung der Ausprägung bei den meisten Formen schwierig. Dennoch kann man von einer *Crista intercribrosa* im Grundplan der Muroidea und Myodonta (trotz des Fehlens bei *Jaculus*) ausgehen.

Tupaia (SPATZ 1964), *Daubentonia* (MAIER 1991: Abb.1) *Galago* (WARICH 1986) und *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) besitzen eine schwach entwickelte *Crista galli*, was als Grundplanmerkmal der Euarchontoglires gedeutet werden soll. Die untersuchten Lagomorpha besitzen ebenfalls eine niedrige *Crista galli* (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955). Zum Grundplan der Rodentia gehört nach FRAHNERT (1998) als plesiomorphes Merkmal eine niedrige *Crista galli*. So ist die *Crista galli* bei *Aplodontia* und *Sciurus* sehr niedrig (FRAHNERT 1998). Den untersuchten Gliriden fehlt die *Crista galli*, was KLINGLER (2003) als abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Gruppe bewertet. Mit Ausnahme von *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) tritt bei allen anderen untersuchten fortgeschrittenen Ontogenesestadien der Ctenohystrica eine ebenfalls meist niedrige *Crista galli* auf (MESS 1997). Bei *Castor* wird sie prominent angelegt und im Laufe der Ontogenese reduziert (FRAHNERT 1998). Den Geomyoidea, *Jaculus* und fast allen untersuchten Muroidea ist eine schwach entwickelte *Crista galli* gemeinsam. Nach dieser Merkmalsverteilung findet man im Grundplan der Myodonta den plesiomorphen Zustand der Rodentia wieder. Da aber bei *Mesocricetus*, *Lemmus*, *Microtus*, *Tatera* und bei *Acomys* eine prominente *Crista galli* auftritt, muss zumindest für den Grundplan der Arvicolidae und Acomyinae als konvergent abgeleitetes Merkmal eine relativ prominente *Crista galli* in Betracht gezogen werden. Eine systematische Bewertung der *Crista galli* bleibt jedoch generell schwierig, da oft nur einzelne Entwicklungsstadien vorliegen und somit ein späteres verstärktes Wachstum nicht immer ausgeschlossen werden kann.

4.1.5 Foramen cribroethmoidale, Foramen epiphaniale und Nervus ethmoidalis anterior

Der Verlauf des Nervus ethmoidalis anterior durch die Fissura orbitonasalis bzw. durch eine Lücke zwischen Cupula nasi posterior und Frontale und der Durchtritt seines Ramus externus durch ein Foramen epiphaniale auf die Außenseite der Nasenkapsel gelten als Grundplanmerkmale der Glires und der Rodentia (MESS 1997, FRAHNERT 1998). *Dipodomys* und die Myodonta stimmen mit diesem Nagergrundplan überein.

Ein späteres Umwachsen des Nervus ethmoidalis anterior durch das Frontale und die damit verbundene Entstehung eines Foramen ethmoidale anterior tritt bei *Tupaia* (ZELLER 1983) sowie bei vielen, untersuchten Ontogenesestadien der Nager auf und ist daher als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia zu werten (MESS 1997, FRAHNERT 1998). Zur Entwicklung des Foramen ethmoidale anterior fehlen außerhalb der Myodonta jedoch genaue Angaben. Nur für *Castor* (FRAHNERT 1998) wird ein sehr ähnlicher Umwachsungsmodus des Frontale wie bei den Myodonta beschrieben.

Sowohl bei *Galago* (WARICH 1986), als auch bei *Octodon* (MESS 1997) ziehen wie bei den hier untersuchten Arten der Geomyoidea und Myodonta medial des Nervus ethmoidalis anterior auch Fila olfactoria durch das Foramen cribroethmoidale. Zu anderen Vertretern der Außengruppen und der Rodentia fehlen genaue Angaben. Dennoch kann diese Merkmalsverteilung als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia in Betracht gezogen werden.

Bei *Ochotona* sowie *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1997: Abb. A-34, A-61, A-74), den Gliriden (KLINGLER 2003: Abb. 15, 27), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Galea* und *Kerodon* (DA SILVA NETO 1996: Abb. 49, 75, 76) liegen sehr ähnliche Verhältnisse in Bezug auf den Verlauf der Arteria cerebri anterior und deren Verbindungskanal zum Canalis cribroethmoidalis wie bei den untersuchten Geomyoidea und Myodonta vor. Es ist daher anzunehmen, dass es sich bei dieser Merkmalsausprägung um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia handelt. Da zu den Vertretern der Euarchontoglires diesbezüglich Angaben fehlen, kann eine Festlegung der Lesrichtung im Grundplan der Glires an dieser Stelle nicht erfolgen.

Bei *Ochotona* tritt ein Sulcus cribroethmoidalis auf (FRAHNERT 1998: Abb. A-74). *Sciurus* besitzt laut Abbildungen ebenfalls einen Sulcus cribroethmoidalis, *Castor* einen Canalis cribroethmoidalis (FRAHNERT 1998: A-44, A-55, A-61). SCHRENK (1989) beschreibt bei *Ctenodactylus* ebenfalls eine Röhrenbildung zwischen Foramen cribroethmoidale und Foramen epiphaniale, die er auf diese rostrale Ausdehnung der Lamina cribrosa unter das Tectum nasi zurückführt. Da der Sulcus bzw. Canalis cribroethmoidalis auch bei den Geomyoidea und Myodonta auftritt, handelt es sich hierbei vermutlich um ein gemeinsames Grundplanmerkmal der Rodentia und Lagomorpha. Über die Lesrichtung im Grundplan der Glires kann mangels Daten über

die übrigen Außengruppenvertreter keine Aussage erfolgen. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren jedenfalls den für Rodentia plesiomorphen Zustand.

Das Auftreten eines *Foramen epiphaniale* gilt als plesiomorphes Merkmal der Theria und findet sich auch bei Vertretern der Euarchontoglires (GAUPP 1906, TERRY 1917, DE BEER 1937, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986, MAIER 1991, 1993, MÜHLENKAMP 1993). Ebenso tritt es bei den Lagomorpha (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998) und fast allen untersuchten Nagern auf (u.a. ZIMMERMANN 1976, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, DA SILVA NETO 1996, 2000, KLINGLER 2003). Das Foramen epiphaniale ist damit ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires sowie der Lagomorpha und Rodentia (MESS 1997, FRAHNERT 1998). Die hier untersuchten Myodonta und *Dipodomys* verhalten sich diesbezüglich plesiomorph. Das Fehlen eines Foramen epiphaniale bei *Thomomys* stellt einen vom Grundplan der Geomyoidea abgeleiteten Merkmalszustand dar.

Frühontogenetische Studien an *Pedetes*, *Bathyergus* und *Ctenodactylus* haben gezeigt, dass primär nur ein caudaler Einschnitt im Tectum nasi existiert. Durch diesen zieht der Nervus ethmoidalis anterior auf das Tectum nasi. Erst durch späteres Umwachsen des Spaltes durch die Pars lateralis entsteht das eigentliche Foramen epiphaniale (SCHRENK 1989, MESS 1997). Einen ähnlichen Nervenverlauf wie in diesen Frühstadien der Rodentia findet man auch bei anderen Eutheria, denen ein Foramen epiphaniale fehlt, wie z.B. *Sorex* (DE BEER 1929). In keinem Zusammenhang mit der ontogenetischen Entstehung des Foramen epiphaniale steht jedoch dessen Fehlen bei einigen Nagern: neben *Thomomys* auch bei den Dasyproctiden *Dasyprocta* und *Myoprocta* (MESS 1997, DA SILVA NETO 2000). Bei *Thomomys* lässt sich kein Ramus externus des Nervus ethmoidalis anterior identifizieren. Dieser Sachverhalt lässt sich sehr gut mit Beobachtungen von ADE (1997) in Einklang bringen, nach denen *Thomomys* eine starke Reduktion der Narialkissen und der Lippenspalte aufweist. Eine Reduktion des Ramus externus, der u.a. das Rhinarium innerviert, ist somit nicht auszuschließen. Möglicherweise liegt auch bei den Dasyproctidae die Ursache für das Fehlen des Foramen epiphaniale in der Reduktion des Rhinarium. Allerdings existieren keine Angaben über ein Auftreten oder Fehlen des Ramus externus. Der Verlust des Foramen epiphaniale bei diesen beiden Gruppen muss als konvergent angesehen werden.

Aberrante Verläufe des Nervus ethmoidalis anterior durch den Limbus praecribrosus treten bei einigen Nagern auf: So ist das Foramen epiphaniale von *Aplodontia* und *Sciurus* sehr eng, weshalb bei *Sciurus* der Nervus ethmoidalis anterior durch ein separates Foramen im Limbus paracribrosus rostral der Fissura orbitonasalis zieht. Bei *Aplodontia* bleibt unklar, ob die Fissura orbitonasalis auf eine kleine Öffnung für den Nervendurchtritt beschränkt ist, oder ob die Fissur verschlossen und ein separates Foramen wie bei *Sciurus* angelegt wurde (FRAHNERT 1998). Bei beiden Arten handelt es sich um vom Grundplan der Rodentia abgeleitete Zustände (FRAHNERT 1998). Innerhalb der Geomyoidea und Myodonta wird der Nervus ethmoidalis anterior mehrfach im Canalis cribroethmoidalis in einen separaten Kanal eingeschlossen bis hin zu einem völlig separaten Nerven ein- oder -austritt im Tectum nasi. Da die Lage dieser Foramina sehr unterschiedlich ist, muss es sich wohl um konvergente Nervenaustritte

oder auch individuelle Merkmalsausprägungen handeln. Es sollte aber betont werden, dass innerhalb der hier untersuchten Nagergruppen eine deutliche Tendenz zu vom Grundplan der Nager (s.o.) abgewandelten Merkmalsverteilungen besteht.

Tupaia (SPATZ 1964) besitzt einen flachen Sulcus horizontalis, die zum Vergleich herangezogenen Prosimier hingegen einen deutlichen, der bei *Daubentonia* sehr tief ist (WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993). Ein deutlicher Sulcus horizontalis tritt nach SCHRENK (1989) immer dann auf, wenn das Foramen epiphaniale relativ weit caudal liegt. Die Lage des Foramen epiphaniale ist innerhalb der Glires variabel: bei *Oryctolagus* (VOIT 1909) liegt es in der Pars lateralis, bei *Lepus* (ELOFF 1950) auf Höhe des Sulcus lateralis anterior. Für *Sciurus* gibt es unterschiedliche Angaben: in der Pars anterior (HAUCK 1987) bzw. auf Höhe des Sulcus lateralis anterior (FRAHNERT 1998). Die Grundplanrekonstruktion für die Rodentia, Lagomorpha und die Glires ist daher recht schwierig. Fast immer liegt das Foramen epiphaniale bei den Muroidea im Bereich des Sulcus lateralis anterior oder etwas weiter caudal, so dass meist ein sehr kurzer und flacher Sulcus horizontalis auftritt. Im Grundplan der Cricetinen ist ein deutlicher Sulcus horizontalis anzusiedeln, da er bei *Cricetus* und *Mesocricetus* auftritt. Das Fehlen desselben bei *Jaculus* ist ein abgeleitetes Merkmal dieser Spezies. Für den Grundplan der Myodonta ist daher der Grundplanzustand der Muroidea anzunehmen, der wiederum dem der Cricetinen entspricht: ein deutlicher, jedoch sehr kurzer Sulcus horizontalis. Bei den hier untersuchten Geomyoidea ist der Sulcus horizontalis mäßig tief und kurz.

4.1.6 Paries nasi

Bei *Tupaia* erfolgt die Chondrifikation des Paries nasi aus drei Knorpelzentren (s.o.), wobei die Cartilago antorbitalis relativ spät mit den umliegenden Strukturen fusioniert und die rostralen Anteile im Bereich der Cupula nasi anterior erst sehr spät verknorpeln (ZELLER 1987). Dieser Verknorpelungsmodus ist als Grundplanmerkmal für die Euarchontoglires anzunehmen. Innerhalb der bisher untersuchten Glires wurden nur sehr wenige Beobachtungen hierzu dokumentiert. Bei *Ctenodactylus* erfolgt die Verknorpelung fortschreitend von rostral nach caudal (SCHRENK 1989). Innerhalb der Muroidea (eig. Beob., ELOFF 1948, KADAM 1972/73, 1976, RAJTOVA 1972b) wurde mehrfach beobachtet, dass der Paries nasi aus drei Zentren und fortschreitend von der Pars anterior nach caudal verknorpelt, was als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Muroidea, aber auch der Rodentia und Glires bewertet werden soll. Bei *Mus* (FRICK 1986) hingegen verknorpelt der Paries nasi aus einer einheitlichen Anlage. Dieser Modus ist vom Grundplan der Rodentia abgeleitet.

Die Resorption des Paries nasi beginnt in späten Fetalstadien von *Tupaia* (SPATZ 1964: als Fenestra superior nasi bezeichnet), *Daubentonia* (MAIER 1991) und *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) mit drei Resorptionszonen: eine direkt caudal der Lamina transversalis anterior, eine caudal in der Pars anterior und eine in der Pars lateralis. Bei einem fast geburtsreifen *Oryctolagus* ist die Resorption in der Pars anterior (mit zwei

Resorptionszonen rostral und caudal) bereits weiter fortgeschritten als in der Pars lateralis (eine rostrale Resorptionszone) (FRICK & HECKMANN 1955). Diese Merkmalsverteilung ist mit den Verhältnissen bei den anderen Außengruppenvertretern sehr gut vergleichbar und soll daher als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Lagomorpha und somit auch der Glires angenommen werden. Die Resorption der Pars anterior beginnt innerhalb Hystricognathi (MESS 1997) wie bei den meisten Muroidea auf Höhe der Lamina transversalis anterior. Bei den Muroidea treten weitere Resorptionszonen rostroventral und caudoventral in der Pars lateralis auf. Die vorderen beiden Resorptionszonen entsprechen dem Grundplan der Glires und sind damit ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia. Möglicherweise stellt das Auftreten der caudalen Resorptionszone bei den Muroidea ein abgeleitetes Merkmal dieser Nagergruppe dar. Die bereits intrauterin beginnende Resorption des Paries nasi innerhalb der Hystricognathi (RAJTOVA 1972a, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, MESS 1997, STROBEL 1997) steht im Gegensatz zu *Sciurus* (FRAHNERT 1997) und den meisten untersuchten Muroidea (Ausnahmen s.u.), bei denen auch in spätembryonalen Stadien nur geringe Pariesresorptionen zu beobachten sind. Es besteht demnach ein Zusammenhang zwischen Nesthockern (*Aplodontia*, *Sciurus*, Muroidea) und einer recht spät einsetzenden Pariesresorption sowie Nestflüchtern (*Ctenohystrica*) und einer deutlich pränatalen Resorption aufgrund verlängerter Tragezeiten (RUF 1999). Ausnahmen sind *Sigmodon*, *Otomys* und *Acomys*, deren Junge Nestflüchter sind (DIETERLEN 1961, 1963, 1968, STARCK 1995), und *Cricetus*, bei dem schon pränatal der Paries nasi bereits stark zurückgebildet ist. Ein neonates Stadium von *Aplodontia* weist hingegen noch einen vollständig knorpeligen Paries nasi auf (FRAHNERT 1998).

Die Gestalt des Paries nasi der Rodentia und Lagomorpha entspricht dem für Säuger angenommenen Grundplan (NOORDENBOS 1905, VOIT 1909, REINBACH 1952, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987 u.a.): Ein deutlicher und nahezu senkrechter orientierte Sulcus lateralis anterior, der schwächere und schräg verlaufende Sulcus lateralis posterior und die deutlichen Prominentiae anteriores superior und inferior treten bei den meisten Glires auf (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, MESS 1997, KLINGLER 2003). Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Myocastor* (BECK 1997) ist der Sulcus lateralis anterior undeutlich; bei *Castor* (FRAHNERT 1997) vertieft sich der Sulcus lateralis posterior mit zunehmendem Alter drastisch. Bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) kann man an der Pars lateralis nur eine einheitliche Prominentia lateralis ausmachen. Bei *Bathyergus* und *Georychus* (SCHRENK 1989) ist die Prominentia inferior weit nach caudal verlagert. Die Geomyoidea und Myodonta stimmen mit dem Grundplan der Rodentia überein. *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) besitzt konvergent zu *Jaculus* eine stark reduzierte Pars posterior. Bei *Ctenodactylus* ist diese Reduktion auf die extreme Ausdehnung des Maxillare zurückzuführen (SCHRENK 1989), während bei *Jaculus* dabei möglicherweise die vergrößerten Augen eine Rolle spielen.

Die Überlappungen des Paries nasi an den rostralen Fissuren in der Pars anterior bei älteren Entwicklungsstadien der Muroidea sind möglicherweise auf die Fixierung unterschiedlicher Bewegungszustände zum Zeitpunkt des Todes zurückzuführen. Am umliegenden Paries nasi befinden sich große

Ursprungsflächen mimischer Muskulatur. Daher ist anzunehmen, dass diese sekundären Fissuren die Beweglichkeit des Rostrum erhöhen sollen.

Eine *Margo lateralis* der *Prominentia supraconchalis* in der Pars anterior, wie sie bei den meisten Myodonta und Geomyoidea auftritt, kann man auch bei *Galea* (DA SILVA NETO 1996, 2000) beobachten. Innerhalb der Muroidea tritt sie bei fast allen Cricetinae, Arvicolinae, Acomyinae und Murinae auf, bei den Gerbillinae fehlt sie. Dieser Zustand ist vom Grundplan der Muroidea abgeleitet. Da eine *Margo lateralis* bisher nicht von anderen Vertretern der Rodentia bekannt ist, muss bei *Galea* von einer konvergenten Entwicklung ausgegangen werden. Bei der *Margo lateralis* der Geomyoidea und Myodonta könnte es sich hingegen um eine Synapomorphie handeln.

Bei *Tupaia* (SPATZ 1964) und *Galago* (WARICH 1986) ist der *Limbus paracribrosus* deutlich entwickelt bis sehr prominent. Ein deutlich ausgeprägter *Limbus paracribrosus* gilt nach SCHRENK (1989) und MESS (1997) als Grundplanmerkmal der Glires und auch der Rodentia. Innerhalb der Gliridae tritt der *Limbus paracribrosus* nur bei *Glis* und *Eliomys* caudal prominent hervor (KLINGLER 2003). Bei *Ctenomys* ist er sekundär stark reduziert (MESS 1994). Der deutlich vortretende *Limbus paracribrosus* der Geomyoidea und meisten Myodonta ist demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal dieser beiden Gruppen.

Bei den Außengruppenvertretern (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993), bei *Oryctolagus* (VOIT 1909), *Lepus* (ELOFF 1950), *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923), den Gliridae (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Aconaemys*, *Spalacopus* (MESS 1997), *Castor* (FRAHNERT 1998) sowie allen Geomyoidea und fast allen Myodonta tritt pränatal sehr lange eine durchgehende *Commissura orbitonasalis* und eine *Fissura orbitonasalis* auf. Alle anderen untersuchten Nagerstadien besitzen einen *Processus orbitonasalis* (MESS 1997). Bei *Aplodontia* ist die *Fissura orbitonasalis* auf ein Foramen für den Nervus ethmoidalis anterior eingeengt, was vom Grundplan der Rodentia abgeleitet ist (FRAHNERT 1998). Bei *Graphiurus* persistiert die *Commissura orbitonasalis* ventral der Deckknochen als schmale Knorpelspange (KLINGLER 2003). Die noch intrauterin beginnende, massive Reduktion der *Commissura orbitonasalis* bei nestflüchtenden Nagern (wie z.B. *Sigmodon*, *Acomys*, *Hystricognathi*) steht im Zusammenhang mit der bereits weit fortgeschrittenen Entwicklungsstufe des Cranium dieser Taxa (MESS 1997). Nach KUHN (1971) soll die *Commissura orbitonasalis* gleichzeitig von der Nasenkapsel und der Ala orbitalis auswachsen. Bei *Bathyergus* und *Georchus* berührt die *Commissura* die Nasenkapsel nur von lateral und wächst damit ausschließlich von der Ala orbitalis aus (HAUCK 1987, SCHRENK 1989). Dies ist auch bei *Mesocricetus* der Fall (KADAM 1976). Bei *Tatera* (KADAM 1972/73) wächst die *Commissura orbitonasalis* von der Cartilago paranasalis aus, bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) wird sie zu gleichen Anteilen von beiden Strukturen gebildet. Nach dieser Merkmalsverteilung ist das Auswachsen der *Commissura orbitonasalis* von der Ala orbitalis ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia und Cricetinae. Aufgrund der basalen Stellung der Cricetinae innerhalb der Muroidea und unter Ausschluss einer sekundären Entwicklung eines Grundplanzustandes gehört dieser Entwicklungsmodus

somit auch zum Grundplan der Muroidea. Im Grundplan der Arvicolinae und Gerbillinae treten die oben beschriebenen, abgeleiteten Merkmalszustände auf. Diese apomorphen Merkmalsverteilungen lassen sich nur durch weitere Untersuchungen an sehr jungen Stadien von Vertretern dieser beiden Familien für deren Grundpläne verifizieren.

Eine *Ala minima* ist von keinem der Außengruppenvertreter bekannt (u.a. VOIT 1909, ZELLER 1983, WARICH 1986). Innerhalb Rodentia tritt eine *Ala minima* nur bei Vertretern der Muroidea auf. Sie scheint nur kurze Zeit in der Ontogenese zu existieren, wie die Untersuchungen an *Sigmodon*, *Mus* und *Rattus* bestätigen. Dabei sind die beiden Neonati von *Rattus* die mit Abstand am weitesten entwickelten Stadien, in denen eine *Ala minima* auftritt. Obwohl in jeweils zwei Entwicklungsstadien gleicher Größe bzw. gleichen Alters von *Rattus* und *Rhabdomys* eine *Ala minima* beobachtet werden konnte, ist eine individuelle Merkmalsausprägung nicht auszuschließen. Zunächst soll die *Ala minima* als konvergent abgeleitetes Merkmal von *Sigmodon* und den Muridae gelten, da es sich hierbei um die sparsamste Annahme handelt. Eine *Ala minima* als Grundplanmerkmal der Muroidea ist jedoch nicht auszuschließen.

Nach ZELLER (1983) und SCHRENK (1989) soll der Ursprung des *Musculus obliquus superior* sowohl interspezifisch als auch im Laufe der Ontogenese variieren. Bei *Tupaia* verlagert der Augenmuskel mit zunehmendem Alter seinen Ursprung von einer Bindegewebslage lateral der Cartilago antorbitalis auf die verknöcherte Radix anterior pilae praeopticae (SPATZ 1964, ZELLER 1983). Unterschiedliche Ursprünge dieses Augenmuskels finden sich auch innerhalb der Glires: bei *Oryctolagus* am Processus ethmoidalis der Ala hypochiasmatica (FRICK & HECKMANN 1955), bei *Sciurus* und *Castor* am Processus ethmoidalis des Orbitosphenoids (KARGER 1988, zit. nach MESS 1997), bei *Muscardinus* am Planum antorbitale, bei *Glis* am Maxillare (KLINGLER 2003), bei den Hystricognathi am Planum antorbitale, an der Radix anterior pilae praeopticae oder Ala orbitalis (u.a. DA SILVA NETO 1996, 2000, MESS 1997); eine detaillierte Übersicht gibt MESS (1997). Eine Lesrichtung der Merkmale lässt sich nach dieser Merkmalsverteilung nicht festlegen, da hierbei unterschiedliche Entwicklungsstadien verglichen werden müssen. Bei *Dipodomys*, *Jaculus* und v.a. in älteren Stadien der meisten hier untersuchten Muroidea liegt der Ursprung des *Musculus obliquus superior* bereits größtenteils oder ganz auf dem Frontale. Im Grundplan der Muroidea liegt der Ursprung in jüngeren Entwicklungsstadien an der Pila praeoptica. Im abgeleiteten Zustand entspringt er auf dem Planum antorbitale, meist an einer Crista. Der plesiomorphe Zustand findet sich im Grundplan der Cricetinae, Sigmodontinae, Arvicolinae, Gerbillinae und Murinae. *Peromyscus* ist daher trotz seiner basalen Stellung innerhalb der Sigmodontinae in Bezug auf den Muskelursprung abgeleitet. Bei den Murinae tritt ebenfalls der abgeleitete Zustand auf. Bei den untersuchten Geomyoidea entspringt der *Musculus obliquus superior* an der Pila praeoptica (*Thomomys*) bzw. am Planum antorbitale und Frontale (*Dipodomys*). Eine Grundplanre-konstruktion ist für die Geomyoidea daher nicht möglich.

4.1.7 Fenestra superior nasi

Das Auftreten einer Fenestra superior nasi kann bei nahe verwandten Arten variieren (MAIER 1980). Ausschlaggebend ist die Lagebeziehung zum Ductus glandulae nasi lateralis, da auch andere Foramina oder Resorptionen vorkommen. Diese rostrale Fensterung soll für Säuger plesiomorph sein, wobei sich der Drüsenkörper der Glandula nasi lateralis größtenteils im Recessus maxillaris befindet (VOIT 1909).

Eine Fenestra superior nasi soll bei *Tupaia* in älteren Ontogenesestadien auftreten (SPATZ 1964). Es handelt sich hierbei jedoch wahrscheinlich um eine Resorptionszone. Bei *Ochotona* (INSOM et al. 1990: als Fenestra lateralis nasi bezeichnet), *Oryctolagus* (VOIT 1909) und *Lepus* (ELOFF 1950) tritt eine Fenestra superior nasi auf und gehört somit zum Grundplan der Lagomorpha. Aufgrund der Merkmalsverteilung innerhalb der Rodentia muss nach dem Parsimonie-Prinzip von einem Fehlen einer „echten“ Fenestra superior nasi im Grundplan der Rodentia ausgegangen werden. So fehlt *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* eine Fenestra superior nasi (FRAHNERT 1998). Innerhalb der Gliridae besitzen nur *Glis* und *Eliomys* ein rostrales Fenster in der Seitenwand, wobei KLINGLER (2003) diese Öffnung auf Reduktionsvorgänge im Paries nasi zurückführt. Innerhalb der Hystricognathi können aufgrund der weit fortgeschrittenen Pariesresorption der untersuchten Stadien keine genaue Angaben zum Auftreten einer Fenestra superior nasi gemacht werden (DA SILVA NETO 1996, MESS 1994, 1997). So tritt bei *Hystrix* und *Octodon* eine Fenestrierung im Laufe der Ontogenese neben dem Ductus glandulae nasi lateralis auf, die sich jedoch nicht eindeutig als Fenestra superior nasi identifizieren lässt (STROBEL 1997, MESS 1997). Für *Ctenodactylus* wird hingegen eine Fenestra superior nasi beschrieben (SCHRENK 1989). Für den Grundplan der Geomyoidea ist das Fehlen einer Fenestra superior nasi anzunehmen. Ebenso für den Grundplan der Myodonta, da *Jaculus* ebenfalls keine Fenestra superior nasi besitzt. Bei allen untersuchten Muroidea mit Ausnahme von *Gerbillus* tritt eine Fenestra superior nasi auf. Allerdings bleibt unklar, ob es sich dabei um eine Fenestra superior nasi im eigentlichen Sinne handelt, da bei allen Arten variable Nerven- und Blutgefäßdurchtritte zu beobachten sind. Die frühontogenetische Entwicklung der Fenestra wurde bisher bei den Muroidea nicht beobachtet. Des Weiteren geht von der Fenestra superior nasi der Muroidea die rostrale Resorptionszone, die sich fast immer caudad ausdehnt, aus. Auffällig ist jedoch das bereits in jungen Entwicklungsstadien regelmäßige Auftreten eines Fensters mit konstanter Lagebeziehung zur Lamina transversalis anterior und zum Ductus nasolacrimalis, weshalb es in den Grundplan der Muroidea gestellt gehört. Schon KADAM (1976) homologisiert die Fenestreae von *Tatera*, *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus*, durch die ein Ramulus des Nervus (Ramus) ethmoidalis lateralis hindurchzieht. Es ist anzunehmen, dass die Fenestra superior nasi der Muroidea einer zumindest abgeleiteten Fenestra superior nasi s. str. entspricht (contra: RUF 1999). Somit tritt bei den Muriden und bei *Ctenodactylus* konvergent eine „Fenestra superior nasi“ auf. Bei den Muriden soll die Fenestra superior nasi laut SCHRENK (1989) recht klein sein, was generell nach den hier erhobenen Befunden nicht zutrifft.

4.1.8 Lamina infraconchalis

Eine *Lamina infraconchalis* tritt innerhalb der Mammalia häufig auf und ist in Form und Ausprägung sehr variabel (u.a. TERRY 1917, STARCK 1941, REINBACH 1952, KUHN 1971, SCHRENK 1989). Die Prosimiern besitzen eine *Lamina infraconchalis* (WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993). Sie fehlt jedoch *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983). Bei allen bisher untersuchten Lagomorpha (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998: Abb. A-74) und Rodentia (u.a. FAWCETT 1923, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003) wird eine sich auf dem Praemaxillare bzw. Maxillare abstützende *Lamina infraconchalis* beschrieben, weshalb sie als plesiomorphes Merkmal in den Grundplan dieser beiden Taxa wie auch der Glires zu stellen ist. Die Geomyoidea und Myodonta entsprechen diesbezüglich dem Grundplan der Rodentia.

Bei *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) entspringt die *Lamina infraconchalis* ventrolateral am *Paries nasi*. Im Grundplan der Glires entspringt die *Lamina infraconchalis* ventral des Maxilloturbinale wie bei den Lagomorpha (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955: Abb. 13, FRAHNERT 1998: Abb. A-74) und den Rodentia. So wächst die *Lamina infraconchalis* bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), allen bisher untersuchten Gliridae (KLINGLER 2003), bei *Petromus*, *Thrichomys*, *Hydrochaeris*, *Cavia aperea* (MESS 1997), *Myocastor* (BECK 1997), *Kerodon* und *Cavia spixii* (DA SILVA NETO 1996) größtenteils vom ventralen Rand des Maxilloturbinale aus. Bei *Ctenomys*, *Octodontomys*, *Spalacopus*, *Aconaemys* (MESS 1994, 1997), *Galea* und *Cavia porcellus* (DA SILVA NETO 1996) hingegen entspringt die *Lamina infraconchalis* eindeutig weiter lateral am *Paries nasi*. Dieser Merkmalszustand ist als vom Nagergrundplan abgeleitet zu bewerten. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren bezüglich der Lage der *Lamina infraconchalis* den für Rodentia plesiomorphen Zustand. Die Beobachtungen KADAMS (1976) an *Mesocricetus* sprechen zunächst zwar für ein Auswachsen des *Paries nasi*, jedoch wird die genaue Lage der *Lamina infraconchalis* am *Paries nasi* nicht beschrieben. Der rostrale Abschnitt der *Lamina infraconchalis* von *Lophuromys* ist eindeutig dem *Paries nasi* zuzuordnen und stellt eine autapomorphe Merkmalsausprägung dieser Spezies dar.

Weder von den Außengruppenvertretern noch den bislang untersuchten Rodentia ist ein *Processus anterior* der *Lamina infraconchalis* bekannt (u.a. VOIT 1909, ZELLER 1983, 1987, MAIER 1991, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Demnach ist das Fehlen eines *Processus anterior* ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia. Bei *Dipodomys* und den Myodonta tritt als apomorphes Merkmal ein *Processus anterior* auf. Da dem untersuchten Stadium von *Thomomys* dieser Fortsatz fehlt, bleibt die Grundplanrekonstruktion für die Geomyoidea offen. Eine konvergente Entstehung bei Myodonta und *Dipodomys* wäre die sparsamste Hypothese; eine Synapomorphie ist jedoch nicht auszuschließen, da bei *Thomomys* ein späteres Auftreten des *Processus anterior* nicht ausgeschlossen werden kann bzw. das Fehlen dieses Fortsatzes ein abgeleiteter Zustand sein könnte. Ähnlich ist das Fehlen des *Processus anterior* bei *Lemmus* und *Arvicola* (FAWCETT 1917) zu bewerten. Zum Grundplan der Arvicolidae

gehört hingegen ein Processus anterior, da er bei *Microtus* existiert. Da allen bisher untersuchten Gerbilliden ein Processus anterior an der Lamina infraconchalis fehlt, soll bei dieser Merkmalsausprägung von einer Autapomorphie ausgegangen werden. Inwieweit sich der Processus anterior der Rodentia mit der Spina infraconchalis anterior von *Dasytus* (REINBACH 1952) homologisieren lässt, bleibt mangels Beschreibung des Verlaufs des Ductus nasolacimalis in diesem Bereich bei *Dasytus* offen.

Den Prosimiae fehlt ein Sulcus ductus nasolacimalis auf der Lamina infraconchalis (WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993). Demnach gehört der Sulcus ductus nasolacimalis auf der Außenseite der Lamina infraconchalis als autapomorphes Merkmal zum Grundplan der Glires. Bei den Lagomorpha ist er nur schwach ausgeprägt (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRAHNERT 1998). Die Ausprägung des Sulcus ductus nasolacimalis ist innerhalb der Rodentia morphologisch variabel. So besitzen *Xerus* (FAWCETT 1923) und *Castor* (FRAHNERT 1998) einen eher seichten Sulcus ductus nasolacimalis, während er bei *Aplodontia* und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) durch Winkelbildung zwischen Paries nasi und Lamina infraconchalis recht stark ausgeprägt ist. *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Hystrix* (STROBEL 1997) fehlt ein Sulcus ductus nasolacimalis völlig. Dieser Zustand ist konvergent und sekundär innerhalb der Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta besitzen einen Sulcus ductus nasolacimalis, allerdings mit variabler Tiefe.

Bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) befinden sich medial an der Lamina infraconchalis zusätzliche Lamellen, bei denen es sich um Epiturbinalia handelt. Beobachtungen an Adulti von *Sciurus* (FRAHNERT 1998) zeigen, dass sich die Lamina infraconchalis wie das Maxilloturbinale in zahlreiche Lamellen aufspaltet, die der Oberflächenvergrößerung dienen. Dabei ist eine Unterscheidung von Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis im Adultzustand kaum noch möglich. Epiturbinalia an der Lamina infraconchalis treten in den hier untersuchten Stadien der Geomyoidea und Myomorpho nicht auf.

Da das ventrale Ende der Lamina infraconchalis in einem meist flachen Winkel dem Praemaxillare von medial anliegt, erfährt die Nasenkapsel in diesem Bereich eine Abstützung. Gleichzeitig verlängert die Lamina infraconchalis zusammen mit dem Paries nasi und Praemaxillare den Canalis nasolacimalis nach rostral. Ein Zustand, der bei allen untersuchten Lagomorpha und Rodentia auftritt (u.a. VOIT 1909, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Eine Ausnahme bilden die subterran lebenden Bathyergiden *Bathyergus* und *Georychus* (SCHRENK 1989), deren Tränennasengang aufgrund der Spezialisierungen im Bereich der Incisiven ventrad abgedrängt wurde, so dass die Lamina infraconchalis in voller Breite dem Praemaxillare aufliegt. Die Geomyoidea und Myodonta besitzen ebenfalls einen Canalis ductus nasolacimalis und repräsentieren somit den Nagergrundplan.

4.1.9 Processus paranasalis

Von vielen Säugerarten ist ein Processus paranasalis oder Processus maxillaris posterior bekannt (STADTMÜLLER 1936, REINBACH 1952). KUHN (1971) spricht sich für die einheitliche Bezeichnung Processus paranasalis aus. Eine eindeutige Definition des Processus paranasalis ist nicht möglich, da die Angaben in Bezug auf Lage und assoziierte Strukturen zum Teil sehr widersprüchlich sind: Der Processus paranasalis soll beim Knochenbildungsprozeß dem Lacrimale als Stütze dienen (FISCHER 1901). Nach STADTMÜLLER (1936) tritt ein Processus paranasalis immer dort auf, wo zwei Deckknochen (meist Frontale und Maxillare) zusammenstoßen. STARCK (1941) sieht als Grund für die Entstehung eines Processus paranasalis seine stützende Funktion für den Ductus nasolacrimalis. REINBACH (1952) betont die enge Beziehung des Processus paranasalis (maxillaris posterior) zum Maxillare, wobei ein sekundärer Verlust dieser Primärfunktion nach KUHN (1971) durchaus denkbar wäre. Die genaue Lage des Processus paranasalis ist innerhalb der Säuger recht variabel: Meist befindet er sich lateral der Prominentia lateralis inferior und ventral des Sulcus lateralis posterior (Muroidea: eig. Beob., RUF 1999), im Bereich des Sulcus lateralis posterior (*Felis*: TERRY 1917), kann sich aber auch vom Planum antorbitale oder am Übergang von der Pars anterior zur Pars lateralis (*Tachyglossus*, *Ornithorhynchus*: KUHN 1971) erheben. Die Ursache hierfür liegt insbesondere im Ursprung des Musculus obliquus inferior begründet, der von der Lage des Augapfels abhängt und damit zum strukturbestimmenden Element werden kann. Nach den hier erhobenen Befunden verbindet alle bei den Muroidea und Geomyoidea beschriebenen Processus (in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand) die laterale Lage am Recessus maxillaris (meist im Bereich des späteren Maxillare), die Funktion als Ursprung für den Musculus obliquus superior sowie die Stützfunktion für das Lacrimale. Eine Homologisierbarkeit dieses Fortsatzes mit einem Processus paranasalis bzw. maxillaris posterior ist durchaus möglich, da die unterschiedlichen räumlichen Gegebenheiten der Strukturen durch die Lage der Augen und die Länge der Nasenkapsel maßgeblich an der Lage des Processus beteiligt sind.

Tupaia besitzt ventrolateral am Recessus maxillaris einen Processus paranasalis, der als Ursprung für den Musculus obliquus inferior dient, und von ZELLER (1983) als Processus maxillaris posterior bezeichnet wird. Bei *Galago* ist der Processus paranasalis zweihöckrig und stützt den Ductus nasolacrimalis und die Nasenkapsel auf dem Maxillare ab (WARICH 1986). Bei *Lepus* (ELOFF 1950: Fig.1, 4I) deuten die Abbildungen des Autors auf einen Processus paranasalis hin, obwohl im Text nicht näher darauf eingegangen wird; *Oryctolagus* fehlt er (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955). *Pedetes*, *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Cavia* (DIERBACH 1985), die Geomyoidea und fast alle Muroidea besitzen einen Processus paranasalis, von dem der Musculus obliquus inferior entspringt. FRAHNERT (1998: A-57, A-58) bezeichnet einen den Abbildungen nach eindeutigen Processus paranasalis bei *Castor* als „Störstelle“ im Pariesknorpel. Dieser ist sehr prominent, hakenförmig nach ventral umgeschlagen und dient dem Musculus obliquus inferior als Ursprung. Ein Processus paranasalis fehlt folgenden Vertretern der Rodentia auch in jüngeren Stadien, in denen die Seitenwand noch nicht vollständig vom Frontale und Maxillare bedeckt ist: *Sciurus*

(FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923), den Gliridae (KLINGLER 2003), *Ctenomys* (MESS 1994), *Myocastor* (BECK 1997), *Octodon*, *Octodontomys*, *Spalacopus*, *Aconaemys*, *Chinchilla* (MESS 1997), *Galea*, *Kerodon* (DA SILVA NETO 1996, 2000), *Erethizon* (STRUTHERS 1927). Bei den meisten Autoren erschließt sich diese Merkmalsausprägung aus den Abbildungen und dem Umstand, dass ein Processus paranasalis unerwähnt bleibt. Bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und *Hystrix* (STROBEL 1997) sind die untersuchten Stadien in ihrer Ossifikation bereits zu weit fortgeschritten, um eine Aussage über das Auftreten des Processus paranasalis treffen zu können. Da dieser Fortsatz nur zeitweise in der Ontogenese auftritt, ist seine Verbreitung innerhalb der bisher untersuchten Nagertaxa und -stadien nicht eindeutig belegt. Es besteht die Möglichkeit, dass der Processus paranasalis innerhalb der Rodentia mehrmals unabhängig voneinander entstanden ist, wogegen allerdings die auffälligen Gemeinsamkeiten zu umliegenden Strukturen (s.o.) sprechen, die die Homologisierbarkeit dieser Processus nahe legen. Wahrscheinlicher ist daher, dass der Processus paranasalis zum Grundplan der Glires und somit auch der Rodentia gehört, da er auch in ähnlicher Form bei *Tupaia* auftritt, und nur in der Entwicklungslinie zum „mouse-related-clade“ und zu den Ctenohystrica als plesiomorphes Grundplanmerkmal erhalten blieb. Der Verlust des Processus paranasalis bei allen anderen Nagern ohne Processus paranasalis müsste unabhängig voneinander erfolgt sein und wäre demnach gegenüber dem Nagergrundplan abgeleitet. Die Geomyoidea und Myodonta verhalten sich bezüglich des Processus paranasalis, wie schon RUF (1999) für die Muridae und eingeschränkt für die Muroidea vermutet, plesiomorph. Der reduzierte Processus paranasalis von *Jaculus* stellt demnach einen vom Grundplan der Myodonta abgeleiteten Zustand dar.

4.1.10 Ductus nasolacrimalis

Der *Ductus nasolacrimalis* ist bei den Rodentia meist gut entwickelt, besonders bei bodennah lebenden Formen, für die das regelmäßige Spülen der Konjunktivalfalten und der Cornea wichtig ist (SCHRENK 1989). Die Verhältnisse bei den Geomyoidea und Myodonta bestätigen diese Hypothese.

Bei *Tupaia* treten zwei *Foramina lacrimales* für die *Canaliculi lacrimales* auf, bei *Cynocephalus* und Primates nur eines; die Lage dieser Foramina in der Orbita unterscheidet sich jedoch von der bei Lagomorpha und Rodentia: Innerhalb der Glires liegt das Foramen lacrimale in der knöchernen Orbita (FRAHNERT 1999). Nach MESS (1997) soll der *Ductus nasolacrimalis* bei fast allen fortgeschrittenen Stadien und Adulti der Glires das Lacrimale durchbohren, was daher als ursprüngliches Merkmal dieser Gruppe gilt. Dagegen sprechen jedoch die Befunde an verschiedenen Entwicklungsstadien von Vertretern der Glires (eig. Beob., FRAHNERT 1998), bei denen das Lacrimale kein Foramen lacrimale besitzt und der *Ductus nasolacrimalis* bei den Adulti von *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998, 1999), Gliriden (KLINGLER 2003, contra: WAHLERT 1985) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) zwischen Lacrimale und Maxillare in die Nasenkapsel zieht. Das von MESS (1997) beschriebene Foramen lacrimale im Lacrimale einiger Hystricognathi (*Hydrochoerus*, HAUCK 1987; *Cavia*,

DIERBACH 1985; *Ctenodactylus* und *Pedetes*, SCHRENK 1989) muss entgegen ihrer eigenen Annahmen daher als vom Grundplan der Rodentia abgeleitetes Merkmal gewertet werden. Bei *Bathyergus* und *Georychus* fusioniert das winzige Lacrimale sehr früh mit dem Maxillare, so dass später ein Austritt aus der Orbita zwischen Maxillare und Frontale erfolgt (MAIER & SCHRENK 1987, SCHRENK 1989). Dieser Zustand ist ebenfalls vom Grundplan der Rodentia abgeleitet. Nach FRAHNERT würden die Geomyoidea, bei denen der Ductus nasolacimalis zwischen Lacrimale und Maxillare hindurchtritt, dem Grundplan der Rodentia entsprechen und diese Grundplanrekonstruktion stützen. Bei den Myodonta tritt der Ductus nasolacimalis zwischen Lacrimale und Maxillare in das Foramen infraorbitale ein, bleibt aber zunächst lateral der Deckknochen, was eine Autapomorphie dieser Nagergruppe darstellt (s.u.).

Der vollständige Verlauf des Tränennasengangs unter Praemaxillare und Maxillare ist ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia, da diese Merkmalsausprägung auch bei den Lagomorpha und den übrigen untersuchten Außengruppenvertretern auftritt (WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993, MESS 1997, FRAHNERT 1998, 1999). Bei allen Myodonta liegt der Ductus nasolacimalis nach Austritt aus der Orbita zunächst lateral der Deckknochen und zieht in das Maxillare durch eine Öffnung, die medial im Foramen infraorbitale liegt. Diesen Zustand findet man auch bei den Adulti der Muroidea, Dipodidae und im Gegensatz zu KLINGLERS (2003) Beobachtungen bei den Gliridae (WAHLERT 1985, FRAHNERT 1999). Damit unterscheiden sich diese „myomorphen“ Nager eindeutig vom Grundplan der Rodentia. FRAHNERT (1999) homologisiert dieses Foramen im Maxillare mit dem Foramen lacrimale. Ebenfalls nur bei Myodonta und Gliridae verläuft der Ductus nasolacimalis medial des Musculus masseter, bevor er in die Nasenkapsel eintritt (FRAHNERT 1999). Diese beiden Merkmale hängen wahrscheinlich mit der Ausbildung einer myomorphen bzw. pseudomyomorphen Infraorbitalregion zusammen und müssen derzeit als konvergente Apomorphien interpretiert werden (MAIER et al. 2002). In diesem Zusammenhang steht auch die Verkürzung des Canalis nasolacimalis zwischen Maxillare, Praemaxillare und Paries nasi bzw. Lamina infraconchalis bei den Myodonta und den Gliriden, im Gegensatz zu den Grundplanverhältnissen bei den übrigen Nagern (FRAHNERT 1999).

LANDRY (1999) benutzt u.a. den Verlauf des Ductus nasolacimalis, um eine weitgehend neue Nagetiersystematik zu postulieren. Da diese Befunde ohne Berücksichtigung der Ontogenese der betreffenden Strukturen ausgewertet wurden, sollen sie bei der hier entwickelten Argumentation keine Rolle spielen. Es sei aber darauf hingewiesen, dass LANDRY eine monophyletische Gruppe, die Phaneraulata, bestehend aus Myodonta, Geomyoidea und Gliridae postuliert.

Bei *Tupaia* und *Galago* flacht der Tränennasengang in seinem Verlauf rostrad gleichmäßig ab, ohne eine der Incisivenalveolen zu umgreifen (SPATZ 1964, WARICH 1986, ZELLER 1983). Hierbei handelt es sich um den für Euarchontoglires plesiomorphen Zustand. FRAHNERT (1998) postuliert, basierend auf den Beobachtungen an *Oryctolagus*, *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor*, für den Grundplan der Glires und Rodentia einen rostral der Orbita relativ steil nach ventral abknickenden Ductus nasolacimalis. Dieser Verlauf hängt mit der starken caudalen Ausdehnung der Incisiven zusammen, die der Tränennasengang bei vielen Vertretern der Glires unterkreuzen muss,

um auf deren Medialseite zu gelangen (FRAHNERT 1999). Die Incisivenausdehnung nach caudal kann im Laufe der Ontogenese bei zahlreichen Rodentia beobachtet werden, wobei in jüngeren Stadien der Tränennasengang noch ohne Unterkreuzung medial der Alveole zu liegen kommt (u.a. MESS 1997, FRAHNERT 1998, 1999, KLINGLER 2003). Die laterale Lage des Tränennasengangs zum Hinterende der Incisivalveole sowie deren Unterkreuzung ist bei den Glires als abgeleitetes Grundplanmerkmal zu bewerten und tritt auch im Grundplan der Rodentia auf (FRAHNERT 1998, 1999). Die untersuchten Stadien der Geomyoidea und Myodonta weichen von diesem Grundplan nicht ab. Allerdings sind bei adulten Heteromyiden die Incisiven caudal relativ verkürzt, so dass eine Unterkreuzung der Incisivalveole durch den Ductus nasolacimalis nicht erfolgt und dieser caudal bereits medioventral des Nagezahns liegt (FRAHNERT 1999). Von *Ctenomys* (MESS 1994) ist ebenfalls ein konvergent entstandener, abweichender Verlauf des Ductus nasolacimalis medial der Incisivalveole bekannt.

Bei den hier zum Vergleich herangezogenen Prosimiern (WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993) liegt die Mündung des Ductus nasolacimalis im Bereich des Vestibulum nasi. Bezüglich der Orientierung am Nasenskelett unterscheiden sich die Mündungsorte jedoch voneinander. So mündet der Tränennasengang bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983) und *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) ventral des Marginoturbinale und rostral des Processus alaris superior im caudalen Bereich der Fenestra narina accessoria, bei *Galago* (WARICH 1986: Abb. 8) und *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) jedoch weiter caudal über dem Vorderrand der Lamina transversalis anterior. SCHRENK (1989), MESS (1997) und FRAHNERT (1998) werten die Merkmalsverteilung bei *Tupaia* als plesiomorph für den Grundplan der Glires und Rodentia. Dem wird hier zugestimmt. Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon*, *Ctenomys* (MESS 1994, 1997) und *Kerodon* (DA SILVA NETO 1996, 2000) liegt die Mündung jedoch in Bezug auf die Apertura nasi externa weiter caudal, was mit einer Verschiebung der äußeren Nasenöffnungen nach rostral zusammenhängen soll (ADE 1997, FRAHNERT 1998). Konvergent hat sich auch bei den Gliriden die Mündung des Tränennasengangs hinter die Apertura nasi externa verschoben, ohne dabei jedoch die Lage zu den umliegenden Skelettstrukturen zu verändern (KLINGLER 2003). Bei den hier untersuchten Geomyoidea und Myodonta liegt die Mündung zwar auch etwas hinter der Apertura nasi externa, jedoch skelettal betrachtet bei den Myodonta unter dem Marginoturbinale und über dem Processus anterior des Processus alaris superior und immer vor der Fenestra narina accessoria. Damit sind die Myodonta diesbezüglich vom Grundplan abgeleitet. Die Geomyoidea entsprechen dem Grundplan der Rodentia.

4.1.11 Cupula nasi posterior

Die Cupula nasi posterior stellt nicht nur eine knorpelige Umhüllung des epithelialen Nasenschlauches dar, sondern besitzt auch eine wichtige Funktion als "mechanischer Puffer" zwischen den verschiedenen Deckknochen dieser Region und kann demnach als "hintere Gaumenkonstruktion" verstanden werden (MAIER 1983, 1986, 1993a). Bei *Tupaia* (SPATZ 1964), den Prosimiern (WARICH 1986, MAIER 1993a,

MÜHLENKAMP 1993) und den Lagomorpha (VOIT 1909, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990) ist die Cupula nasi posterior in den jüngeren Ontogenesestadien sehr prominent entwickelt. Fast alle untersuchten Rodentia verhalten sich diesbezüglich plesiomorph (FAWCETT 1923, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Mit zunehmendem Alter wird die Cupula nasi posterior durch die umliegenden Deckknochen ersetzt. Die Befunde an den bisher untersuchten Geomyoidea und Myodonta reihen sich in diese Beobachtungen ein. Beide Nagergruppen verhalten sich demnach diesbezüglich plesiomorph. Der laterale Processus an der Cupula nasi posterior von *Jaculus* ist jedoch ein apomorphes Merkmal dieses Taxons.

Bei *Tupaia* ragt die Cupula nasi posterior jederseits mit einem *Processus posterior dorsolateral* des Septum interorbitale bis unter die Radix anterior pilae praeopticae (SPATZ 1964, ZELLER 1983: Abb. 4, 5, 21), bei *Galago* unter das Planum suprasedale (WARICH 1986), bei *Lemur* ebenfalls unter die Radix anterior pilae praeopticae (MÜHLENKAMP 1993). Bei *Daubentonia* endet die Cupula nasi posterior jederseits als *Processus posterior* eingebettet im Orbitosphenoid (MAIER 1993a). Da bei den Lagomorpha wie auch den meisten Nagern die Cupula nasi posterior ebenfalls ventral der Radix anterior pilae praeopticae liegt, handelt es sich bei dieser Merkmalsausprägung um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal sowohl der Glires als auch der Rodentia (MESS 1997, FRAHNERT 1998). *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Ctenomys* (MESS 1994) besitzen eine deutlich reduzierte Cupula nasi posterior, die im Gegensatz zu der anderer Rodentia von der Radix pilae praeoptica durch eine breite Fissur getrennt wird. Viele weitere Hystricognathi besitzen ebenfalls eine verkürzte Cupula nasi posterior mit reduzierter Lamina infracribrosa: *Octodon*, *Octodontomys*, *Spalacopus*, *Aconaemys* *Thrichomys* (MESS 1997). Bei *Galea* (DA SILVA NETO 1996) wird die Cupula nasi posterior bereits reduziert angelegt. Bei den Gliriden ist die hintere Nasenkuppel wie bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und *Rattus* (RUF 1999) homokontinuierlich mit der Radix anterior pilae praeopticae verbunden (KLINGLER 2003). Eine Synapomorphie der hier untersuchten Geomyoidea ist die Aufspaltung der Cupula nasi posterior in einen dorsalen und einen ventralen *Processus posterior*, sowie der deutliche Abstand zwischen Cupula nasi posterior und Pila praeoptica. Bei den meisten Myodonta erreicht die hintere Nasenkapsel die Radix anterior pilae praeopticae nicht. Der Apex der Cupula nasi posterior liegt dabei auf einem etwas tieferen Niveau als die Radix anterior pilae praeopticae. Möglicherweise beruht das dorsal des „central stem“ bzw. der Radix anterior pilae praeopticae gelegene Hinterende der Cupula nasi posterior bei *Gerbillus* und *Micromys* auf individuellen Merkmalsausprägungen. Da bei *Mus* sich im Laufe der Ontogenese die Lage der Cupula nasi posterior aus einer sehr ähnlichen Position noch ändert, kann dies auch für *Gerbillus* und *Micromys* angenommen werden. Die Verhältnisse bei den Geomyoidea und Myodonta lassen sich aber nicht mit denen der oben erwähnten Hystricognathi vergleichen, sondern stellen einen morphologisch intermediären Zustand zwischen letzteren und dem Grundplan der Rodentia dar. Damit endet im Grundplan der Myodonta und Muroidea die Cupula nasi posterior direkt vor der Radix anterior pilae praeopticae. Als vom Grundplan der Cricetiden abgeleiteter Merkmalszustand ragt bei den Arvicolinae die hintere Nasenkuppel mit einem deutlichen *Processus posterior* weit unter die Radix anterior pilae praeopticae. Zum Grundplan der Myodonta gehört ein *Processus posterior*, der sich auf dem Palatinum abstützt. Dieser

existiert bei *Jaculus* und bei allen hier untersuchten Cricetidae. Da er auch bei *Acomys* und *Mus* auftritt, soll er ebenfalls in den Grundplan der Muridae gestellt werden. In dieser Gruppe muß jedoch eine mehrfache Verkürzung des Processus posterior erfolgt sein. Die Gerbilliden, denen dieser Fortsatz fehlt, sind demnach vom Grundplan der Muroidea abgeleitet.

4.2 Solum nasi

4.2.1 Lamina transversalis anterior

ZELLER (1989) stellt in den Grundplan der Theria eine Lamina transversalis anterior mit breiter Pars horizontalis. Die Länge der Lamina transversalis anterior bei *Tupaia* und *Cynocephalus* ist beträchtlich (ZELLER 1983, MIELENZ 1994). Die Lamina transversalis anterior der Lagomorpha ist hingegen sehr kurz und besitzt nur eine schwach ausgebildete Pars horizontalis (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRAHNERT 1998). Dieser Zustand ist vom Grundplan der Glires abgeleitet. Eine relativ lange Lamina transversalis anterior mit gut entwickelter Pars horizontalis ähnlich der von *Tupaia* und *Cynocephalus* ist ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia, da diese Merkmalsverteilung bei den Sciuridae (FAWCETT 1923, FRAHNERT 1998, MESS 1999a), Gliridae (KLINGLER 2003), *Castor* (FRAHNERT 1998), Geomyoidea und Muroidea auftritt. Im Vergleich dazu besitzen *Aplodontia*, die bisher untersuchten Ctenohystrica und *Jaculus* eine sehr kurze Pars horizontalis der Lamina transversalis anterior (SCHRENK 1989, STROBEL 1997, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Diese Verkürzung ist nach dem vorliegenden Argumentationsschema bei diesen drei Nagergruppen eine konvergente, apomorphe Entwicklung. Für den Grundplan der Myodonta muss daher eine lange und gut entwickelte Lamina transversalis anterior wie im Grundplan der Rodentia angenommen werden.

Ein für Mammalia plesiomorphes Merkmal ist die Verbindung der Lamina transversalis anterior zu Paries nasi und Septum nasi, wodurch eine *Zona annularis* (GAUPP 1908) entsteht, sowie der Kontakt zum Paraseptalknorpel (KUHN 1971). Bei *Tupaia* ist nur der vorderste Abschnitt der Lamina transversalis anterior mit dem Septum nasi verschmolzen (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987). MESS (1999b) nimmt für die Scandentia daher den Säugergrundplan an. Bei *Cynocephalus*, *Daubentonia* und *Lemur* ist die Lamina transversalis anterior vom Septum nasi durch die Fissura septo-transversalis vollständig getrennt, mit dem Processus lateralis ventralis und der Cartilago paraseptalis jedoch verbunden (MÜHLENKAMP 1993, MAIER, pers. Mitt., MIELENZ 1994). Bei den untersuchten Lagomorpha tritt ebenfalls eine Fissura septotransversalis zwischen Lamina transversalis anterior und Septum nasi auf, so dass medial nur eine Verbindung zur Cartilago paraseptalis besteht; des Weiteren fehlt den Lagomorpha der Processus lateralis ventralis (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, INSOM et al. 1990, FRAHNERT 1998, MESS 1999b). MESS (1997, 1999a,b) und FRAHNERT (1998) postulieren für den Grundplan der Glires und Rodentia eine Verbindung der Lamina transversalis anterior mit dem Ventralrand des Septum nasi und eine rostrale Verbindung

zum Processus lateralis ventralis, was von beiden Autorinnen als plesiomorphes Merkmal gedeutet wird, da diese Verbindungen auch bei *Tupaia* auftreten. Die Fissura septotransversalis der Lagomorpha stellt demnach einen abgeleiteten Zustand dar (FRAHNERT 1997). Fast alle bisher untersuchten Rodentia verhalten sich in Bezug auf diese Merkmalsausprägung plesiomorph (u.a. SCHRENK 1989, MESS 1997, 1999a, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Dies gilt auch für die hier untersuchten Geomyoidea und Myodonta. Abweichungen vom Nagergrundplan beobachtet man bei *Castor*, bei dem die Lamina transversalis anterior medial nur mit der Cartilago paraseptalis verbunden und leicht am Septum nasi dorsad verschoben ist (FRAHNERT 1998) und *Xerus*, bei dem die Verbindung zum Septum nasi sehr kurz ist (FAWCETT 1923). Ein synapomorphes Merkmal von *Petromus*, *Thryonomys*, *Hystrix* und den Caviomorpha ist die Dorsalverschiebung der Lamina transversalis anterior am Nasenseptum, wodurch ein ventraler Kiel unter der Lamina transversalis anterior entsteht und der Kontaktverlust zum Processus lateralis ventralis (BECK 1997, STROBEL 1997, MESS 1997, 1999a).

Bereits FRAHNERT (1997) erarbeitete eine alternative Grundplanrekonstruktion für die Glires und Rodentia, nach der im Grundplan der Glires eine Merkmalsverteilung wie bei den Lagomorpha auftreten könnte. Die Fusion zwischen Lamina transversalis anterior und Septum nasi wären demnach bei den Sciuroidea, Gliridae, Geomyoidea und Myodonta konvergent vom Grundplan der Rodentia abgeleitete Merkmale. Es ergäben sich für die Sciuroidea und Gliridae einerseits und die Geomyoidea und Myodonta andererseits jeweils eine synapomorphe Merkmalsausprägung, die das phylogenetische Argumentationsschema nach ADKINS et al. (2003) unterstützen würde. Die in dieser Arbeit zusätzlich zu *Tupaia* herangezogenen Außengruppenvertreter der Glires würden diese Annahme ebenfalls unterstützen. Allerdings müsste sich bei diesen beiden Gruppen der für den Grundplan der Säuger angenommene Zustand sekundär entwickelt haben. In Anlehnung an FRAHNERT (1997) wird daher dieses Szenario nicht favorisiert.

Die Lamina transversalis anterior wächst bei *Ornithorhynchus* (DE BEER & FELL 1936), *Didelphis*, *Rousettus* (KUHN 1971), *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983), *Oryctolagus* (DE BEER & WOODGER 1930), *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und auch bei *Peromyscus*, *Mesocricetus* (KADAM 1976), *Rattus* (YOUSSEF 1966) und *Otomys* (ELOFF 1948) vom Paries nasi aus. Dieser Entwicklungsmodus stellt demnach ein Grundplanmerkmal der Mammalia dar. Die oben beschriebenen Beobachtungen bei *Tatera* (KADAM 1972/73) widersprechen sowohl diesen Beobachtungen als auch den Beobachtungen von SPATZ (1964) und ZELLER (1983), nach denen die Verbindung der Cartilago paraseptalis zur Lamina transversalis anterior ontogenetisch recht spät erfolgen soll. Es darf jedoch nicht außer Acht gelassen werden, dass über die frühe Ontogenese der Lamina transversalis anterior innerhalb der Rodentia nur wenige Beobachtungen vorliegen.

Weder von den Außengruppenvertretern (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, ZELLER 1983, 1997, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998) noch von anderen Rodentia außer den Muroidea, *Dipodomys* und den Gliridae (KLINGLER 2003) ist eine Unterteilung der Lamina transversalis anterior in Pars anterior und Pars posterior bekannt. Da die Heteromyiden innerhalb der rezenten Geomyoidea eine basale Stellung zu den Geomyiden einnehmen (FAHLBUSCH 1985), ist diese Merkmalsausprägung auch in

den Grundplan der Geomyoidea zu stellen. Damit ergibt sich nach dem vorliegenden Argumentationsschema möglicherweise eine Synapomorphie der Muroidea und Geomyoidea, die jedoch nur durch Untersuchungen an weiteren Vertretern der Dipodoidea überprüft werden muß. Das Auftreten dieser Merkmalsverteilung bei den Gliridae muss demnach als einen konvergent abgeleiteten Zustand angesehen werden. Bei den Gliridae (KLINGLER 2003) treten wie bei den Muroidea mit Ausnahme der Arvicolinae auf der Pars anterior zwei prominente Protuberanzen auf. Dabei handelt es sich um jeweils konvergent abgeleitete Grundplanmerkmale dieser beiden Gruppen. Bei den Arvicolinae ist der mehr oder weniger homokontinuierliche Übergang als sekundäre Vereinfachung zu interpretieren, da diese Unterfamilie nach ADKINS et al. (2003) u.a. nicht die Schwestergruppe aller übrigen untersuchten Muroidea darstellt.

Da bei *Tupaia*, *Cynocephalus* und den Prosimiae die Lamina transversalis anterior direkt vor dem Eingang in das Jacobsonsche Organ endet, tritt kein bedeutender Verbindungsknorpel zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis auf (SPATZ 1964, ZELLER 1983, WARICH 1986, MAIER 1991, MÜHLENKAMP 1993, MIELENZ 1994). Bei allen Lagomorpha und bisher untersuchten Rodentia erstreckt sich zwischen Lamina transversalis anterior und dem Bereich des „outer bar“ eine längere, knorpelige Verbindung (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, SCHRENK 1989, INSOM et al. 1990, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Dieser Merkmalszustand ist demnach ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Glires. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren somit den Nagergrundplan. Die Zuordnung dieses Verbindungsstücks zur Lamina transversalis anterior oder Cartilago paraseptalis lässt sich jedoch nicht eindeutig klären (FRAHNERT 1998). Diese Knorpelverbindung wird auf ganzer Länge bei den Lagomorpha, wie auch den Sciuroidea, Ctenohystrica und bei *Castor* durch die Fissura septoparaseptalis vom Septum nasi getrennt (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, SCHRENK 1989, INSOM et al. 1990, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Dieser Merkmalszustand ist somit eine Autapomorphie der Glires und ein Grundplanmerkmal der Lagomorpha und Rodentia.

Bei Nagern wird laut SCHRENK (1989) die knorpelige Verbindung der Lamina transversalis anterior zur Cartilago paraseptalis communis im Zuge der Ossifikation meist resorbiert. Dies konnte in den in dieser Arbeit untersuchten Ontogenesestadien der Myodonta und Geomyoidea nicht beobachtet werden.

Bei den Gliriden (KLINGLER 2003), Geomyoiden und fast allen Muroiden, tritt als abgeleitetes Grundplanmerkmal ein Processus posterior der Lamina transversalis anterior auf, der mit dem Septum nasi fusioniert ist. RUF (1999) und KLINGLER (2003) rechnen diesen Abschnitt zur Lamina transversalis anterior. Die in dieser Arbeit gewählte Benennung unterstützt diese Vermutung, allerdings fehlen bisher detaillierte Angaben über die Ontogenese des Processus posterior. Nach KLINGLER (2003) ist der Processus posterior ein gemeinsames Merkmal der Muroidea und Gliridae, wobei die sehr lange Fusionsstrecke der Gliridae ein autapomorphes Merkmal ist. Nach der eingangs vorgestellten Arbeitshypothese muss jedoch von einer konvergenten Entwicklung bei diesen beiden Nagergruppen ausgegangen werden. Allerdings wird ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Muroidea und Geomyoidea durch das Auftreten des Processus posterior in beiden Überfamilien befürwortet. Ob es sich dabei auch um

ein Grundplanmerkmal der Myodonta handelt kann nur durch Untersuchungen an weiteren Vertretern der Dipodoidea herausgefunden werden. Möglicherweise ist das Fehlen eines Processus posterior bei *Jaculus* ein apomorphes Merkmal, da der Verbindungsknorpel zwischen Lamina transversalis anterior und dem Paraseptalknorpel einen ausgesprochen auffälligen, im Querschnitt runden Knorpelstab darstellt. Das Fehlen des Processus posterior bei *Sigmodon*, *Dendromus* und *Lophuromys* ist als vom Grundplan der Muroidea abgeleiteter Zustand zu bewerten. Heterochrone Verschiebungen des Merkmals sind ebenfalls nicht auszuschließen. Von einer mehrfach konvergenten Entstehung innerhalb der Muroidea kann aus Gründen der Parsimonie nicht ausgegangen werden.

4.2.2 Cartilago paraseptalis

Eine *Cartilago paraseptalis communis* ist ein für Säuger plesiomorphes Grundplanmerkmal (KUNN 1971, ZELLER 1987). Sie tritt zumindest frühontogenetisch bei *Oryctolagus* (VOIT 1909), *Aplodontia*, *Sciurus* (SCHRENK 1989, FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923), den Gliridae (KLINGLER 2003), *Ctenomys* (MESS 1994), *Myocastor* (BECK 1997), *Bathyergus*, *Georychus*, *Pedetes* (Paraseptalknorpel und Lamina transversalis posterior bindegewebig getrennt), *Anomalurus* (SCHRENK 1989, MESS 1997), *Castor* (FRAHNERT 1998), *Dipodomys* und *Arvicola* (FAWCETT 1917) auf. Nach dieser Merkmalsverteilung gehört eine zeitweilig in der Ontogenese auftretende *Cartilago paraseptalis communis* als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Glires, sowie der Lagomorpha und Rodentia. Im Grundplan des „mouse-related-clade“ tritt eine *Cartilago paraseptalis communis* noch eindeutig auf. Ob die *Cartilagine paraseptales communes* von *Arvicola* und *Dipodomys* individuelle oder artspezifische Atavismen darstellen oder Grundplanmerkmale der Geomyoidea und Muroidea sind, kann nur durch Untersuchungen an weiteren sehr jungen Vertretern dieser Nagergruppen geklärt werden.

Bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983), *Ctenodactylus*, *Bathyergus* (SCHRENK 1989) und *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) wird eine ontogenetisch getrennte Anlage der *Cartilago paraseptalis* von Septum nasi und Lamina transversalis anterior und eine spätere Verbindung zu letzterer beschrieben. Nach dieser Merkmalsverteilung ist anzunehmen, dass dieser Entwicklungsmodus plesiomorph für die Rodentia ist. Da RAJTOVA (1972b) diesen Entwicklungsmodus auch bei *Mesocricetus* beobachtet, handelt es sich hierbei um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Cricetinae und damit auch der Cricetidae und Muroidea. Bei *Tatera* (KADAM 1972/73) erfolgt die Anlage der *Cartilago paraseptalis* gemeinsam mit Lamina transversalis anterior und Septum nasi. Die Gerbilliden weisen demnach einen vom Grundplan der Muroidea abgeleiteten Entwicklungsmodus der *Cartilago paraseptalis* auf.

Die *Cartilago paraseptalis anterior* ist bei allen Außengruppenvertretern wie auch bei den Rodentia eine dorsal bis dorsolateral geöffnete Knorpelrinne (u.a. VOIT 1909, BROOM 1915, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, SCHRENK 1989, INSOM et al. 1990, MAIER 1991, MIELENZ 1994, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Demnach

stellt diese Merkmalsausprägung ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia dar. Die hier untersuchten Geomyoidea und Myodonta repräsentieren diesbezüglich den Nagergrundplan.

Der „outer bar“ (*Fibula reuniens*) gehört zum Grundplan der Eutheria (ZELLER 1983). Bei *Tupaia* und *Galago* erstreckt er sich in älteren Stadien als Knorpelstab schräg von rostromedial nach caudolateral über die Mündung des Ductus vomeronasalis hinweg (BROOM 1915, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986). Ein „outer bar“ tritt sowohl bei *Oryctolagus* (VOIT 1909) und *Lepus* (ELOFF 1950) auf, als auch bei *Apodonta*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), den Gliridae (KLINGLER 2003) und *Ctenohystrica* (SCHRENK 1989, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996). Nur den sehr frühen Entwicklungsstadien von *Sciurus* (FRAHNERT 1997), *Erethizon* (STRUTHERS 1927) und *Galea* (DA SILVA NETO 1996) fehlt ein "outer bar". Die Lagomorpha und Rodentia besitzen demnach als plesiomorphes Grundplanmerkmal einen „outer bar“ (MESS 1997, FRAHNERT 1998). Als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires und Rodentia gilt nach FRAHNERT (1998) ein Verlauf des "outer bar" wie er für *Tupaia* beschrieben wird. Ein solcher Verlauf kann z.B. bei *Oryctolagus* (WÖHRMANN-REPENNING 1984), *Sciurus* (FRAHNERT 1998), den Gliridae (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Octodon* (MESS 1997) beobachtet werden. Innerhalb der Geomyoidea und Myodonta tritt bei allen bisher untersuchten Spezies zumindest in älteren Ontogenesestadien ein vollständiger „outer bar“ mit schrägem Verlauf von rostromedial nach caudolateral auf. Beide Nagergruppen repräsentieren somit den Nagergrundplan.

Bei *Tupaia* wächst der „outer bar“ ontogenetisch von medial nach lateral aus (BROOM 1915, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987). Bei *Daubentonia* ragt er hingegen unvollständig von der lateralen Lamelle rostromedial (MAIER 1991, 1993). Da es sich hierbei um ein älteres Fetalstadium handelt, ist eine Resorption des „outer bar“ an dieser Stelle nicht auszuschließen. Innerhalb der Glires liegen nur sehr wenige Beobachtungen zum Entwicklungsmodus des „outer bar“ vor. Bei den Gliriden (KLINGLER 2003) scheint der „outer bar“ wie bei *Tupaia* ontogenetisch von medial nach lateral auszuwachsen, wohingegen er sich bei *Castor* (FRAHNERT 1998) wie bei *Daubentonia* von lateral der medialen Lamelle nähert. Eine Grundplanrekonstruktion für die Rodentia ist aufgrund der unzureichenden Datenlage und der Merkmalsverteilung innerhalb der Außengruppe nicht möglich. Innerhalb der Myodonta lassen sich zwei Entwicklungsmodi des „outer bar“ rekonstruieren: Der „outer bar“ wächst von lateral nach medial aus (*Sigmodon*, *Gerbillus*, *Mus*); der „outer bar“ wächst zu etwa gleichen Teilen jeweils von der medialen und lateralen Lamelle aufeinander zu (*Jaculus*, *Mesocricetus*, *Phodopus*, *Acomys*, *Lophuromys*, *Rattus*). Eine Überlappung beider Hälften tritt dabei häufig auf. Da bei *Jaculus* und den Cricetinae die zweite Merkmalsausprägung vorliegt und diese vergleichsweise häufiger innerhalb der Myodonta auftritt, soll sie als Grundplanmerkmal für die Myodonta, wie auch für die Muroidea sowie der Cricetinae und Acomyinae angenommen werden. Allerdings bedeutet diese Annahme, dass der erste Entwicklungsmodus konvergent zu *Castor* entstanden wäre. Die Grundpläne der übrigen Unterfamilien der Muroidea lassen sich aufgrund fehlender Daten oder dem Auftreten beider Merkmalsausprägungen nicht rekonstruieren.

Im Laufe der Ontogenese wird die *Cartilago paraseptalis communis* durch die Invasion des *Vomer caudal* unterbrochen (ZUCKERKANDL 1908, FAWCETT 1919, TOEPLITZ 1920, KUHN 1971). Dabei bleiben von der vormals durchgehenden Knorpelspange eine *Cartilago paraseptalis anterior* und der *Processus paraseptalis posterior* übrig. Bei einem Neonatus von *Tupaia* tritt rostromedial an der *Lamina transversalis posterior* ein kurzer *Processus paraseptalis posterior* auf (SPATZ 1964). Ein *Processus paraseptalis posterior* existiert ebenfalls bei *Galago* (WARICH 1986: dorsal auf *Vomer*), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993: dorsal auf *Vomer* und damit verknöchert), den untersuchten *Lagomorpha* (FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, 1951a, FRAHNERT 1997) und innerhalb der *Rodentia* u.a. bei *Muscardinus*, *Glis*, *Eliomys* (KLINGLER 2003), *Hystrix* (STROBEL 1997), *Ctenomys* (MESS 1994), *Castor* (FRAHNERT 1997) und einigen wenigen hier untersuchten Arten (*Thomomys*, *Jaculus*, *Rattus*). MESS (1997) und FRAHNERT (1998) gehen nach dieser Merkmalsverteilung von einem *Processus posterior* im Grundplanmerkmal der *Glires* und der *Rodentia* aus. Dabei kann dieser dorsal des *Vomer* liegen (*Lepus*: ELOFF 1950), medial vom *Vomer* (*Hystrix*: STROBEL 1997) oder von diesem umhüllt sein (*Oryctolagus*: FRICK & HECKMANN 1955, *Thomomys*, *Jaculus*). Demnach gehört zum Grundplan der *Geomyoidea* und dem der *Geomyidae* als plesiomorphes Merkmal ein *Processus paraseptalis posterior*. Bei *Rattus* tritt der *Processus paraseptalis posterior* erst recht spät in der Ontogenese auf. Dieser Sachverhalt spricht gegen eine Reduktion der *Cartilago paraseptalis communis* im Laufe der Ontogenese. Es ist daher nicht eindeutig, ob es sich bei diesem Fortsatz tatsächlich um einen *Processus paraseptalis posterior* handelt oder um eine Struktur, die durch differenzielles Wachstum der *Lamina transversalis posterior* entsteht. Andererseits beobachtet MESS (1994) bei *Ctenomys maulinus* und *C. opimus* ebenfalls erst in sehr weit differenzierten Stadien die Ausbildung einer *Cartilago paraseptalis communis*. Im Grundplan der *Myodonta* wie auch der *Dipodoidea* tritt der für *Rodentia* plesiomorphe Zustand auf.

Sowohl bei *Tupaia* (BROOM 1915, SPATZ 1964, ZELLER 1983) als auch bei *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) berühren sich beide *Paraseptalknorpel rostral* nicht in der Mitte, da sie durch die *Processus palatinus mediales* der *Praemaxillaria* getrennt werden. Bei *Oryctolagus* treten die *Cartilagine paraseptales rostral* hingegen in Kontakt (VOIT 1909: Abb. 12, FRICK & HECKMANN 1955: Abb. 14). Innerhalb der *Rodentia* tritt bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), den *Gliriden* (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989: Abb. 52, 92, 93), *Octodon* (MESS 1997: Abb. 19, 36) und *Galea* (DA SILVA NETO 1996: Abb. 44) ebenfalls eine Berührung der *Paraseptalknorpel* im Bereich des „outer bar“ auf. In der frühen Ontogenese ist dies auch bei *Ctenomys* der Fall (MESS 1994: Abb. 15, 16, 30). FRAHNERT (1998) diskutiert anhand dieser Befunde die rostrale Berührung beider *Paraseptalknorpel* ohne Trennung durch die *Praemaxillaria* als *Autapomorphie* der *Glires*. Im Laufe der Ontogenese schieben sich bei vielen *Rodentia* der *Processus palatinus medialis* des *Praemaxillare* und der *Vomer* zwischen die *Paraseptalknorpel* wie u.a. bei *Petromus*, *Octodon*, *Ctenomys*, *Cavia* (MESS 1994, 1997) und *Myocastor* (BECK 1997). Ein Kontakt der beiden *Paraseptalknorpel* tritt innerhalb der *Geomyoidea* bei *Dipodomys* auf. Damit ist für den Grundplan der *Geomyoidea* der für *Nager* plesiomorphe Zustand anzunehmen. Bei allen

Myodonta mit Ausnahme von *Otomys* (ELOFF 1948) sind die beiden Paraseptalknorpel durchgehend ohne Kontakt, auch dann, wenn die Entwicklung der Praemaxillaria noch nicht sehr weit fortgeschritten ist. Es ist daher anzunehmen, dass im Grundplan der Myodonta dieser abgeleitete Merkmalszustand auftritt. Inwieweit es sich bei *Otomys* um einen primären oder sekundären Merkmalszustand handelt, bleibt noch zu klären.

Die Cartilago paraseptalis wird bei *Oryctolagus* (FRICK & HECKMANN 1955), den Hystricognathi (WÖHRMANN-REPENNING 1984, DA SILVA NETO 1996, MESS 1994, 1997, BECK 1997) und den Muroidea spätontogenetisch durch den Processus palatinus medialis des Praemaxillare und caudal durch den Vomer fast vollständig ersetzt. *Ratufa* besitzt hingegen als Adultus noch einen vollständig erhaltenen Paraseptalknorpel (WÖHRMANN-REPENNING 1982). Bei *Aplodontia* und *Sciurus* verknöchert die Cartilago paraseptalis posterior später vollständig, wobei eine Verschmelzung mit dem Vomer nicht ausgeschlossen werden kann (FRAHNERT 1998). Im Grundplan der Rodentia wird die Cartilago paraseptalis durch die umliegenden Deckknochen, v.a. durch das Praemaxillare ersetzt. Die Muroidea verhalten sich diesbezüglich plesiomorph.

4.2.3 Jacobsonsches Organ

Eine rostrale Mündung des Jacobsonschen Organs direkt in den Ductus nasopalatinus STENO (BROOM 1897: caenorhiner Zustand) findet man bei *Tupaia*, *Cynocephalus*, den Prosimiern und vielen anderen Eutheria und Marsupialia, was von einigen Autoren als Grundplanmerkmal der Theria gewertet wird (BROMAN 1920, STARCK 1982b, ZELLER 1983, WÖHRMANN-REPENNING 1984, WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993, MAIER 1991, 1993, MIELENZ 1994, GIÈRE et al. 1999, SÁNCHEZ-VILLAGRA 2001). BROOM (1897) hingegen bewertet diesen Zustand als abgeleitet. Die Merkmalsausprägung im Grundplan der Eutheria ist bis heute nicht eindeutig geklärt (GIÈRE et al. 1999). Bei den Glires (BROOM 1897) und konvergent bei anderen Eutheria-Ordnungen (Macroscelida, „Insectivora“, Xenarthra) öffnet sich das Jacobsonsche Organ rostral des Ductus nasopalatinus in das Cavum nasi (BROOM 1897: archaeorhiner Zustand). Durch den größeren Raumanspruch der Incisivalveolen (WÖHRMANN-REPENNING 1981) und die Entwicklung einer Inflexa pellita und der damit verbundenen Möglichkeit einiger Arten, den Mundraum caudal der Nagezähne zu verschließen (ADE 1997, FRAHNERT 1998), findet bei Lagomorpha und Rodentia eine Verschiebung der Foramina incisiva und der Ductus nasopalatini nach caudal statt. Diese Merkmalsverteilung stellt einen vom Grundplan der Euarchontoglires abgeleiteten Zustand dar (MESS 1994, 1997, FRAHNERT 1998, contra: STARCK 1982b, WÖHRMANN-REPENNING 1984). Eine vergleichende Gegenüberstellung des differentiellen Wachstums des Jacobsonschen Organs sowie des primären Gaumenabschnittes bei *Ratufa*, *Cavia*, *Rattus* und *Mus* diskutiert WÖHRMANN-REPENNING (1982): Die Ductus nasopalatini werden aus ihrer ursprünglich rostralen Lage durch die starke caudale Ausdehnung der Praemaxillaria während der Ontogenese nach hinten verlagert. Bei *Ratufa* und *Sciurus* fehlen die paraseptalen Furchen und der Ductus nasopalatinus liegt verhältnismäßig weit rostral, was als Konservierung einer primitiveren Merkmalsausprägung gedeutet werden kann

(WÖHRMANN-REPENNING 1982, FRAHNERT 1998). Die Myodonta und Geomyoidea entsprechen dem abgeleiteten Typus mit weiter caudal gelegenen Ductus nasopalatini. Im Grundplan der Glires und Rodentia öffnet sich der Ductus vomeronasalis ventrolateral bis lateral unter dem Vorderrand des „outer bar“ in das Cavum nasi (SCHRENK 1989, FRAHNERT 1997, MESS 1997), wie bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Ratufa* (WÖHRMANN-REPENNING 1982), den Gliridae (KLINGLER 2003), Geomyoidea und Muroidea. Die dorsolaterale Mündung bei *Jaculus* und den meisten Hystricognathi ist als abgeleitet anzusehen (SCHRENK 1989, MESS 1994, 1997, BECK 1997, STROBEL 1997). Bei *Coendou*, den Dasyproctidae, Caviidae, *Hydrochaeris* und *Bathyergus* mündet der Ductus vomeronasalis sekundär ventrolateral (DA SILVA NETO 1996, MESS 1997).

Eine Torsion des Jacobsonschen Organs wie bei den hier untersuchten Arten wurde mit anderen Lagebeziehungen auch bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) beobachtet. SCHRENK (1989) begründet diese Drehung mit der aberranten Öffnung des Jacobsonschen Organs nach dorsal. Eine Spiraldrehung fehlt den übrigen bisher untersuchten Hystricognathi (MESS 1997). Allerdings ist die Beschreibung des Jacobsonschen Organs bei anderen Nagern sowie den Außengruppenvertretern oft nur oberflächlich, so dass eine Torsion bei anderen Arten nicht ausgeschlossen werden kann. Die Torsion betrifft bei den Geomyoidea und Myodonta das Jacobsonschen Organ in seiner ganzen Länge, was eine Synapomorphie dieser beiden Taxa sein könnte.

Dorsal des Jacobsonschen Organs gelegene Drüsenreihen und eine caudal in das Organ mündende Spüldrüse (Glandula posterior) besitzen viele Mammalia. Eine Übersicht gibt BROMAN (1921). Auch bei *Galago* treten dorsal und dorsolateral Drüseneinmündungen auf (WARICH 1986). Eine Assoziation mit serösen Drüsenanteilen der Glandula nasi medialis vor allem caudal des Jacobsonschen Organs wird auch bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998) und *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) beschrieben. Nach BROMAN (1921) handelt es sich bei diesen Drüsen jedoch um selbständige Gebilde, die mit der Glandula nasi medialis nur die Lage gemein haben. Seröse Drüsen, die in das Jacobsonsche Organ münden, stellen demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires und Rodentia dar. Die Geomyoidea und Myodonta weichen von diesem nicht ab. Allerdings kann die Systematik der dorsal einmündenden Drüsen anhand des vorliegenden Materials nicht diskutiert werden. Dazu müssen zunächst noch Untersuchungen an Adulti der betreffenden Arten erfolgen.

4.2.4 Ductus nasopalatinus und Knorpel des Munddaches

Die Lagebeziehungen von Ductus vomeronasalis und Ductus nasopalatinus wurden bereits in Kapitel 4.2.3 im Zusammenhang mit dem Jacobsonschen Organ eingehend diskutiert.

Die Papilla palatina von *Ratufa* und *Cavia* besitzt keine Geschmacksknospen, wie man sie bei *Rattus* und *Mus* findet (WÖHRMANN-REPENNING 1980/81/82). Ob diese

Strukturen ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Murinae sind, kann nur durch eine umfassende Untersuchung an anderen Taxa geklärt werden.

Eine *Cartilago papillae palatinae* ist ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Mammalia (DE BEER 1937, KUHN 1971). Sie entwickelt sich bei einem Neonatus von *Tupaia* relativ spät in der Ontogenese und ist unregelmäßig geformt, bei einem juvenilen Stadium hingegen dreigeteilt (BROOM 1915, SPATZ 1964). Innerhalb der Lagomorpha konnte eine *Cartilago papillae palatinae* bisher nur bei *Ochotona* beobachtet werden (FRAHNERT 1998). Bei *Oryctolagus* und *Lepus* ist ein späteres Auftreten der Struktur nicht auszuschließen. MESS (1997) und FRAHNERT (1998) nehmen basierend auf dieser Merkmalsverteilung für den Grundplan der Glires und Rodentia eine *Cartilago papillae palatinae* an. Diese entwickelt sich bei Rodentia ebenfalls relativ spät in der Ontogenese (FRAHNERT 1998, RUF 1999), ein Sachverhalt, der an den hier untersuchten, ontogenetischen Serien bestätigt werden kann. Bei vielen bisher untersuchten Rodentia wurde eine in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand mehr oder weniger stark zerklüftete und mit Fortsätzen versehene *Cartilago papillae palatinae* beobachtet (WÖHRMANN-REPENNING 1982, 1984, SCHRENK 1989, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, STROBEL 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Eine *Cartilago papillae palatinae* fehlt u.a. *Aplodontia* (FRAHNERT 1998), *Graphiurus* (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Erethizon* (STRUTHERS 1927), wobei hier jeweils ein späteres Auftreten dieses Knorpels nicht ausgeschlossen werden kann. Die Geomyoidea und Myodonta entsprechen diesem Grundplan, da in allen untersuchten Teilgruppen dieser beiden Taxa eine *Cartilago papillae palatinae* beobachtet werden konnte.

Tupaia (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) und die Prosimier (WARICH 1986, MAIER 1991: Fig.1, MÜHLENKAMP 1993) besitzen eine kurze *Cartilago ductus nasopalatini*, die mit der Lamina transversalis anterior und der *Cartilago paraseptalis* verbunden ist und den Ductus nasopalatinus rostral, lateral und v.a. medial umgreift. MESS (1997) und FRAHNERT (1998) nehmen eine *Cartilago ductus nasopalatini* als plesiomorphes Merkmal in den Grundplan der Glires, Lagomorpha und Rodentia auf. Diese Annahmen beruhen jedoch, wie im folgenden Abschnitt im Zusammenhang mit der *Cartilago palatina* erläutert wird, auf Fehlinterpretation der Knorpelstrukturen des Munddaches. Bei *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Ratufa* (WÖHRMANN-REPENNING 1982: sehr prominent und lang), *Castor* (FRAHNERT 1998), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989: als Processus lateralis der *Cartilago paraseptalis* bezeichnet) und *Hystrix* (STROBEL 1997: vom Hinterrand der Lamina transversalis anterior ausgehend) tritt wie bei *Jaculus*, den hier untersuchten Gerbilliden und *Lophuromys* eine laterale Knorpelrinne neben dem „outer bar“ auf. FRAHNERT (1998) deutet diese bei den von ihr untersuchten Arten als Fortsatz der Lamina transversalis anterior. Dem kann hier nicht zugestimmt werden. Aufgrund der Lage neben dem „outer bar“ und rostral des Ductus nasopalatinus sowie der stützenden Funktion für die basale Schleimhautrinne sollte diese Struktur als Rest der *Cartilago ductus nasopalatini* interpretiert werden. Durch die abgeleiteten Verhältnisse am Nasenboden ist der Bezug dieses Knorpels zum Ductus nasopalatinus teilweise verloren gegangen. Die bei *Sigmodon* von der *Cartilago paraseptalis* isolierten Knorpelfragmente,

liegen ebenfalls größtenteils rostral des Ductus nasopalatinus und können daher als Derivate der Cartilago ductus nasopalatini gedeutet werden. Damit gehört eine Cartilago ductus nasopalatini als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Rodentia. Man findet sie ebenfalls noch im Grundplan der Myodonta, der Dipodoidea und innerhalb der Muroidea im Grundplan der Sigmodontinae, Gerbillidae und Muridae. Die Cricetinae und Arvicolinae sind demnach durch das Fehlen einer Cartilago ductus nasopalatini vom Grundplan der Cricetiden, die Acomyinae und Dendromurinae vom Grundplan der Muridae abgeleitet. Bei den Geomyoidea ist die Cartilago ductus nasopalatini ebenfalls verloren gegangen, was einen vom Nagergrundplan abgeleiteten Zustand darstellt; ihre Funktion wird von der Cartilago palatina bzw. weiter caudal gelegenen Knorpelstrukturen übernommen. In diesem Zusammenhang stellt sich auch die Frage, inwieweit es sich bei den von MESS (1994, 1997) u.a. für die Hystricognathi beschriebenen Knorpelstrukturen im Bereich der Ductus nasopalatini tatsächlich um Cartilagines ductus nasopalatini handelt.

Die *Cartilago palatina* entwickelt sich erst spät in der Ontogenese (STURM 1936). Es handelt sich dabei um einen meist paarigen Knorpel, der sich lateroventral des Ductus nasopalatinus nach caudal vorschiebt und diesen caudal umgreifen kann. STURM (1936) erläutert detailliert die Problematik der Identifizierung und Homologisierung der *Cartilago palatina* und gibt einen Überblick über synonyme Begriffe dieser Struktur. Bei vielen Eutheria ist die *Cartilago palatina* mit der *Cartilago ductus nasopalatini* verbunden (STURM 1936). Diesen Zustand findet man auch bei *Tupaia* (BROOM 1915: „posterior nasal-floor cartilage“, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Daubentonia* (MAIER 1991, Fig.1); bei *Galago* (WARICH 1986) und *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) liegt die *Cartilago palatina* isoliert vor. Bei *Oryctolagus* tritt ein paariger, die ventrale Schleimhautrinne stützender und dem Ductus nasopalatinus anliegender Knorpel auf, den VOIT (1909), STURM (1936) und FRICK & HECKMANN (1955) mit der *Cartilago palatina* homologisieren. *Lepus* (ELOFF 1950) und *Ochotona* (FRAHNERT 1998) besitzen ähnliche Knorpelstrukturen. FRAHNERT (1998) homologisiert diese jedoch aufgrund von Morphologie und Lagebeziehung mit der *Cartilago ductus nasopalatini*. Per Definitionem handelt es sich bei diesen Strukturen jedoch um *Cartilagines palatinae*. Damit gehört eine *Cartilago palatina* als plesiomorphes Merkmal in den Grundplan der Glires, wie auch in den der Lagomorpha. Knorpelstrukturen im Bereich der Ductus nasopalatini, die diese z.T. auch caudal umgreifen, findet man innerhalb der Rodentia bei *Bathyergus*, *Chinchilla* (MESS 1997), *Ctenomys maulinus* (MESS 1994), *Myoprocta* (MESS 1997) und *Dasyprocta* (DA SILVA NETO 1996, 2000). MESS 1997 homologisiert die mit der *Cartilago papillae palatinae* verwachsenen und die Ductus nasopalatini stützenden Strukturen als *Cartilago ductus nasopalatini*. Bei der beschriebenen Struktur von *Hystrix* handelt es sich vermutlich nicht um eine *Cartilago ductus nasopalatini*, sondern um Teile der *Cartilago papillae palatinae*, da diese mit dieser fusioniert sind und medial des Ductus nasopalatinus liegen (STROBEL 1997). Bei *Glis* tritt ein solcher den Ductus nasopalatinus umgreifenden und mit der *Cartilago papillae palatinae* in Kontakt stehender Knorpel ebenfalls auf (KLINGLER 2003). Damit gehört auch zum Grundplan der Rodentia eine *Cartilago palatina*. *Peromyscus*, *Mesocricetus* und *Dendromus* sind die einzigen Muroidea, von denen bisher eine *Cartilago palatina* bzw. deren Anlage bekannt ist. Somit verhalten sich die Muroidea diesbezüglich plesiomorph. Ob die übrigen Teilgruppen der

Myodonta, wie auch andere Nagergruppen, denen eine *Cartilago palatina* fehlt tatsächlich einen abgeleiteten Zustand repräsentieren, kann an dieser Stelle nicht eindeutig geklärt werden.

WÖHRMANN-REPENNING (1984) und SCHRENK (1989) gehen davon aus, dass bei den Rodentia sowohl die *Cartilago palatina* als auch die *Cartilago ductus nasopalatini* fehle, so dass eine Neubildung dieser Strukturen innerhalb der Rodentia angenommen werden müsse. Dies ist ohne weiteres nicht haltbar. Es spricht nichts dagegen, dass durch die Verschiebung der *Ductus nasopalatini* nach hinten auch die *Cartilago palatina* weit aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben wurde. Das Auftreten der hier als *Cartilago ductus nasopalatini* gedeuteten lateralen Knorpelrinne bei zahlreichen untersuchten Nagern spricht für die Hypothese, dass es sich bei den caudalen Knorpelstrukturen um eine *Cartilago palatina* und nicht um die *Cartilago ductus nasopalatini* handelt. Für eine Neubildung dieser Strukturen liegt kein zwingender Grund vor.

4.2.5 *Lamina transversalis posterior*

Als plesiomorphes Merkmal der Eutheria ist die *Lamina transversalis posterior* relativ lang und bleibt vom Septum nasi durch die caudal verlängerte *Fissura septoparaseptalis* getrennt (*Tupaia*: SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, Prosimier: WARICH 1986, MAIER, pers. Mitt., MÜHLENKAMP 1993). In dieser Fissur liegt der Vomer. Diese Merkmalsverteilung findet sich auch im Grundplan der Glires sowie der Lagomorpha und Rodentia (MESS 1997, FRAHNERT 1998). Die Lagomorpha und fast alle Rodentia repräsentieren in Bezug auf dieses Merkmal den Grundplan (VOIT 1909, STRUTHERS 1923, ELOFF 1950/51a, INSOM et al. 1990, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, STROBEL 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Als jeweils konvergent vom Nagergrundplan abgeleiteten Zustand findet man bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1997), *Glis* (KLINGLER 2003), *Hystrix* (STROBEL 1997), *Cavia* (RAJTOVA 1972a, DIERBACH 1985) und *Hydrochaeris* (MESS 1997) eine mit der Nasenscheidewand fusionierte *Lamina transversalis posterior*. Soweit bekannt, ist *Ctenodactylus* das einzige Nagetier, dem die *Lamina transversalis posterior* aufgrund der sekundären Reduktion der hinteren Nasenkapsel vollständig fehlt (SCHRENK 1989). Die Geomyoidea repräsentieren den Nagergrundplan. Im Grundplan der Myodonta und Muroidea treten die oben beschriebenen plesiomorphen Verhältnisse auf. *Jaculus* besitzt jedoch eine verkürzte *Lamina transversalis posterior*, was als Autapomorphie dieser Spezies anzusehen ist. Der Grundplan der Dipodoidea bzw. Dipodidae lässt sich aufgrund fehlender Daten für andere Vertreter dieser Taxa nicht rekonstruieren. Im Rahmen der Reduktion des *Recessus ethmoidalis* wird die *Lamina transversalis posterior* bei (tendenziell) mikrosomatischen Säugern eine kleine und unbedeutende Struktur (MAIER 1983). Die Reduktion der *Lamina transversalis posterior* bei *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Otomys* (ELOFF 1948) kann jedoch nicht auf die Reduktion der hinteren Ethmoturbinalia zurückgeführt werden. Hierbei handelt es sich um konvergent abgeleitete Merkmalsausprägungen.

Bei vielen Nagern wie z.B. *Aplodontia* (FRAHNERT 1998), den Gliridae (KLINGLER 2003), *Galea* (DA SILVA NETO 1996) *Dipodomys* und den Myodonta beginnt die Lamina transversalis posterior medial des Recessus maxillaris. Bei ontogenetischen Serien von *Galea*, *Peromyscus* und *Rattus* kann man eine Änderung dieser Lagebeziehungen beobachten. Beide Strukturen überlappen sich zunehmend. KLINGLER (2003) geht nicht davon aus, dass eine rostrale Verlängerung der Lamina transversalis posterior möglich ist, da diese durch den vorgelagerten Vomer „fixiert“ ist. Eigene Beobachtungen an Myodonta zeigen jedoch, dass bereits früh in der Ontogenese eine rostrale Verlängerung der Lamina transversalis posterior in Form einer Schleimhautbrücke vorliegt, die für die sowohl knorpelige als auch verknöcherte Lamina transversalis posterior als Platzhalter dient und zunehmend durch Skelettstrukturen ausgefüllt wird. Gleichzeitig wächst der Recessus maxillaris caudad aus.

Die Verschmelzung der Lamina transversalis posterior mit dem Vomer tritt sehr häufig in älteren Entwicklungsstadien vieler Säuger wie auch bei den Glires auf (eig. Beob., u.a. ELOFF 1951a, FRICK & HECKMANN 1955, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, DA SILVA NETO 1996, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Dabei handelt es sich um einen plesiomorphen Zustand der Lagomorpha und Rodentia (MESS 1997). *Ctenomys maulinus* und *C. opimus* fehlt sekundär auch in sehr weit differenzierten Stadien der Vomer (MESS 1994). Die Geomyoidea und Myodonta entsprechen dem Grundplan der Rodentia. Allerdings könnte das bei Muroidea bereits zeitig praenatale Auftreten der Verknöcherung der Lamina transversalis posterior mit dem Vomer ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe sein.

Bei *Tupaia* ist der Vomer rostral der Lamina transversalis posterior flügel förmig verbreitert und an dieser Stelle von Sekundärknorpel unterlagert (ZELLER 1983: Abb. 20). Solche Alae des Vomer, die als rostrale Verlängerung der Lamina transversalis posterior dienen, wurden bisher innerhalb der Lagomorpha nicht beschrieben. Bei allen Gliridae (KLINGLER 2003), Geomyoidea und Myodonta treten sie hingegen auf. Bei *Castor* und *Sciurus* fehlen diese, bei *Aplodontia* besitzt der Vomer lateral eine Kante (FRAHNERT 1998). Innerhalb der Hystricognathi wurden diese lateralen Alae am Vomer bisher nicht beschrieben (DA SILVA NETO 1996, 2000, STROBEL 1997, MESS 1997). Aufgrund dieser Datenlage und aus Gründen der Parsimonie sollen die rostral verlängerten Alae als Synapomorphie der Geomyoidea und Myodonta bewertet werden. Das Auftreten dieser Strukturen bei den Gliridae wäre, basierend auf dem vorliegenden Argumentationsschema, als Konvergenz zu betrachten.

Die systematische Bedeutung des *Processus paraseptalis posterior* wurde bereits in Kapitel 4.2.2 in Zusammenhang mit der *Cartilago paraseptalis* diskutiert.

4.3 Cavum nasi

4.3.1 Septum nasi und Glandula nasi medialis

Sowohl bei allen bisher untersuchten Außengruppenvertretern (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1959, SPATZ 1964, ZELLER 1983, MÜHLENKAMP 1993), als auch den Rodentia (u.a. MESS 1994, 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003) bildet das *Septum nasi* eine durchgehende Knorpellamelle mit der größten dorsoventralen Ausdehnung im Bereich des Limbus praecribrosus. Dieser Zustand gilt als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires, sowie der Lagomorpha und Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta verhalten sich diesbezüglich ebenfalls plesiomorph.

Eine paarige *Anlage* des Septum nasi wurde innerhalb der Rodentia bei *Erethizon* (STRUTHERS 1927) und *Cavia* (RAJTOVA 1972a) beobachtet. Bei *Mus* (FRICK 1986) und *Rattus* (VIDIC et al. 1972) ist die Anlage des Septum nasi hingegen unpaar. Systematische Aussagen können erst getroffen werden, wenn sehr frühe Entwicklungsstadien weiterer Nager in Bezug auf die Anlage des Septum nasi hin untersucht werden.

Bei *Glis*, *Eliomys* (KLINGLER 2003) und *Octodon* (MESS 1997) erfolgt die *Verknöcherung* des Septum nasi zum Ethmoid zunächst subcerebral von dorsal nach ventral und schreitet dann rostral fort. Dieser Verknöcherungsmodus soll als Grundplanmerkmal der Rodentia angenommen werden. Die Verknöcherungszone bei einem adulten *Glis* beschränkt sich auf die caudalen Zweidrittel der Nasenscheidewand (KLINGLER 2003). Bei einigen Vertretern der Muroidea hat die Ossifikation der Nasenscheidewand ebenfalls bereits begonnen und erfolgt wie für den Nagergrundplan angenommen. Dabei fällt auf, dass bei den nestflüchtenden *Sigmodon* und *Acomys*, allerdings auch bei *Cricetus*, die Verknöcherung bereits pränatal beginnt, bei den Nesthockern *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* jedoch erst deutlich postnatal. Bei einem Neonatus von *Octodon* ist hingegen trotz einer Tragezeit von ca. drei Monaten erst die dorsale subcerebrale Hälfte des Septum nasi verknöchert (NOWAK 1991, MESS 1997). Nestflüchtende Taxa besitzen somit pränatal und unabhängig von der Tragezeit eine wesentlich weiter differenzierte Nasenscheidewand als Nesthocker. Sowohl bei *Peromyscus* als auch bei *Mus* tritt ein weiteres Verknöcherungszentrum zwischen Lamina transversalis anterior und caudalem Septoturbinale auf. Da dieses Merkmal von anderen Nagertaxa bzw. Außengruppenvertretern bisher nicht beschrieben wurde, handelt es sich hierbei möglicherweise um ein apomorphes Grundplanmerkmal der Muroidea.

Eine *Durchbrechung* der knorpeligen Nasenscheidewand, die sog. Fenestra internasalis, wird bei einigen Mammalia beschrieben, wobei jedoch Entstehungsmodus (primär oder sekundär) und Lage dieses Fensters unterschiedlich sind (u.a. GAUPP 1908, STARCK 1941, KUHN 1971). Von *Tupaia* (ZELLER 1983), *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) und den zum Außengruppenvergleich herangezogenen Prosimiern (WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993, MAIER, pers. Mitt.) ist keine Fenestra internasalis bekannt. Innerhalb der Lagomorpha tritt nur bei *Ochotona* eine *Fenestra internasalis anterior* auf (FRAHNERT 1998). *Aplodontia* besitzt ebenfalls sehr weit rostral außerhalb des Bereiches der Deckknochen ein Fenster im Septum nasi

(FRAHNERT 1998). Bei einigen bisher beschriebenen Hystricognathi befindet sich eine Fenestra internasalis im rostralen Bereich des Septum nasi größtenteils vor der Lamina transversalis anterior: *Octodon*, *Spalacopus*, *Octodontomys*, *Aconaemys*, *Thrychomys*, *Bathyergus*, *Georychus*, *Cryptomys* (MESS 1997), *Myocastor* (BECK 1997) und *Ctenodactylus*, bei dem sich eine primär angelegte Fissur distal schließt, so dass eine Fenestra entsteht (SCHRENK 1989); bei *Erethizon* schließt sich die Fenestra internasalis im Laufe der Ontogenese wieder (STRUTHERS 1927). Die Fenestra internasalis anterior der Myodonta befindet sich an gleicher Stelle wie die Fenestra internasalis anderer Nager. Eine Homologisierung dieser sehr früh in der Ontogenese auftretenden Fenestrae liegt nahe. Damit gehört die Fenestra internasalis anterior als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Rodentia. Im Grundplan der Myodonta, der Dipodoidea, Muroidea und deren Teilgruppen tritt diese ebenfalls auf. Bei Taxa, bei denen die Fenestra internasalis anterior postnatal persistiert, liegt die Funktion dieser Fenestra, wie schon von RUF (1999) vermutet, möglicherweise in der besseren Beweglichkeit des aus der Apertura piriformis des knöchernen Schädels herausragenden Rostrum.

Die dorsocaudal der Lamina transversalis anterior gelegene Fenestra internasalis posterior ist innerhalb der Glires nicht sehr weit verbreitet. Bisher wurde eine echte Fenestrierung außer bei *Rattus* und *Mus* nur bei *Glis* (KLINGLER 2003) beschrieben. Bei *Muscardinus* und *Eliomys* (KLINGLER 2003), *Dipodomys* und vielen Myodonta beobachtet man aber an der gleichen Stelle ein teilweise sehr stark verdünntes Septum nasi. Eine spätere Fenestrierung kann also nicht ausgeschlossen werden, da sich die Fenestra internasalis posterior erst spät und postnatal in der Ontogenese differenziert. Da die Fenestra internasalis posterior bisher von keinem anderen Vertreter der Glires bekannt ist, muss diese entweder als konvergentes Merkmal der Myodonta und Gliridae oder in Anlehnung an RUF (1999) und KLINGLER (2003) als Synapomorphie dieser beiden Gruppen angesehen werden. Damit ist noch nicht die Merkmalsverteilung bei *Dipodomys* und die möglicherweise individuellen Ausprägung einer Fenestra internasalis bei *Castor* (FRAHNERT 1998) geklärt. Es könnte sich bei der Fenestra internasalis posterior bzw. dem ausgedünnten Septum nasi in diesem Bereich von *Castor*, *Dipodomys* und den Myodonta um eine Synapomorphie handeln, die den „mouse-related-clade“ stützen würde. Um dieses Problem befriedigend zu lösen, sind Untersuchungen an Adultschädeln weiterer Vertreter der Glires von Nöten. Die Bedeutung dieser recht späten Ausbildung der Fenestra internasalis posterior lässt sich vielleicht mit einer Anpassung an veränderte Strömungsverhältnisse der Atemluft erklären (MAIER, pers. Mitt.). Die Fenestra internasalis posterior dürfte jedoch keine Rolle für die Beweglichkeit des rostralen Nasenbereiches spielen, da deren Auftreten zu einem Zeitpunkt erfolgt, zu dem bereits Verknöcherungen der Nasenkapsel auftreten und die caudale Lage im Bereich der Deckknochen eine Beweglichkeit dieses Abschnitts der Nasenscheidewand stark einschränkt (RUF 1999).

Septoturbinalia wurden bisher außerhalb der Glires nur bei wenigen Säugern beschrieben: *Dasybus* (REINBACH 1952), *Zaedyus* (REINBACH 1955), *Solenodon* (MENZEL 1979), *Tarsius* (STARCK 1982a) und *Papio* (REINHARD 1958). Ein knorpeliges Septoturbinale fehlt *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983), *Cynocephalus* (MIELENZ 1994), *Daubentonia* (MAIER, pers. Mitt.), *Galago* (WARICH 1986) und *Lemur* (MÜHLENKAMP

1993). Bei den letzten beiden Taxa beobachtet man jedoch einen Schleimhautwulst in der Pars anterior bzw. über der Lamina transversalis anterior. Den Lagomorpha (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRAHNERT 1998) fehlt ein Septoturbinale vollständig. Die bisher beschriebenen Septoturbinalia unterscheiden sich sehr bezüglich Lage und Ausdehnung, was eine Homologisierung der Strukturen erschwert.

Einige Caviomorpha (*Ctenomys*, *Spalacopus*, *Octodontomys*, *Chinchilla*: MESS 1994, 1995) weisen ein weit rostral gelegenes Septoturbinale auf, das sich am dorsocaudalen Rand der Fenestra internasalis anterior oder, wenn diese fehlt, in entsprechender Lage befindet. Bei *Octodon* tritt in den jüngeren Stadien eine Verdickung am dorsocaudalen Rand der Fenestra internasalis anterior auf, die im Verlauf der weiteren Entwicklung bis zum Zeitpunkt der Geburt jedoch wieder zurückgebildet wird (MESS 1997). *Thrychomys* (MESS 1997) und *Myocastor* (BECK 1997) besitzen nur eine leichte Anschwellung des Septum nasi an betreffender Stelle. Das soeben beschriebene Septoturbinale befindet sich in einer anderen Lage als das rostral der Lamina transversalis gelegene Septoturbinale von *Eliomys* (KLINGLER 2003), *Dipodomys* und den Myodonta. Eine Homologisierung fällt demnach schwer. Allerdings könnte zum Grundplan der Hystricomorpha ein Septoturbinale gehören, das sich am caudodorsalen Rand der Fenestra internasalis anterior erstreckt und möglicherweise eine Versteifungsfunktion besitzt (RUF 1999). Anders verhält es sich mit dem Septoturbinale der Geomyoidea und Myodonta, das im Bereich der Lamina transversalis anterior ventral der Fenestra internasalis posterior liegt. Bei *Muscardinus*, *Eliomys* und *Glis* tritt über der Lamina transversalis anterior ebenfalls ein Septoturbinale auf, das bei *Eliomys* und *Muscardinus* im Laufe der Ontogenese reduziert wird (KLINGLER 2003). Bei allen bisher untersuchten Gliridae findet man jedoch dorsocaudal der Lamina transversalis anterior ein mit der Glandula nasi medialis assoziierten Schleimhautwulst, der unterhalb der Fenestra internasalis posterior bzw. dem entsprechend verdünnten Areal liegt und bei einem Adultus von *Glis* knorpelig gestützt wird (KLINGLER 2003). Dieses hintere Turbinale scheint nach der Beschreibung KLINGLERS (2003) eine Verlängerung des eigentlichen Septoturbinale zu sein. *Sciurus* besitzt zwei Schleimhautwülste am Septum nasi (FRAHNERT 1998), wobei die Lage des ventralen Wulstes dem Septoturbinale der Myodonta, Geomyoidea und Gliridae entsprechen könnte. Sowohl das rostrale, als auch das caudale Septoturbinale sind Grundplanmerkmale innerhalb der Rodentia, deren Polarisierung jedoch fraglich bleibt. Die hinteren Septoturbinalia der Myodonta, Geomyoidea und Gliridae stimmen in ihrer Lage frappierend miteinander überein. Nach dem vorliegenden Argumentationsschema könnte es sich um eine Synapomorphie der Geomyoidea und Myodonta handeln; das Septoturbinale der Gliridae wäre dann ein konvergent abgeleitetes Merkmal. RUF (1999) und KLINGLER (2003) gehen hingegen von einer Synapomorphie zwischen Gliridae und Muroidea aus.

Die systematische Beurteilung des Septum interorbitale ist schwierig, da unter diesem Begriff sowohl das Septum interorbitonasale des Chondrocranium (FAWCETT), als auch die von anderen Strukturen gebildete und zwischen den Orbitae gelegene Knochenlamelle des Osteocranium verstanden wird (HAINES 1950). Ein Septum interorbitale steht meist in Zusammenhang mit einer reduzierten Cupula nasi posterior, deren Ursache wie z.B. bei den Primaten die Vergrößerung der Augen sein kann (MAIER 1983). *Tupaia* (SPATZ 1964) sowie *Oryctolagus* (VOIT 1909) und *Lepus* (ELOFF 1950:

Fig. 4J) besitzen ein Septum interorbitale. Damit ist im Grundplan der Glires als plesiomorphes Merkmal ein Septum interorbitale anzusiedeln. Die Rodentia verhalten sich diesbezüglich plesiomorph: *Xerus* (FAWCETT 1923) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) besitzen ein niedriges Septum interorbitale. FRAHNERT (1998) beschreibt bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* ein Septum interorbitale, wobei jedoch unklar bleibt, ob damit nicht nur der sich an die Cupula nasi posterior anschließende Teil des "central stem" gemeint ist. Innerhalb der Caviomorpha besitzen *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Ctenomys* (MESS 1994), *Petromus*, *Thryonomys*, *Octodon*, *Thrichomys*, *Chinchilla*, *Myoprocta*, *Cavia* (MESS 1997), *Galea* und *Kerodon* (DA SILVA NETO 1996) eine hochovale Lamina trabecularis. Die Geomyoidea besitzen ebenfalls ein hochovales Septum nasi am Hinterende der Nasenkapsel, welches als Septum interorbitale interpretiert werden kann. Alle Teilgruppen der Muroidea mit Ausnahme der Dendromurinae repräsentieren den Nagergrundplan. Da das Septum interorbitale innerhalb der Rodentia oft nur kurzfristig und v.a. in der frühen Ontogenese auftritt (SCHRENK 1989), sind Untersuchungen an jüngeren Entwicklungsstadien weiterer Vertreter der Rodentia nötig, um einen umfassenden Einblick in die Verteilung dieses Merkmals zu erhalten.

In der Ausgestaltung der *Glandula nasi medialis* stimmen die Geomyoidea und Myodonta weitgehend mit den Befunden an anderen Vertretern der Glires überein (BROMAN 1921). BROMAN (1921) gibt eine Übersicht über diesen Drüsenkomplex bei zahlreichen Säugern.

4.3.2 *Glandula nasi infraseptalis*

Eine *Glandula nasi infraseptalis* ist bisher von *Oryctolagus* sowie fast allen untersuchten Rodentia bekannt (BROMAN 1916, 1921, HAUCK 1987, SCHRENK 1989, MESS 1997, KLINGLER 2003) und ist als Autapomorphie der Glires zu bewerten (contra: BROMAN 1921). Sie nimmt immer die bereits bei den Muroidea beschriebene Lage ventral des Septum nasi zwischen den Praemaxillaria ein. Die Geomyoidea und Muroidea entsprechen demnach dem Nagergrundplan. Der Grundplan der Dipodoidea lässt sich ohne weitere Untersuchungen an Vertretern dieser Überfamilie nicht rekonstruieren. Bei *Jaculus* ist das Fehlen der *Glandula nasi infraseptalis* ein vom Nagergrundplan abgeleiteter Zustand.

Bei fast allen Glires münden die *Ausführgänge* auf gleicher Höhe wie der Ductus nasolacimalis im Bereich des Processus alaris superior (BROMAN 1921), was als Grundplanmerkmal der Glires gewertet werden soll. Abweichende und damit abgeleitete Verhältnisse in Bezug auf den Mündungsort des Ductus glandulae nasi infraseptalis findet man innerhalb der Ctenohystrica: Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Lagostomus*, *Cavia* (BROMAN 1921), *Octodon* und *Spalacopus* (MESS 1997) münden die Ausführgänge ventral am Septum nasi oder in der ventralen Nasenschleimhaut, bei *Atherurus* (BROMAN 1921) entlang der ganzen dorsoventralen Ausdehnung an der Nasenscheidewand. Die Geomyoidea und Muroidea verhalten sich in Bezug auf die

Ausführgänge plesiomorph. Die Anzahl der Ausführgänge (1 bis >7) der Glandula nasi infraseptalis variiert stark innerhalb der Glires (eig. Beob., BROMAN 1916, 1921, SCHRENK 1989, RUF 1999). Eine detaillierte Übersicht findet man bei BROMAN (1921). Da die Anzahl der Ausführgänge auch vom Entwicklungsstadium abhängt, ist eine systematische Bewertung der Anzahl der Ausführgänge der Glandula nasi infraseptalis ohne weitere Untersuchungen an Adultstadien derzeit nicht möglich.

Einige Marsupialia besitzen eine der Glandula nasi infraseptalis sehr ähnliche Drüse, deren Ausführgang wie im Grundplan der Glires verläuft. Die Drüsenmasse selber liegt jedoch jederseits lateral des Praemaxillare im Tasthaarwulst der Oberlippe (BROMAN 1921). Da man bei *Diplomys* (BROMAN 1921: *Loncherus*), *Phyllotis* und *Lemmus* ebenfalls diese Lage der Drüsenkörper beobachten kann und generell ein caudales Auswachsen der Drüse im Laufe der Entwicklung stattfindet, kann eine Homologie der Drüsen bei Marsupialia und Glires nicht ausgeschlossen werden. Bei den *Phyllotis* und *Lemmus* handelt es sich offenbar um eine individuelle Fehlbildung, die jedoch auf die phylogenetische Herkunft hinweisen könnte. BROMAN (1921) erklärt die aberrante Lage der Drüse von *Diplomys* mit dem ventrad stark verlängerten Septum nasi, das ein Auswachsen des Drüsengangs in der Medianen mechanisch verhindert.

4.3.3 Margino-, Atrio- und Maxilloturbinale

Ein homokontinuierliches Marginoatrioturbinale und ein im Querschnitt betrachtet gestrecktes Atrioturbinale findet man in jüngeren Entwicklungsstadien von *Tupaia* (ZELLER 1983), *Cynocephalus* (MIELENZ 1994), *Daubentonia* (MAIER 1991, Fig. 2), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993), *Galago* (WARICH 1986), den *Lagomorpha* (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955, ELOFF 1950, INSOM et al. 1990: nur als Marginoturbinale bezeichnet, FRAHNERT 1998), *Aplodontia* (wobei offen bleibt, ob das Atrioturbinale reduziert oder mit dem Marginoturbinale verschmolzen ist), *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Muscardinus* (KLINGLER 2003), *Ctenomys* (MESS 1994), *Thrichomys*, *Coendou*, *Chinchilla*, *Myoprocta*, *Cavia*, *Hydrochaeris*, *Petromus*, *Thryonomys* (MESS 1997), *Hystrix* (STROBEL 1997), *Dasyprocta* (DA SILVA NETO 1996, 2000) und *Myocastor* (BECK 1997). Nach SCHRENK (1989), MESS (1997) und FRAHNERT (1998) gilt dieser Merkmalszustand als plesiomorph für die Glires, Lagomorpha und Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren den Nagergrundplan.

Tupaia entwickelt am Marginoturbinale einen knorpeligen *Processus anterior* (ZELLER 1983). Von weiteren Außengruppenvertretern und bisher untersuchten Rodentia ist ein solcher Fortsatz nicht bekannt (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, SCHRENK 1983, MIELENZ 1994, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Alle Geomyoidea und Myodonta besitzen hingegen als rostrale Verlängerung des Marginoturbinale einen Schleimhautfortsatz. Bei einigen Sigmodontinae (*Peromyscus*, *Sigmodon*, *Rhipidomys*) und Murinae (*Apodemus sylvaticus*, *Rhabdomys*) wird dieser durch einen *Processus anterior* des Marginoturbinale gestützt. Obwohl in einer Außengruppe ein *Processus anterior* am Marginoturbinale auftritt, muss nach dem

Sparsamkeitsprinzip davon ausgegangen werden, dass im Grundplan der Glires, Lagomorpha und Rodentia ein solcher Fortsatz fehlt. Als Synapomorphie der Geomyoidea und Myodonta ist der rostrale Schleimhautfortsatz des Marginoturbinale zu bewerten. Im Grundplan der Sigmodontinae und Murinae tritt der knorpelige Processus anterior als konvergent abgeleitetes Merkmal auf.

Zwischen Margino- und Atrioturbinale tritt, häufig in älteren Ontogenesestadien (KLINGLER 2003), ein sehr schmaler Einschnitt auf, die *Incisura marginoatrioturbinalis*. Der durchgehende Muschelcharakter des Knorpelskeletts geht dadurch jedoch nicht verloren. Eine *Incisura marginoatrioturbinalis* beobachtet man bei einem Neonatus von *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983). Bei *Daubentonia* befindet sich an betreffender Stelle nur eine schwache Eindellung (MAIER 1991: Fig. 2, pers. Mitt.); bei *Galago* (WARICH 1986) und *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) ist das Atrioturbinale stufenförmig vom Marginoturbinale abgesetzt. *Xerus* (FAWCETT 1923), *Graphiurus*, *Glis*, *Eliomys* (KLINGLER 2003), *Anomalurus*, *Pedetes* (SCHRENK 1989), *Cryptomys*, *Georychus* und *Bathyergus* (MESS 1997) besitzen eine schmale *Incisura marginoatrioturbinalis*. Die Geomyoidea und Myodonta besitzen ebenfalls eine stufenförmige *Incisura marginoatrioturbinalis*, die bei den Geomyoidea und bei einigen jüngeren Stadien der Myodonta einen tieferen Einschnitt bildet. Die *Incisura marginoatrioturbinalis* ist nach dieser Merkmalsverteilung ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires wie auch der Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren demnach in Bezug auf den Marginoatrioturbinale-Komplex den Nagergrundplan.

REINBACH (1952) definiert das Atrioturbinale als auf eine im Bereich der kompletten Lamina transversalis anterior beschränkte Parieseinrollung. Die Verhältnisse bei *Oryctolagus* (VOIT 1909), *Lepus* (ELOFF 1950), *Ochotona* (FRAHNERT 1998), *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923), den Gliridae (KLINGLER 2003), Geomyoidea und Myodonta zeigen jedoch, dass diese Definition, wie auch schon SCHRENK (1989) erläutert, zu eng gefaßt ist, da bei diesen Vertretern der Glires das Atrioturbinale mindestens zur Hälfte rostral der Lamina transversalis anterior liegen kann.

Von *Tupaia* (ZELLER 1983) und fast allen untersuchten Vertretern der Glires (SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998) ist ein Processus posterior des Atrioturbinale nicht bekannt. Für den Grundplan der Glires und Rodentia ist demnach das Fehlen eines Processus posterior am Atrioturbinale anzunehmen. Bei *Eliomys* und *Glis* (KLINGLER 2003), *Castor* (FRAHNERT 1998: Abb. A-53) und den Myodonta endet das Atrioturbinale jedoch mit einem Processus posterior. Es liegt nahe, dass es sich bei diesem Fortsatz um ein mehrfach abgeleitetes Merkmal innerhalb der Rodentia handelt. Das vorliegende Argumentationsschema nach ADKINS et al. (2003) würde auch eine Synapomorphie zwischen *Castor* und den Myodonta favorisieren.

Eine *Incisura atriomaxilloturbinalis* tritt bei *Tupaia* (erst später in Ontogenese, zunächst Atriomaxilloturbinale), *Cynocephalus* (hier sehr kurz), den Lagomorpha und den meisten Rodentia auf (u.a. VOIT 1909, SPATZ 1964, ZELLER 1983,

SCHRENK 1989, MIELENZ 1994, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003) und ist demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires, Lagomorpha und Rodentia. Bei allen bisher untersuchten Caviomorpha, den Hystricidae, *Petromus* und *Thryonomys* tritt hingegen ein Atriomaxilloturbinale mit einer deutlich lateral des Nasoturbinale liegenden dorsalen Lamelle auf, die als apomorphes Merkmal bis an das knöcherne Nasendach heranreicht (BECK 1997, MESS 1997, STROBEL 1997). Konvergent existiert bei *Ctenodactylus*, *Pedetes* und *Anomalurus* ebenfalls ein Atriomaxilloturbinale (SCHRENK 1989). Die Geomyoidea und Myodonta entsprechen aufgrund ihrer ausgeprägten *Incisura atriomaxilloturbinalis* dem Nagergrundplan.

Viele Säugerordnungen (u.a. Lagomorpha) besitzen ein lateral des Nasoturbinale nach dorsal aufsteigendes *Maxilloturbinale*, was FRAHNERT (1998) als Grundplanmerkmal der Theria interpretiert. Unklarheit besteht bisher, ob im Grundplan der Rodentia das Maxilloturbinale der Adulti wie im Theriagrundplan lateral des Nasoturbinale nach dorsal zieht (FRAHNERT 1998) oder ob es sich, wie von MESS (1997) postuliert, ventral des Nasoturbinale befindet. Eine ausführliche Diskussion des Maxilloturbinale der Adulti zahlreicher Glires (einschließlich Geomyoidea und Muroidea) präsentiert FRAHNERT (1998). Damit im Zusammenhang steht die Aufspaltung des Maxilloturbinale durch zahlreiche Epiturbinalia, auf deren Diskussion wegen mangelnder Daten von adulten Geomyoidea und Myodonta an dieser Stelle verzichtet wird. Sowohl bei den perinatalen und juvenilen als auch bei adulten Stadien der Geomyoidea und Myodonta bzw. Muroidea liegt das Maxilloturbinale ventral des Nasoturbinale und wird in Adultstadien dorsal vom Nasoturbinale überdacht (FRAHNERT 1998). Diese letzte Beobachtung veranlaßt FRAHNERT (1989) eine monophyletische Gruppe bestehend aus „Sciuridae“, Aplodontidae, Castoridae, Geomyoidea, Muroidea, Pedetidae und Anomaluridae zu postulieren, da alle von ihr untersuchten Vertreter dieser Teilgruppen eine solche Merkmalsausprägung besitzen. Dieses Monophylum umfaßt demnach die Sciuroidea und den „mouse-related-clade“ (ADKINS et al. 2003), was sich nur schwer mit der in dieser Arbeit vorliegenden systematischen Grundannahme vereinbaren lässt (u.a. FRAHNERT 1998, HUCHON et al. 2002, ADKINS et al. 2003, DE BRY 2003). Betrachtet man die Außengruppenvertreter, so muß jedoch der Grundplanrekonstruktion von FRAHNERT (1998) der Vorzug gegeben werden: Im Grundplan der Rodentia zieht das Maxilloturbinale der Adulti lateral des Nasoturbinale nach dorsal. Die Sciuroidea und der „mouse-related-clade“ repräsentieren zwei konvergente Zustände; zumindest die Monophylie des „mouse-related-clade“ würde durch diese Merkmalsverteilung gestützt.

Ein *Processus anterior* am *Maxilloturbinale* tritt bei *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Glis* (KLINGLER 2003), *Dipodomys* und zahlreichen Vertretern der Myodonta auf. Es handelt sich hierbei um ein Grundplanmerkmal der Rodentia; ob es allerdings eine Autapomorphie der Rodentia darstellt, bleibt aufgrund der fehlenden Daten innerhalb der Außengruppen ungeklärt. Innerhalb der Muroidea gehört der *Processus posterior* zum Grundplan der Cricetinae, Sigmodontinae, Gerbillidae, Murinae und Dendromurinae. Die Arvicolinae und Acomyinae haben unabhängig voneinander den *Processus anterior* des Maxilloturbinale reduziert und verloren, was einen vom Grundplan der Muroidea abgeleiteten Zustand darstellt.

Bei *Cynocephalus* (MIELENZ 1994), *Sciurus* (FRAHNERT 1998: Abb. A-42), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon* (MESS 1997) und *Myocastor* (BECK 1997) erfolgt die Verknöcherung des Maxilloturbinale in ähnlicher Weise wie bei den Muroidea von distal nach proximal, wobei der rostrale Anteil knorpelig erhalten bleibt. Obwohl für die meisten untersuchten Vertreter der Glires zur Ossifikation des Maxilloturbinale keine Angaben gemacht werden, handelt es sich hierbei womöglich um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires und Rodentia. Die Muroidea repräsentieren somit den Nagergrundplan.

4.3.4 Nasoturbinale

Im Grundplan der Mammalia entwickelt sich in der Ontogenese das Nasoturbinale zeitlich nach dem Maxilloturbinale (KUHN 1971, ZELLER 1983). Nach SCHRENK (1989) soll dies ebenfalls bei allen bisher untersuchten Rodentia der Fall sein. Innerhalb der hier untersuchten Arten weist *Mesocricetus* dieses plesiomorphe Grundplanmerkmal auf.

Bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983) beginnt das Nasoturbinale mit einem Processus anterior caudal der Lamina transversalis anterior, als Schleimhautwulst jedoch bereits über dem Marginoturbinale; bei *Cynocephalus* (MIELENZ 1994) beginnt es hingegen über der Mitte der Lamina transversalis anterior, bei *Daubentonia* caudal der Lamina transversalis anterior (MAIER 1991, Fig.2). Bei *Lemur* ist es nur mäßig entwickelt und erstreckt sich über der Lamina transversalis anterior (MÜHLENKAMP 1993). Innerhalb der Lagomorpha ist es recht kurz und liegt im mittleren Drittel der Pars anterior, wobei sich jedoch die umliegende Schleimhaut weiter nach caudal erstreckt (VOIT 1909, ELOFF 1950). Das Nasoturbinale erstreckt sich bei allen untersuchten Nagern in den älteren Stadien entlang der hinteren Dreiviertel der Pars anterior (u.a. FAWCETT 1923, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Bei *Eliomys* (KLINGLER 2003) und den meisten Hystricognathi (u.a. STROBEL 1997, MESS 1997) beginnt das Nasoturbinale weit rostral, noch im Bereich der Cupula nasi anterior, was MESS (1997) jedoch nicht als phylogenetisch relevantes Merkmal wertet, da die rostrale Ausdehnung zu sehr vom Entwicklungszustand abhängt. Dem kann hier nicht zugestimmt werden. So findet man bei älteren Stadien von *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998) und *Glis* (KLINGLER 2003) ebenfalls ein weit rostral beginnendes Nasoturbinale. Bei den Geomyoidea und in jüngeren Stadien der Myodonta erstreckt sich das Nasoturbinale ebenfalls bereits bis vor die Lamina transversalis anterior. Nach dieser Merkmalsverteilung scheinen die Rodentia als abgeleitetes Merkmal ein rostral der Lamina transversalis anterior beginnendes Skelett des Nasoturbinale zu besitzen. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren somit einen für Rodentia plesiomorphen Zustand. *Dipodomys* und *Thomomys* sind die einzigen bekannten Vertreter der Glires, deren Nasoturbinale einen Processus anterior besitzt. Obwohl ein solcher auch bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983) auftritt, muss es sich hierbei aus Gründen der Parsimonie um eine Synapomorphie dieser beiden Arten und damit ein vom Grundplan der Rodentia abgeleitetes Merkmal der Geomyoidea handeln.

Ein Sulcus auf der Außenseite der Nasenkapsel, der dem rostralen Ansatz des Nasoturbinale an der Seitenwand entspricht, wurde innerhalb der Glires bisher nur bei *Octodon* (MESS 1997: dorsale Abgliederungsfurche), den Geomyoidea und Muroidea beschrieben. Bei dieser Merkmalsverteilung muss zunächst von einer mehrfach konvergenten Entstehung des Sulcus am Ansatz des Nasoturbinale ausgegangen werden. Bei den Geomyoidea und Muroidea könnte es sich um ein gemeinsam abgeleitetes Merkmal handeln.

Bei *Tupaia* soll sich das knorpelige Nasoturbinale im Laufe der Ontogenese bis zum Neonatus vor allem rostral vom Paries nasi abgliedern, wobei eine Fissur zwischen diesen beiden Strukturen entsteht (SPATZ 1964). Eine solche Fissur tritt auch bei *Octodon* (MESS 1997), andeutungsweise bei *Graphiurus* (KLINGLER 2003) und bereits sehr früh in der Ontogenese bei den Geomyoidea und den Myodonta auf. Bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* fehlt diese Fissur im Knorpelskelett (FRAHNERT 1998). Im Zusammenhang mit der Fissur bzw. den Fissuren an der Basis des Nasoturbinale muss bei *Peromyscus* und anderen Muroidea auch die Crista der Seitenwand beachtet werden, der das Nasoturbinale aufsitzt. Im Widerstreit zu der gängigen Hypothese, nach der das Nasoturbinale eine Ausstülpung der Seitenwand sei, steht die Beobachtung, dass das Nasoturbinale bei den Muroidea zumindest teilweise als isoliertes Element verknorpelt. Hierfür spricht die allmähliche Verkürzung der mittleren Fissur zur Nasenseitenwand, wie man sie bei *Peromyscus* und *Rattus* beobachtet. Somit handelt es sich bei den Fissuren der Muroidea um primäre Lücken. Damit wird eine Homologisierung der Fissuren der Muroidea mit der von *Tupaia* schwierig. Möglicherweise handelt es sich daher bei den Fissuren der Rodentia, insbesondere der Muroidea, um abgeleitete Strukturen.

Von *Tupaia* ist ein schräger Kanal im caudalen Drittel des Nasoturbinale, der dem Durchtritt einer kleinen Arterie und/oder eines Ramulus des Nervus ethmoidalis anterior dient, nicht bekannt (ZELLER 1983). Wie bei *Thomomys* und den Myodonta existiert ein solcher Kanal auch bei *Eliomys*, *Glis* (SCHRENK 1989, KLINGLER 2003) und *Xerus* (FAWCETT 1923). Bei *Anomalurus* (SCHRENK 1989) befindet sich die Öffnung nahe dem rostralen Ende des Nasoturbinale. Bei *Hystrix* treten zahlreiche Drüsengänge an mehreren Stellen durch das Nasoturbinale, der anteriore Ast des Ramus externus des Nervus ethmoidalis anterior allerdings weit caudal an ähnlicher Stelle wie bei den Myodonta (STROBEL 1997). Liegt keine solche Öffnung vor, so zieht die Arterie laut SCHRENK (1989) medial um das Nasoturbinale herum, weshalb er das Auftreten einer Öffnung mit der stärkeren medialen Ausdehnung des Nasoturbinale der betreffenden Arten in Verbindung setzt. Zu den meisten Vertretern der Glires fehlen in der Literatur jedoch genaue Angaben. Möglicherweise handelt es sich bei diesem Kanal um ein autapomorphes Merkmal der Rodentia. Die auffallend ähnliche Lage des Kanals bei allen Myodonta und weiteren Nagern lässt eine Homologie vermuten. Die Geomyidae und Myodonta repräsentieren demnach den Nagergrundplan.

Im Grundplan der Glires und Rodentia liegt das Nasoturbinale medial des Maxilloturbinale (FRAHNERT 1998, contra: MESS 1997). Nach FRAHNERT

(1998) sollen die Muroidea als abgeleiteten Zustand ein lateroventrad ausgedehntes Nasoturbinale aufweisen (s. Kap. 4.3.3). Die hier untersuchten Stadien der Myodonta und Geomyoidea weisen ein dorsal oder lateral von Atrio- und Maxilloturbinale gelegenes Nasoturbinale auf und bestätigen damit die Annahme FRAHNERTs. Nur der rostrale Abschnitt des Nasoturbinale von *Jaculus* liegt medial des Atrioturbinale. Ob dieses Merkmal eine Autapomorphie oder Plesiomorphie darstellt lässt sich nur durch Untersuchungen an weiteren Ontogenestadien hinreichend klären. Als Autapomorphie von *Hystrix* sind Naso- und Maxilloturbinale caudal fusioniert (STROBEL 1997).

Tupaia (ZELLER 1983) besitzt ein mehr oder weniger an der Basis durchgehend gespaltenes Nasoturbinale. Bei den Adulti der Lagomorpha, bei *Pteromys*, *Castor* (FRAHNERT 1998), den Caviidae und bei *Hydrochaeris* (DA SILVA NETO 1996, 2000) findet man eine caudale Aufspaltung des Nasoturbinale. Bewertet DA SILVA NETO (1996) diese Aufspaltung bei den von ihm untersuchten Nagern noch als Synapomorphie der Cavoidea, so stellt FRAHNERT (1998) die caudale Aufspaltung des Ursprungs des Nasoturbinale in den Grundplan der Glires und der Rodentia. Ausgehend von dem Zustand wie er bei *Tupaia* auftritt, soll sich bei den Glires dann das Nasoturbinale nach rostral verlängert und der Aufspaltungspunkt nach caudal verlagert haben (FRAHNERT 1998). Die caudale Aufspaltung des Nasoturbinale innerhalb der Muroidea stellt demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal dar. Im Grundplan der Sigmodontinae und Gerbillidae fehlt dieses Merkmal. Das Fehlen der caudalen Aufspaltung des Nasoturbinale bei *Jaculus* und den Geomyoidea ist eine konvergente Autapomorphie dieser beiden Gruppen. Für eine Homologisierung der Aufspaltung bei *Tupaia*, den Muroidea und Cavoidea spricht die Tatsache, dass der dorsale Schenkel zumindest bei beiden Nagergruppen wesentlich schwächer ausgeprägt ist, während der ventrale Schenkel das frei herabhängende Nasoturbinale bildet. Bei den von FRAHNERT (1998) untersuchten Arten sind diese Details nicht beschrieben.

Im Grundplan der Hystricognathi ist das distale Ende des Nasoturbinale gespalten (MESS 1997). Ein solcher Zustand tritt auch bei *Eliomys* und *Glis* auf (KLINGLER 2003). Innerhalb der Muroidea entwickeln sich Epiturbinalia am Nasoturbinale, die ein solche Aufspaltung erahnen lassen (eig. Beob., contra: KLINGLER 2003). Diese ventrale Aufspaltung könnte demnach ein Grundplanmerkmal der Rodentia sein. Da keine Adultstadien der Geomyoidea und Myodonta untersucht wurden, muss auf eine weitere Diskussion dieses Merkmals verzichtet werden.

Eine distal beginnende Verknöcherung des Nasoturbinale beobachtet man bei *Sciurus* (FRAHNERT 1998), wobei hingegen bei *Octodon* diese proximal beginnt (MESS 1997). Da auch innerhalb der Muroidea beide Verknöcherungsmodi auftreten und Daten von anderen Vertretern der Glires wie auch weiterer Außengruppenvertreter fehlen, kann eine Grundplanrekonstruktion an dieser Stelle noch nicht erfolgen. Im Grundplan der Cricetinae beginnt die Verknöcherung des Nasoturbinale distal.

Ein Rostroturbinale tritt innerhalb der bisher untersuchten Glires nur bei *Ctenodactylus* auf, was als Autapomorphie dieser Spezies bewertet werden muss (SCHRENK 1989).

4.3.5 Crista semicircularis

Eine *Crista semicircularis* (Lamina semicircularis) findet man bei nahezu allen Säugern, so auch bei den Außengruppenvertretern und den Rodentia (SCHRENK 1989, SPATZ 1964, ZELLER 1983, WARICH 1986, MAIER 1991, 1993, MÜHLENKAMP 1993). So ist sie bei den Lagomorpha (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, FRAHNERT 1998), bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923), *Anomalurus* (SCHRENK 1989, MESS 1997), den Gliridae (KLINGLER 2003) und fast allen untersuchten Hystricognathi (DIERBACH 1985, SCHRENK 1989, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, STROBEL 1997) deutlich ausgeprägt. Diese relativ prominente Ausbildung der *Crista semicircularis* werten MESS (1997) und FRAHNERT (1998) als Grundplanmerkmal der Glires und der Rodentia. Die Geomyoidea und Muroidea entsprechen somit dem Grundplan der Rodentia.

Als abgeleitet ist die starke Ausdehnung der *Crista semicircularis* bei *Aplodontia*, *Castor* und *Glis* zu werten, da die *Crista* bei diesen drei Spezies caudal bis in den Bereich der Lamina horizontalis der Pars obtecta ragt und damit eine sekundäre rostrale Verkürzung der Lamina horizontalis bewirkt (FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Innerhalb der Rodentia ist die *Crista semicircularis* bei *Jaculus*, *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon* (postnatal, MESS 1997), *Ctenomys* (MESS 1994) und *Galea* (DA SILVA NETO 1996, 2000) stark reduziert. Nach DA SILVA NETO (1996, 2000) und MESS (1997) gilt diese Merkmalsausprägung als abgeleitet innerhalb der Rodentia und muss mehrfach konvergent entstanden sein. *Jaculus* ist demnach vom Grundplan der Myodonta abgeleitet; im Grundplan der Myodonta tritt ebenfalls der plesiomorphe Merkmalszustand, eine deutlich ausgeprägte *Crista semicircularis*, auf.

Bei *Tupaia* (ZELLER 1983), *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Graphiurus* (KLINGLER 2003) und *Octodon* (nur praenatal, MESS 1997) wächst die *Crista semicircularis* wie bei den Muroidea im Laufe der Ontogenese caudad aus. Dieser Entwicklungsmodus gilt demnach als plesiomorph für die Rodentia und steht in Zusammenhang mit der Ausdehnung des Recessus frontalis im Laufe der Ontogenese (FRAHNERT 1998). MESS (1997) stellt ebenfalls einen Zusammenhang zwischen einer schwach ausgebildeten *Crista semicircularis* und einem kleinen Recessus frontalis her.

Bei *Tupaia* (ZELLER 1983) fehlt ein Kontakt zwischen *Crista semicircularis* und Septum frontomaxillare. Dieser tritt hingegen bei *Galago* auf (WARICH 1986); bei *Lemur* sind beide Strukturen einander stark genähert (MÜHLENKAMP 1993). Bei *Ochotona*, sowie bei *Octodon*, *Myoprocta* und *Castor* erstreckt sich das Septum frontomaxillare am Vorderrand der Prominentia anterior bis zur *Crista semicircularis* und lateral auf dieser nach caudal (MESS 1997, FRAHNERT 1998). FRAHNERT (1998) interpretiert dieses Merkmal als konvergente Erscheinung, da es allen anderen Vertretern der Glires fehlt (u.a. DA SILVA NETO 1996, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Allerdings sind viele craniogenetische Untersuchungen nicht sehr detailliert, so dass eine weitere Verbreitung dieses Merkmals nicht auszuschließen ist. Wie die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, ist die Hypothese FRAHNERTS nicht haltbar, da eine Verlängerung des Septum frontomaxillare bis auf die *Crista semicircularis* auch

bei den Geomyoidea und vielen Muroidea auftritt. Dieses Merkmal tritt i.d.R. nur bei solchen Spezies und Stadien auf, die ein Septum frontomaxillare und einen weit rostrad ragenden Recessus frontalis besitzen. Möglicherweise handelt es sich bei der Verlängerung des Septum frontomaxillare auf die Crista semicircularis um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires, das auch im Grundplan der Lagomorpha und Rodentia auftritt. Sowohl die Geomyoidea als auch die Muroidea repräsentieren den Nagergrundplan.

Bei *Tupaia* (ZELLER 1983: Abb. 18, 1987: Fig. 9) existiert ein lateraler, schwacher Knorpelwulst auf der Crista semicircularis, der als wenig differenziertes Epiturbinale gedeutet werden kann. Ein dorsolaterales Epiturbinale an der Crista semicircularis, das sich als laterale Einrollung am Hinterende derselben manifestieren kann, findet man bei *Daubentonia* (MAIER 1993a) sowie innerhalb der Rodentia bei älteren Stadien von *Muscardinus*, *Eliomys*, *Glis* (KLINGLER 2003), *Kerodon*, *Dasyprocta* (DA SILVA NETO 1996, 2000) und *Myoprocta* (MESS 1997). Bei den Sigmodontinae, Cricetinae und Muriden beobachtet man ebenfalls ein solches Epiturbinale. Da Vergleichsdaten älterer Entwicklungsstadien von weiteren Vertretern der Glires fehlen, ist eine systematische Auswertung dieses Sachverhaltes an dieser Stelle schwierig. KLINGLER (2003) bewertet das Auftreten des Epiturbinale bei den Gliriden und Muroiden als Indiz für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen. Ein Epiturbinale lateral an der Crista semicircularis ist als plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia jedoch nicht auszuschließen. Gegen eine mehrfach konvergente Entstehung bei den Gliriden, Cavioidea und Muroidea spricht das auffallend ähnliche Erscheinungsbild von Epiturbinale und Einrollung. Ein dorsolaterales Epiturbinale gehört demnach als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Muroidea.

Ein *Processus uncinatus* tritt bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Daubentonia* (MAIER 1991: Fig. 2), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993), *Galago* (WARICH 1986), *Oryctolagus* (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955), *Lepus* (ELOFF 1950) und *Ochotona* (FRAHNERT 1998, Abb. A-74) auf. Der *Processus uncinatus* der Lagomorpha ist allerdings caudal wieder mit dem *Paries nasi* fusioniert, was ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe ist. Innerhalb der Rodentia besitzen *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Glis* (KLINGLER 2003), *Hystrix* (STROBEL 1997), *Thomomys*, einige Sigmodontinae und Muridae einen *Processus uncinatus*. Nach dieser Merkmalsverteilung gehört der *Processus uncinatus* als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan sowohl der Glires als auch der Rodentia (RUF 1999). Seine Reduktion erfolgte mehrfach konvergent, vermutlich einhergehend mit einer Verkürzung und Reduktion der ventralen Lamelle. Der *Processus uncinatus* gehört als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Geomyidae und Muroidea, manifestiert sich bei letzteren aber nur im Grundplan der Sigmodontinae und Muridae. Ob die übrigen Teilgruppen der Myodonta einen abgeleiteten Zustand in ihren Grundplänen repräsentieren, lässt sich an dieser Stelle nicht klären. Die systematische Beurteilung bleibt problematisch, da zu den meisten Spezies genaue Angaben fehlen und ein *Processus uncinatus*, wie z.B. bei *Rattus*, offensichtlich zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der Ontogenese auftreten kann.

Die *Processus posteriores* an der dorsalen Lamelle bei einigen Vertretern der Muroidea, sind bis jetzt von keinem anderen Nager bzw. Außengruppen-

vertreter bekannt. Hierbei handelt es sich daher vermutlich um ein abgeleitetes Merkmal innerhalb der Muroidea. Aus Gründen der Sparsamkeit und der unterschiedlichen Morphologie sollte man zunächst von einer jeweils konvergenten Entstehung bei *Peromyscus*, *Meriones*, *Acomys* und *Mus* ausgehen.

4.3.6 Recessus frontoturbinalis und Frontoturbinalia

Der von der Crista semicircularis medialis begrenzte Teil des Recessus frontoturbinalis kann bei Rodentia als Recessus frontalis angesprochen werden. MESS (1997) setzt die gute Ausbildung von Crista semicircularis und Recessus frontalis in einen engeren Zusammenhang. Diese Behauptung kann durch die Beobachtungen an den hier untersuchten Myodonta und Geomyoidea bestätigt werden. So sind z.B. bei *Jaculus*, der eine reduzierte Crista semicircularis besitzt, beide Strukturen stark reduziert.

Eine Lamina horizontalis tritt bei *Tupaia* und allen bisher untersuchten Rodentia auf (ZELLER 1983, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Dieser für Rodentia plesiomorphe Merkmalszustand findet sich auch bei allen untersuchten Myodonta und Geomyoidea.

Ein Septum frontomaxillare existiert bei zahlreichen Säugern u.a. auch bei *Tupaia*, *Lemur* und *Galago* (u.a. REINBACH 1952, SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987, WARICH 1986, MÜHLENKAMP 1993). Bei vielen Lagomorpha und Rodentia tritt ebenfalls ein Septum frontomaxillare auf (VOIT 1909: als horizontale Lamelle bezeichnet, STRUTHERS 1927: Fig. 26, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003: Abb. 13). Da die Benennung dieser Struktur nicht immer einheitlich ist und auch die Pars oblecta an ihrem Aufbau beteiligt sein kann, wird die Homologisierbarkeit des Septum frontomaxillare REINBACH mit der rostralen Verlängerung der Lamina horizontalis mancher Arten in Frage gestellt (SCHLIEMANN 1966, ZELLER 1983, SCHRENK 1989). Geht man zunächst aufgrund der sehr ähnlichen Lage und Morphologie davon aus, dass das Septum frontomaxillare der Glires eine homologe Struktur ist, so gehört es als plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Rodentia. Die Geomyoidea und Myodonta entsprechen demnach dem Nagergrundplan. Das Fehlen des Septum frontomaxillare bei *Lophuromys* wäre als abgeleitet zu bewerten, wobei ein späteres Auftreten des Septum nicht ausgeschlossen werden kann. Das Septum frontomaxillare erstreckt sich bei einigen Vertretern der Glires (u.a. manchen Muroidea und den Geomyoidea) auf der Crista semicircularis nach caudal. Dieses Merkmal wurde bereits in Kapitel 4.3.5 im Zusammenhang mit der Crista semicircularis besprochen.

Bei einem Neonatus von *Tupaia* ist ein Septum frontoturbinale nur als schwache Wandverdickung angedeutet (SPATZ 1964). SCHRENK (1989) geht davon aus, dass ein Septum frontoturbinale allen bisher untersuchten Rodentia fehle. Ein solches ist in der Tat von keinem Vertreter der Lagomorpha und Rodentia bekannt (u.a. VOIT 1909, ELOFF 1950, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Die Geomyoidea und

Myodonta bestätigen diese Beobachtungen und repräsentieren somit den Nagergrundplan. Die Crista auf dem Vorderrand der Lamina horizontalis zahlreicher myomorpher Nager entspricht von der Lage her zwar nicht einem Septum frontoturbinalis, befindet sich jedoch im Grenzbereich von Recessus frontalis zu Recessus frontoturbinalis. Da über die Verteilung einer Crista in dieser Lage bei allen übrigen untersuchten Glires keine Angaben vorliegen, muss zunächst davon ausgegangen werden, dass es sich hierbei um ein apomorphes Merkmal der Myodonta handelt, das zum Grundplan der Dipodidae, Cricetinae, Sigmodontinae, Arvicolinae und Muridae gehört. Am konstantesten ist die Verbreitung innerhalb der Sigmodontinae. Des Fehlen dieser Crista bei den Gerbillidae wäre ein vom Grundplan der Muroidea abgeleitetes Merkmal.

Die Frontoturbinalia gelten als autapomorphes Merkmal der Theria (STARCK 1941, 1979, KUHN 1971, ZELLER 1983, 1989). Bei *Daubentonia* und *Lemur* findet man wie im Grundplan der Säuger drei Frontoturbinalia (MAIER 1993a, MÜHLENKAMP 1993). *Daubentonia* besitzt zusätzlich noch 3 Interturbinalia: eines rostral des Frontoturbinale 1, eines zwischen Frontoturbinale 2 und 3 und eines zwischen letzterem und Ethmoturbinale 1 (MAIER 1993a). *Galago* besitzt nur ein Frontoturbinale (WARICH 1986). Bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987) und im abgeleiteten Grundplan der Glires, Lagomorpha und Rodentia treten zwei Frontoturbinalia auf (VOIT 1909, ELOFF 1950, FRICK & HECKMANN 1955, SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998). *Oryctolagus* besitzt zusätzlich ein Interturbinale (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955). Den plesiomorphen Zustand innerhalb der Rodentia repräsentieren *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), die Gliriden (KLINGLER 2003) und die meisten Hystricognathi (RAJTOVA 1972a, SCHRENK 1989, MESS 1994, 1997, DA SILVA NETO 1996, 2000). Ein zusätzliches Interturbinale zwischen Frontoturbinale 1 und 2 tritt bei *Hystrix* (STROBEL 1997), *Georychus* (MESS 1997), *Kerodon*, *Galea* (DA SILVA NETO 1996, 2000), zwei bei *Hydrochaeris* (MESS 1997, contra: DA SILVA NETO 1996, 2000), drei und mehr bei *Myoprocta* (MESS 1997), *Dasyprocta* (DA SILVA NETO 1996, 2000) und *Agouti paca* (PAULLI 1900) auf; bei *Cavia* befindet sich ein Interturbinale zwischen Frontoturbinale 2 und Ethmoturbinale 1. Nur ein Frontoturbinale besitzen *Xerus* (STRUTHERS 1923), *Castor* (FRAHNERT 1998), *Cryptomys* und *Thryonomys* (MESS 1997); bei *Erethizon* (STRUTHERS 1927: als Ethmoturbinale 1 bezeichnet) und *Pedetes*, bei dem das Frontoturbinale 2 schon als Schleimhautwulst angelegt ist (SCHRENK 1989), handelt es sich um noch sehr junge Stadien, so dass ein Auswachsen weiterer Turbinalia nicht ausgeschlossen werden kann. *Myocastor* ist das bisher einzige bekannte Nagetier, dem ein Frontoturbinale fehlt und dessen Recessus frontoturbinalis stark verkleinert ist (PAULLI 1900, BECK 1997). Zum Grundplan der Geomyoidae und Muroidea gehören zwei Frontoturbinalia. Obwohl bei *Jaculus* die Frontoturbinalia stark reduziert sind, findet man auch im Grundplan der Myodonta die plesiomorphe Merkmalsausprägung. Innerhalb der Muroidea tritt der plesiomorphe Zustand bei den Cricetiden, Gerbilliden, Acomyinae, Dendromurinae und damit auch im Grundplan der Muridae auf. Das rostral des Frontoturbinale 1 gelegene Turbinale von *Akodon* ist ein autapomorphes Merkmal dieser Art. *Otomys* und einige Murinae (*Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Rattus*, *Mus*, *Micromys*), die auch als Murini zusammengefaßt werden, besitzen nur das Frontoturbinale 1. Hierbei könnte es sich um eine Synapomorphie handeln, die eine engere Verwandtschaft von *Otomys* bzw. den Otomyinae zu diesen Murinae belegt, wie sie auch von CHEVRET et al. (1993b),

MICHEAUX & CATZEFLIS (2000) u.a. befürwortet wird. Die Reduktion des Frontoturbinale 2 bei den nicht myomorphen Nagern, bei *Jaculus* sowie den Murinae und *Otomys* ist als jeweils konvergente Reduktion anzusehen.

Bei *Tupaia* liegt der Ursprung von Frontoturbinale 1 und 2 rostral auf der Pars obtecta des Paries conchalis und verlagert sich caudad auf die Pars libera (ZELLER 1983). Dabei handelt es sich um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Glires, das auch im Grundplan der Lagomorpha und Rodentia auftritt (SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998). Eine solche Merkmalsausprägung beobachtet man bei *Oryctolagus* (VOIT 1909, FRICK & HECKMANN 1955), *Lepus* (ELOFF 1950), *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), den Gliriden (KLINGLER 2003), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon* (MESS 1997) und *Galea* (DA SILVA NETO 1996). Eine detaillierte Übersicht über die Merkmalsverteilung innerhalb der Hystricognathi findet sich bei MESS (1997). Alle Geomyoidea und Muroidea verhalten sich diesbezüglich ebenfalls plesiomorph. *Aplodontia* und ältere Stadien von *Castor* weisen als konvergente Apomorphien eine rostrale Verkürzung der Lamina horizontalis auf, wodurch in diesem Bereich keine Verbindung mehr zum Frontoturbinale 1 besteht (FRAHNERT 1998). Für den Grundplan der Rodentia ist anzunehmen, dass beide Frontoturbinalia im Laufe der Ontogenese caudal die Lamina cribrosa erreichen und an dieser verstreichen, da diese Merkmalsverteilung bei fast allen Nagern auftritt (SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Die Geomyoidea und Muroidea verhalten sich diesbezüglich plesiomorph.

Distale Epiturbinalia an den Frontoturbinalia, die sich zunehmend zum Ansatz hin einrollen, treten in älteren Stadien vieler Glires (SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003) auf und stellen somit ein Grundplanmerkmal der Glires und wie auch der Rodentia dar. Dabei handelt es sich um eine altersabhängige Oberflächenvergrößerung, wie sie auch innerhalb Muroidea in älteren Stadien zu finden ist. Die Muroidea verhalten sich demnach diesbezüglich plesiomorph.

Bei einem Neonatus von *Tupaia* beginnt die Verknöcherung der Nasenkapsel in den Frontoturbinalia (SPATZ 1964). Bei *Sciurus* (FRAHNERT 1998) und *Eliomys* (KLINGLER 2003) erfolgt die Verknöcherung der Frontoturbinalia wie auch bei den Muroidea von distal nach proximal und rostral nach caudal. Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) beginnt die Verknöcherung des Septum frontomaxillare ebenfalls wie bei den Muroidea distal. Es handelt sich hierbei möglicherweise um bei Nagern übliche Verknöcherungsmodi. Da in der craniogenetischen Literatur kaum Daten über die Ossifikation der Frontoturbinalia bei Glires existieren, bleibt die systematische Auswertung dieses Sachverhaltes schwierig.

4.3.7 Recessus maxillaris, Glandula nasi lateralis und Glandula sinus maxillaris

Ein *Recessus maxillaris*, der stets die caudalen Anteile der *Glandula nasi lateralis* enthält, ist bei *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), den Lagomorpha (VOIT 1909, ELOFF 1950) und allen bisher untersuchten Rodentia (u.a. SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003) ausgebildet und stellt somit ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia und Glires dar. Die Myodonta und Geomyoidea verhalten sich diesbezüglich ebenfalls plesiomorph. Der *Recessus maxillaris* ist ebenso wie bei einigen Muroidea bei *Castor* (FRAHNERT 1998) und *Glis* (KLINGLER 2003) aufgrund der Incisivenausdehnung in älteren Entwicklungsstadien stark nach dorsal verschoben. Bei *Hystrix* ist der *Recessus maxillaris* sehr voluminös (STROBEL 1997). Die Pneumatisation der Nasenregion in Form eines *Sinus maxillaris* ist bei den Rodentia mit Ausnahme von *Hystrix* nur wenig ausgeprägt (STARCK 1995). In den ältesten untersuchten Entwicklungsstadien der Muroidea konnte keine Pneumatisation in diesem Bereich beobachtet werden. Im Grundplan der Rodentia gehen *Recessus maxillaris* und *Recessus glandularis* breit ineinander über (SCHRENK 1989, MESS 1997). Dies ist auch bei den Gliridae (KLINGLER 2003) und allen Geomyoidea und Myodonta der Fall.

Das caudale Auswachsen des *Recessus maxillaris* in den Bereich der *Lamina transversalis posterior* hinein beobachtet man bei *Tupaia* (SPATZ 1964). Diese caudale Ausdehnung tritt bei Rodentia insbesondere in älteren Ontogenesestadien auf: *Aplodontia*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Glis Eliomys*, *Muscardinus* (KLINGLER 2003), *Dipodomys* und viele Muroidea. Damit könnte es sich um ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia handeln. Allerdings liegen über die übrigen Vertreter der Glires und die Außengruppen zu wenig Daten vor, die eine eindeutige Lesrichtung dieser Merkmalsverteilung zulassen. Bei den Gerbilliden erfolgt die caudale Ausdehnung sehr früh in der Ontogenese, was möglicherweise als abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Familie bewertet werden kann. Bei den Arvicolinae ist dieser Wachstumsprozeß bisher nicht bekannt; möglicherweise tritt er noch später in der Entwicklung auf.

Einen caudomedialen Abschluss des *Recessus maxillaris* durch *Lamina horizontalis* und *Paries nasi* beobachtet man bei *Daubentonia* (MAIER 1993a: Abb. 2, pers. Mitt.); bei *Galago* besteht dieser nur aus Schleimhaut (WARICH 1986). Eine relativ lange, mediale Knorpelwand am *Recessus maxillaris* tritt bei *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Glis* (KLINGLER 2003: Abb. 17), *Ctenodactylus* (SCHRENK: Abb. 98) und *Octodon* auf; *Octodontomys* fehlt diese (MESS 1997: Abb. 5, 9, 23, 41, 42, 43, 85). Bei *Octodon* wird der beteiligte *Paries*anteil durch das Maxillare ersetzt. Bei den Geomyoidea und *Jaculus* ist diese Wand ähnlich wie bei *Sciurus* sehr deutlich entwickelt. Innerhalb der Muroidea ist eine caudomedialer Abschluss weit verbreitet, jedoch ist diese Wand relativ kurz. Eine lange, mediale Wand am caudalen Ende des *Recessus maxillaris* könnte ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia sein; leider fehlen detaillierte Angaben zu weiteren Außengruppenvertretern. Die Geomyoidea und Myodonta repräsentieren den Nagergrundplan. Ob die relative Verkürzung dieser Wand bei den Cricetiden, Gerbilliden und Muriden ein

abgeleitetes Merkmal ist, lässt sich ohne weitere Untersuchungen an Juvenil- oder Adultstadien nicht beurteilen. Bei den Arvicolinae und Dendromurinae fehlt diese mediale Wand; dabei handelt es sich um einen vom Grundplan der Muroidea zweimal unabhängig abgeleiteten Zustand, da ein Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Unterfamilien nicht anzunehmen ist. Die caudomediale Wand des Recessus maxillaris steht in keinem direkten Zusammenhang mit der caudalen Ausdehnung des Recessus maxillaris neben die Lamina transversalis posterior, da diese beiden Merkmale nicht immer zusammen auftreten.

Eine *Glandula sinus maxillaris* tritt bei *Tupaia* (ZELLER 1983), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993) und *Galago* (WARICH 1986) in sehr ähnlicher Lage wie bei den Myodonta und Geomyoidea auf. Es ist anzunehmen, dass die meisten Autoren die *Glandula sinus maxillaris* aufgrund der engen Lagebeziehung zur *Glandula nasi lateralis* nicht als solche erkannt haben. SCHRENK (1998) beschreibt nämlich bei *Lemmus* einen caudalen, mukösen Anteil der *Glandula nasi lateralis*; eigene Untersuchungen an diesem Taxon zeigen, dass es sich dabei um die *Glandula sinus maxillaris* handelt. Alle bisher beschriebenen *Glandulae nasi laterales* der Nager erstrecken sich bis zum Hinterende des Recessus maxillaris und dürften demnach die *Glandula sinus maxillaris* beinhalten. Für den Grundplan der Rodentia ist also als plesiomorphes Merkmal eine caudal und dorsolateral im Recessus maxillaris gelegene *Glandula sinus maxillaris* anzunehmen. Die Geomyoidea und Myodonta verhalten sich bezüglich dieser Nasendrüse plesiomorph.

Die Lage der *Glandula nasi lateralis* sowie der Verlauf des Ausführungsgangs unterscheiden sich kaum bei *Tupaia* (ZELLER 1983, 1987), *Lemur* (MÜHLENKAMP 1993), *Galago* (WARICH 1986), den Lagomorpha und Rodentia. Die Rodentia verhalten sich auch in Bezug auf diese Drüse des Recessus maxillaris sehr konservativ und homogen (SCHRENK 1989, MESS 1997). Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Ctenomys* (MESS 1994) wird der Ductus glandulae nasi lateralis im Nasoturbinale in einen kleinen Kanal eingeschlossen.

Bei *Tupaia* (ZELLER 1983) liegt die Mündung des Ausführungsgangs medial unter dem Tectum nasi im Bereich des Vestibulum nasi und rostral des Nasoturbinale, bei *Galago* dorsolateral unter dem Nasendach (WARICH 1986). Bei *Oryctolagus* mündet der Ductus glandulae nasi lateralis hingegen relativ weit lateral unter dem Nasoturbinale (BROMAN 1921). Fast alle Rodentia einschließlich der Geomyoidea und Myodonta weisen den für *Tupaia* beschriebenen Mündungstypus auf (u.a. eig. Beob., BROMAN 1921, MESS 1997), was als Grundplanmerkmal der Glires und Rodentia gewertet werden soll. Nur bei *Ctenodactylus* besitzt der Mündungsbereich des Ductus glandulae nasi lateralis durch das Rostroturbinale einen abgeleiteten Verlauf (SCHRENK 1989).

4.3.8 Recessus ethmoturbinalis und Ethmoturbinalia

Tupaia (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987), *Daubentonia* (MAIER 1991, 1993) und die Lagomorpha (VOIT 1909, ELOFF 1950) besitzen als Makrosmaten einen gut entwickelten *Recessus ethmoturbinalis*. Die gilt auch für fast alle bisher untersuchten

Rodentia einschließlich der Geomyoidea und Muroidea (u.a. eig. Beob., SCHRENK 1989, MESS 1997, FRAHNERT 1998, KLINGLER 2003). Ein gut entwickelter Recessus ethmoturbinalis und die damit verbundene makrosmate Lebensweise stellt demnach ein plesiomorphes Grundplanmerkmal der Rodentia dar. Bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) und *Jaculus* ist unter Annahme der Monophylie der Myodonta der Recessus ethmoturbinalis konvergent reduziert.

Daubentonia (MAIER 1993a) besitzt vier Ethmoturbinalia und drei Interturbinalia, *Lemur* ebenfalls vier Ethmoturbinalia und ein Interturbinale zwischen Ethmoturbinale 1 und 2 (MÜHLENKAMP 1993). Da es keinen Grund zur Annahme gibt, dass es sich dabei um eine sekundäre Vermehrung der Riechmuscheln handelt, soll *Daubentonia* dem Grundplan der Eutheria sehr nahe stehen (MAIER 1993a). *Galago* (WARICH 1986) und *Tupaia* (SPATZ 1964, ZELLER 1983, 1987) besitzen nur drei Ethmoturbinalia und ein Interturbinale zwischen Ethmoturbinale 1 und 2. Diesen vom Grundplan der Euarchontoglires abgeleiteten Merkmalszustand nehmen SCHRENK (1989), MESS (1997) und FRAHNERT (1998) als Grundplanmerkmal der Glires, sowie der Lagomorpha und Rodentia an, da er bei fast allen untersuchten Vertretern dieser beiden Taxa auftritt: *Oryctolagus* (VOIT 1909), *Lepus* (ELOFF 1950: noch ohne Interturbinalia), *Aplodontia*, *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), Gliridae (KLINGLER 2003) und Hystricognathi (SCHRENK 1989, DA SILVA NETO 1996, 2000, BECK 1997, MESS 1994, 1997). Befunde an Adultschädeln von *Oryctolagus*, *Lepus*, *Marmota* und *Sciurus* entsprechen ebenfalls dem Grundplan der Rodentia bzw. der Glires (PAULLI 1900). Manchmal sind die untersuchten Stadien noch zu jung und man beobachtet nur zwei Ethmoturbinalia wie bei *Ochotona* (FRAHNERT 1998), *Xerus* (FAWCETT 1923: Ethmoturbinale 3 in Abb. 2 angedeutet), *Spalacopus* und *Octodontomys* (MESS 1994). *Ctenomys* (MESS 1994) scheint mit nur zwei Ethmoturbinalia jedoch tatsächlich vom Grundplan der Rodentia abgeleitet zu sein. Vier Ethmoturbinalia besitzen *Cavia* (RAJTOVA 1972a) und *Hystrix*, bei dem sich die Ethmoturbinalia durch zahlreiche Epiturbinalia und weitere Interturbinalia beim Adultus stark komplizieren (PAULLI 1900, STROBEL 1997). Auch ältere Stadien von *Oryctolagus* (FRICK & HECKMANN 1955), *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Coendou* und *Cavia* (MESS 1997) entwickeln im Dienste der Oberflächenvergrößerung eine erhöhte Anzahl an Interturbinalia. Da Interturbinalia oft erst spät in der Ontogenese auftreten, ist eine systematische Auswertung dieser Turbinalia ohne Untersuchungen an postnatalen Stadien nur schwer möglich (FRAHNERT 1998). Im Grundplan der Geomyoidea und Myodonta tritt der für Nager plesiomorphe Zustand auf: drei Ethmoturbinalia und ein Interturbinale zwischen Ethmoturbinale 1 und 2 (eig. Beob., PAULLI 1900). *Otomys* besitzt nur zwei Ethmoturbinalia (ELOFF 1948); ob es sich dabei um eine altersbedingte Erscheinung oder eine Autapomorphie dieser Spezies handelt, kann nur durch Untersuchungen an älteren Stadien geklärt werden. Mit der Reduktion der Pars posterior der Nasenkapsel könnte jedoch das Fehlen des Interturbinales bei *Jaculus* zusammenhängen, was einen vom Grundplan der Myodonta abgeleiteten Merkmalszustand darstellt.

In älteren Stadien treten v.a. am Ethmoturbinale 2 und 3 durch aktives Auswachsen Epiturbinalia auf, die der Oberflächenvergrößerung dienen (REINBACH 1952). *Daubentonia* besitzt hingegen an den Ethmoturbinalia 1 und 2 sehr viele Epiturbinalia

(MAIER 1993a). Bei *Tupaia* (ZELLER 1983) und *Galago* (WARICH 1986), bei *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Glis*, *Eliomys* und *Graphiurus* (KLINGLER 2003) erfolgt die Verzweigung der Ethmoturbinalia in ähnlicher Weise wie bei den Geomyoidea und Myodonta. Von einer phylogenetisch-systematischen Auswertung der Epiriturbinalia wird mangels Daten an adulten Stadien der hier untersuchten Arten abgesehen.

4.3.9 Nasenepithel

Die Ausdehnung des olfaktorischen Epithels steht in besonderem Zusammenhang mit Makro- und Mikrosmatie. Durch die Turbinalia erfährt das Nasenepithel eine Oberflächen-vergrößerung, die sowohl die Befeuchtung und Erwärmung der Atemluft erleichtert als auch das Riechvermögen beeinflusst. Bei *Tupaia* (ZELLER 1983), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Hystrix* (STROBEL 1997) und *Ctenomys* (MESS 1994) findet man die gleiche Epithelverteilung wie bei den Geomyoidea und Myodonta. Das olfaktorische Epithel der Pars lateralis und Pars posterior von *Ctenodactylus* und *Hystrix* befindet sich hingegen durchgehend dorsal der Lamina horizontalis der Pars obtecta (SCHRENK 1989, STROBEL 1997). SCHRENK (1989) deutet die Reduktion des olfaktorischen Epithels des Recessus ethmoturbinalis durch die Verkleinerung der Pars posterior bei *Ctenodactylus* als sekundäre Entwicklung zum Mikrosmatiker, was mit der Lebensweise im Wüstenbiotop zusammenhängen soll. Obwohl zu den meisten untersuchten Taxa der Rodentia genaue Angaben zum Nasenepithel fehlen, weist die Konstanz der Verteilung der Epitheltypen innerhalb der Myodonta, Geomyoidea und eben erwähnten Nagerarten auf eine für Rodentia plesiomorphe Merkmalsausprägung hin.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Ontogenese der Ethmoidalregion (Chondrocranium, Nasendrüsen, ausgewählte Nerven) myomorpher Nager zur Rekonstruktion von Grundplänen für Myodonta und deren Teilgruppen sowie zur Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen dieser Unterordnung zu anderen Großgruppen der Rodentia herangezogen. Zu diesem Zweck wurde die Ethmoidalregion perinataler Entwicklungsstadien von *Peromyscus maniculatus* (Sigmodontinae, Cricetidae) eingehend untersucht. Die Ergebnisse wurden mit Befunden von 22 weiteren Arten der Muroidea, einem Vertreter der Dipodoidea sowie Daten aus der craniogenetischen Literatur über Rodentia verglichen und im Sinne der phylogenetischen Systematik sensu HENNIG (1982) diskutiert. Da die Geomyoidea in der Diskussion um die Schwestergruppe der Myodonta eine große Rolle spielen, wurden zwei Vertreter dieser craniogenetisch bisher fast unbekanntes Nagergruppe in die Untersuchung mit einbezogen. Zum Außengruppenvergleich wurden für die Myodonta craniogenetische Daten aller bisher untersuchten Nagergroßgruppen, für die Rodentia die Daten von Lagomorpha sowie weiterer Vertreter der Euarchontoglires (Scandentia, Dermoptera, Primates) berücksichtigt.

Folgende Merkmale der Ethmoidalregion kennzeichnen den Grundplan der Myodonta (Muroidea und Dipodoidea). Autapomorphien werden durch einen Punkt (•) gekennzeichnet, auf den Grundplan der Rodentia bezogene Plesiomorphien mit einem Strich (-). Solchen Merkmalen, die auch bei den hier untersuchten Geomyoidea auftreten, wird ein geklammerter Punkt [•] vorangestellt. Diese Merkmale werden im Rahmen der Diskussion als Synapomorphien dieser beiden Nagergruppen gedeutet. Einige der folgenden Merkmale treten ebenfalls bei den bisher untersuchten Gliridae auf. Aufgrund der derzeitigen Auffassung zur Nagetiersystematik werden diese Merkmale als konvergente Entwicklungen interpretiert. Sie sind mit einem Stern (*) gekennzeichnet:

- Die Cartilaginee cupulares sind gut entwickelt und bilden mit zunehmendem Alter einen rostralen Abschluss der Cupula nasi anterior. Nur bei *Mesocricetus* beobachtet man im Laufe der Ontogenese eine regressive Tendenz.
- Der Processus lateralis ventralis ist gut entwickelt und geht homokontinuierlich in die Lamina transversalis anterior über.
- [•]* Die Processus laterales ventrales schwellen vor der Lamina transversalis anterior massiv an.
- Auf der knorpeligen Nasenseitenwand tritt hinter der Cupula nasi anterior eine rostrale Abgliederungsfurche auf.
- Der Processus alaris superior ist in rostrocaudaler Richtung deutlich ausgeprägt und stützt mit dem schaufelförmigen Processus anterior den äußeren Nasengang. Im Bereich der Radix und der Crista lateralis entspringt mimische Muskulatur. Eine Commissura alicupularis fehlt.
- [•] Im Vestibulum nasi befinden sich unter dem Tectum nasi jederseits zwei versetzt parallel verlaufende Schleimhautfalten. Die hintere Falte begrenzt die schlitzförmige Mündung des Ductus glandulae nasi lateralis.
- Die Spina mesethmoidalis ist deutlich entwickelt.

- Die Lamina cribrosa verknorpelt relativ spät in der praenatalen Ontogenese und verknöchert von medial nach lateral fortschreitend. Eine Crista intercribrosa ist vorhanden. Die Crista galli bleibt niedrig.
 - Der Nervus ethmoidalis anterior zieht durch die Fissura orbitonasalis, in älteren Stadien durch das Foramen ethmoidale anterior im Frontale in das Schädelcavum. Er verläuft subdural und tritt in das Foramen cribroethmoidale ein. Sein Ramus externus tritt durch das Foramen epiphaniale aus der Nasenkapsel aus und liegt in einem deutlichen, aber kurzen Sulcus horizontalis.
 - Zwischen dem Foramen cribroethmoidale, in das auch Fila olfactoria ziehen, und dem Foramen epiphaniale erstreckt sich der Sulcus bzw. Canalis cribroethmoidalis.
 - Ein Ast der Arteria cerebri anterior verläuft in einem Sulcus medial unter dem Limbus praecribrosus. Durch einen Verbindungskanal zum Sulcus bzw. Canalis cribroethmoidalis zieht ein Seitenast dieser Arterie und begleitet den Ramus externus des Nervus ethmoidalis anterior.
 - Der Paries nasi zeichnet sich durch einen deutlichen Sulcus lateralis anterior und Sulcus lateralis posterior, sowie gut entwickelte Prominentiae anteriores superior und inferior aus. Der Limbus paracribrosus tritt deutlich hervor. Der Paries nasi verknorpelt fortschreitend von rostral nach caudal. Der Paries nasi entsteht aus drei Verknorpelungszentren (Bei *Mus* tritt nur ein Verknorpelungszentrum auf). Die Resorption des Paries nasi beginnt im Bereich der Zona annularis und rostroventral in der Pars lateralis.
- [•] Die Prominentia supraconchalis des Paries nasi bildet eine Margo lateralis.
- Die Commissura orbitonasalis persistiert sehr lange in der praenatalen Ontogenese. Sie wächst von der Ala orbitalis aus.
 - Die Lamina infraconchalis besitzt einen Processus anterior.
 - * Der Ductus nasolacrimalis zieht aus der Orbita zwischen Lacrimale und Maxillare in das Foramen infraorbitale und liegt zunächst zwischen Deckknochen und Musculus masseter medialis. Der Canalis nasolacrimalis ist caudal verkürzt. Der Ductus nasolacrimalis mündet unter dem Marginoturbinale und über dem Processus alaris superior und immer rostral der Fenestra narina accessoria.
 - Die Lamina infraconchalis entspringt unter dem Maxilloturbinale, ist wohl entwickelt und beteiligt sich am Aufbau des Canalis nasolacrimalis. Der Sulcus ductus nasolacrimalis ist deutlich ausgeprägt.
 - Ein Processus paranasalis ist vorhanden und dient als Ursprung für den Musculus obliquus inferior sowie als Stütze für das Lacrimale.
 - Der Ductus nasolacrimalis ist wohl entwickelt und unterkreuzt in älteren Entwicklungsstadien die Incisivenalveole.
 - Die deutlich ausgeprägte Cupula nasi posterior endet rostral der Radix anterior pilae praeopticae.
 - Die Lamina transversalis anterior ist relativ lang und besitzt eine gut entwickelte Pars horizontalis. Sie ist mit dem Septum nasi und dem Processus lateralis ventralis fusioniert. Während der Ontogenese tritt eine Zona annularis auf. Die Lamina transversalis wächst vom Paries nasi aus (*Tatera* bildet hier eine Ausnahme). Zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis existiert eine lange, knorpelige Verbindung.

- [•]* Die Lamina transversalis anterior besitzt eine dicke Pars anterior, die ventral zwei Protuberanzen aufweist, und eine dünne Pars posterior. Innerhalb der Geomyoidea tritt nur bei *Dipodomys* diese Merkmalsverteilung auf. Die Lamina transversalis anterior geht caudal mit einem medialen Processus posterior, der mit dem Septum nasi verbunden bleibt, in den Verbindungsknorpel über.
- Die Cartilago paraseptalis entsteht aus einer ontogenetisch vom Septum nasi und der Lamina transversalis anterior getrennten Anlage. Ihr vorderer Teil bildet eine dorsolateral offene Knorpelrinne für das Jacobsonsche Organ. Rostral verbindet der „outer bar“ schräg nach caudolateral verlaufend die mediale mit der lateralen Lamelle. Im Laufe der Ontogenese wird der Paraseptalknorpel durch den Processus palatinus medialis des Praemaxillare ersetzt.
 - Beide Paraseptalknorpel berühren sich auf ganzer Länge nicht in der Medianen. Bei *Otomys* besteht jedoch wie im Grundplan der Rodentia rostral ein Kontakt zwischen beiden Knorpelrinnen.
- [•] Das Jacobsonsche Organ erfährt auf ganzer Länge eine Torsion um die eigene Achse.
- Der Ductus vomeronasalis des Jacobsonschen Organs öffnet sich nach ventrolateral unter dem „outer bar“ in das Cavum nasi. In das Jacobsonsche Organ münden von dorsal paraseptale, seröse Drüsen und von caudal eine Spüldrüse.
 - Spät in der Ontogenese entwickelt sich eine Cartilago palatina. Innerhalb der hier untersuchten Taxa tritt sie nur bei *Peromyscus*, *Mesocricetus* und *Dendromus* auf.
 - Die Cartilago papillae palatinae entsteht ebenfalls relativ spät in der Ontogenese.
 - Eine Cartilago ductus nasopalatini ist vorhanden. Allerdings beschränkt sich ihre Funktion auf das Stützen der ventralen Schleimhautfalte caudal des „outer bar“. Sie tritt innerhalb der hier untersuchten Myodonta nur bei *Jaculus*, den Gerbilliden und rudimentär bei *Lophuromys* auf.
 - Die Lamina transversalis posterior ist gut entwickelt und nicht mit dem Septum nasi fusioniert. Im Laufe der Ontogenese dehnt sich die Lamina transversalis posterior rostral in einer Schleimhautbrücke aus und synostosierte mit dem Vomer. *Tatera* und *Otomys* besitzen eine verkürzte Lamina transversalis posterior.
- [•]* Die Alae des Vomer erstrecken sich als seitliche Flügel rostral.
- Das Septum nasi besitzt seine größte dorsoventrale Ausdehnung im Bereich des Limbus praecribrus. Rostral der Lamina transversalis anterior tritt eine Fenestra internasalis anterior auf. Caudal der Nasenkapsel ist der „central stem“ hochoval und bildet auf diese Weise ein Septum interorbitale. Die Verknöcherung der Nasenscheidewand beginnt dorsal unter der Lamina cribrosa und schreitet ventrad und rostral voran.
- [•]* Das Septum nasi besitzt ventral über der Lamina transversalis anterior ein caudales Septoturbinale. Über diesem ist das Septum nasi bis zur Cartilago paraseptalis ausgedünnt und bildet in älteren postnatalen Stadien eine Fenestra internasalis posterior aus. Eine Fenestra internasalis posterior soll auch bei *Castor* auftreten, was das Argumentations-schema dieser Arbeit in Bezug auf den „mouse-related-clade“ unterstützen würde.
- Die Glandula nasi medialis ist gut entwickelt.
 - Die Glandula nasi infraseptalis ist vorhanden. Ihre Ausführungsgänge münden im Bereich der Mündung des Ductus nasolacrimalis über dem Processus anterior des Processus alaris superior.

- Das Skelett des Marginoatrioturbinale bildet eine durchgehende Struktur. Die Incisura marginoatrioturbinalis ist nur eine Stufe oder ein schmaler Einschnitt.
- [•] Das Marginoturbinale ist als Schleimhautfortsatz rostrad verlängert.
- Die Incisura atriomaxilloturbinalis ist ein langer und ausgeprägter Einschnitt im Knorpelskelett.
- * Das Atrioturbinale besitzt einen Processus posterior.
- [•] Das Maxilloturbinale dehnt sich lateral des Nasoturbinale dorsad aus. Dieses Merkmal tritt bei allen bisher untersuchten Vertretern des „mouse-related-clade“ auf und könnte eine Synapomorphie dieser Gruppe darstellen. Allerdings findet man eine solche Merkmalsverteilung auch bei den Sciuroidea.
- Die Ossifikation des Maxilloturbinale erfolgt von distal nach proximal.
- [•] Außen auf der knorpeligen Nasenkapsel befindet sich rostral am Ansatz des Nasoturbinale ein Sulcus.
- Das skelettale Nasoturbinale beginnt rostral der Lamina transversalis anterior. Das Nasoturbinale besitzt caudolateral einen von rostradorsal nach ventrocaudal verlaufenden Kanal für einen Nerv und eine Arterie. Caudal ist es am Ansatz in eine dorsalen und einen ventralen Schenkel aufgespalten. Im Laufe der Ontogenese erscheint das Nasoturbinale durch Epiriturbinalia distal gespalten.
- Die Crista semicircularis ist deutlich entwickelt und wächst im Laufe der Ontogenese caudad aus. Caudolateral entwickelt sie ein Epiriturbinale, das sich am Hinterende der Crista semicircularis dorsad einrollt. Ein Processus uncinatus tritt nur bei den Sigmodontinae und Muridae auf.
- Die Lamina horizontalis ist deutlich ausgebildet.
- Rostral auf der Lamina horizontalis erstreckt sich von der Seitenwand bis zur Pars anterior des Ethmoturbinale 1 eine deutliche Crista.
- Das Septum frontomaxillare ist vorhanden, fehlt jedoch *Lophuromys*. Es erstreckt sich bis auf die Crista semicircularis und bildet dort eine laterale Crista aus.
- Ein Septum frontoturbinale fehlt.
- Im Grundplan der Muroidea treten zwei Frontoturbinalia auf. *Akodon* besitzt hingegen drei Frontoturbinalia, *Otomys* und den Murini fehlt das Frontoturbinale 2. Der Ursprung der Frontoturbinalia befindet sich rostral auf der Pars oblecta des Paries conchalis und verlagert sich caudad auf die Pars libera. Mit zunehmendem Alter entwickeln die Frontoturbinalia distal Epiriturbinalia, die sich zum Ansatz hin einrollen. Die Verknöcherung der Frontoturbinalia erfolgt von distal nach proximal und rostral nach caudal.
- Der Recessus maxillaris ist wohl entwickelt und enthält dorsolateral und caudal die Glandula sinus maxillaris; rostral geht er weit offen in den Recessus glandularis über. Die caudomediale Wand des Recessus maxillaris bilden Lamina horizontalis und Paries nasi. Im Laufe der Ontogenese dehnt sich der Recessus maxillaris caudad bis neben die Lamina transversalis posterior aus. Er wird in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien durch die starke Ausdehnung der Nagezahnalveolen nach dorsal abgedrängt.
- Die Glandula nasi lateralis besteht aus mehreren Einheiten in der Seitenwand der Pars anterior. Der größte Drüsenkomplex erstreckt sich vom Recessus glandularis bis in den Recessus maxillaris. Der Ductus glandulae nasi lateralis mündet medial unter dem Tectum nasi im Bereich des Vestibulum nasi und rostral des Nasoturbinale.

- Der Recessus ethmoturbinalis ist gut entwickelt und enthält drei Ethmoturbinalia und ein Interturbinale zwischen Ethmoturbinale 1 und 2. Nur *Otomys* fehlt als abgeleitetes Merkmal das Ethmoturbinale 3.
- Im Bereich des Vestibulum nasi und am Nasenboden bis in den Ductus nasopalatinus erstreckt sich verhorntes Epithel. Respiratorisches Epithel erstreckt sich in der Pars anterior, im Recessus maxillaris, auf der Lamina horizontalis und am Nasenboden in der Pars posterior. Das olfaktorische Epithel beginnt etwa über der Lamina transversalis anterior unter dem Nasendach medial des Nasoturbinale und dehnt sich auf letzterem und in der Pars lateralis und posterior auf allen Fronto- und Ethmoturbinalia bis unter die Lamina cribrosa aus. Der dorsale Schenkel des Nasoturbinale ist mit olfaktorischem Epithel bekleidet.

Die folgenden Merkmale sind abgeleitete Grundplanmerkmale von *Jaculus jaculus* und deuten eine hohe Spezialisierung dieses Vertreters der Dipodoidea an. Die gut gesicherte Monophylie der Myodonta soll ohne weitere Untersuchungen an Vertretern der Dipodoidea aufgrund dieser Merkmale nicht in Zweifel gezogen werden.

- Die mediale Lamelle der Cartilago cupularis ist reduziert, so dass der Cupula nasi anterior eine rostrale Abschlusswand fehlt.
- Ein Processus cupularis fehlt.
- Dorsal an der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis befindet sich ein kurzer Fortsatz.
- Die Processus laterales ventrales sind bis auf die Anschwellung vor der Lamina transversalis anterior vollständig reduziert.
- Die vordere Schleimhautfalte unter dem Tectum nasi im Vestibulum nasi fehlt.
- Eine Spina mesethmoidalis fehlt.
- Die Crista intercribrosa fehlt.
- Das Foramen epiphaniale und der Sulcus horizontalis fehlen.
- Die Pars posterior des Paries nasi und damit verbunden der Recessus ethmoturbinalis sind stark reduziert.
- Ein Processus paranasalis fehlt. Caudal des Lacrimale und oberhalb des Recessus maxillaris befindet sich am Paries nasi eine Kante, die das Frontale stützt.
- Die Cupula nasi posterior besitzt einen breiten lateralen Fortsatz und endet rostral der Radix anterior pilae praeopticae mit einem Processus posterior.
- Die Pars horizontalis der Lamina transversalis anterior ist verkürzt. Eine Pars anterior und posterior kann nicht unterschieden werden. Der Processus posterior fehlt; der Verbindungsknorpel zur Cartilago paraseptalis ist ein drehrunder Knorpelstab und wird rostral sekundär durch die Fissura septoparaseptalis vom Septum nasi getrennt.
- Der Ductus vomeronasalis öffnet sich nach dorsolateral.
- Die Lamina transversalis posterior ist verkürzt.
- Die Glandula nasi infraseptalis fehlt.
- Das Nasoturbinale liegt rostral medial, weiter hinten lateral des Maxilloturbinale. Die caudale Aufspaltung des Nasoturbinale fehlt.
- Die Crista semicircularis ist stark reduziert; ein Processus uncinatus fehlt.
- Das Septum frontomaxillare erreicht die Crista semicircularis nicht.
- Der Recessus frontoturbinalis ist stark reduziert.

- Das Frontoturbinale 1 ist bis auf einen kurzen Schleimhautwulst reduziert: das Frontoturbinale 2 fehlt.
- Das Interturbinale fehlt.

Im Grundplan der Muroidea treten folgende Apomorphien auf. Bezüglich des Tectum nasi tritt bei den Gliridae die gleiche Merkmalsverteilung wie bei den Muroidea auf (•*):

- Der Processus cupularis wird durch den breiten Übergang der Cartilago cupularis in den Processus lateralis ventralis „maskiert“. Nur *Rhabdomys* besitzt einen deutlichen Processus cupularis.
- Der Processus anterior des Processus alaris superior wird von einer medialen Lamelle überdacht. Der Processus alaris superior besitzt einen dorsalen und einen ventralen Processus posterior, wobei der ventrale meist recht lang ist. Innerhalb der Muridae tritt als mehrfach abgeleiteter Zustand nur einer dieser Fortsätze auf. Die Gerbillidae sind diesbezüglich ebenfalls abgeleitet (s.u.).
- * Das Tectum nasi ist stark aufgewölbt, der Sulcus suprasedimentalis insbesondere vor dem Limbus praecribrosus sehr tief und grabenförmig. Er ist mit den medial verbreiterten Nasalia verzahnt. Diese Merkmalsverteilung tritt ebenfalls bei den bisher untersuchten Gliridae auf. Aufgrund der derzeitigen Auffassung zur Nagetiersystematik werden diese Merkmale als konvergente Entwicklungen interpretiert.
- Am Paries nasi tritt caudal in der Pars lateralis eine weitere Resorptionszone auf.
- Eine „Fenestra superior nasi“ ist vorhanden. Durch sie treten Blutgefäße und ein Ramulus des Ramus externus nervi ethmoidalis anterior.
- Die Verknöcherung der Lamina transversalis posterior erfolgt relativ zeitig in der praenatalen Ontogenese.

Einige Merkmale gehören in den Grundplan der Muroidea, können aber mangels Daten über die Außengruppen nicht polarisiert werden:

- In der späteren Ontogenese entsteht durch Resorption median im Tectum nasi eine Höhenverschiebung.
- Eine Ala minima fehlt möglicherweise im Grundplan, tritt jedoch bei *Sigmodon* und einigen Muridae auf.
- Der Musculus obliquus superior entspringt an der Pila praeoptica.
- Eine Cartilago paraseptalis communis tritt nur bei *Arvicola* auf, ein Processus paraseptalis posterior nur bei *Rattus*.
- Der „outer bar“ wächst bei Cricetinae und Acomyinae zu gleichen Teilen von medialer und lateraler Lamelle aufeinander zu.
- Ventral am Septum nasi tritt zwischen hinterem Septoturbinale und Lamina transversalis anterior eine Verknöcherungszone auf.
- Das Maxilloturbinale besitzt einen Processus anterior.
- Das Nasoturbinale ist durch Fissuren von der Seitenwand getrennt.

Da der Grundplan der Cricetinae bezogen auf den Grundplan der Muroidea fast ausschließlich aus Plesiomorphien besteht, bestätigt sich die eingangs formulierte

Annahme, dass die Cricetinae innerhalb der Cricetiden bzw. Muroidea eine basale Stellung einnehmen. Folgende Autapomorphien treten im Grundplan der Cricetinae auf:

- Die Verknöcherung des Nasoturbinale erfolgt von distal nach proximal.
- Ein Processus uncinatus fehlt.

Im Grundplan der Sigmodontinae treten folgende Autapomorphien auf. Es ergab sich kein Hinweis darauf, die Monophylie dieser Unterfamilie anzuzweifeln:

- An der medialen Lamelle der Cartilago cupularis entspringt in der Mitte ein kurzer Fortsatz.
- Das Marginoturbinale besitzt einen knorpeligen Processus anterior. Dieses Merkmal tritt auch bei *Rhabdomys* und *Apodemus sylvaticus* auf. Möglicherweise handelt es sich hierbei um ein Grundplanmerkmal der Muroidea.
- Die caudale Aufspaltung des Nasoturbinale fehlt.

Folgende Merkmale sind Autapomorphien der Arvicolinae:

- In perinatalen Stadien ist die rostrale Abschlusswand der Cupula nasi anterior nur gering entwickelt.
- Die Crista galli ist prominent entwickelt.
- Die Commissura orbitonasalis wächst zu gleichen Teilen von der Cartilago paranasalis und der Ala orbitalis aus.
- Die Cupula nasi posterior endet als langer Processus posterior weit unter der Pila praeoptica.
- Die Pars anterior der Lamina transversalis anterior besitzt keine ventralen Protuberanzen.
- Ein Processus uncinatus fehlt.
- Der Processus anterior des Maxillare fehlt.
- Der caudomediale Abschluss des Recessus maxillaris fehlt. Dieses Merkmal tritt konvergent bei den Dendromurinae auf.

Im Grundplan der Gerbilliden treten zahlreiche autapomorphe Merkmale auf:

- In perinatalen Stadien ist die rostrale Abschlusswand der Cupula nasi anterior nur gering entwickelt.
- Der Processus cupularis fehlt.
- Der Processus lateralis ventralis ist rostral stark reduziert; das Septum nasi in diesem Bereich ventrad verlängert.
- Der Processus anterior des Processus alaris superior wird von einem Kanal perforiert. Auf der Unterseite des Processus anterior entspringt der Processus posterior aus dem im Querschnitt hakenförmigen Medialrand. Die Crista lateralis fehlt.
- Die Prominentia supraconchalis besitzt keine Margo lateralis.
- Die Commissura orbitonasalis wächst von der Cartilago paranasalis aus.
- Der Processus anterior der Lamina infraconchalis fehlt
- Der Processus posterior der Cupula nasi posterior fehlt.

- Die Anlage der Cartilago paraseptalis ist nicht von Septum nasi und Lamina transversalis anterior isoliert.
- Die dorsorostrale Crista der Lamina horizontalis fehlt.
- Die caudale Ausdehnung des Recessus maxillaris erfolgt sehr früh in der Ontogenese.

Für einen Anschluss der Gerbillidae an die Muridae wurden keine Synapomorphien gefunden; mit den Cricetidae treten folgende gemeinsame Merkmale auf, die auf eine nähere Verwandtschaft der Gerbillidae und Cricetidae hinweisen könnten:

- Ein Processus uncinatus fehlt. Dieses Merkmal tritt bei den Cricetinae und Arvicolinae auf und wird zunächst als konvergente Merkmalsverteilung angesehen; möglicherweise handelt es sich hierbei um eine Synapomorphie dieser drei Gruppen.
- Die caudale Aufspaltung des Nasoturbinale fehlt. Dies trifft auch auf die Sigmodontinae zu. Es könnte sich hierbei um eine Synapomorphie dieser beiden Gruppen handeln, was jedoch im Widerspruch zu der ersten Hypothese in Bezug auf den Processus uncinatus stünde.

Folgende apomorphen Merkmale treten im Grundplan der Muridae auf:

- In perinatalen Stadien ist die rostrale Abschlusswand der Cupula nasi anterior nur gering entwickelt. Die Ausdehnung der medialen Lamelle der Cartilago cupularis erfolgt zeitlich verzögert spät in der Ontogenese.
- Eine Ala minima verbindet die Commissura orbitonasalis mit dem Limbus paracribrosus. Konvergent tritt dieses Merkmal auch bei *Sigmodon* auf. Eine Zugehörigkeit zum Grundplan der Muroidea ist daher nicht auszuschließen.

Folgende Autapomorphien zeichnen *Dendromus* aus und werden daher in den Grundplan der Dendromurinae gestellt:

- Der Processus alaris superior endet mit einem ventralen Processus posterior.
- Der Processus posterior der Cupula nasi posterior fehlt.
- Der Processus posterior der Lamina transversalis anterior fehlt.
- Ein Septum interorbitale fehlt.
- Der caudomediale Abschluss des Recessus maxillaris fehlt. Dieses Merkmal tritt konvergent bei den Arvicolinae auf.

Folgende vom Grundplan der Muridae abgeleiteten Merkmale zeichnen *Acomys* aus. Damit erhärtet sich die Hypothese, *Acomys* von den übrigen Muridae als eigenständige Unterfamilie Acomyinae zu separieren:

- Die hintere, den Ductus glandulae nasi lateralis begrenzende Schleinhautfalte im Vestibulum nasi fehlt.
- Der Processus alaris superior besitzt nur einen dorsalen Processus posterior.
- Die Spina mesethmoidalis geht aus einer vom Limbus praecribrosus isolierten Anlage hervor.
- Die Crista galli ist prominent entwickelt.
- Der Processus anterior des Maxilloturbinale fehlt.

Im Grundplan der Murinae treten folgende vom Grundplan der Muridae abgeleiteten Merkmale auf:

- Die Cupula nasi posterior endet deutlich rostral der Radix anterior pilae praeopticae.
- Die Papilla palatina trägt Geschmacksknospen (bisher nur von *Mus* und *Rattus* bekannt).
- Das knorpelige Marginoturbinale besitzt einen Processus anterior. Dieses Merkmal tritt auch im Grundplan der Sigmodontinae auf.

Die Murinae *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Rattus*, *Mus* und *Micromys* besitzen nur das Frontoturbinale 1. Diese Merkmalsausprägung haben sie mit *Otomys* gemeinsam.

6 Literaturverzeichnis

- ADAMS, D.R. & MCFARLAND, L.Z.** (1972): Morphology of the Nasal Fossae and Associated Structures of the Hamster (*Mesocricetus auratus*).- J. Morph. 137:161-180.
- ADDISON, W.H.F. & RADEMAKER, L.A.** (1928): The postnatal growth of the vomeronasal organ of the albino rat (*Mus norvegicus albinus*).- J. of Comparative Neurology 44: 69-86.
- ADE, M.** (1997): Makroskopische Untersuchungen am Rhinarium der Glires (Rodentia u. Lagomorpha) - Eine Studie zur evolutiven Differenzierung des Rhinariums auf phylogenetisch-systematischer Grundlage.- Dissertation, Universität Tübingen.
- ADE, M.** (1999): External Morphology and Evolution of the Rhinarium of Lagomorpha. With Special Reference to the Glires Hypothesis.- Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75 (2): 191-216.
- ADKINS, R.M., WALTON, A.H. & HONEYCUTT, R.L.** (2003): Higher-Level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes.- Mol. Phyl. Evol. 26: 409-420.
- ANDERSON, S. & JONES, J.K.** (1967): Recent mammals of the world. A synopsis of the families.- Ronald Press, New York.
- ASHER, R.J., NOVACEK, M.J. & GEISLER, J.H.** (2003): Relationships of Endemic African Mammals and Their Fossil Relatives Based on Morphological and Molecular Evidence.- J. Mamm. Evol. 10: 131-194.
- BAILEY, K.** (1978): Flehmen in the ringtailed Lemur (*Lemur catta*).- Behaviour 65: 309-319.
- BASKIN, J.A.** (1978): *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of neotropical cricetines (Rodentia: Cricetidae).- J. Mammal. 59 (1): 125-135.
- BECK, P.** (1997): Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Myocastor coypus* (MOLINA, 1782) (Rodentia: Myocastoridae) - Ein Beitrag zur vergleichenden und phylogenetischen Systematik der Caviomorpha.- Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- BEEKER, A.** (1903): Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei Sauriern, Vögeln und Säugetieren.- in: FLEISCHMANN, A.: Das Kopfskelett der Amnioten, Morphogenetische Studien.- Morph. Jb. 31: 565-615.
- BEER, G.R. DE** (1929): The development of the skull of the shrew.- Phil. Trans. R. Soc. London B 217: 411-480.
- BEER, G.R. DE** (1937): The development of the vertebrate skull.- Clarendon Press, Oxford.
- BEER, G.R. DE & FELL, W.A.** (1936): The Development of the skull of *Ornithorhynchus*.- Trans. Zool. Soc. London 23 (1):2-28.
- BEER, G.R. DE & WOODGER, J.H.** (1930): The early development of the skull of the rabbit.- Phil. Trans. R. Soc. London B218: 373-414.

- BENTZ, S. & MONTGELARD, C.** (1999): Systematic Position of the African Dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) Assessed from Cytochrome b and 12Sr RNA Mitochondrial Genes.- *J. Mamm. Evol.* 6 (1): 67-83.
- BONHOMME, F., ISKANDAR, D. THALER, L. & PETTER, F.** (1985): Electromorphs and phylogeny in muroid rodents.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 671-683.
- BORN, G.** (1876): Über die Nasenhöhlen und den Tränennasengang der Amphibien.- *Morph. Jb.* 2: 577-646.
- BORN, G.** (1879): Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere.- *Morph. Jb.* 5: 62-137.
- BORN, G.** (1883): Die Plattenmodelliermethode.- *Arch. Mikr. Anat.* 22: 584-599.
- BRANDT, J.F.** (1855): Beiträge zur höhern Kenntniss der Säugethiere Russland's.- *Mém. Acad. Imp. Sc. Peterbourg, Sci. nat., sér. 6, Vol. 7:* 1-365.
- BRAUN, J.K. & MARES, M. A.** (1995): A new genus and species of phyllotine rodent (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae: Phyllotini) from South America.- *J. Mammal.* 76 (2): 504-521.
- BROMAN, I.** (1916): Über eine bisher unbekannte infraseptale Nasenhöhle bei den Nagern. Vorläufige Mitteilung.- *Anat. Anz.* 49: 170-178.
- BROMAN, I.** (1920): Das Organon Vomeronasale JACOBSON.- *Anat. Hefte* 58: 137-191.
- BROMAN, I.** (1921): Über die Entwicklung der konstanten grösseren Nasenhöhle bei den Nagetiere.- *Z. Anat. Entw.-Gesch.* 60: 439-586.
- BROOM, R.** (1896): On the comparative anatomy of Jacobson's organ in mammals.- *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 21: 591-623.
- BROOM, R.** (1897): A Contribution to the Comparative Anatomy of the Mammalian Organ of Jacobson.- *Trans. Royal Soc.* 39: 231-255.
- BROOM, R.** (1915): On the Organ of Jacobson and its Relations in the „Insectivora“.- Part I. *Tupaia* and *Gymnura*.- *Proc. Zool. Soc. London* 12: 157-162.
- BROWNELL, E.** (1983): DNA/DNA Hybridization Studies Of Muroid Rodents: Symmetry And Rates Of Molecular Evolution.- *Evolution* 37 (5): 1034-1051.
- BUGGE, J.** (1970): The contribution of the stapediale artery to the cephalic arterial supply in muroid rodents.- *Acta anat.* 76: 313-336.
- BUGGE, J.** (1971): The cephalic arterial system in molerats (*Spalacidae*), bamboorats (*Rhizomyidae*), jumping mice and jerboas (*Dipodoidea*) and dormice (*Gliroidea*) with special reference to the systematic classification of rodents.- *Acta anat.* 79: 165-180.

- BUTLER, P.M.** (1985): Homologies of Molar Cusps and Crests, and Their Bearing on Assessments of Rodent Phylogeny.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 381-402.
- CARLETON, D.C. & MUSSER, G.G.** (1984): Muroid Rodents.-in: ANDERSON, S. & JONES, J.K. (eds.): Orders and Families of Recent Mammals of the World.- John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: 289-379.
- CARROLL, R.L.** (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere.- Übers. und bearb. von MAIER, W. & THIES, D.- Georg Thieme Stuttgart, New York: 1-684.
- CHEVRET, P., DENYS, C., JAEGER, J.-J., MICHEAUX, J. & CATZEFLIS, F.M.** (1993a): Molecular evidence that the spiny mouse (*Acomys*) is more closely related to gerbils (Gerbillinae) than to true mice (Murinae). Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90: 3433-3436.
- CHEVRET, P., DENYS, C., JAEGER, J.-J., MICHEAUX, J. & CATZEFLIS, F.** (1993b): Molecular and fossil aspects of the tempo and mode of evolution in *Otomys* (Otomyinae: Muridae: Mammalia). Biochem. Syst. Ecol. 21: 123-131.
- CONROY, C.J. & COOK, J.A.** (1999): MtDNA Evidence for Repeated Pulses of Speciation Within Arvicoline and Murid Rodents.- J. Mammalian Evolution 6 (3): 221-245.
- DAWSON, M.R. & BEARD, C.K.** (1996): New Late Paleocene rodents from Big Multi Quarry, Washakie Basin, Wyoming.- Palaeovertebrata 25: 301-321.
- DAWSON, M.R., LI, C.K. & QI, T.** (1984): Eocene ctenodactyloid rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia. Carneg. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 9: 138-150.
- DE BRUIJN, H. & ÜNAY, E.** (1996): On the Evolutionary History of the Cricetodontini from Europe and Asia Minor and Its Bearing on the Reconstruction of Migrations and the Continental Biotope During the Neogene.- in: BERNOR, R.L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas.- Columbia University Press, New York: 227-234.
- DE BRUIJN, H., VAN DAM, J.A., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V. & STORCH, G.** (1996): The Genera of the Murinae, Endemic Insular Forms Excepted, of Europe and Anatolia During the Late Miocene and Early Pliocene.- in: BERNOR, R.L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas.- Columbia University Press, New York: 253-260.
- DEBRY, R.W.** (2003): Identifying Conflicting Signal in a Multigene Analysis Reveals a Highly Resolved Tree: The Phylogeny of Rodentia (Mammalia).- Syst. Biol. 52(5): 604-617.
- DEBRY, R.W. & SAGEL, R.M.** (2001): Phylogeny of Rodentia (Mammalia) Inferred from the Nuclear-Encoded Gene IRBP.- Mol. Phyl. Evol. 19 (2): 290-301.
- D'ELÍA, G., GONZÁLEZ, E.M. & PARDIÑAS** (2003): Phylogenetic analysis of sigmodontine rodents (Muroidea), with special references to the akodont genus *Deltamys*.- Mamm. biol. 68: 351-364.

- D'ERCHIA, A.M., GISSI, C., PESOLE, G., SACCONI, C. & ARNASON, U.** (1996): The guinea-pig is not a rodent. *Nature* 381: 597-599.
- DIERBACH, A.R.** (1985): Zur Morphogenese des Craniums von *Cavia porcellus* L.- Teil 1: Einführung, Systematik und beschreibender Teil.- *Morph. Jb.* 131: 441-476.- Teil 2: Vergleichender Teil und Schrifttum.- *Morph. Jb.* 131: 617-642.
- DIETERLEN, F.** (1961): Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar.- *Z. Säugetierkunde* 26: 1-13.
- DIETERLEN, F.** (1963): Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (*Acomys*) und Wanderratte (*Rattus norvegicus*).- Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.- *Z. Säugetierkunde* 28: 193-227.
- DIETERLEN, F.** (1968): Zur Kenntnis der Gattung *Otomys* (Otomyinae; Muridae; Rodentia).- Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen.- *Z. Säugetierkunde* 33: 321-352.
- DIETERLEN, F.** (1969): Aspekte zur Herkunft und Verbreitung der Muriden.- Bedeutung der systematischen Stellung der Otomyinae.- *Z. Zool. Syst. Evol.forschung* 7: 237-242.
- DUBOIS, J.-Y.F., CATZEFLIES, F.M. & BEINTEMA, J.J.** (1999): The Phylogenetic Position of „Acomyinae“ (Rodentia, Mammalia) as Sister Group of a Murinae + Gerbillinae Clade: Evidence from the Nuclear Ribonuclease Gene.- *Mol. Phylogenet. Evol.* 13 (1): 181-192.
- DUCROZ, J.F., VOLOBOUEV, V. & GRANJON, L.** (2001): An Assessment of the Systematics of Arvicanthine Rodents Using Mitochondrial DNA Sequences: Evolutionary and Biogeographical Implications.- *J. Mamm. Evol.* 8 (3): 173-206.
- ELDREDGE, N.** (1979): Cladism and Common Sense.- in: CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. (eds.): *Phylogenetic analysis and paleontology*.- Columbia University Press, New York: 165-198.
- ELLERMANN, J.R.** (1940): The families and genera of living rodents.- *British Museum Nat. History, London, Vol. 1.*
- ELLERMANN, J.R.** (1941): The families and genera of living rodents.- *British Museum Nat. History, London, Vol. 2.*
- ELOFF, F.C.** (1948): The early development of the skull of *Otomys tropicalis*.- *Ann. Transvaal Museum* 21: 103-152.
- ELOFF, F.C.** (1950): On the nasal region of the chondrocranium of the cape hare, *Lepus capensis*.- *Ann. Transvaal Museum* 21: 222-233.
- ELOFF, F.C.** (1951a): On the relations of the vomer to the ethmoidal skeleton in certain rodents.- *Ann. Transvaal Museum* 21: 217-221.
- ELOFF, F.C.** (1951b): Observations on the chondrocranium of *Rhabdomys pumilio*.- *Ann. Transvaal Museum* 21: 369-377.

- ENGEL, K. (1975): Zur Kenntnis des Organon vomeronasale. Ethologische und elektrophysiologische Untersuchungen am Goldhamster (*Mesocricetus auratus*, WATERHOUSE 1839, Rodentia).- Zool. Diss. Univ. Hamburg.
- ENGEL, S.R., HOGAN, K.M., TAYLOR, J.F. & DAVIS, S.K. (1998): Molecular Systematics and Paleobiogeography of the South American Sigmodontine Rodents.- Mol. Biol. Evol. 15 (1): 35-49.
- ESTES, R.D. (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction.- Mammalia 36: 315-341.
- FAHLBUSCH, V. (1985): Origin and Evolutionary Relationships among Geomyoids.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 617-630.
- FAHLBUSCH, V. (1996): Middle and Late Miocene Common Cricetids and Cricetids with Prismatic Teeth.- in: BERNOR, R.L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas.- Columbia University Press, New York: 216-219.
- FAHLBUSCH, V. & BOLLIGER, T. (1996): Eomyids and Zapodids (Rodentia, Mammalia) in the Middle and Upper Miocene of Central and Southeastern Europe and the Eastern Mediterranean.- in: BERNOR, R.L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas.- Columbia University Press, New York: 208-212.
- FAWCETT, E. (1917): The primordial cranium of *Microtus amphibius* (water rat), as determined by sections and a model of the 25 mm stage. With comparative remarks.- J. Anat. 51: 309-359.
- FAWCETT, E. (1918): The primordial cranium of *Erinaceus europaeus*.- J. Anat. 52: 211-250.
- FAWCETT, E. (1919): The primordial cranium of *Miniopterus schreibersi* of the 17 millimetre total length stage.- J. Anat. 53: 315-350.
- FAWCETT, E. (1923): The primordial cranium of *Xerus* (spiny squirrel) at the 17 and 19 millimeter stages.- J. Anat. 57: 221-237.
- FEJFAR, O. (1999): Microtoid Cricetids.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds): The Miocene Land Mammals of Europe.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 365-372.
- FISCHER, E. (1901): Das Primordialcranium von *Talpa europaea*.- Anat. Hefte 17: 467-548.
- FLYNN, L.J., JACOBS, L.L. & LINDSAY, E.H. (1985): Problems to Other Rodents and Origin of Major Groups.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 589-616.
- FRAHNERT, S. (1998): Zur Stellung des Bibers (Castoridae: *Castor*)- Eine craniogenetische Studie zur Ethmoidalregion sciurognather Rodentia.- Dissertation, Universität Berlin.
- FRAHNERT, S. (1999): Morphology and Evolution of the Glires Rostral Cranium.- Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75 (2): 229-246.

- FREUDENTHAL, M. & MARTÍN SUÁREZ, E.** (1999): Family Muridae.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds): The Miocene Land Mammals of Europe.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 401-409.
- FRICK, H.** (1954): Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis* KAUP.- Thieme, Stuttgart: 1-102.
- FRICK, H.** (1986): Zur Entwicklung des Knorpelschädels der Albinomaus. - Nova acta Leopoldina NF 58, Nr. 262: 305-317.
- FRICK, H. & HECKMANN, U.** (1955): Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.- Acta anat. 24: 268-314.
- FUCHS, H.** (1909): Ueber die Entwicklung einiger Deckknochen (Vomer, Pterygoid, Maxillare) bei Säugetieren (und ihr Verhältnis zum Knorpelskelette).- Verh. Anat. Ges. Jena 23: 85-104.
- FUCHS, H.** (1911): Über das Septomaxillare eines rezenten Säugetieres (*Dasypus*), nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das Septomaxillare und Praemaxillare der Amnioten überhaupt.- Anat. Anz. 38: 81-101.
- GARSTANG, W.** (1922): The Theory of Recapitulation: a Critical Re-Statement of the Biogenetic Law.- J. Linn. Soc. 35: 81-101.
- GAUPP, E.** (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis* - Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels.- Anat. Hefte 15 (3): 433-595.
- GAUPP, E.** (1905): Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel.- Anat. Anz. 27: 273-310.
- GAUPP, E.** (1906a): Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere.- Verh. Anat. Ges., Jena 20: 21-73.
- GAUPP, E.** (1906b): Die Entwicklung des Kopfskeletts.- in: HERTWIG, O. (ed.): Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. III(2): 573-788.- Fischer, Jena.
- GAUPP, E.** (1908): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*.- Semon Zool. Forsch.- Reisen in Australien 3 (2.Teil): 539-788.
- GIDLEY, J.W.** (1912): The Lagomorphs an independent order.- Science 36: 285-286.
- GIERE, P., FREYER, C. & ZELLER, U.** (1999): Opening of the Mammalian Vomeronasal Organ with Respect to the Glires Hypothesis: A Cladistic Reconstruction of the Therian Morphotype.- Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75 (2): 247-255.
- GOEBBEL, L.** (1998): Zur Morphogenese der Ethmoidal- und Orbitalregion der Microchiroptera: vergleichend-anatomische Untersuchungen mit Anmerkungen zum Grundplan und zur Phylogenie der Microchiroptera.- Dissertation, Universität Tübingen; Wissenschaft & Technik Verlag, Berlin.

- GRAUR, D., HIDE, W.A. & LI, H.W.** (1991): Is the guinea-pig a rodent?.- *Nature* 351: 649-652.
- GREGORY, W.K.** (1910): The orders of mammals.- *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 27: 323-332.
- HÄNNI, C., LAUDET, V., BARRIEL, V. & CATZEFLIES, F. M.** (1995): Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12S rRNA mitochondrial gene sequences.- *Israel J. Zool.* 41: 131-146.
- HAINES, R.W.** (1950): The Interorbital Septum in Mammals.- *J. Linn. Soc. London* 16: 585-607.
- HARTENBERGER, J.-L.** (1985): The Order Rodentia: Major Questions on Their Evolutionary Origin, Relationships and Suprafamilial Systematics.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 1-34.
- HAUCK, S.** (1987): Zur ontogenetischen Entwicklung der Ethmoidal- und Orbitalregion bei *Phodopus sungorus* (Cricetidae; Rodentia).- Dissertation, Universität Gießen.
- HENKEL, K.O.** (1928): Das Primordialcranium von *Tupaia* und der Ursprung der Primaten.- *Z. Anat. Entw.-Gesch.* 86: 204-227.
- HENNIG, W.** (1982): Phylogenetische Systematik.- Parey, Berlin und Hamburg: 1-246.
- HERSHKOVITZ, P.** (1962): Evolution of Neotropical Cricetine Rodents (Muridae) - With Special Reference to the Phyllotine Group.- *Fieldiana: Zoology* 46: 1-524.
- HERSHKOVITZ, P.** (1966): South American Swamp and Fossorial Rats of the Scapteromyine Group (*Cricetinae*, *Muridae*) with Comments on the Glans Penis in Murid Taxonomy.- *Z. Säugetierkunde* 31: 81-149.
- HUCHON, D., CATZEFLIES, F.M. & DOUZERY, E.J.P.** (1999): Molecular Evolution of the Nuclear von Willebrand Factor Gene in Mammals and the Phylogeny of Rodents.- *Mol. Biol. Evol.* 16 (5): 577-589.
- HUCHON, D., MADSEN, O., SIBBALD, M.J.J.B., AMENT, K., STANHOPE, M.J., CATZEFLIES, F., DE JONG, W.W. & DOUZERY, E.J.P.** (2002): Rodent Phylogeny and a Timescaling for the Evolution of Glires: Evidence from an Extensive Taxon Sampling Using Three Nuclear Genes.- *Mol. Biol. Evol.* 19 (7): 1053-1065.
- HUGUENEY, M.** (1999): Genera *Eucricetodon* and *Pseudocricetodon*.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds): *The Miocene Land Mammals of Europe*.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 347-358.
- INSOM, E., MAGNONI, M.L. & SIMONETTA, A.M.** (1990): Études sur la Morphologie évolutive des Ochotonidés (Mammalia, Lagomorpha).- 1. La morphologie crânienne d'*Ochotona rufescens* et d'*Ochotona roylei*.- *Mammalia* 54 (4): 633-651.
- JAEGER, J.J.** (1988): Rodent phylogeny: new data and old problems.- in: BENTON, M.J.: *The phylogeny and classification of the Tetrapods*, Vol. 2, Mammals.- Oxford, University Press: 177-199.

- JOLLIE, M.T.** (1968): The Head Skeleton of a New-Born *Manis javanica* with Comments on the Ontogeny and Phylogeny of the Mammal Head Skeleton.- *Acta Zool.* 49: 227-305.
- KADAM, K.M.** (1972): The development of the skull in the Indian Gerbil, *Tartera indica cuvieri* (WATERHOUSE)- Part 1.- *Gegenb. Morph. Jb.* 118: 309-325.
- KADAM, K.M.** (1973): The development of the skull in the Indian Gerbil, *Tartera indica cuvieri* (WATERHOUSE)- Part 2 ; *Gegenb. Morph. Jb.* 119:47-71 /- Part 3; *Morph. Jb.* 119: 153-171.
- KADAM, K.M.** (1976): The Development of the Chondrocranium in the Golden Hamster, *Mesocricetus auratus* (WATERHOUSE)- *Gegenb. Morph. Jb.* 122:796-814.
- KÄLIN, D.** (1999): Tribe Cricetini.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds.): *The Miocene Land Mammals of Europe.*- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 373-385.
- KLINGLER, P.** (2003): Vergleichend-ontogenetische Untersuchungen an der Ethmoidal- und der Orbitotemporalregion der Gliridae (Rodentia, Mammalia). Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik der Nager.- Dissertation, Universität Tübingen.
- KLUTZNY, S.** (1994): Das Chondrocranium von *Vombatus ursinus* (SHAW, 1800) bei einer Kopflänge von 14 mm und Scheite-Steiß-Länge von 31,5 mm.- Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- KNAPPE, H.** (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs.- *Zool. Garten* 28: 188-194.
- KUHN, H.-J.** (1971): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*.- *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 528: 1-192.
- KUMAR, S. & HEDGES, S.B.** (1998): A molecular timescale for vertebrate evolution.- *Nature* 392: 917-919.
- KRYZANOWSKY, S.G.** (1939): Das Rekapitulationsprinzip und die Bedeutung der historischen Auffassung der Ontogenese.- *Acta zool.* 20: 1-87.
- LANDRY, S.O. JR.** (1999): A Proposal for a New Classification and Nomenclature for the Glires (Lagomorpha and Rodentia).- *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zoll. Reihe* 75 (2): 283-316.
- LAVOCAT, R.** (1978): Rodentia and Lagomorpha.- in: MAGLIO, V.S. & COOKE, H.B.S. (eds.): *Evolution of African Mammals.*- Harvard Univ. Press, Cambridge: 69-89.
- LAVOCAT, R. & PARENT, J.-P.** (1985): Phylogenetic Analysis of Middle Ear Features in Fossil and Living Rodents.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 333-354.
- LI, C.K. & TING, S.-Y.** (1985): Possible Phylogenetic Relationship of Asiatic Eurymylids and Rodents, with Comments on Mimotonids.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 35-58.
- LUCKETT, W.P.** (1985): Superordinal and Intraordinal Affinities of Rodents: Developmental Evidence from the Dentition and Placentation.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 227-276.

- LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L.** (1985a): Evolutionary relationships among rodents.- NATO ASI- Series Vol. 92, Plenum Press, New York and London: 1-721.
- LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L.** (1985b): Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusions.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 685-712.
- LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L.** (1993): Monophyly or Polyphyly of the Order Rodentia: Possible Conflict Between Morphological and Molecular Interpretations.- J. Mamm. Evol. 1(2): 127-147.
- MACKLIN, C.C.** (1914): The Skull of a Human Fetus of 40 mm.- Am. J. Anat. 16: 317-369, 387-426.
- MAIER, W.** (1980): Nasal structures in old and new world primates.- in: CIOCHON, R.L. & CHIARELLI, A.B.: 219-241.
- MAIER, W.** (1983): Morphology of the interorbital region of *Saimiri sciureus*.- Folia primatol. 41: 277-303.
- MAIER, W.** (1986): Functional principles of the growing skull of primates as shown by the posterior cupula of the nasal capsule.- in: SAKKA, M. (ed.): Définition et origines de l'homme: 199-207.- Paris.
- MAIER, W.** (1991): Aspects of Ontogenetic Development of Nasal and Facial Skeletons in Primates.- in: PFEIFER, G.: Craniofacial Abnormalities and Clefts of the Lip, Alveolus and Palate.- Thieme Stuttgart: 115-123.
- MAIER, W.** (1993a): Zur evolutiven und funktionellen Morphologie des Gesichtsschädels der Primaten.- Z. Morph. Anthrop. 79 (3): 279-299.
- MAIER, W.** (1993b): Cranial Morphology of the Therian Common Ancestor, as Suggested by the Adaptations of Neonate Marsupials.- in: SZALAY, F.S., NOVACEK, M.J. & MCKENNA, M.C.: Mammal Phylogeny - Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials.- Springer Verlag: 165-181.
- MAIER, W.** (2002): Zur funktionellen Morphologie der rostralen Nasenknorpel bei Soriciden.- Mamm. biol. 67: 1-17.
- MAIER, W. & SCHRENK, F.** (1987): The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence.- Z. Säugetierk 52: 156-164.
- MAIER, W., KLINGLER, P. & RUF, I.** (2002): Ontogeny of the Medial Masseter Muscle, Pseudo-Myomorphy, and the Systematic Position of the Gliridae (Rodentia, Mammalia).- J. Mamm. Evol. 9 (4): 253-269.
- MARTIN, T.** (1999): Phylogenetic Implications of Glires (Eurymylidae, Mimotonidae, Rodentia, Lagomorpha) Incisor Enamel Microstructure.- Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75 (2): 257-273.

- MARTIN, Y., GERLACH, G., SCHLÖTTERER, C. & MEYER, A.** (2000): Molecular Phylogeny of European Muroid Rodents Based on Complete Cytochrome b Sequences.- *Mol. Phylogenet. Evol.* 16 (1): 37-47.
- MATTHEE, C.A. & ROBINSON, T.J.** (1997): Molecular Phylogeny of the Springhare, *Pedetes capensis*, Based on Mitochondrial DNA Sequences.- *Mol. Biol. Evol.* 14 (1): 20-29.
- MATTHES, E.** (1921): Neuere Arbeiten über das Primordialcranium der Säugetiere.- *Erg. Anat. Entw.-Gesch.* 23: 669-912.
- MATTHES, E.** (1922): Neuere Arbeiten über das Primordialcranium der Säugetiere. 2. Teil: Arbeiten über einzelne Regionen des Craniums.- *Erg. Anat. Entw.-Gesch.* 24: 117-243.
- MC KENNA, M.C. & BELL, S.K.** (1997): Classification of the mammals above the species level.- Columbia Univ. Press, New York: 1-631.
- MEAD, Ch.S.** (1909): The chondrocranium of an embryo pig, *Sus scrofa*. A contribution to the morphology of the mammalian skull.- *Am. J. Anat.* 9: 167-210.
- MENZEL, K.-H.** (1979): Morphologische Untersuchungen an der vorderen Nasenspitze von *Solenodon paradoxus* (Insectivora).- *Med. Diss. Univ. Frankfurt a. M.*
- MESS, A.** (1994): Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Ctenomys* DE BLAINVILLE, 1826 (Rodentia: Ctenomyidae) - Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und phylogenetischen Systematik der Hystricomorpha.- Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- MESS, A.** (1995): Vergleichende Ontogenese des Nasenskeletts bei Octodontidae und Ctenomyidae (Rodentia).- *Z. Säugetierk., Sonderheft z. Bd.* 60: 44-45.
- MESS, A.** (1997): Ontogenetische und phylogenetisch -systematische Studie zur Ethmoidal- und Orbitalregion der Hystricognathi (Rodentia).- Dissertation, Universität Tübingen; Wissenschaft & Technik Verlag, Berlin.
- MESS, A.** (1999a): The rostral nasal skeleton of hystricognath rodents: evidence on their phylogenetic relationships.- *Mitt. a. d. Mus. f. Naturk. zu Berlin, Zool. Reihe* 75: 19-35.
- MESS, A.** (1999b): The Evolutionary Differentiation of the Rostral Nasal Skeleton within Glires. A Review with New Data on Lagomorph Ontogeny.- *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe* 75 (2): 217-228.
- MICHEAUX, J. & CATZEFLIS, F.** (2000): The Bushlike Radiation of Muroid Rodents Is Exemplified by the Molecular Phylogeny of the LCAT Nuclear Gene.- *Mol. Phyl. Evol.* 17 (2): 280-293.
- MIELENZ, B.** (1994): Zur Morphogenese der vorderen Nasenregion von *Cynocephalus volans* (Mammalia, Dermoptera).- *Wiss. Zulassungsarbeit, Universität Tübingen.*
- MÜHLENKAMP, I.** (1993): Beitrag zur ontogenetischen Entwicklung der Regio ethmoidalis von *Lemur catta* (Linnaeus, 1758 Prosimiae; Primates; Mammalia).- Dissertation, Universität Frankfurt.

- MÜLLER, U.** (1986): Zur Morphogenese der Ethmoidal- und Orbitotemporalregion bei *Wallabia rufogrisea* (Marsupialia).- Dissertation , Universität Frankfurt am Main.
- MURPHY, W.J., EIZIRIK, E., JOHNSON, W.E., YI PING ZHANG, RYDER, O.A. & O'BRIEN, S.J.** (2001a): Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals.- *Nature* 409: 614-618.
- MURPHY, W.J., EIZIRIK, E., O'BRIEN, O.M., SCALLY, M., DOUADY, C.J., TEELING, E., RYDER, O.A., STANHOPE, M.J., DE JONG, W.W. & SPRINGER, M.S.** (2001b): Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics.- *Science* 294: 2348-2351.
- MUSSER, G.G. & CARLETON, M.D.** (1993): Family Muridae.- in: Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds.): *Mammal species of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.: 501-755.
- NEDBAL, M.A., HONEYCUTT, R.L. & SCHLITTER, D.A.** (1996): Higher-level Systematics of Rodents (Mammalia, Rodentia): Evidence from the Mitochondrial 12S rRNA Gene.- *J. Mamm. Evol.* 3 (3): 201-237.
- NOWAK, R.M.** (1991): *Walker's Mammals of the World*.- Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- NOVACEK, M.J.** (1985): Cranial Evidence for Rodent Affinities.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 59-82.
- NOVACEK, M.J.** (1993): Patterns of Diversity in the Mammalian Skull.- in: Hanken, J. & Hull, B.K.: *The Skull*, Vol. 2: 438-545.
- NOVACEK, M.J. & WYSS, A.R.** (1986): Higher-level relationships of the recent eutheria orders: Morphological evidence.- *Cladistics* 2: 257-287.
- PAULLI, S.** (1900): Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren, Teil II.- *Morph. Jb.* 28: 483-564.
- RAJTOVA, V.** (1972a): Morphogenesis des Chondrocraniums beim Meerschweinchen (*Cavia porcellus* L.).- *Anat. Anz* 130: 176-206.
- RAJTOVA, V.** (1972b): Über die Morphogenesis des Chondrocraniums beim Goldhamster (*Mesocricetus auratus* WIRTH.).- *Anat. Anz* 130: 207-221.
- REINBACH, W.** (1952): Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyurus novemcinctus* LINNÉ (*Tatusia novemcincta* LESSON).- Teil 1: *Z. Morph. Anthropol.* 44: 375-444.- Teil 2: *Z. Morph. Anthropol.* 45: 1-72.
- REINBACH, W.** (1955): Das Cranium eines Embryos des Gürteltieres *Zaedus minutus* (65 mm Sch.-St.).- *Morph. Jb.* 95: 79-141.
- RAMASWAMI, L.S.** (1957): The development of the skull in the slender loris, *Loris tardigradus lydekkerianus* CABR.- *Acta zool.* 38: 27-42.

- REINHARD, W.** (1958): Das Cranium eines 33mm langen Embryos des Mantelpavians, *Papio hamadryas* L.- Z. Anat. Entw.-Gesch. 120: 427-455.
- REYES, A., PESOLE, G. & SACCONI, C.** (1998): Complete Mitochondrial DNA Sequence of the Fat Dormouse, *Glis glis*: Further Evidence of Rodent Paraphyly.- Mol. Biol. Evol. 15 (5): 499-505.
- ROBINSON, M., CATZEFLIES, F., BRIOLAY, J. & MOUCHIROUD, D.** (1997): Molecular Phylogeny of Rodents, with Special Emphasis on Murids: Evidence from Nuclear Gene LCAT.- Mol. Phyl. Evol. 8 (3): 423-434.
- ROUX, G.H.** (1947): The cranial development of certain Ethiopian „insectivores,, and its bearing on the mutual affinities of the group.- Acta Zool. 28: 165-379.
- RUF, I.** (1999): Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Rattus norvegicus* BERKENHOUT, 1769 (Rodentia: Muridae) - Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Systematik der Myomorpha.- Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- RUMMEL, M.** (1999): The Cricetodontini.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds): The Miocene Land Mammals of Europe.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 359-364.
- SARICH, V.M.** (1985): Rodent Macromolecular Systematics.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 423-452.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.** (2001): Ontogenetic and phylogenetic transformations of the vomeronasal complex and nasal floor elements in marsupial mammals.- Zool. J. Lin. Soc. 131: 459-479.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. & SULTAN, F.** (2002): The Cerebellum at Birth in Therian Mammals, with Special Reference to Rodents.- Brain Behav. Evol. 59: 101-113.
- SCHAUB, S.** (1925): Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten.- Abh.Schweiz. Paläont. Ges. 45: 1-114.
- SCHLIEMANN, H.** (1966): Zur Morphologie und Entwicklung des Craniums von *Canis lupus* cf. *familiaris* L.- Morph. Jb. 109: 501-603.
- SCHLIEMANN, H.** (1987): The solum nasi of the mammalian chondrocranium with special reference to the Carnivora.- in: KUHN, A.J. & ZELLER, U. (eds.): Mammalia depicta 13, Beihefte Z.Säugetierk.: 91-103.
- SCHRENK, F.** (1989): Zur Schädelentwicklung von *Ctenodactylus gundi* (ROTHMANN 1776) (Mammalia: Rodentia).- Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg 108: 1-241.
- SHOSHANI, J.** (1986): Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results.- Mol. Biol. Evol. 3: 222-242.
- SHOSHANI, J., GOODMAN, M., CZELUSNIAK, J. & BRAUNITZER, G.** (1985): A Phylogeny of Rodentia and Other Eutherian Orders: Parsimony Analysis Utilizing Amino Acid Sequences of Alpha and Beta Hemoglobin Chains.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 191-210.

- SILVA NETO, E.J. DA** (1996): Zur Morphogenese des Craniums von *Galea musteloides* Meyen, 1832 und *Kerodon rupestris* (Wied-Neuwied, 1820) (Rodentia: Caviidae). Ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Caviidae.- Zool. Diss. Univ. Tübingen.
- SILVA NETO, E.J. DA** (2000): Morphology of the regiones ethmoidalis and orbitotemporalis in *Galea musteloides* Meyen, 1832 und *Kerodon rupestris* (Wied-Neuwied, 1820) (Rodentia: Caviidae) with comments on the phylogenetic systematics of the Caviidae.- J. Zool. Syst. Evol. Research 38: 219-229.
- SLABY, O.** (1960): Die frühe Morphogenese der Nasenkapsel beim Menschen.- Acta anat. 42 (1/2): 105-175.
- SMITH, M.F. & PATTON, J.L.** (1999): Phylogenetic Relationships and the Radiation of Sigmodontine Rodents in South America: Evidence from Cytochrome b.- J. Mamm. Evol. 6 (2): 89-128.
- SPATZ, W.** (1963): Zur Entwicklung des Nasenskeletts bei Säugetieren.- Naturwissenschaften 50: 454.
- SPATZ, W.** (1964): Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von *Tupaia glis* (DIARD 1820).- Morph. Jb. 106: 321-416.
- SPRINGER, M.S., MURPHY, W.J., EIZIRIK, E. & O'BRIEN, S.J.** (2003): Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary.- PNAS 100 (3): 1056-1061.
- SPURGAT, F.** (1896): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere.- Morph. Arb. (Schwalbe) 5: 555-613.
- STADTMÜLLER, F.** (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere.- in: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 4: 839-1016.- Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien.
- STARCK, D.** (1941): Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* DESM.- Morph. Jb. 86: 1-122.
- STARCK, D.** (1960): Das Cranium eines Schimpansenfetus (*Pan troglodytes*, BLUMENBACH 1799) von 71mm Scheitel- Steißlänge, nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten.- Morph. Jb. 100: 559-647.
- STARCK, D.** (1962): Das Cranium von *Propithecus* spec. (Prosimiae, Lemuriformes, Indriidae), (Beiträge zur Kenntnis des Primaten-Craniums III).- Biblioth. Primatol. (Schultz-Festschrift) 1: 163-196.
- STARCK, D.** (1967): Le crâne des Mammifères.- in: GRASSÉ, P.P. (ed.): Traité de Zoologie Bd. 16 (1): 405-459.- Masson, Paris.
- STARCK, D.** (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 2: Das Skelettsystem.- Springer, Berlin.

- STARCK, D.** (1982a): Zur Kenntnis der Nase und des Nasenskelettes von *Tarsius* (Mammalia, Primates, Tarsoidea).- Zool.Garten N.F., Jena 52 (5/6): 289-340.
- STARCK, D.** (1982b): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 3: Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltorientierung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung.- Springer, Berlin.
- STARCK, D.** (1995): Teil 5: Säugetiere- in: Lehrbuch der Speziellen Zoologie (begr. v. KAESTNER, A.), STARCK, D. (eds.): Bd. 2. Wirbeltiere.- Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 1-1241.
- STEHLIN, H.G. & SCHAUB, S.** (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager.- Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen 67: 1-385.
- STEPAN, S.J.** (1995): Revision of the leaf-eared mice Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) with phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae.- Fieldiana: Zool. 80: 1-112.
- STEPAN, S.J.** (1998): Phylogenetic relationships and species limits within *Phyllotis* (Rodentia: Sigmodontinae): concordance between mtDNA sequence and morphology.- J. Mamm. 79 (2): 573-593.
- STROBEL, A.** (1997): Zur Craniogenese der Ethmoidalregion von *Hystrix africae australis* Peters 1852 (Rodentia, Hystricidae) - Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und phylogenetischen Systematik der Hystricognathi.- Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- STRUTHERS, P.H.** (1927): The prenatal skull of the Canadian Porcupine (*Erethizon dorsatus*).- J. Morph. Physiol. 44: 127-216.
- STURM, H.** (1936): Die Entwicklung des präcerebralen Nasenskelets beim Schwein (*Sus scrofa domestica*) und beim Rind (*Bos taurus*).- Z. wiss. Zool. 149: 161-220.
- SZALAY, F.S.** (1985): Rodent and Lagomorph Morphotype Adaptions, Origins, and Relationships: Some Postcranial Attributes Analyzed.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 83-132.
- TERRY, R.J.** (1917): The primordial cranium of the cat.- J. Morph. 29: 281-433.
- THENIUS, E.** (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden).- in: HELMCKE, J.-G., STARCK, D., WERMUTH, H. (eds.): Handbuch der Zoologie, Bd. 8/2.- de Gruyter, Berlin.
- THENIUS, E.** (1979): Die Evolution der Säugetiere.- Fischer, Stuttgart, New York.
- THENIUS, E.** (1989): Zähne und Gebiß der Säugetiere.- in: NIETHAMMER, J, SCHLIEMANN, H. & STARCK, D. (eds.): Handbuch der Zoologie Bd. 8/56.- de Gruyter-Verlag, Berlin, New York.
- TOEPLITZ, CH.** (1920): Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von *Didelphis marsupialis*.- Zoologica, Stuttgart 27: 1-84.

- TULLBERG, T.** (1899): Ueber das System der Nagethiere: eine phylogenetische Studie.- Akad. Buchdruckerei, Uppsala.
- VACCAREZZA, O.L., SEPICH, L.N. & TRAMEZZANI, J.H.** (1981): The vomeronasal organ of the rat.- *J. Anat.* 132 (2): 167-185).
- VIANEY-LIAUD, M.** (1985): Possible Evolutionary Relationships among Eocene and Lower Oligocene Rodents of Asia, Europe and North America.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 277-310.
- VIDIC, B., GREDITZER, H.G. & LITCHY, W.J.** (1972): The Structure and Prenatal Morphogenesis of the Nasal Septum in the Rat.- *J. Morph.* 137: 131-148.
- VOIT, M.** (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen.- *Anat. Hefte* 38: 425-616.
- VOSS, R.S.** (1988): Systematics and Ecology of Ichthyomyine Rodents (Muroidea): Patterns of Morphological Evolution in a Small Adaptive Radiation.- *Bull. Am. Mus. Nat. His.* 188 (2): 260-493.
- WAHLERT, J.H.** (1978): Cranial foramina and relationships of the Eomyoidea (Rodentia, Geomorpha). Skull and upper teeth of *Kansasimys*.- *Mus. Novit.* 2645: 1-16.
- WAHLERT, J.H.** (1985): Cranial Foramina of Rodents.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 311-332.
- WARICH, S.** (1986): Beitrag zur ontogenetischen Entwicklung der Regio ethmoidalis von *Galago senegalensis* (Primates).- Dissertation, Universität Frankfurt.
- WEBER, M.** (1928): Die Säugetiere. Bd. 2, Systematischer Teil.- 2. Aufl. Fischer, Jena.
- WESSELS, W.** (1999): Family Gerbillidae.- in: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (eds): *The Miocene Land Mammals of Europe*.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 395-400.
- WILSON, D.E. & REEDER, D.M.** (1993): *Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference*.- Smiths. Inst. Press, Washington and London: 1-1207.
- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1980): The relationship between Jacobson's Organ and the oral cavity in a rodent.- *Zool. Anz.* 204 (4/5): 391-399.
- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1981): Zur embryonalen und frühen postnatalen Entwicklung des Jacobsonschen Organs in Beziehung zum Ductus nasopalatinus bei der Ratte.- *Zool. Anz., Jena* 206 (3-4): 203-214.
- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1982): Vergleichende anatomische Untersuchung an Rodentia – Phylogenetische Überlegungen über die Beziehung der Jacobson'schen Organe zu den Ductus nasopalatini.- *Zool. Anz.* 209 (1/2): 33-46.
- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1984): Vergleichend anatomische Untersuchungen am Vomeronasal-komplex und am rostralen Gaumen verschiedener Mammalia, Teil 1.- *Morph. Jb.* 130: 501-530, Teil 2.- *Morph. Jb.* 130: 609-637.

- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1985): Besonderheiten der Cartilago paraseptalis und ihre Entwicklung bei Rodentia.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 78: 173.
- WÖHRMANN-REPENNING, A.** (1991): Functional aspects of the vomeronasal complex in Mammals.- Zool. Jb. Anat. 78: 71-80.
- WOOD, A.E.** (1937): Parallel Radiation Among The Geomyoid Rodents.- J. Mammal. 18: 171-176.
- WOOD, A.E.** (1947): Rodents – A Study In Evolution.- Evolution 1: 154-162.
- WOOD, A.E.** (1955): A revised classification of the rodents.- J. Mammal. 36: 155-187.
- WOOD, A.E.** (1959): Eocene radiation and phylogeny of the rodents.- Evolution 13: 354-361.
- WOOD, A.E.** (1965): Grades and clades among rodents.- Evolution 19: 115-130.
- WOOD, A.E.** (1985): The Relationships, Origin and Dispersal of the Hystricognathous Rodents.- in: LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. 1985: 475-514.
- WOODS, C.A.** (1993): Suborder Hystricognathi.- in: WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (eds.): 771-806.
- YOUSSEF, E.H.** (1966): The chondrocranium of the albino rat.- Acta anat. 64: 586-617.
- ZELLER, U.** (1983): Zur Ontogenese und Morphologie des Craniums von *Tupaia belangeri* (Tupaïidae, Scandentia, Mammalia).- Med. Diss. Univ. Göttingen.
- ZELLER, U.** (1987): Morphogenesis of the mammalian skull with special reference to *Tupaia*.- in: Kuhn, A.J. & Zeller, U; Mammalia depicta 13, Beih. Z. Säugetierk.: 17-50.
- ZELLER, U.** (1989): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Ornithorhynchus anatinus* (Mammalia: Prototheria: Monotremata).- Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 545: 1-188.
- ZIMMERMANN, G.W.** (1976): Beitrag zur Morphogenese des Osteo- und Chondrocraniums bei *Cavia porcellus* (LINNAEUS).- Med. Diss. Univ. Frankfurt a. M.
- ZUCKERKANDL, E.** (1887): Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Enke Verlag, Stuttgart.
- ZUCKERKANDL, E.** (1908): Das Jacobsonsche Organ.- Erg. Anat. Entw.-Gesch. 18: 801-841.

7 Anhang

Von folgenden hier untersuchten Taxa wurden Abbildungen angefertigt:

Muroidea:

Cricetidae:

- Akodon longipilis* = Abb. 58-59
- Auliscomys micropus* = Abb. 62
- Cricetus cricetus* = Abb. 63
- Lemmus lemmus* = Abb. 67-68
- Mesocricetus auratus* = Abb. 64-65
- Microtus californicus* = Abb. 69
- Peromyscus maniculatus* = Abb. 2-6, 12-54, 96
- Phodopus sungorus* = Abb. 66
- Phyllotis* spec. = Abb. 60
- Rhipidomys* spec. = Abb. 61
- Sigmodon hispidus* = Abb. 55-57

Gerbillidae:

- Meriones unguiculatus* = Abb. 11, 70-73, 96

Muridae:

- Acomys* spec. = Abb. 75-78
- Dendromus kivu* = Abb. 79
- Lophuromys sikapusi* = Abb. 81
- Rhabdomys pumilio* = Abb. 74

Dipodoidea:

- Jaculus jaculus* = Abb. 7-10, 83-86, 95

Geomyoidea:

- Dipodomys heermanni* = Abb. 87-90, 95
- Thomomys* spec. = Abb. 91-95

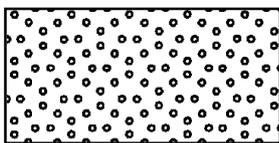
Abkürzungsverzeichnis zu den Halbton- und Querschnittsabbildungen (Abb. 2-96)

ai	: Area internarica	la	: Lacrimale
al	: Alisphenoid	lc	: Lamina cribrosa
ane	: Apertura nasi externa	lh	: Lamina horizontalis
at	: Atrioturbinale	li	: Lamina infraconchalis
bo	: Bulbus olfactorius	lic	: Lamina infracribrosa
bs	: Basisphenoid	lpa	: Limbus paracribrosus
cc	: Cartilago cupularis	lpr	: Limbus praecribrosus
cdn	: Cartilago ductus nasopalatini	lta	: Lamina transversalis anterior
ces	: „central stem“	ltp	: Lamina transversalis posterior
cg	: Crista galli	m	: Maxillare
ci	: Communicatio internasalis	mat	: Marginoturbinale
cl	: Canaliculi lacrimales	ml	: Margo lateralis
co	: Commissura orbitonasalis	mml	: Musculus masseter lateralis
cna	: Cupula nasi anterior	mm	: Musculus masseter
cnp	: Cupula nasi posterior	mmm	: Musculus masseter medialis
cp	: Cartilago paraseptalis	moi	: Musculus obliquus inferior
cpa	: Cartilago palatina	mos	: Musculus obliquus superior
cpp	: Cartilago papillae palatinae	mri	: Musculus rectus inferior
cpt	: Commissura parietotectalis	mrm	: Musculus rectus medialis
cs	: Crista semicircularis	mt	: Maxilloturbinale
dgni	: Ductus glandulae nasi infraseptalis	n	: Nasale
dgnl	: Ductus glandulae nasi lateralis	nasa	: Nervus alveolaris superior anterior
dn	: Ductus nasopharyngeus	nea	: Nervus ethmoidalis anterior
dnl	: Ductus nasolacrimalis	ni	: Nervus infraorbitalis
dnp	: Ductus nasopalatinus	no	: Nervus opticus
dv	: Ductus vomeronasalis	nt	: Nasoturbinale
et 1-3	: Ethmoturbinale 1-3	nv	: Nervus vomeronasalis
f	: Frontale	ob	: „outer bar“ BROOM
fc	: Foramen cribroethmoidale	p	: Parietale
fe	: Foramen epiphaniale	pa	: Pars anterior
fi	: Foramen incisivum	pal	: Palatinum
fia	: Fenestra internasalis anterior	pas	: Processus alaris superior
fol	: Fila olfactoria	pc	: Processus cupularis
fon	: Fissura orbitonasalis	pia	: Prominentia inferior anterior
fo	: Foramen opticum	pl	: Pars lateralis
fos	: Foramen orbitalis superior	pla	: Planum antorbitale
fsn	: Fenestra superior nasi	plv	: Processus lateralis ventralis
ft 1-2	: Frontoturbinale 1-2	pm	: Praemaxillare
gh	: Glandula harderiana	pn	: Paries nasi
gni	: Glandula nasi infraseptalis	pp	: Pars posterior
gnl	: Glandula nasi lateralis	ppa	: Processus palatinus
gnm	: Glandula nasi medialis	ppl	: Processus palatinus lateralis
gsm	: Glandula sinus maxillaris	ppm	: Processus palatinus medialis
hs	: Hiatus semilunaris	ppn	: Processus paranasalis
ia	: Incisura atriomaxilloturbinalis	ppo	: Pila postoptica
it	: Interturbinale	ppr	: Pila praeoptica
jo	: Jacobsonsches Organ	pra	: Processus anterior
ju	: Jugale	prp	: Processus posterior
KL	: Kopflänge	psa	: Prominentia superior anterior
KRL	: Kopf-Rumpf-Länge	pt	: Pterygoid

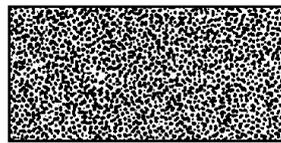
pz : Processus zygomaticus
 re : Ramus externus
 rf : Recessus frontalis
 rft : Recessus frontoturbinalis
 rm : Recessus maxillaris
 rppr : Radix anterior pilae praeopticae
 sa : Sacculus des Ductus nasolacrimalis
 sdnl : Sulcus ductus nasolacrimalis
 sf : Septum frontomaxillare
 sh : Sulcus horizontalis
 sla : Sulcus lateralis anterior
 slp : Sulcus lateralis posterior
 sn : Septum nasi
 sq : Squamosum
 ss : Sulcus suprasedalis
 SSL : Schädel-Steiß-Länge
 st : Septoturbinale
 sv : Sulcus ventralis
 tn : Tectum nasi
 v : Vomer

dl² : Milchzahn des oberen Incisivus 2
 M¹ : oberer Molar 1
 M² : oberer Molar 2
 pz (m) : Processus zygomaticus des
 Maxillare

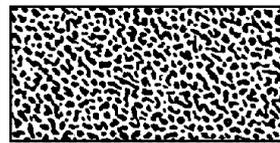
Legende zu den Querschnittsabbildungen (Abb. 12-96)



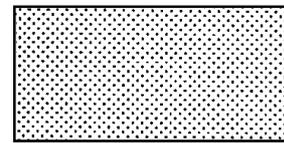
Knorpel



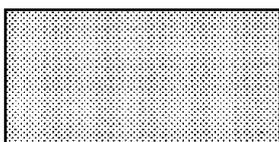
Ersatzknochen



Deckknochen



Gehirn



Linse



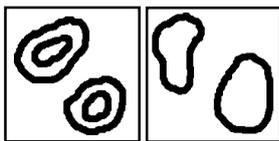
Zahnschmelz/Dentin



Nerv

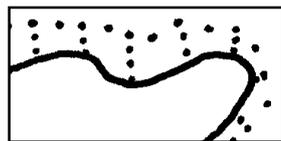


Muskulatur

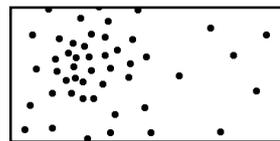


Arterie

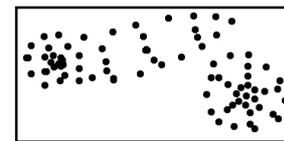
Vene



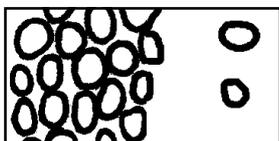
Epithel



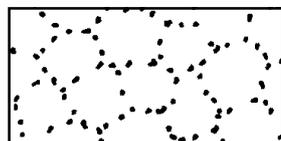
Bindegewebe



Vibrisse



Drüsengänge



Fettgewebe

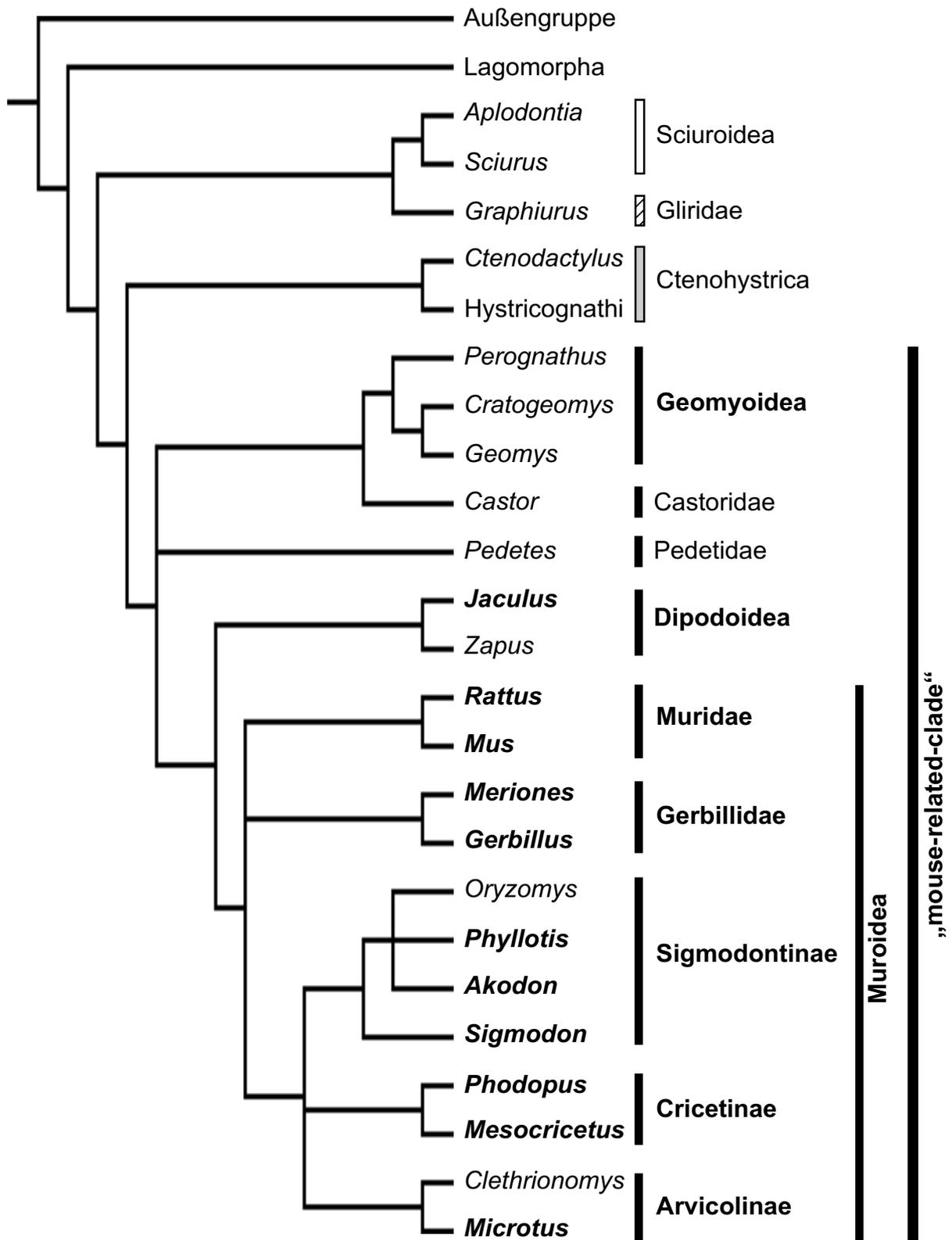
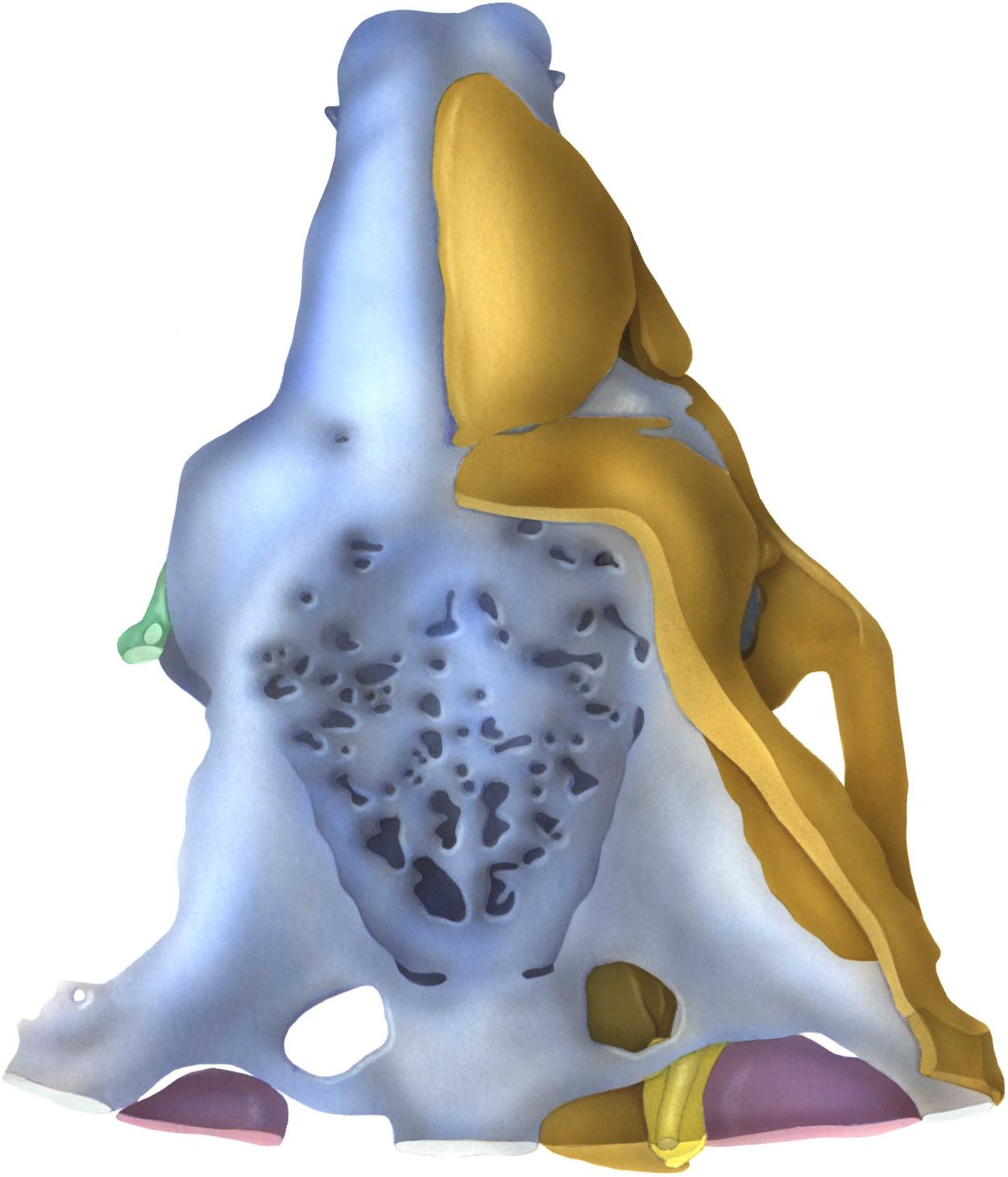


Abb. 1: Argumentationsschema basierend auf einem Maximum-likelihood-Stammbaum ausgewählter Nagertaxa (GHR Sequenzen). Die Außengruppe umfaßt Vertreter der Scandentia, Dermoptera und Primates. In der vorliegenden Arbeit untersuchte Taxa sind fett gedruckt.

(verändert nach ADKINS et al. 2003)



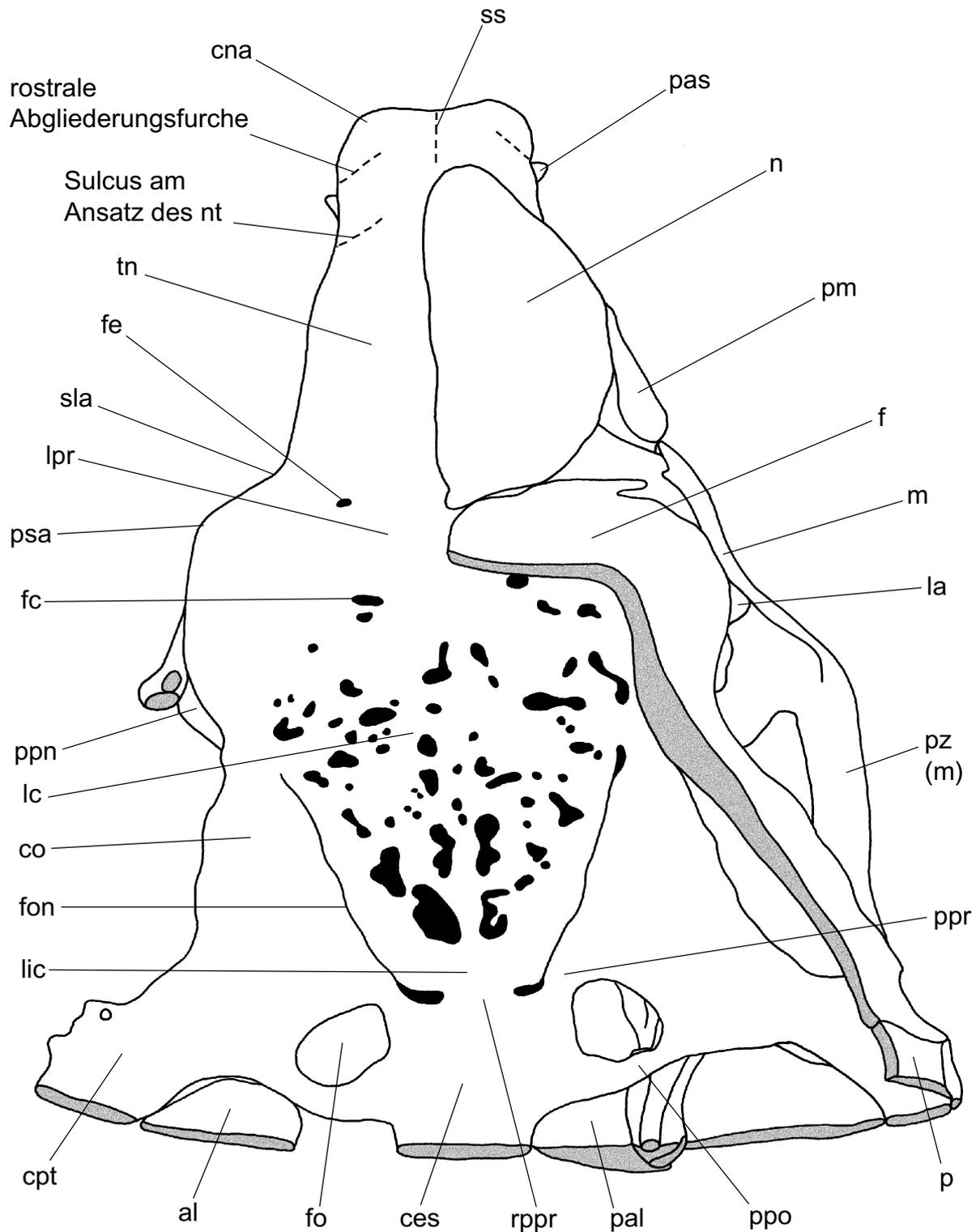
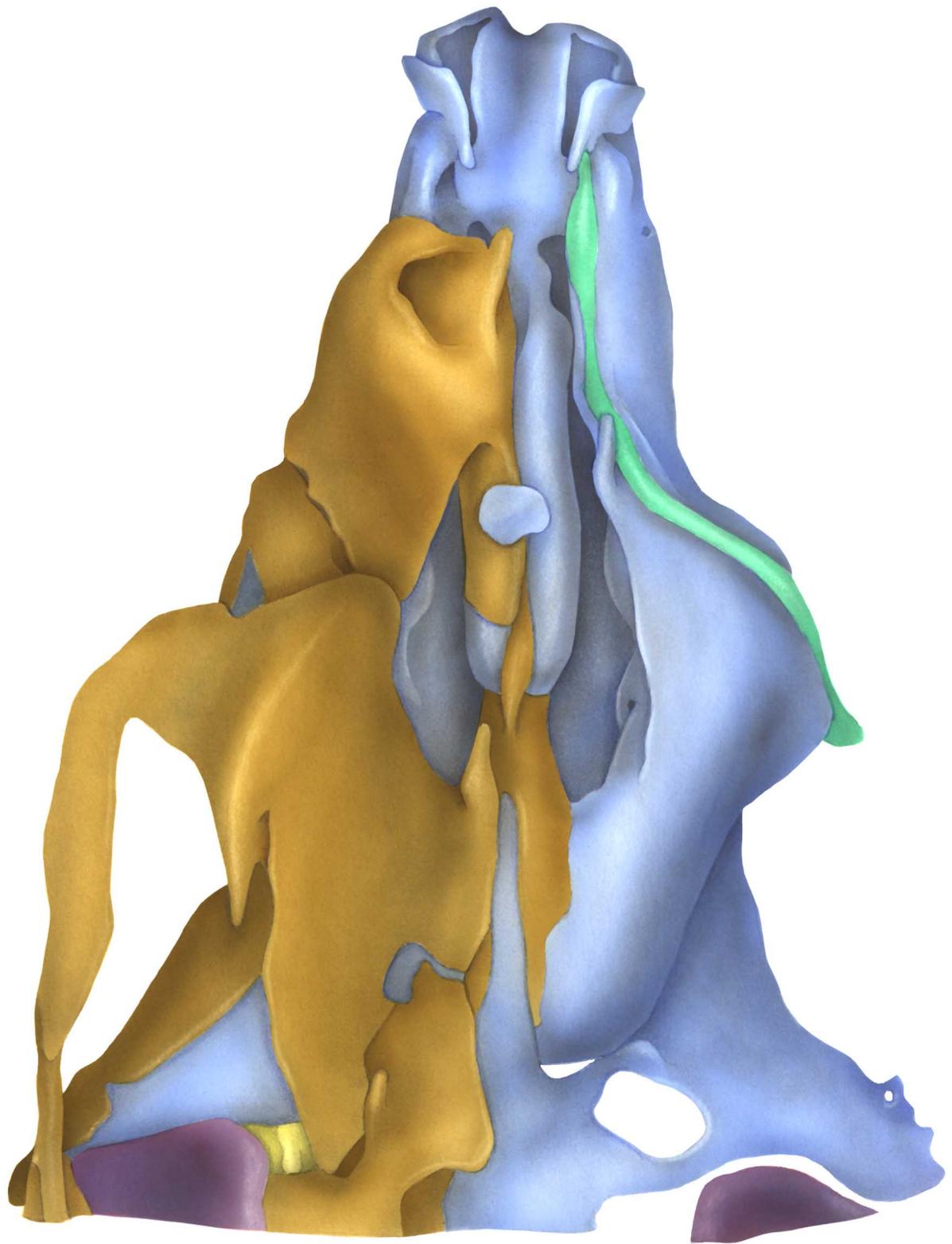


Abb. 2: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
 Dorsalansicht des Modells der Regio ethmoidalis. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.
 links: Farbtabelle, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, rosa = Ersatzknochen, grün = Ductus nasolacrimalis, gelb = Nervus trigeminus
 rechts: Erklärung zur Farbtabelle, Schnittflächen grau unterlegt



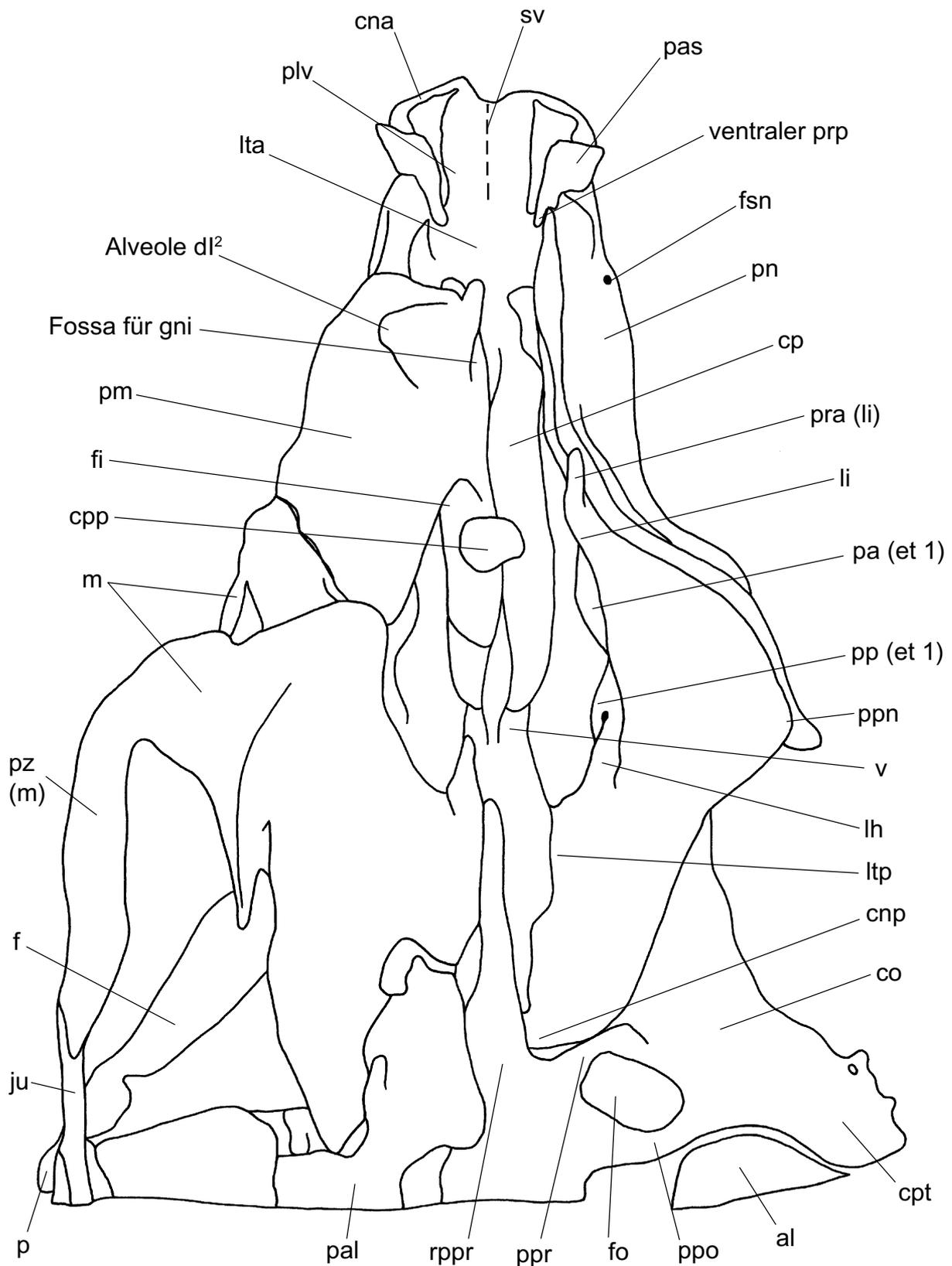


Abb. 3: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
 Ventralansicht des Modells der Regio ethmoidalis. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.
 links: Farbtabelle, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, rosa = Ersatzknochen, grün = Ductus nasolacrimalis, gelb = Nervus trigeminus
 rechts: Erklärung zur Farbtabelle



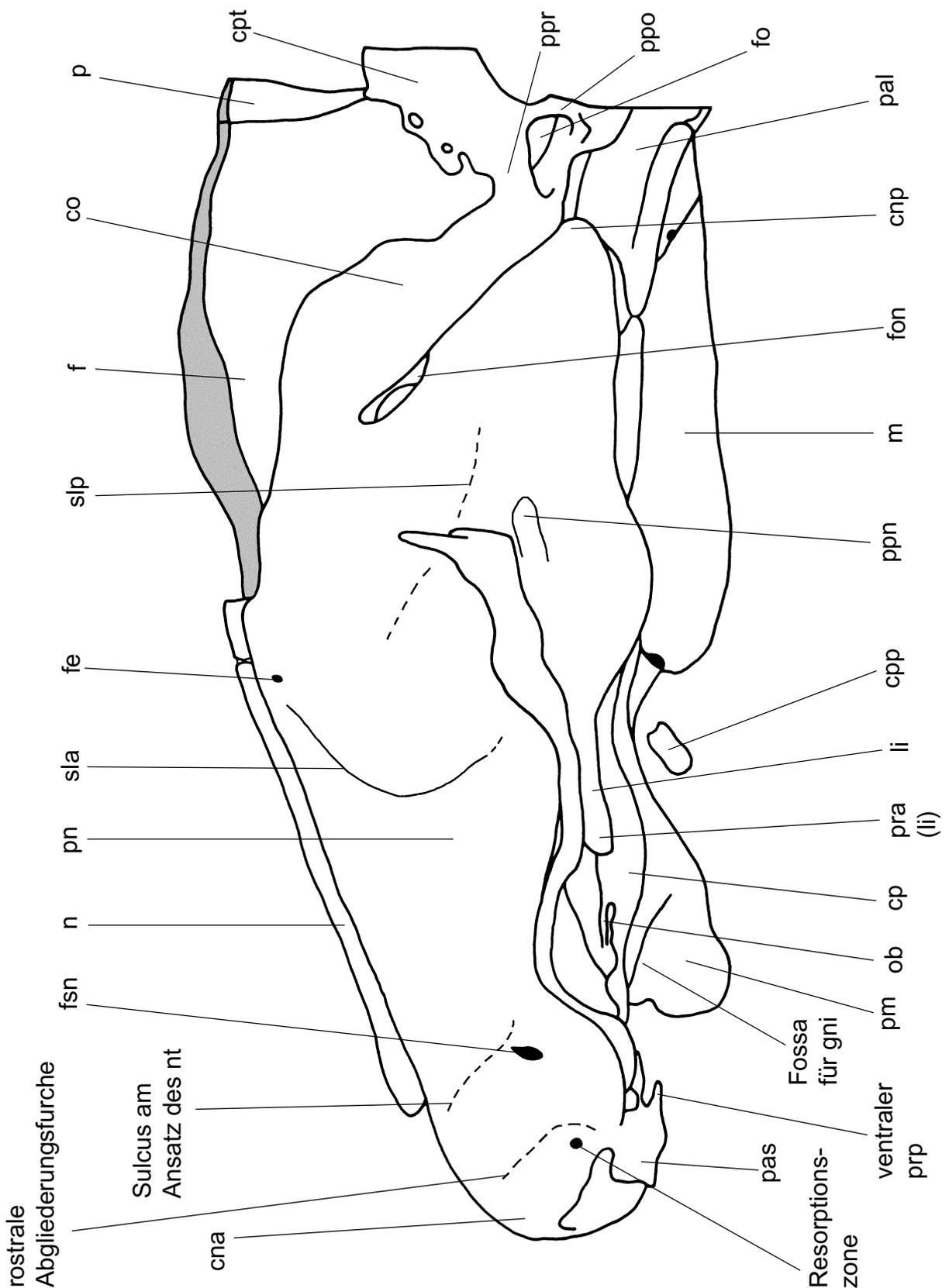
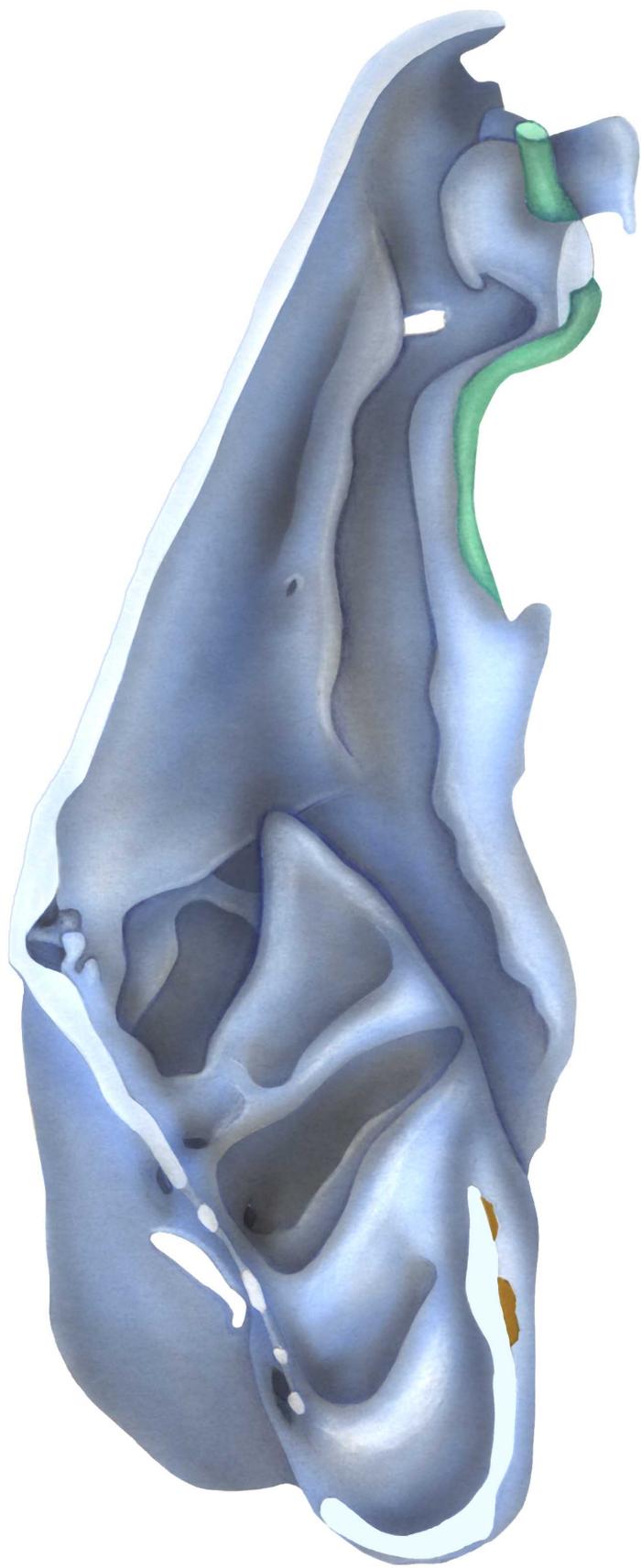


Abb. 4: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
 Lateralansicht des Modells der Regio ethmoidalis von links. Um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert; das linke Alisphenoid wurde entfernt.
 links: Farbtafel, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, grün = Ductus nasolacrimalis
 rechts: Erklärung zur Farbtafel, Schnittflächen grau unterlegt



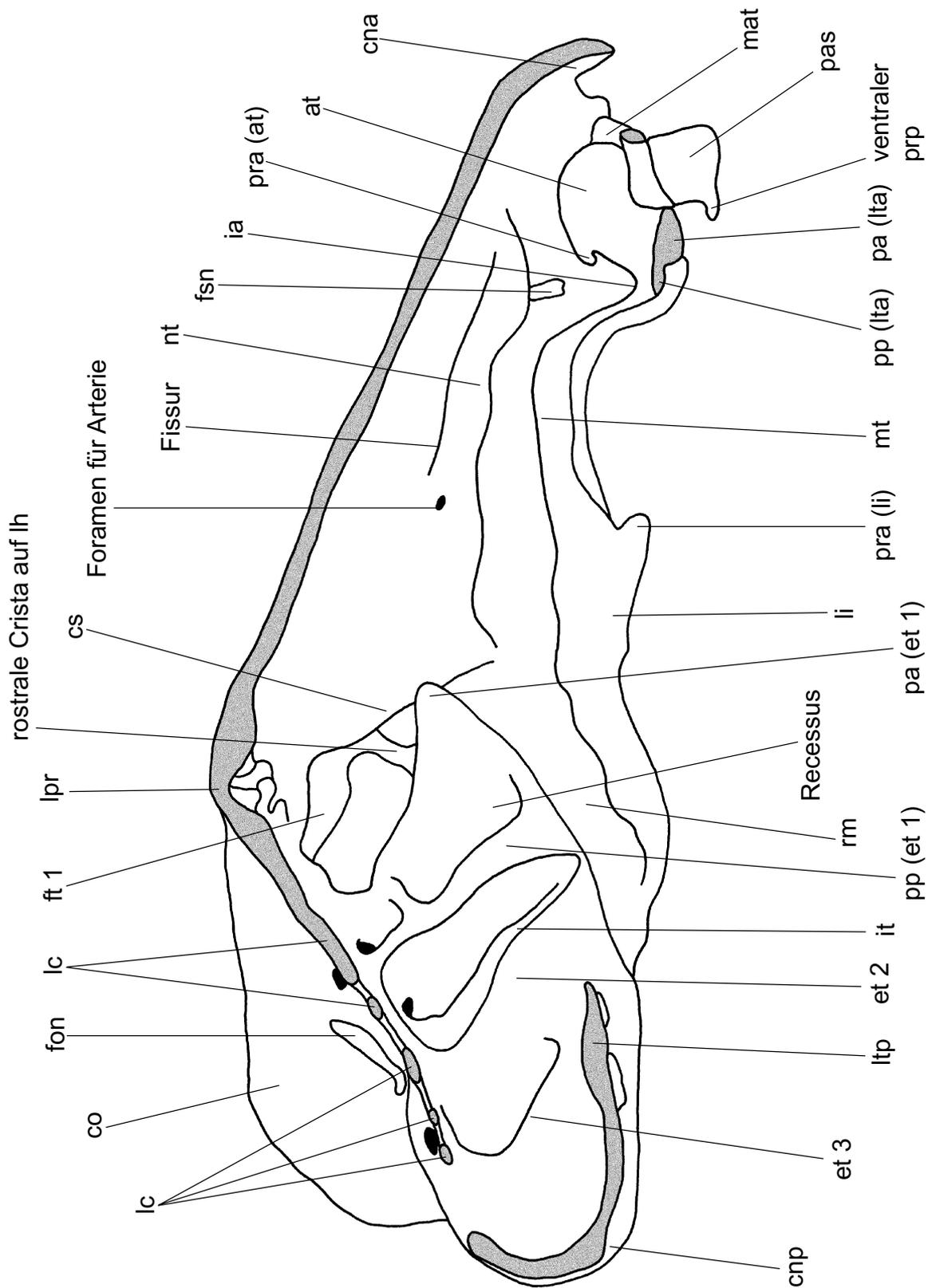
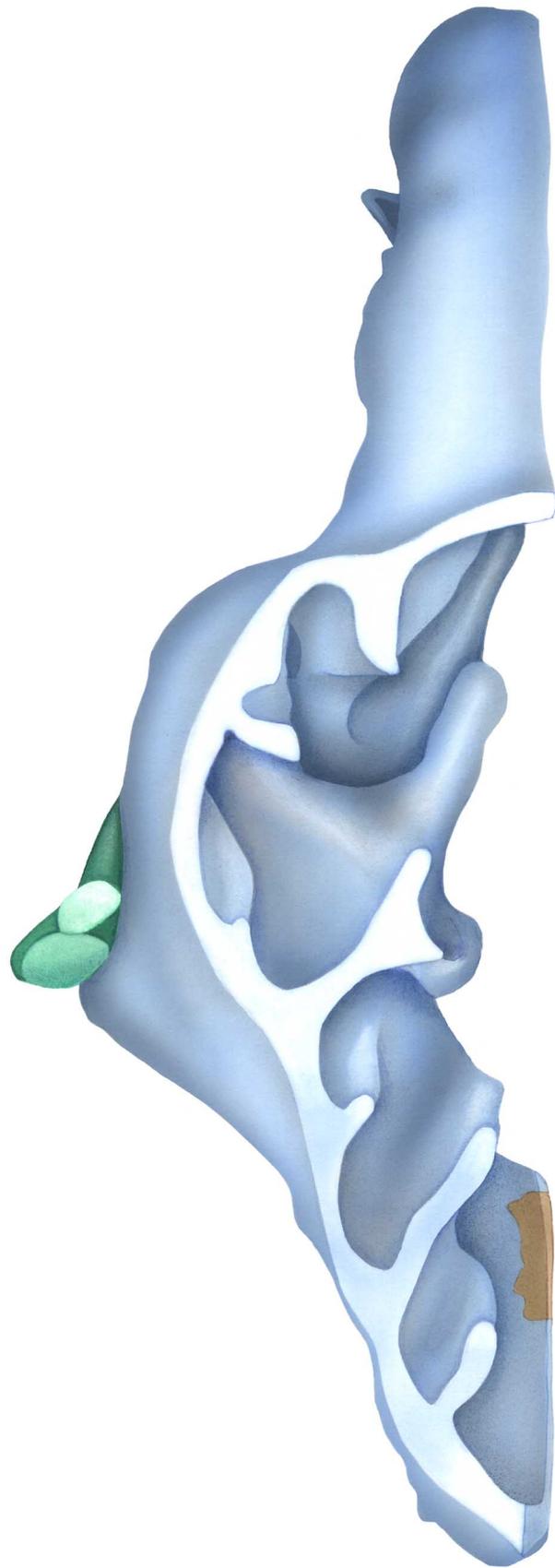


Abb. 5: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
 Medialansicht des Teilmodells der linken Regio ethmoidalis. Um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.
 links: Farbtabelle; Farbcode: blau = Knorpel, grün = Ductus nasolacrimalis
 rechts: Erklärung zur Farbtabelle, Schnittflächen grau unterlegt



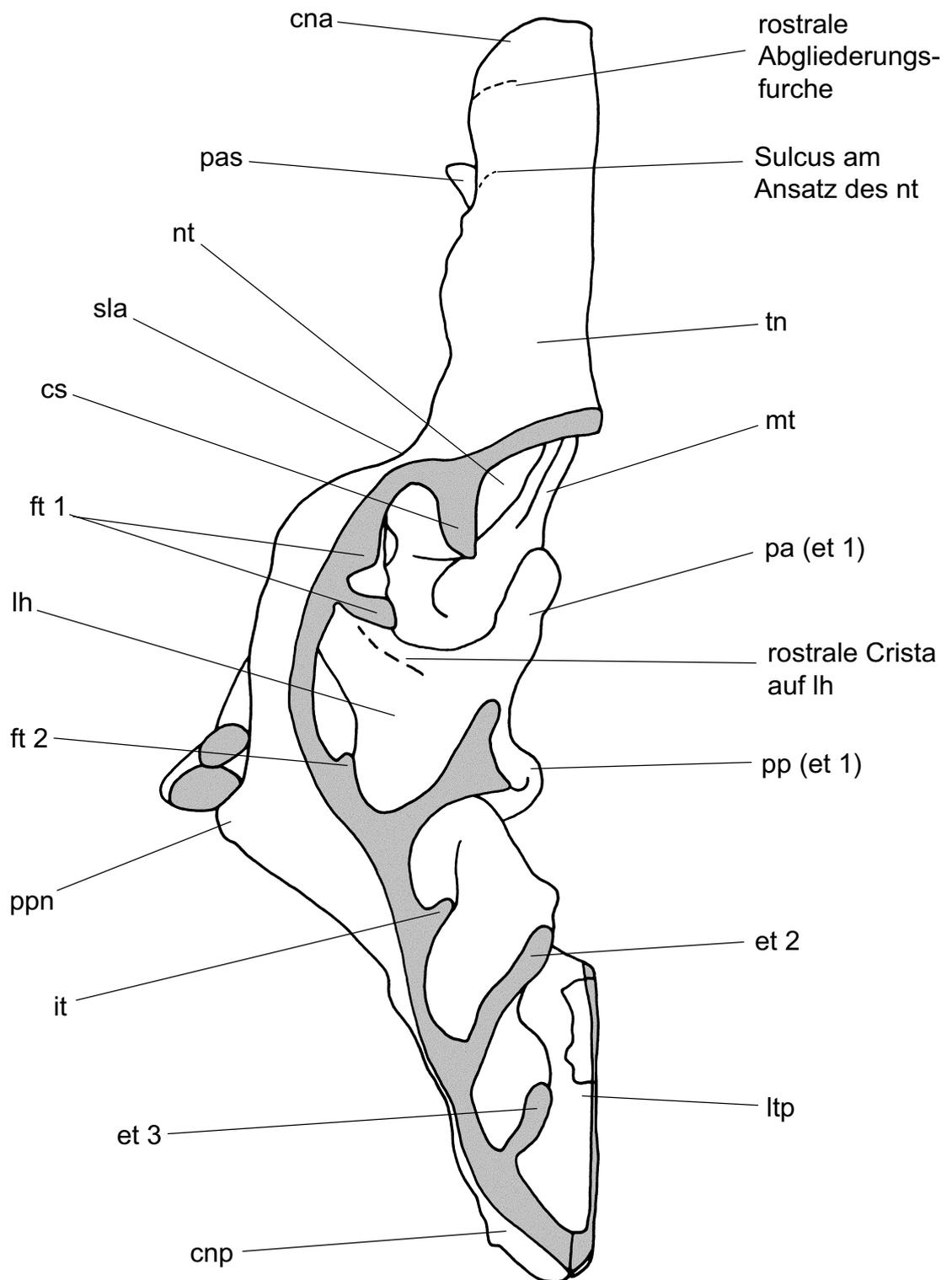
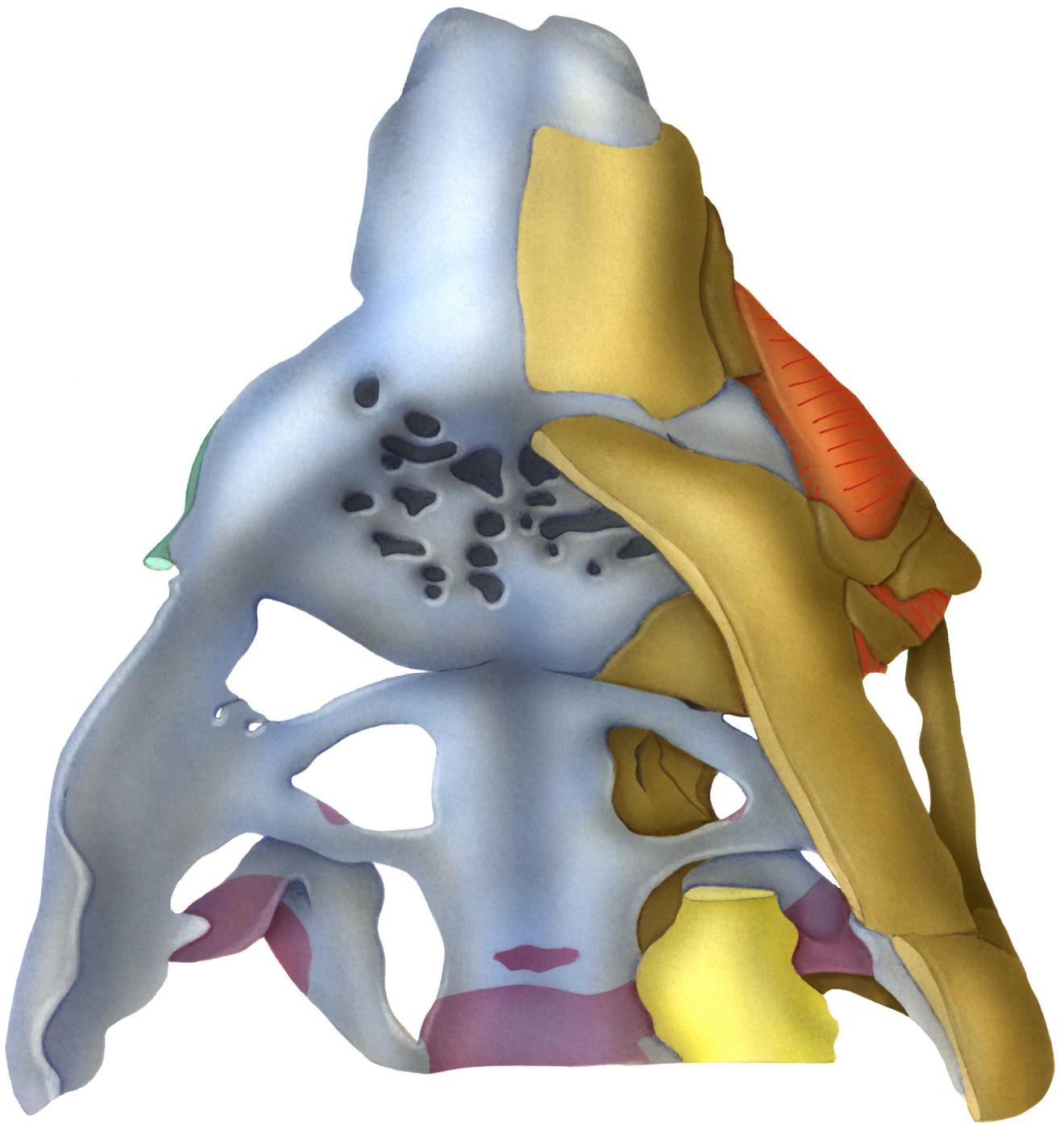


Abb. 6: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Dorsalansicht des Teilmodells der linken Regio ethmoidalis. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert; die Lamina cribrosa wurde entfernt, um einen besseren Einblick in den Nasenbinnenraum zu gewähren.

links: Farbtabelle; Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, grün = Ductus nasolacimalis
rechts: Erklärung zur Farbtabelle, Schnittflächen grau unterlegt



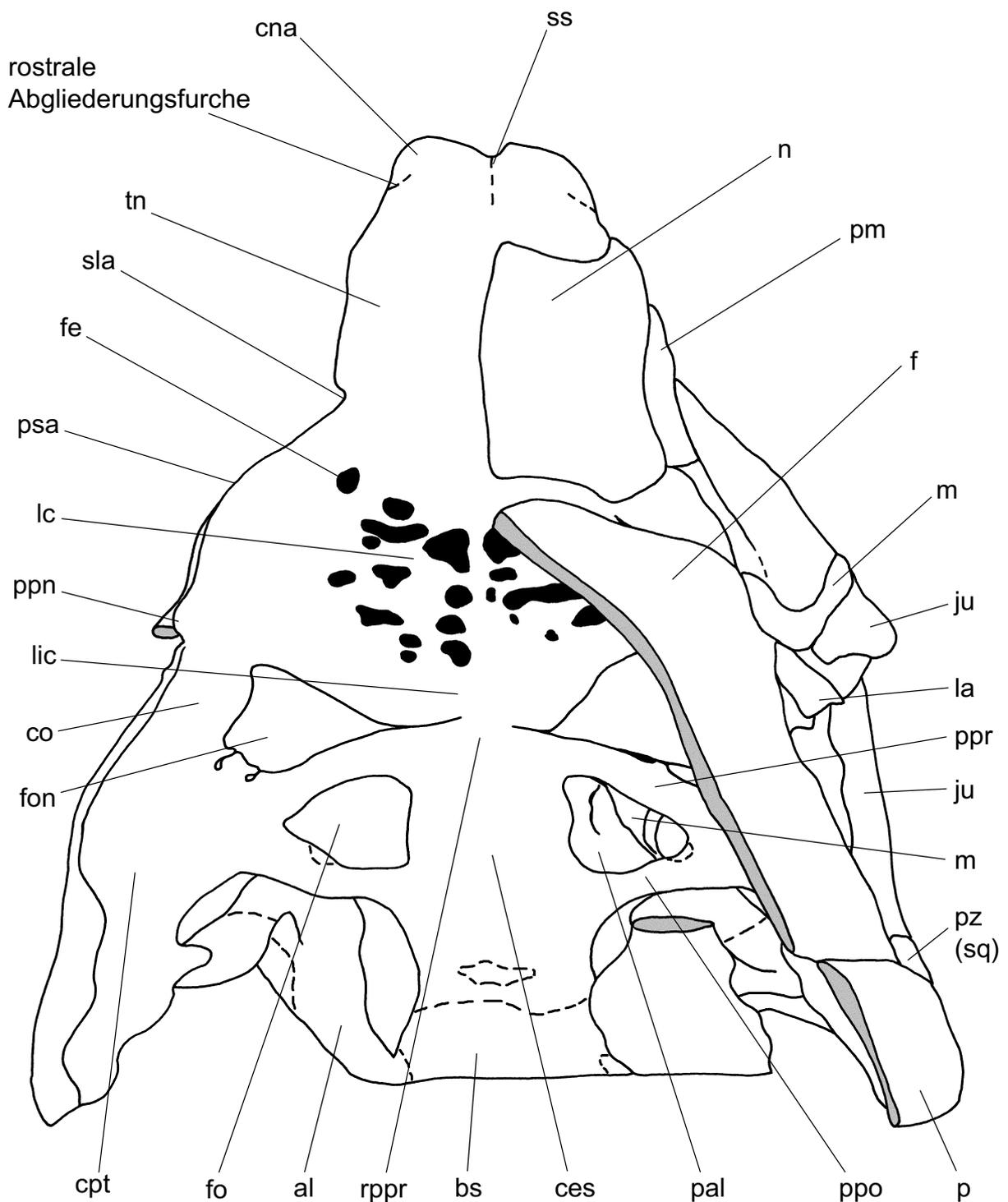
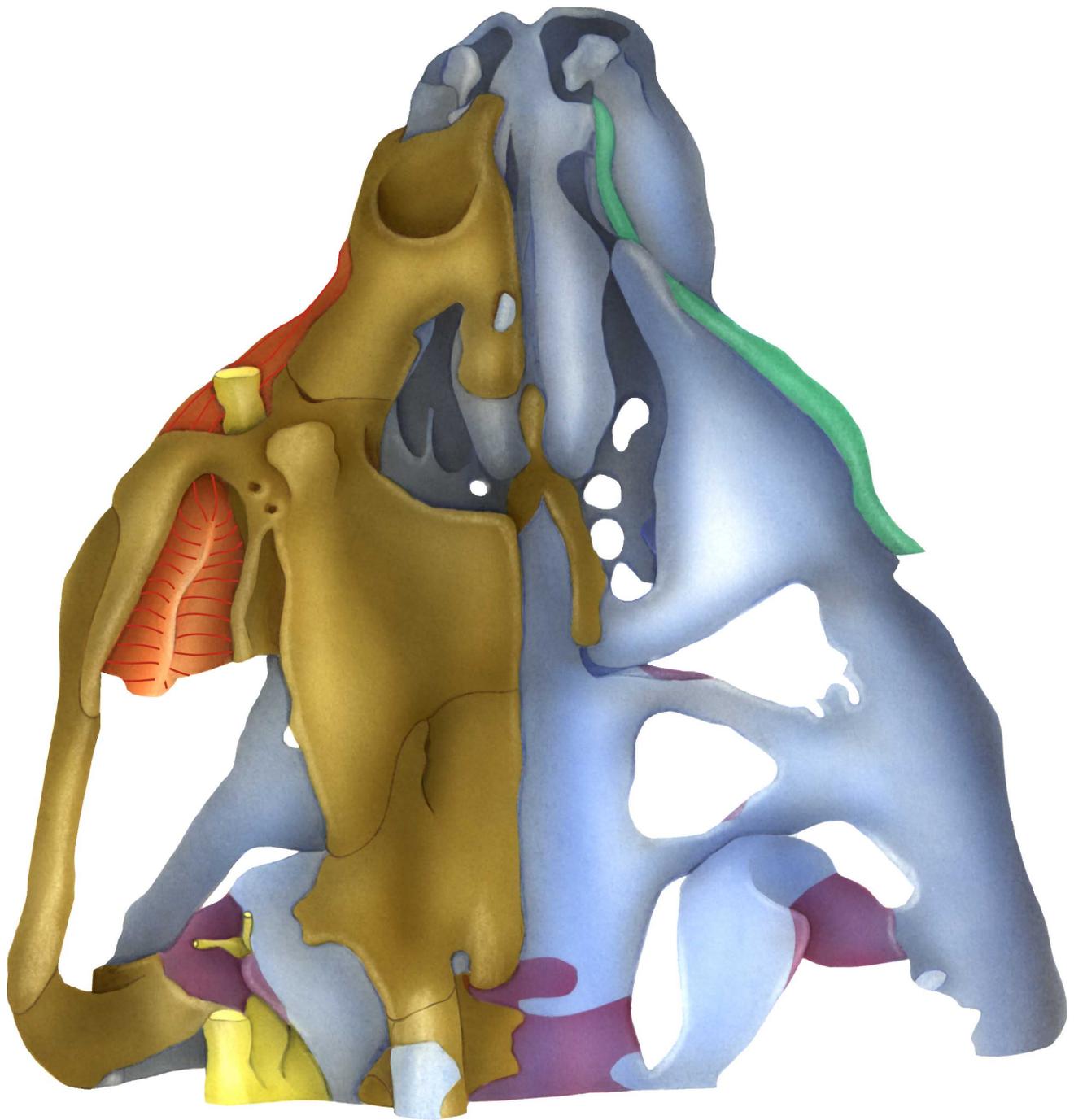


Abb. 7: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Dorsalansicht des Modells der Regio ethmoidalis. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.

links: Farbtafel, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, rosa = Ersatzknochen, grün = Ductus nasolacrimalis, gelb = Ganglion trigeminale, rot = Musculus masseter medialis

rechts: Erklärung zur Farbtafel



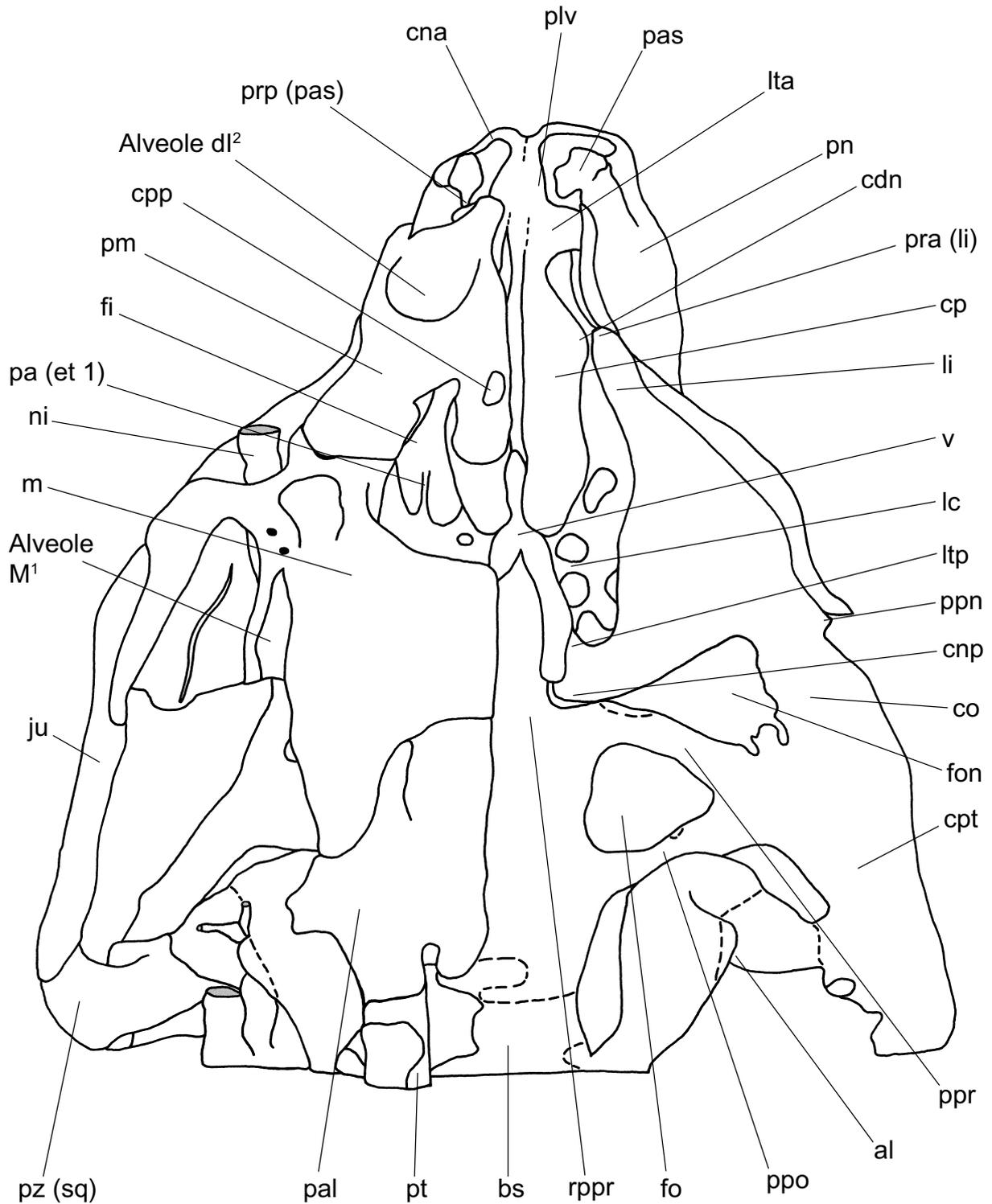
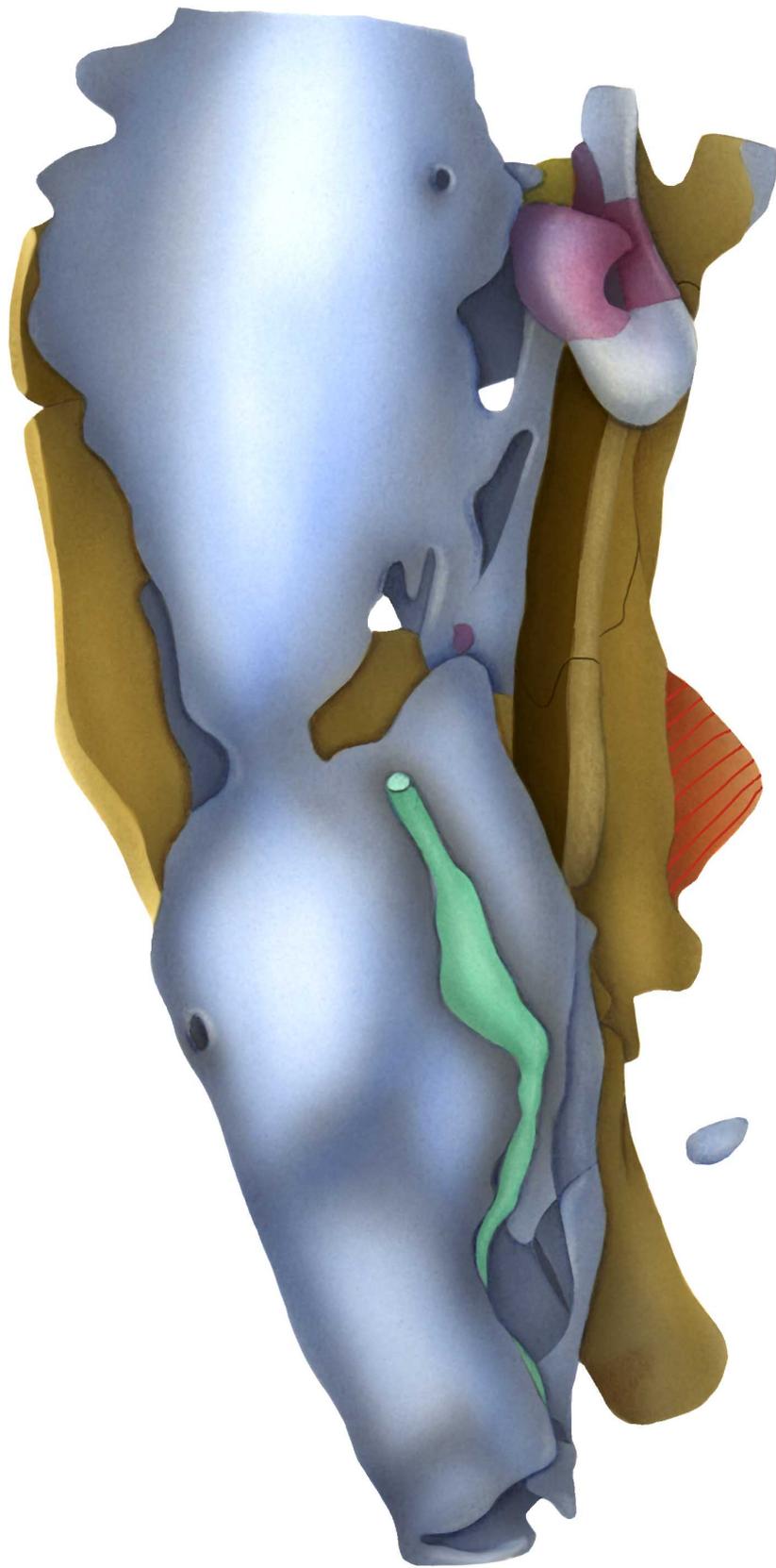


Abb. 8: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Ventralansicht des Modells der Regio ethmoidalis. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.

links: Farbtabelle, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, rosa = Ersatzknochen, grün = Ductus nasolacrimalis, gelb = Ganglion trigeminale und Nervus trigeminus, rot = Musculus masseter medialis

rechts: Erklärung zur Farbtabelle, Schnittflächen grau unterlegt



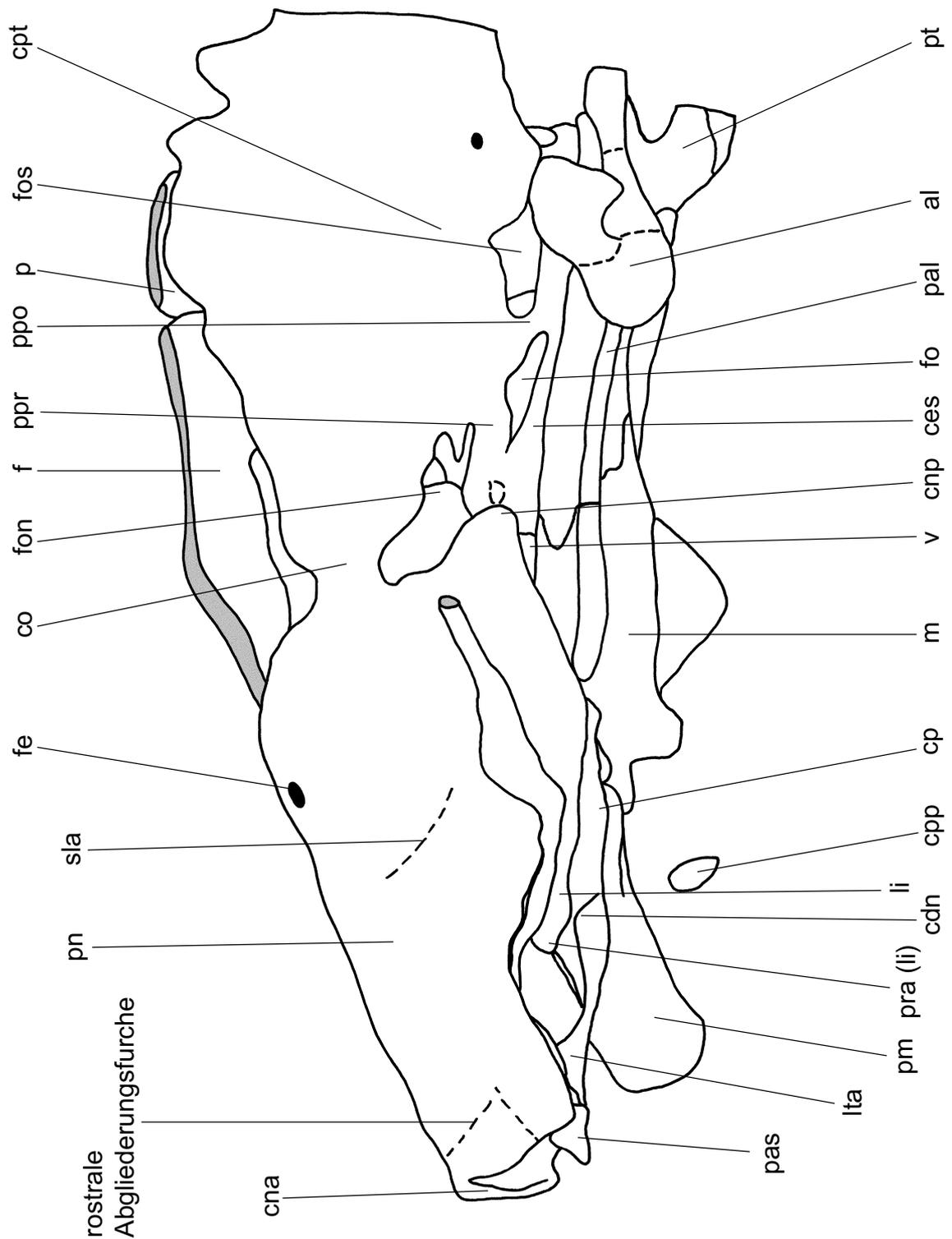
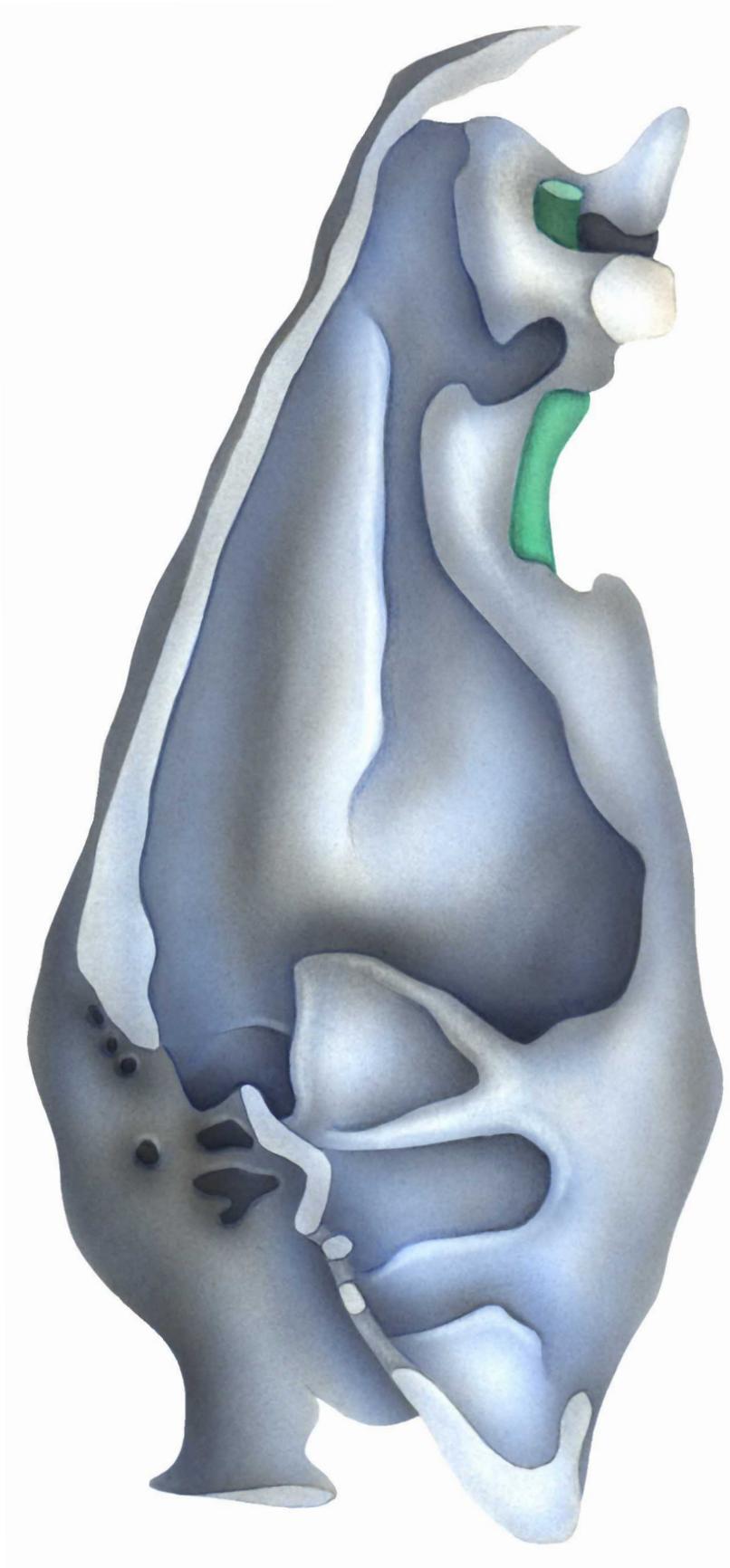


Abb. 9: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Lateralansicht des Modells der Regio ethmoidalis von links. Um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.

links: Farbtafel, Farbcode: blau = Knorpel, braun = Deckknochen, rosa = Ersatzknochen, grün = Ductus nasolacrimalis, gelb = Nervus trigeminus, rot = Musculus masseter medialis

rechts: Erklärung zur Farbtafel, Schnittflächen grau unterlegt



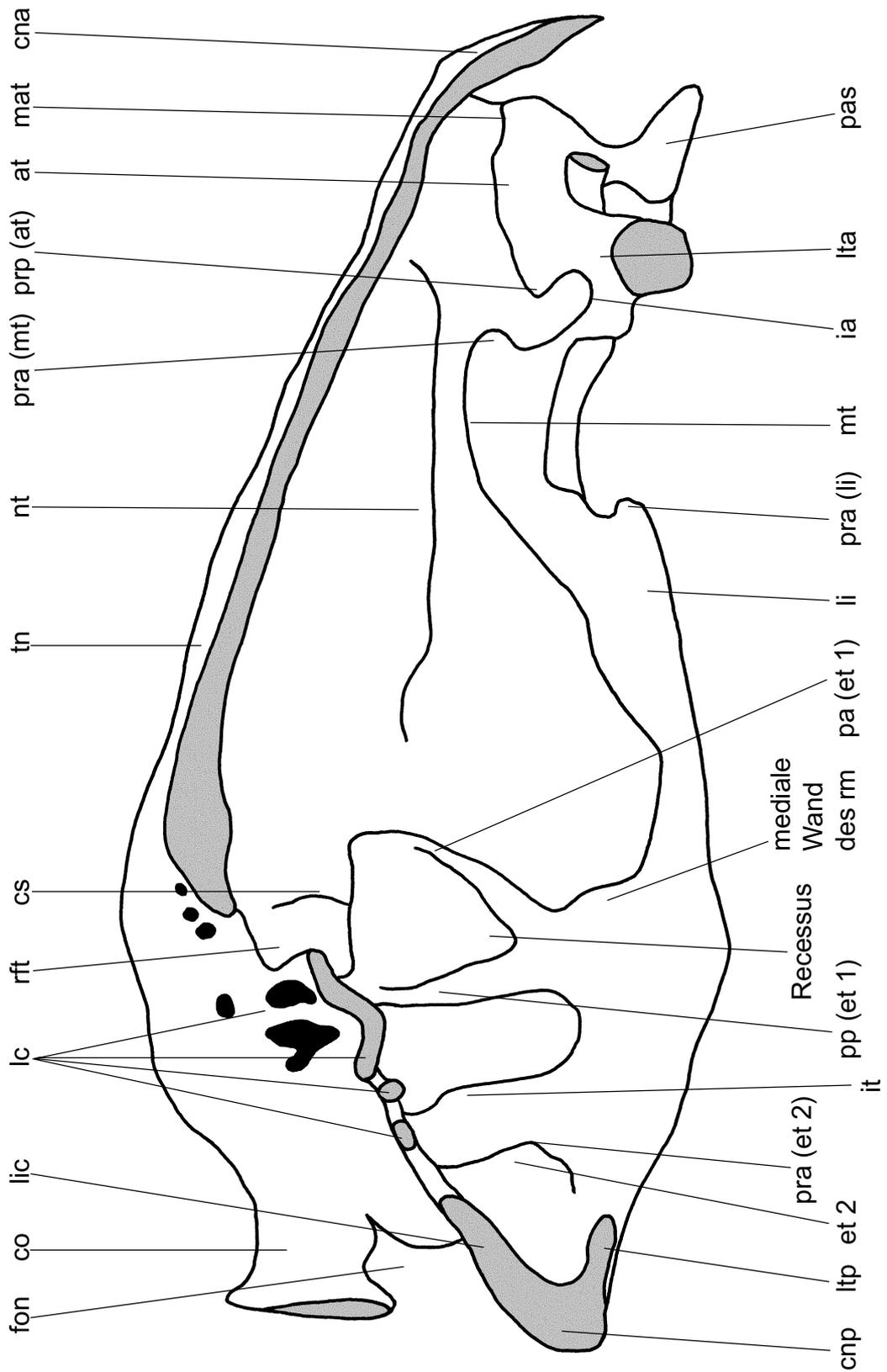


Abb. 10: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Medialansicht des Teilmodells der linken Regio ethmoidalis. Um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht. Die Deckknochen der linken Seite wurden nicht modelliert.

links: Farbtabelle; Farbcode: blau = Knorpel, grün = Ductus nasolacrimalis

rechts: Erklärung zur Farbtabelle, Schnittflächen grau unterlegt

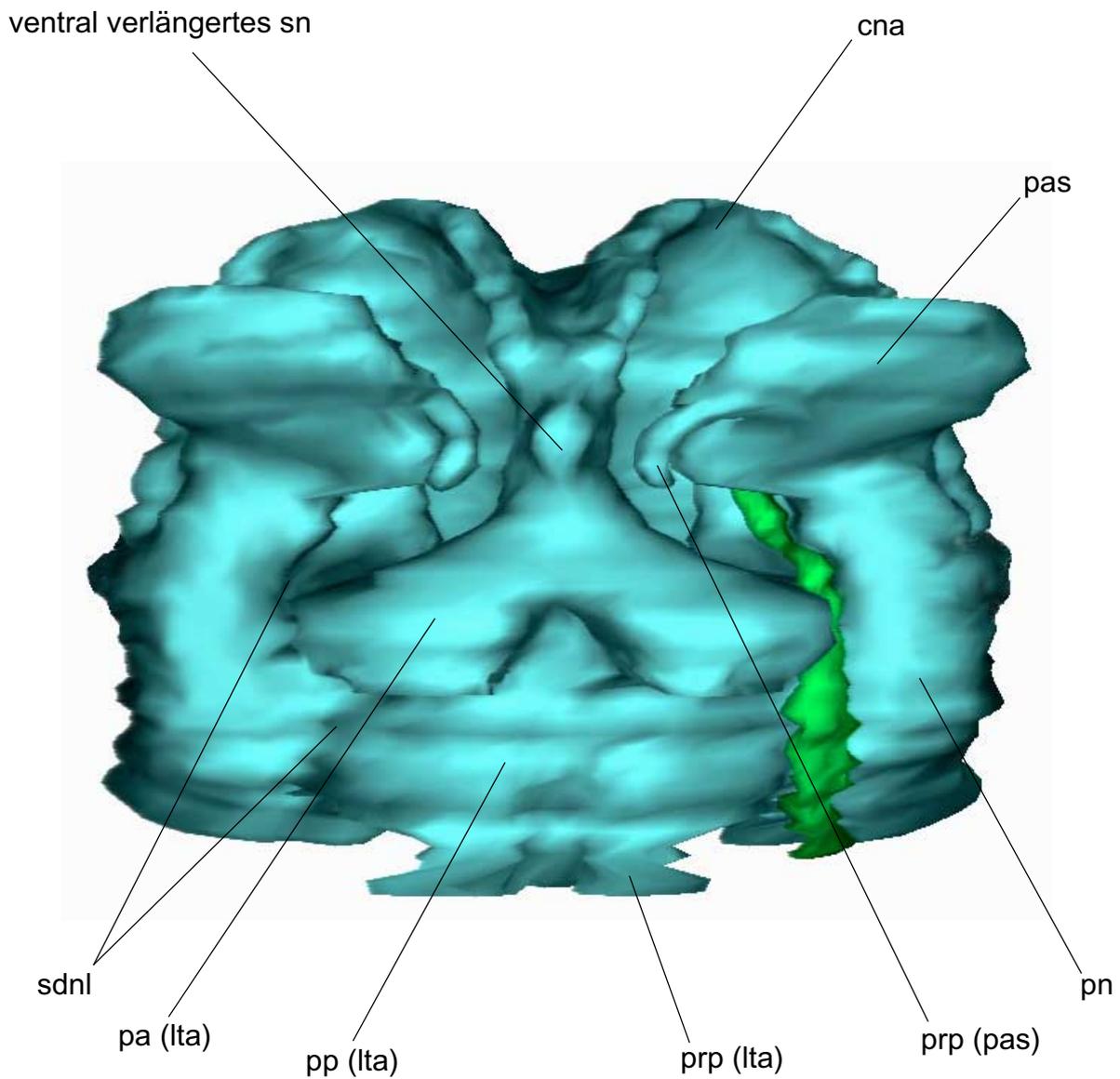


Abb. 11: *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL
 Computerrekonstruktion des Rostrum bis hinter die Lamina transversalis anterior. Ventralansicht. Die Deckknochen beider Seiten wurden nicht rekonstruiert.
 Farbcode: blau = Knorpel, grün = Ductus nasolacrimalis

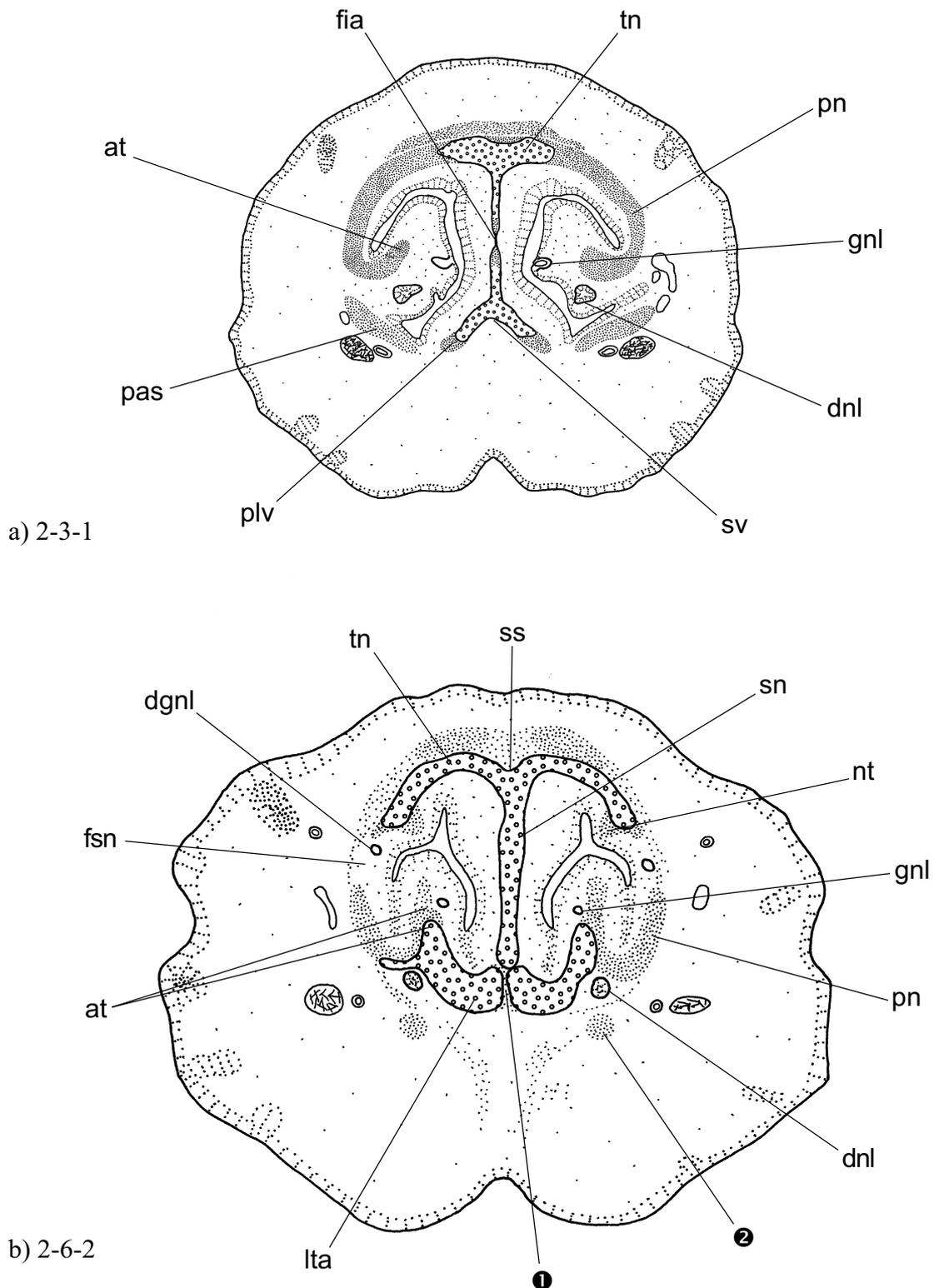
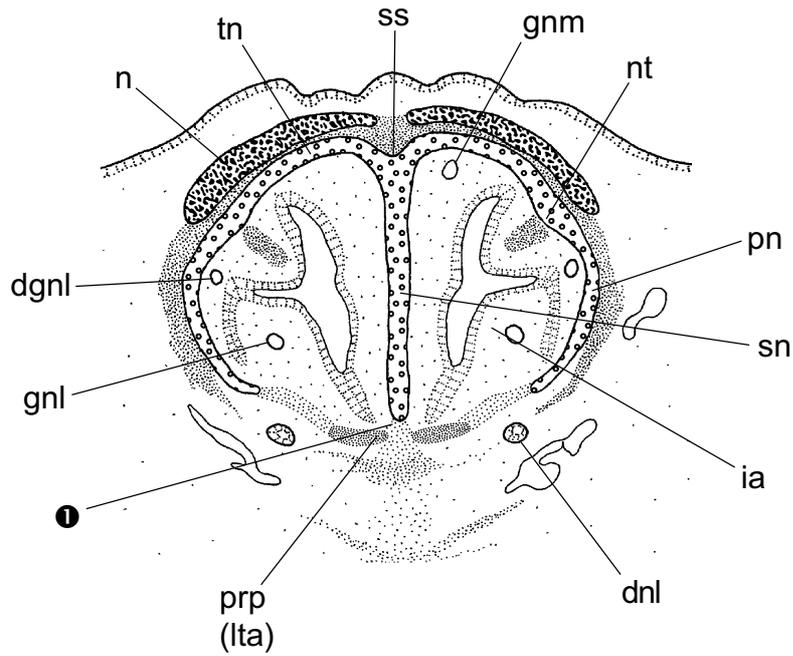


Abb. 12 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 1, 12,5 mm SSL, 7,5 mm KL
Schnitte 2-3-1, 2-6-2

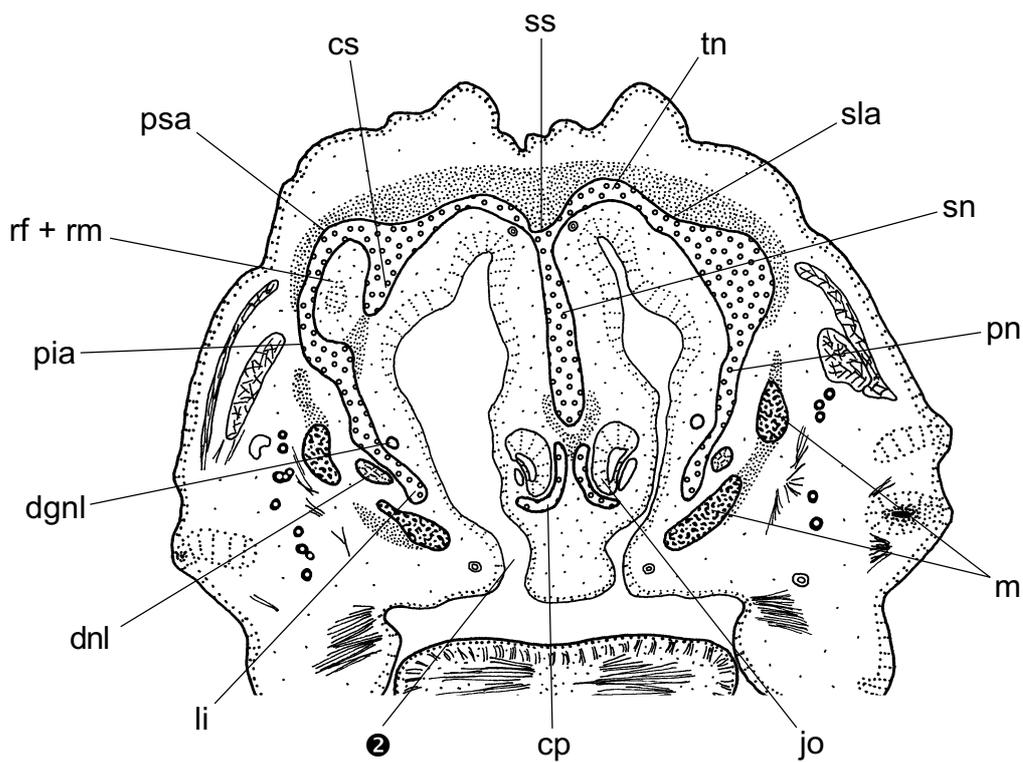
Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe der Fenestra internasalis anterior bzw. der Lamina transversalis anterior. Diese ist noch nicht mit dem Septum nasi fusioniert (❶). Große Teile des Paries nasi sind noch nicht vollständig verknorpelt.

❷ = ventraler Processus posterior des Processus alaris superior

Maßstab: 0,5 mm



a) 3-2-1

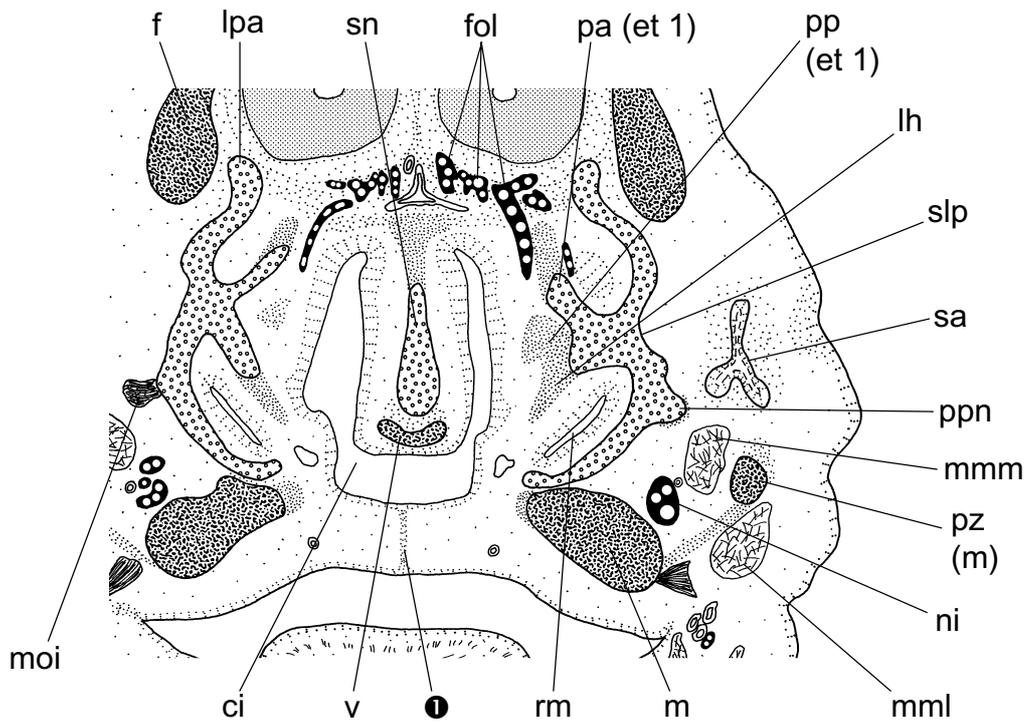


b) 4-4-4

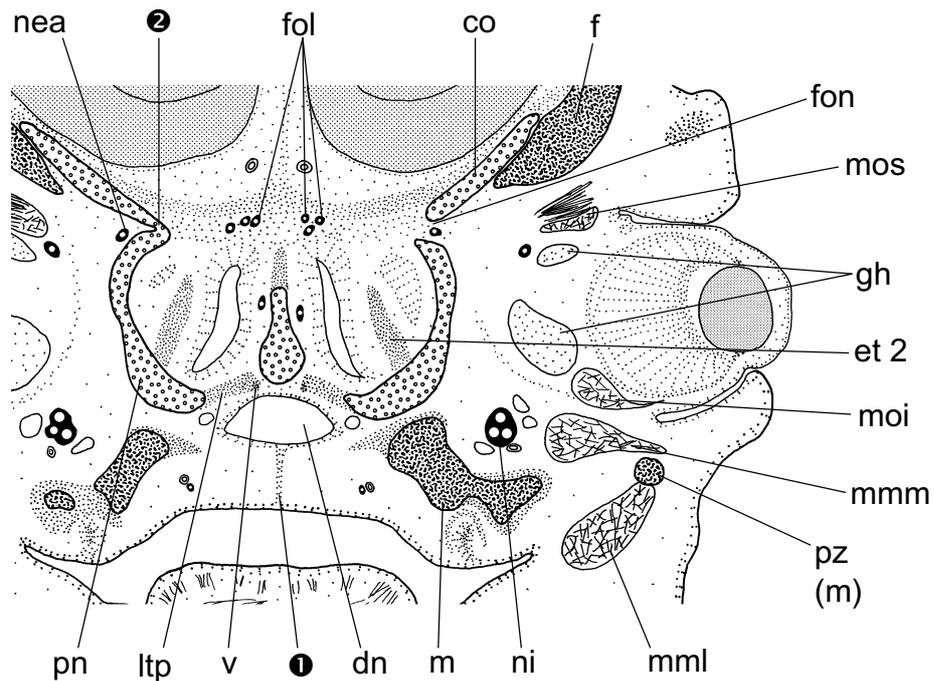
Abb. 13 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 1, 12,5 mm SSL, 7,5 mm KL
Schnitte 3-2-1, 4-4-4

Transversalschnitte durch die Pars anterior direkt hinter der Lamina transversalis anterior und im Bereich der Ductus nasopalatini (②). Zwischen Septum nasi und den hinteren Fortsätzen der Lamina transversalis anterior besteht noch eine Fissur (①). Eine Cartilago papillae palatinae existiert noch nicht.

Maßstab: a) 0,5 mm, b) 1 mm



a) 5-5-4



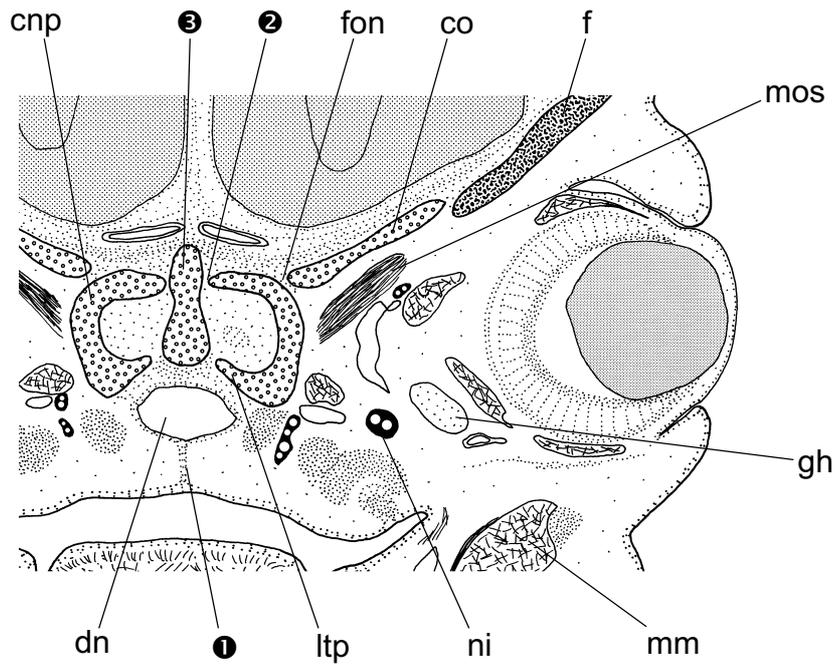
b) 6-3-1

Abb. 14 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 1, 12,5 mm SSL, 7,5 mm KL

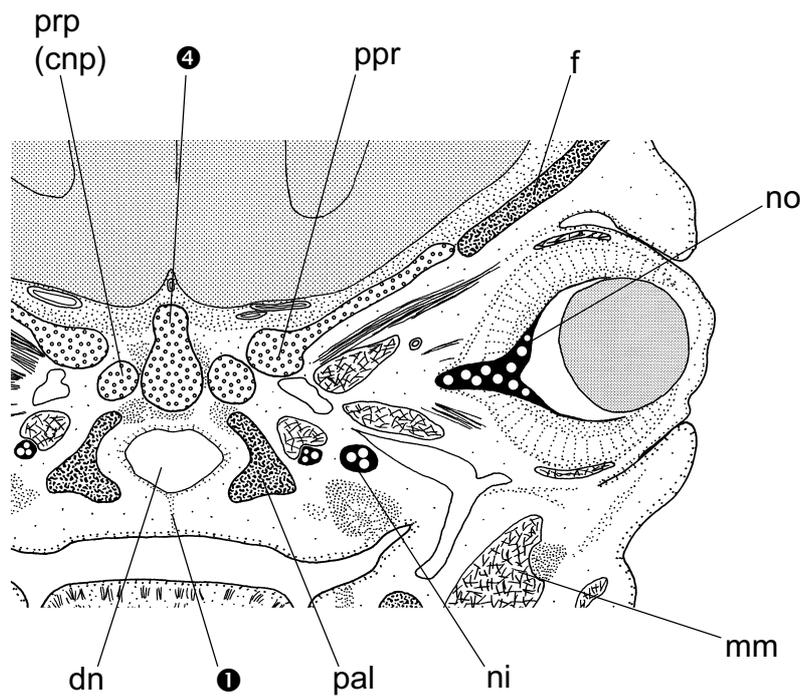
Schnitte 5-5-4, 6-3-1

Transversalschnitte durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis im Bereich der Communicatio internasalis bzw. der noch vorknorpeligen Lamina transversalis posterior. Die mediane Verwachsungszone des sekundären Gaumens ist noch sichtbar (❶). Commissura orbitonasalis und Limbus paracribrosus sind durch eine Ala minima verbunden (❷).

Maßstab: 1 mm



a) 6-6-5



b) 7-2-3

Abb. 15 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 1, 12,5 mm SSL, 7,5 mm KL
Schnitte 6-6-5, 7-2-3

Transversalschnitte durch die Pars posterior im Bereich der Cupula nasi posterior. Die mediane Verwachsungszone des sekundären Gaumens ist noch sichtbar (❶). Zwischen Septum nasi und Lamina infracribrosa besteht noch eine Fissur (❷). Die Cupula nasi posterior endet beiderseits mit einem Processus posterior. Das Septum nasi erhebt sich über die Lamina infracribrosa (❸) und geht dahinter in ein Septum interorbitale über (❹).

Maßstab: 1 mm

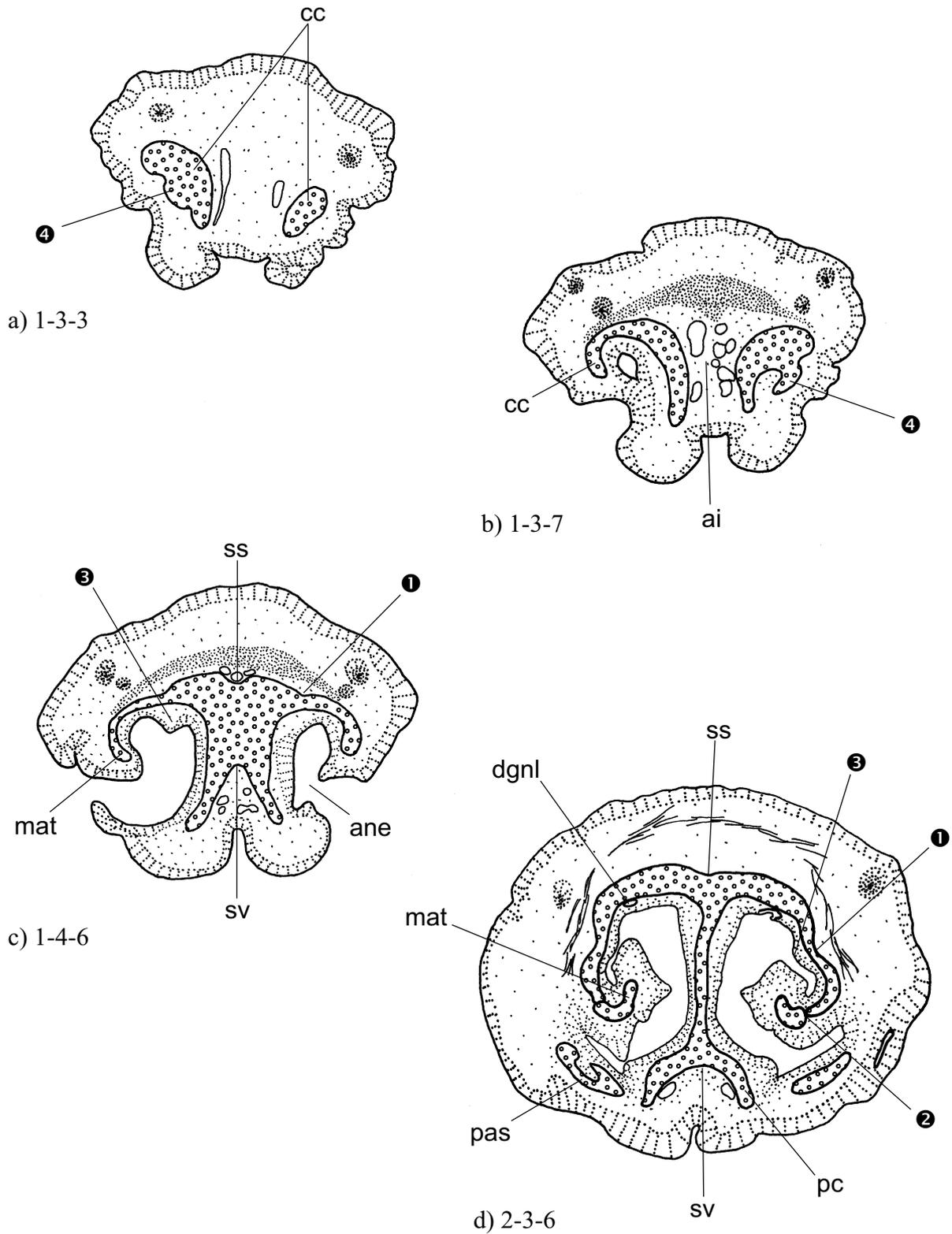
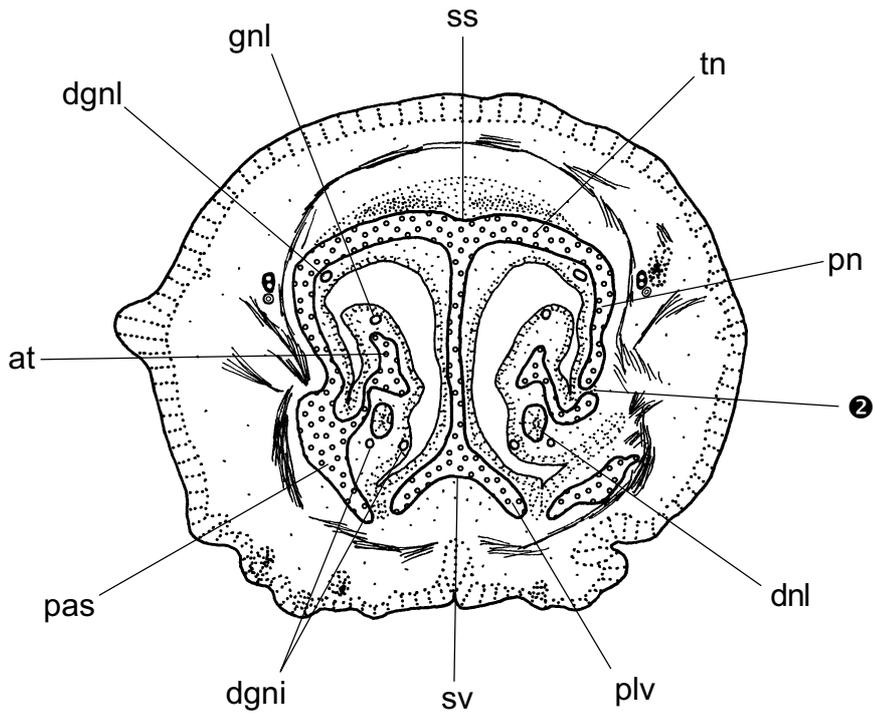


Abb. 16 a-d: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
 Schnitte 1-3-3, 1-3-7, 1-4-6, 2-3-6

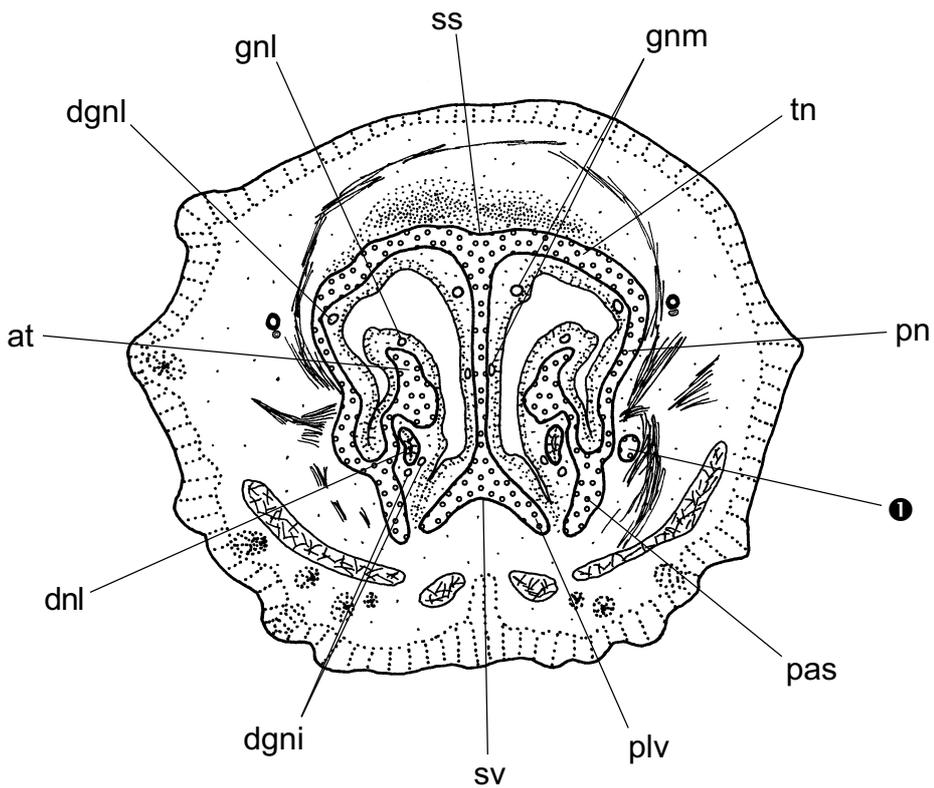
Transversalschnitte durch verschiedene Bereiche der Cupula nasi anterior.

❶ = rostrale Abgliederungsfurche, ❷ = Fissur zwischen Marginoturbinale und Paries nasi,
 ❸ = vordere Schleimhautfalte, ❹ = Processus rostral an der Cupula nasi anterior

Maßstab: 1 mm



a) 2-5-1



b) 2-6-2



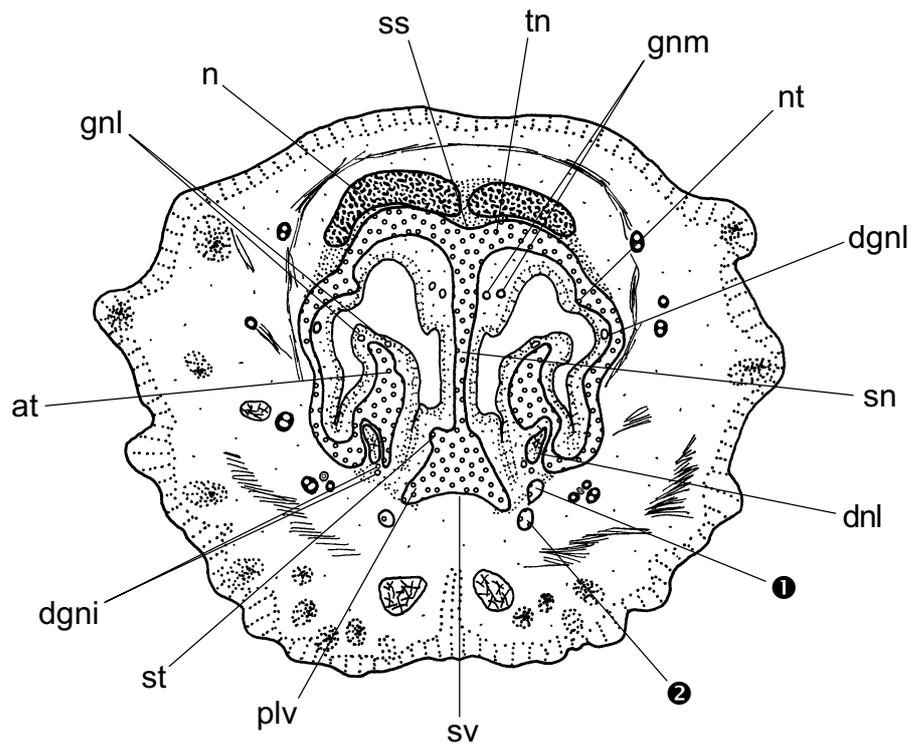
Abb. 17 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitte 2-5-1, 2-6-2

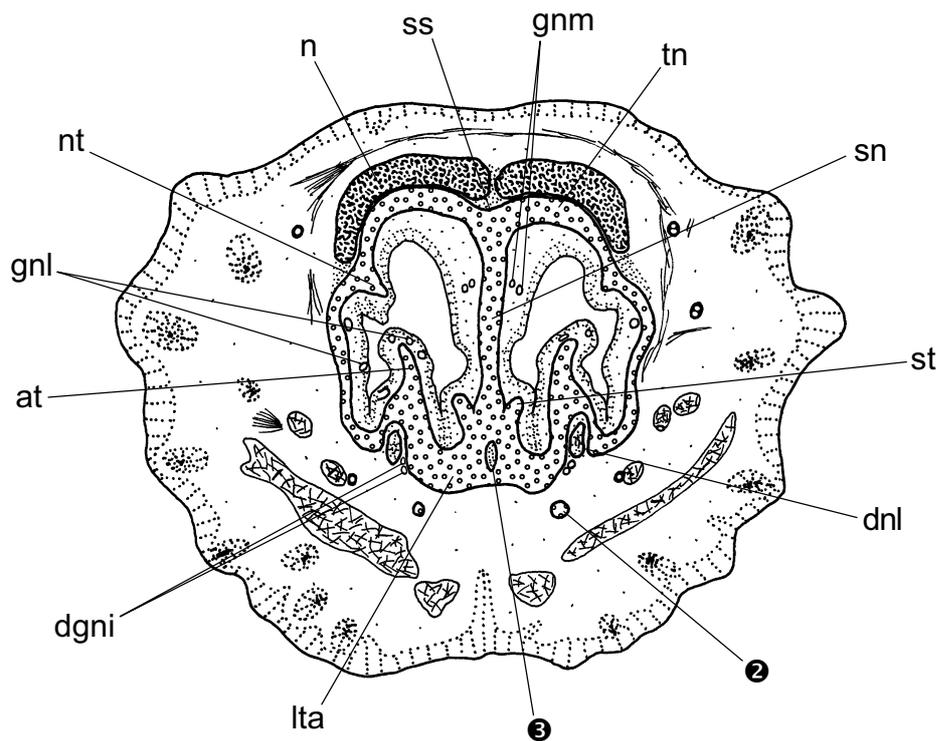
Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe des Processus alaris superior. Dieser besitzt einen Processus lateralis (❶).

❷ = Fissur im Paries nasi

Maßstab: 1 mm



a) 3-1-6



b) 3-2-6

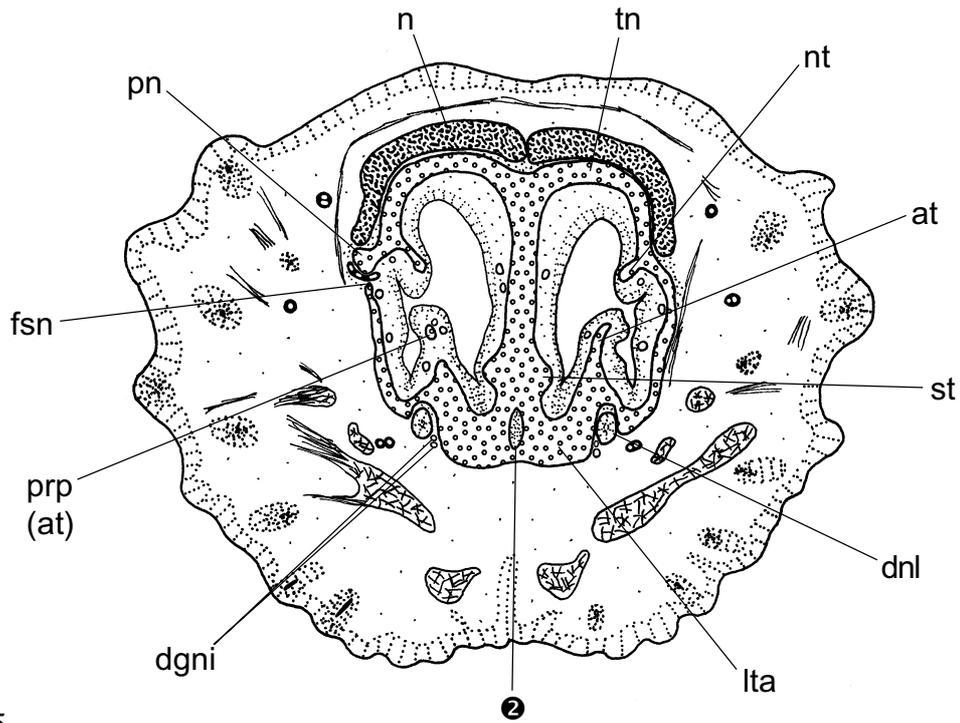
Abb. 18 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitte 3-1-6, 3-2-6

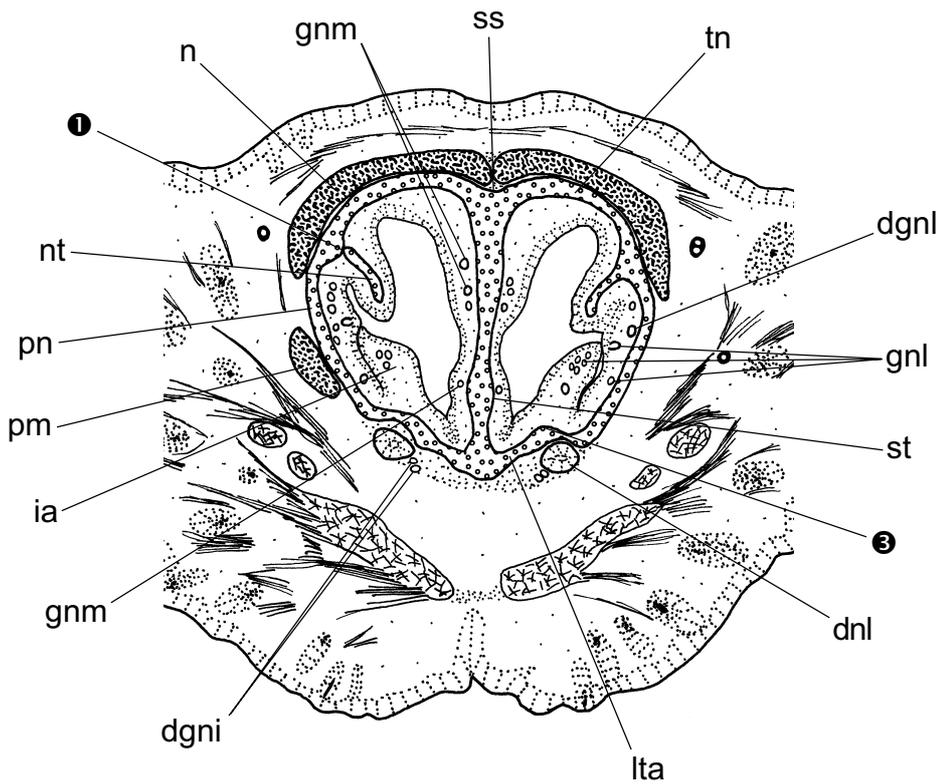
Transversalschnitte durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis. Der Processus alaris superior endet mit einem dorsalen (❶) und einem ventralen Processus posterior (❷).

❸ = Resorptionszentrum

Maßstab: 1 mm



a) 3-3-5



b) 3-5-5

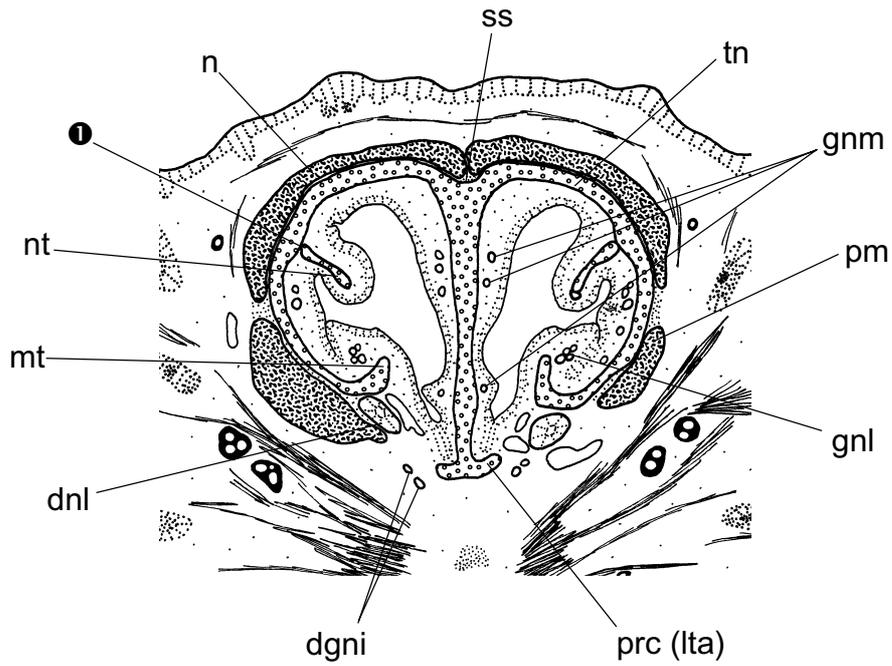
Abb. 19 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
Schnitte 3-3-5, 3-5-5

Transversalschnitte durch verschiedene Bereiche der Lamina transversalis anterior. Zwischen Nasoturbinal und Seitenwand beginnt eine Fissur (❶).

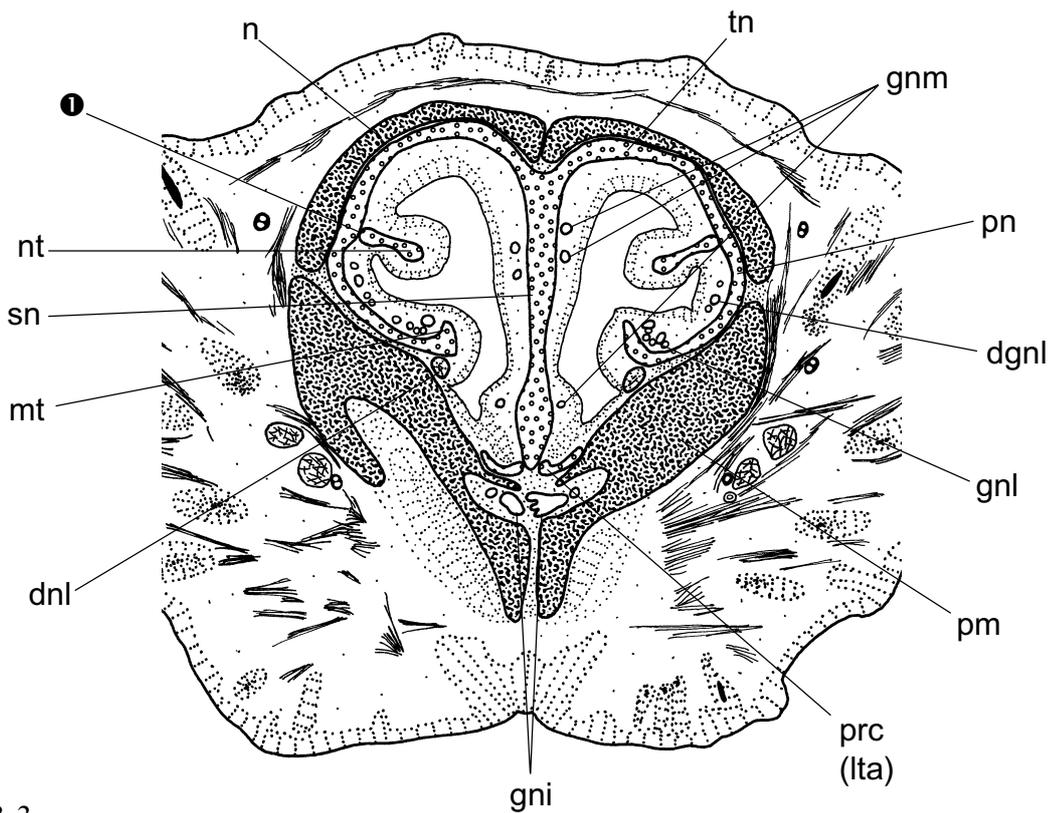
❷ = Resorptionszentrum in der Pars anterior der Lamina transversalis anterior

❸ = Crista zwischen Atrio- und Maxilloturbinal

Maßstab: 1 mm



a) 4-1-1



b) 4-3-3

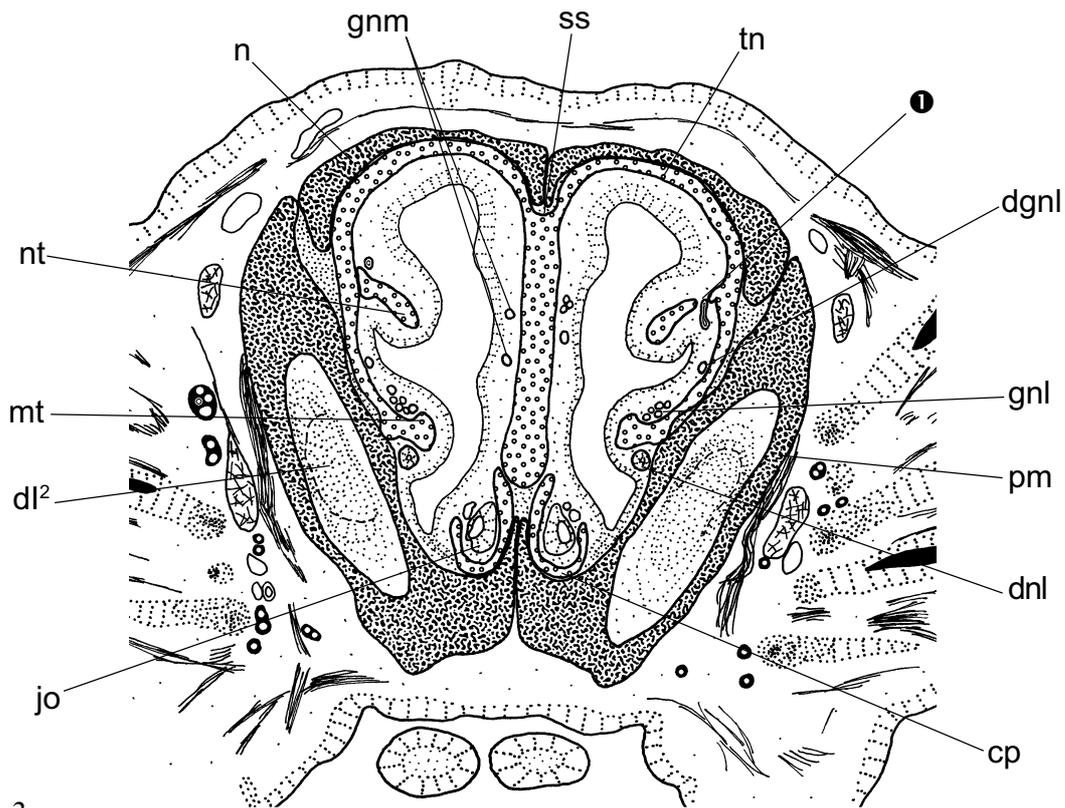
Abb. 20 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitte 4-1-1, 4-3-3

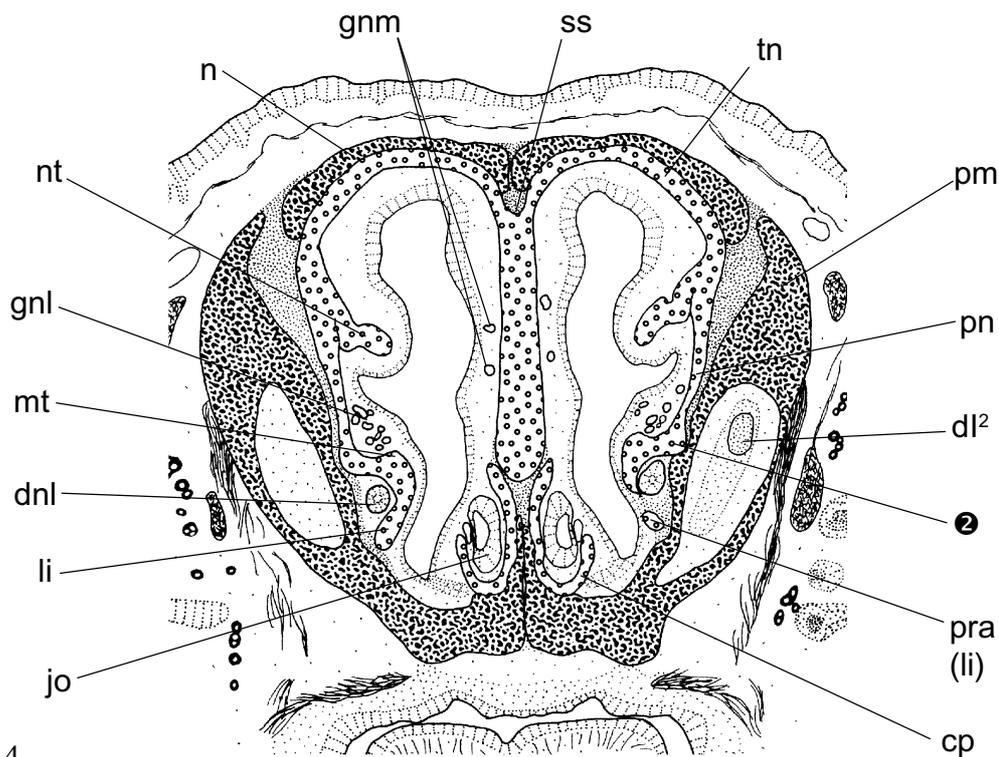
Transversalschnitte durch die Pars anterior zwischen Lamina transversalis anterior und Beginn des Jacobsonschen Organs.

● = Fissur zwischen Nasoturbinale und Seitenwand

Maßstab: 1 mm



a) 5-3-3



b) 5-5-4

Abb. 21 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
Schnitte 5-3-3, 5-5-4

Transversalschnitte durch die Pars anterior vor bzw. auf Höhe der Lamina infraconchalis. Das Nasoturbinate besitzt lateral ein Foramen für den Durchtritt einer Arterie (❶). Der Paries nasi stützt sich in einer Rinne des Praemaxillare ab (❷).

Maßstab: 1 mm

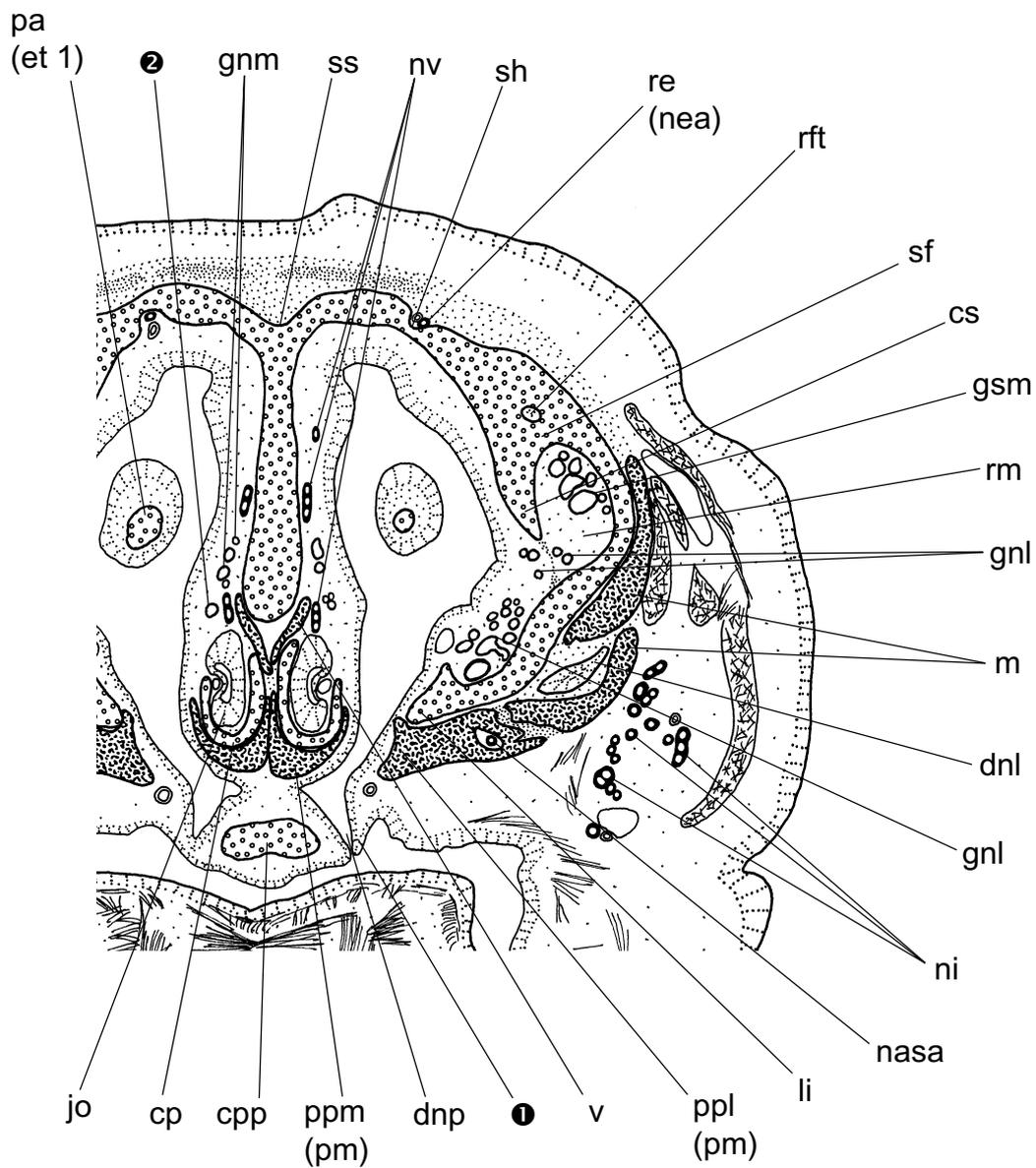


Abb. 22: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
Schnitt 7-1-4

Transversalschnitt durch die Pars lateralis der Regio ethmoidalis am Hinterende der Ductus nasopalatini.

❶ = laterale Verschlussfalte des Ductus nasopalatinus

❷ = Drüse, die in das Jacobsonsche Organ mündet

Maßstab: 1 mm

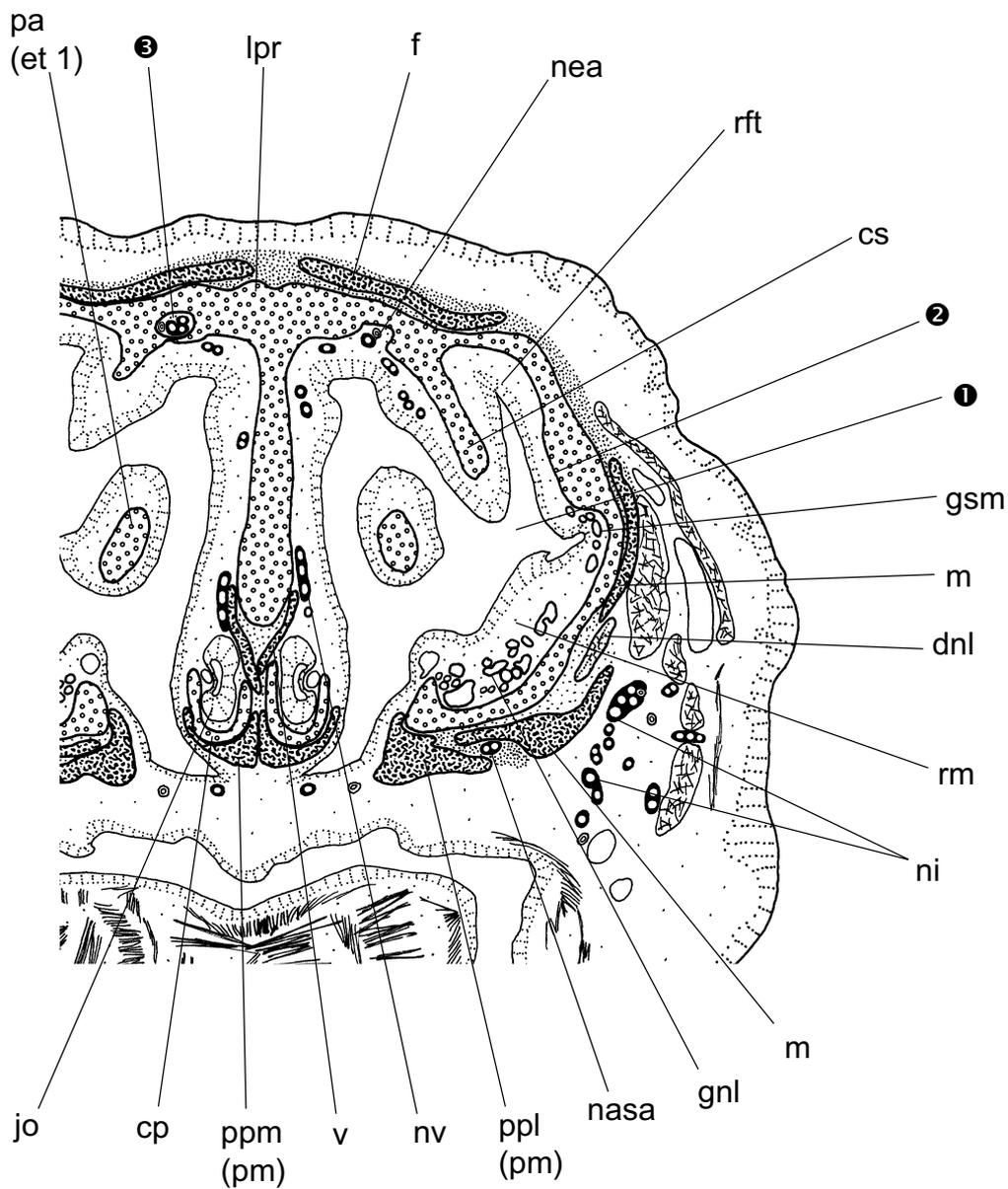


Abb. 23: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
Schnitt 7-3-3

Transversalschnitt durch die Pars lateralis auf Höhe des Hiatus semilunaris (❶).
Frontoturbinale 1 und Lamina horizontalis haben rostral einen gemeinsamen Ursprung (❷).
❸ = Sulcus cribroethmoidalis
Maßstab: 1 mm

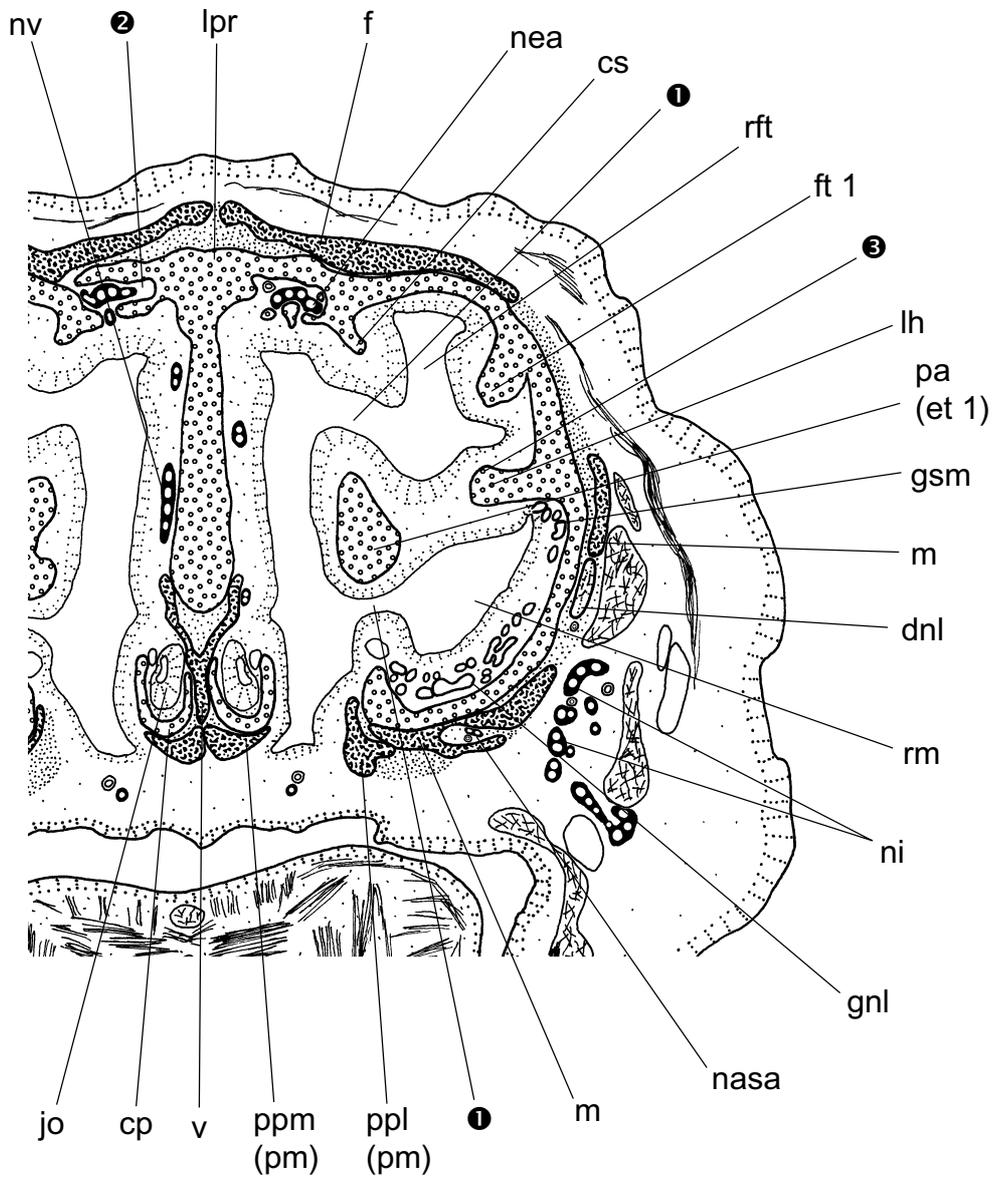


Abb. 24: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 7-5-5

Transversalschnitt durch die Pars lateralis im Bereich des Hiatus semilunaris (①).

② = Canalis cribroethmoidalis

③ = rostrale Crista auf der Lamina horizontalis

Maßstab: 1 mm

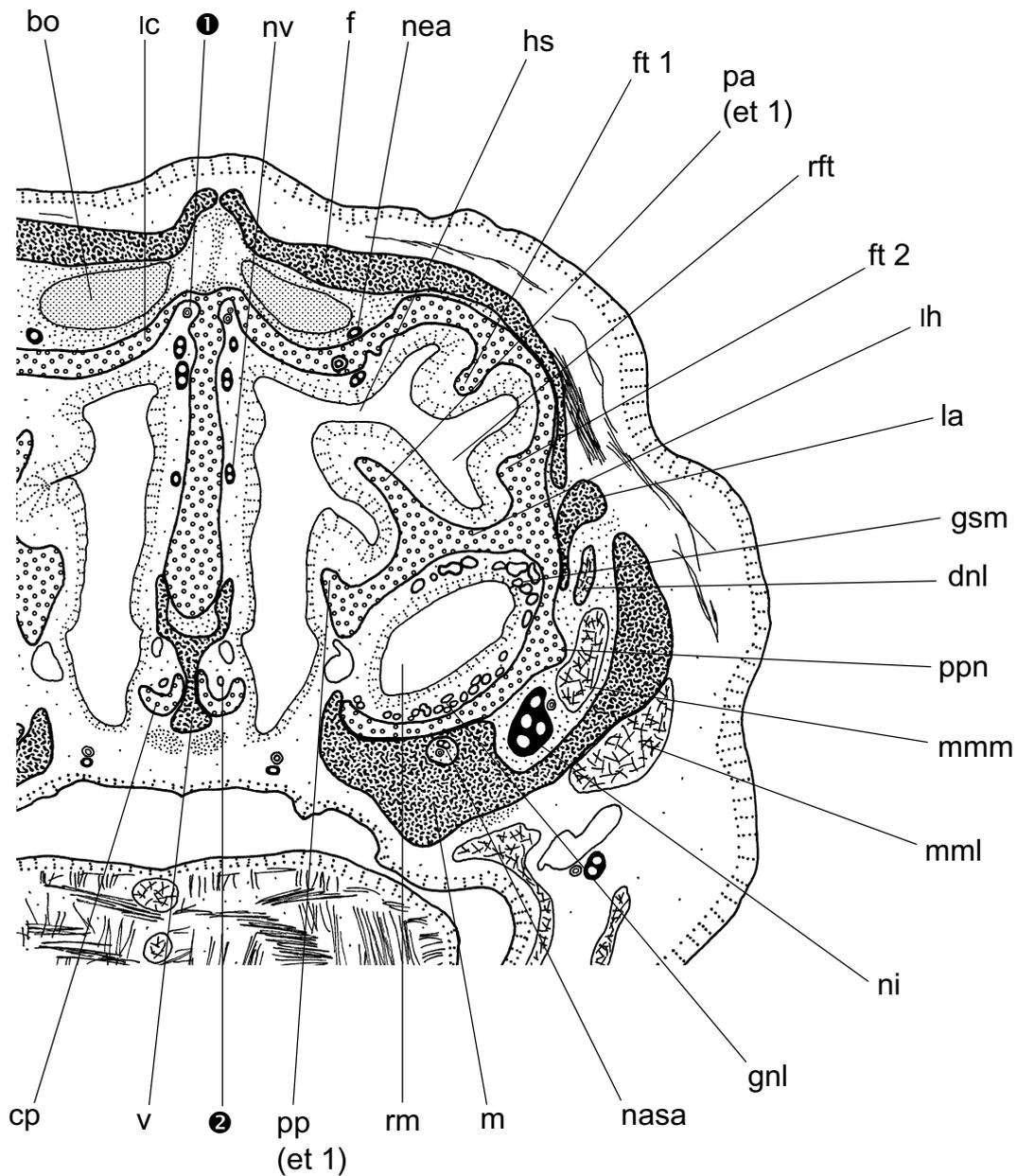


Abb. 25: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 8-4-4

Transversalschnitt durch die die Regio ethmoidalis im Bereich des Foramen infraorbitale. Im Limbus praecribrus verläuft ein schräger Kanal für einen Ast der Arteria cerebri anterior (❶).

❷ = caudale Spüldrüse des Jacobsonschen Organs

Maßstab: 1 mm

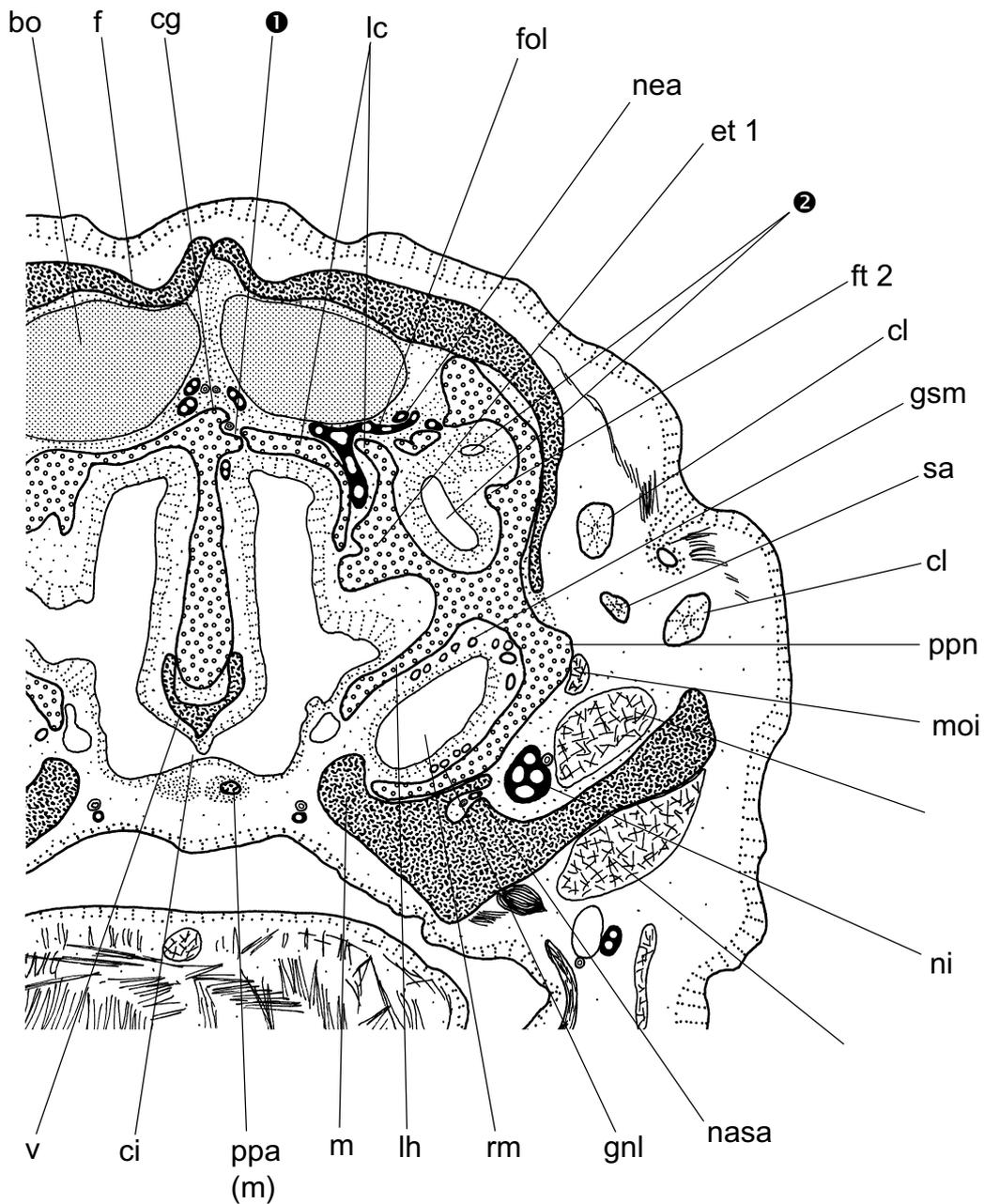


Abb. 26: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL
Schnitt 9-2-4

Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis zu Beginn der Communicatio internasalis. Im Limbus praecribrosus verläuft ein schräger Kanal für einen Ast der Arteria cerebri anterior (❶). Der Recessus frontoturbinialis wird caudal durch das Frontoturbinale 2 in zwei Kompartimente aufgeteilt (❷).

Maßstab: 1 mm

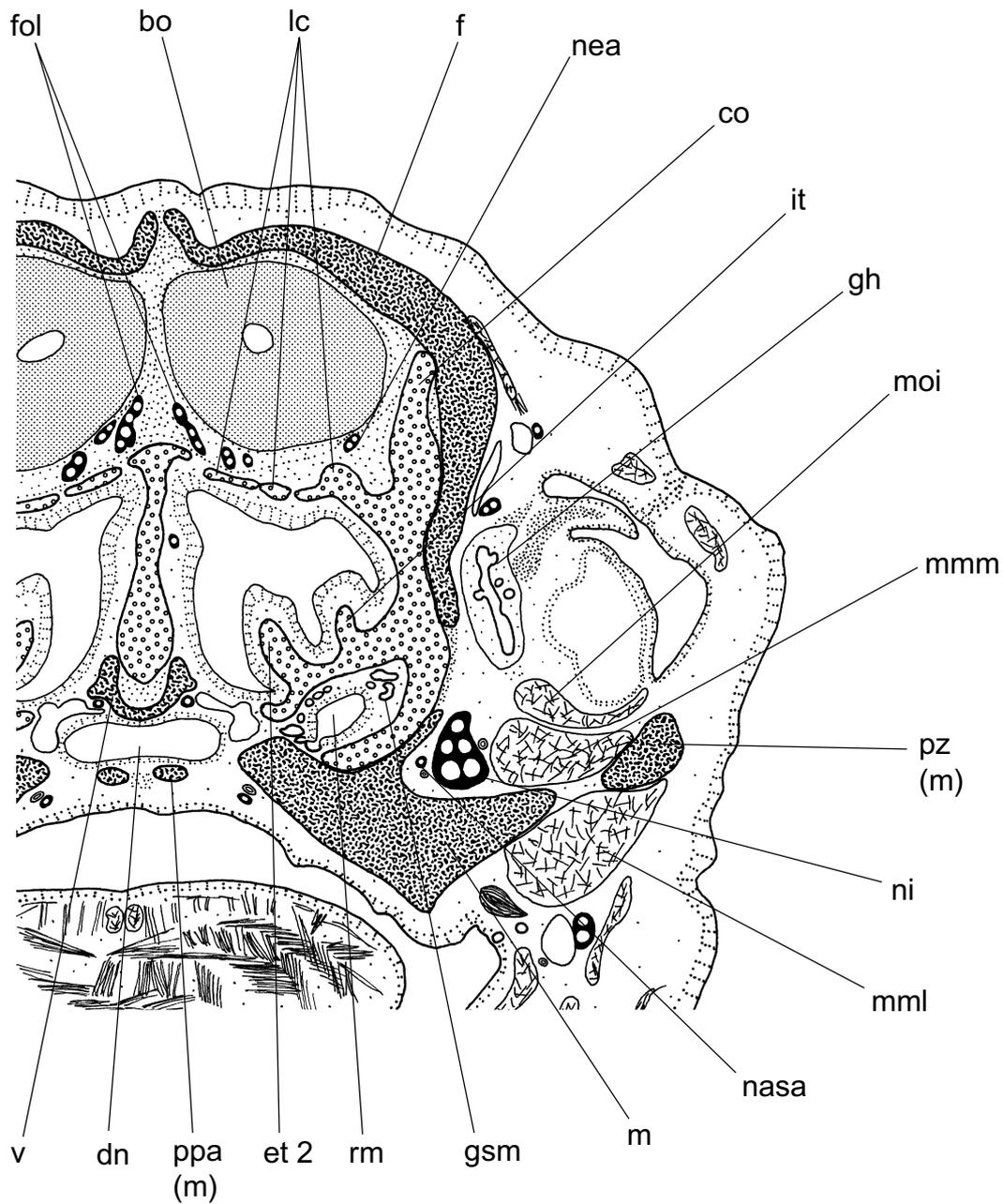


Abb. 27: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 9-5-3

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis zu Beginn der Lamina transversalis posterior auf Höhe des vorderen Augenwinkels.

Maßstab: 1 mm

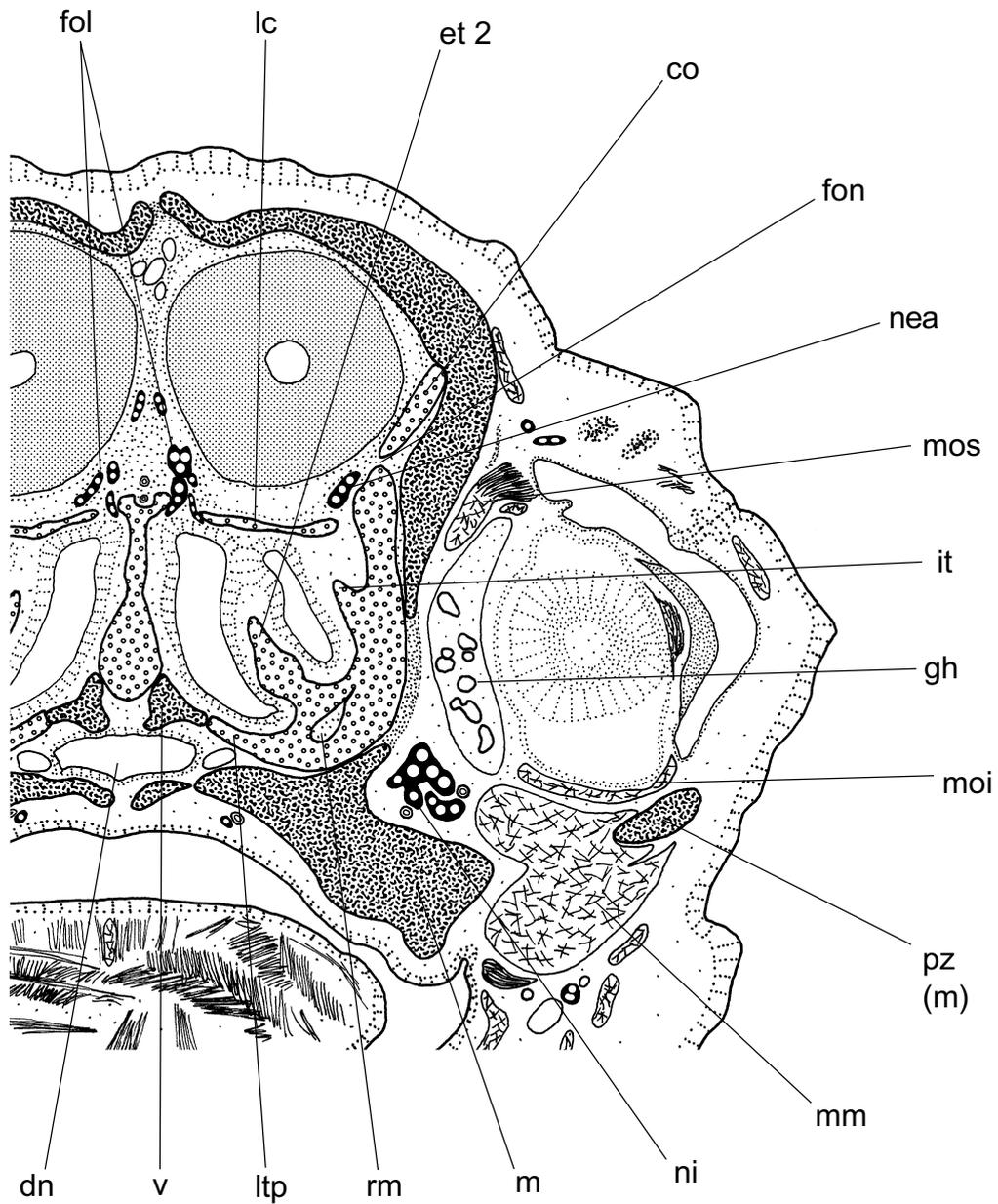


Abb. 28: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 10-2-6

Transversalschnitt durch die Pars posterior auf Höhe der Lamina transversalis posterior. Diese verknöchert vom Vomer ausgehend. Das Ethmoturbinale 2 besitzt lateral und medial eine Crista. Maßstab: 1 mm

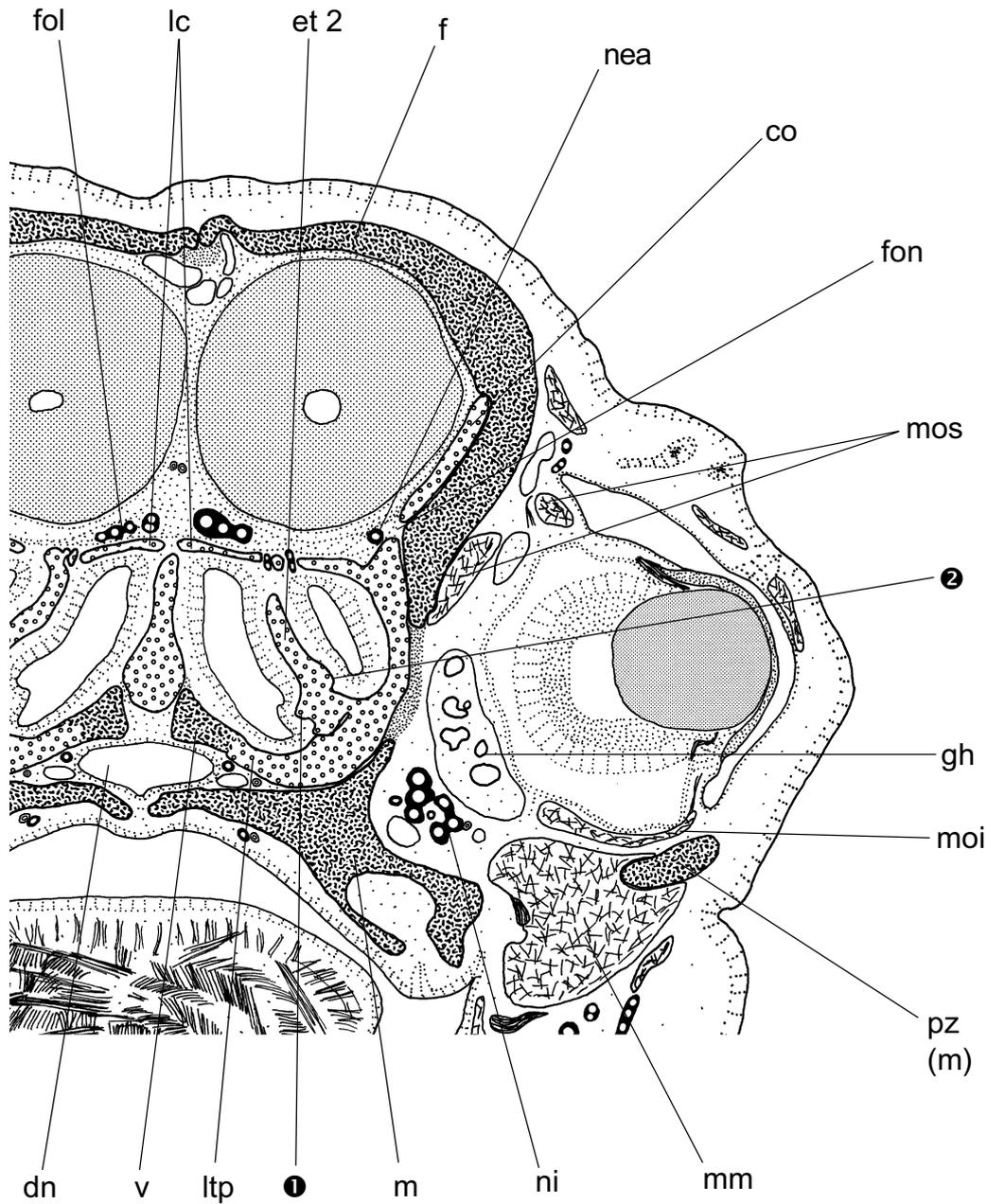


Abb. 29: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 10-4-6

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis. Das Ethmoturbinale 3 (❶) beginnt ventromedial auf dem Ethmoturbinale 2.

❷ = Epiriturbinale am Ethmoturbinale 2

Maßstab: 1 mm

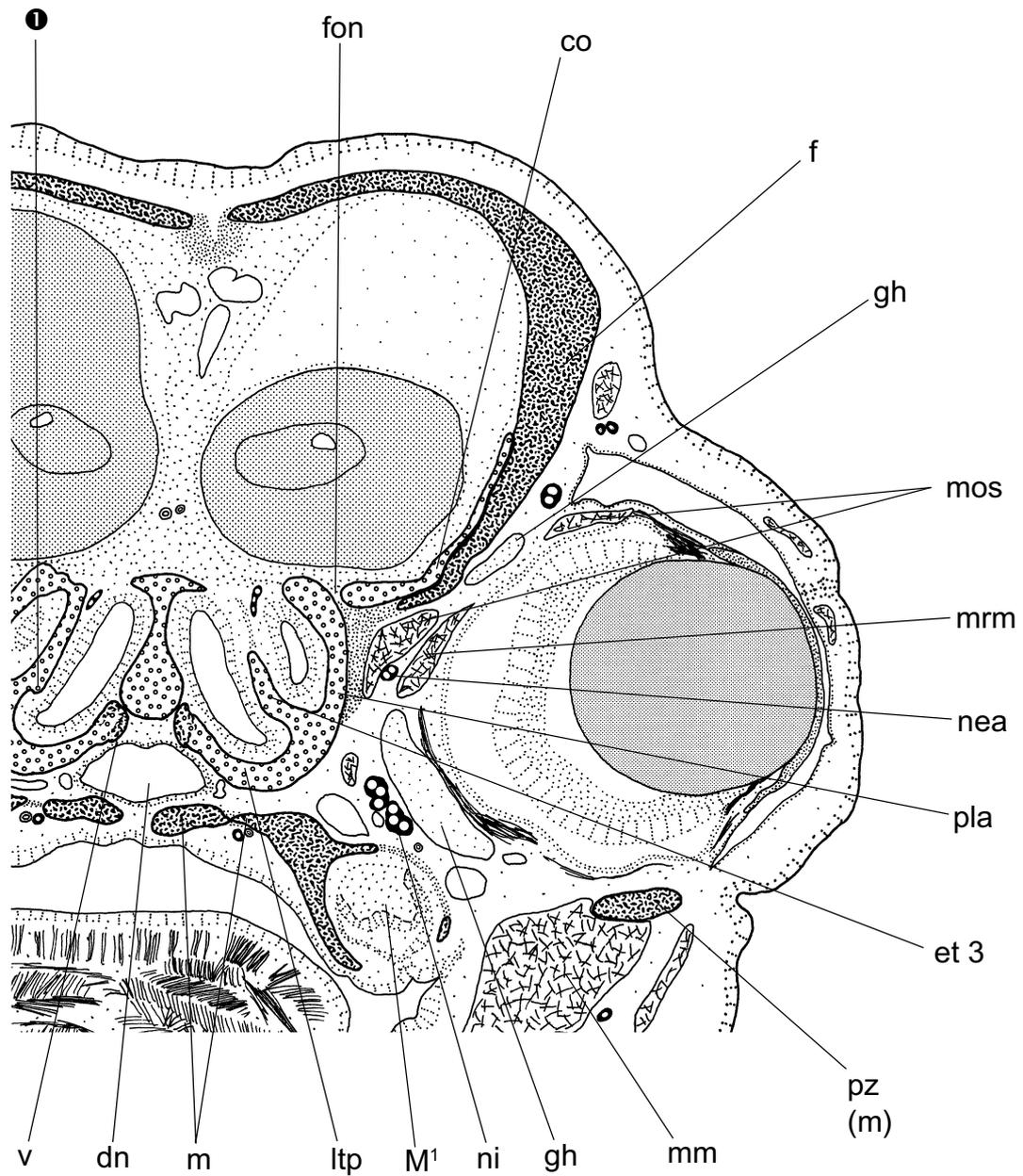


Abb. 30: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 12-1-1

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis. Das Ethmoturbinale 3 besitzt ventromedial ein Epturbinale (●). Der Musculus rectus inferior teilt die Glandula harderiana in zwei Teile.

Maßstab: 1 mm

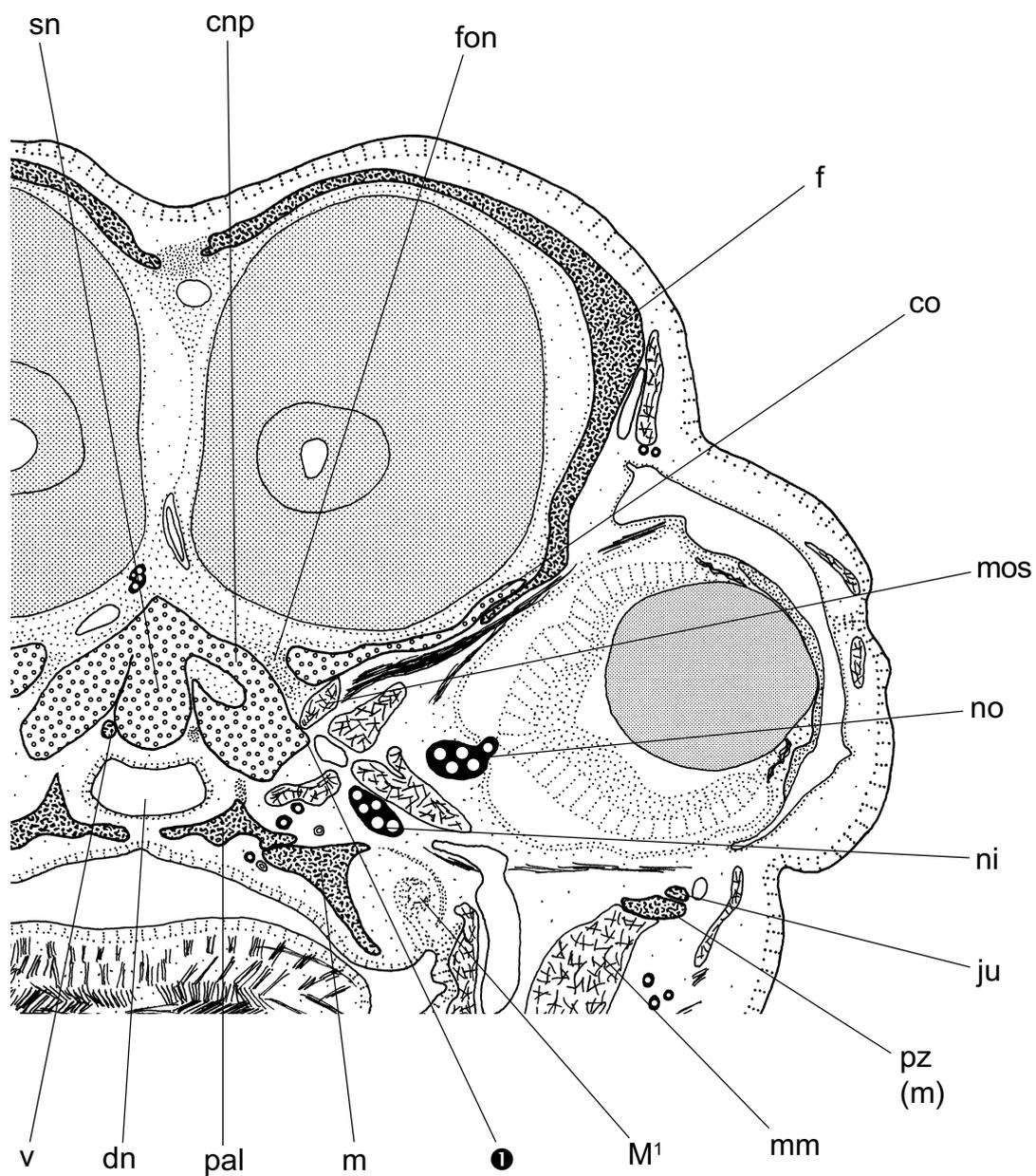


Abb. 31: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

Schnitt 13-1-6

Transversalschnitt durch die Cupula nasi posterior. An dieser befindet sich ein Processus, der dem Musculus obliquus superior als Ursprung dient (●).

Maßstab: 1 mm

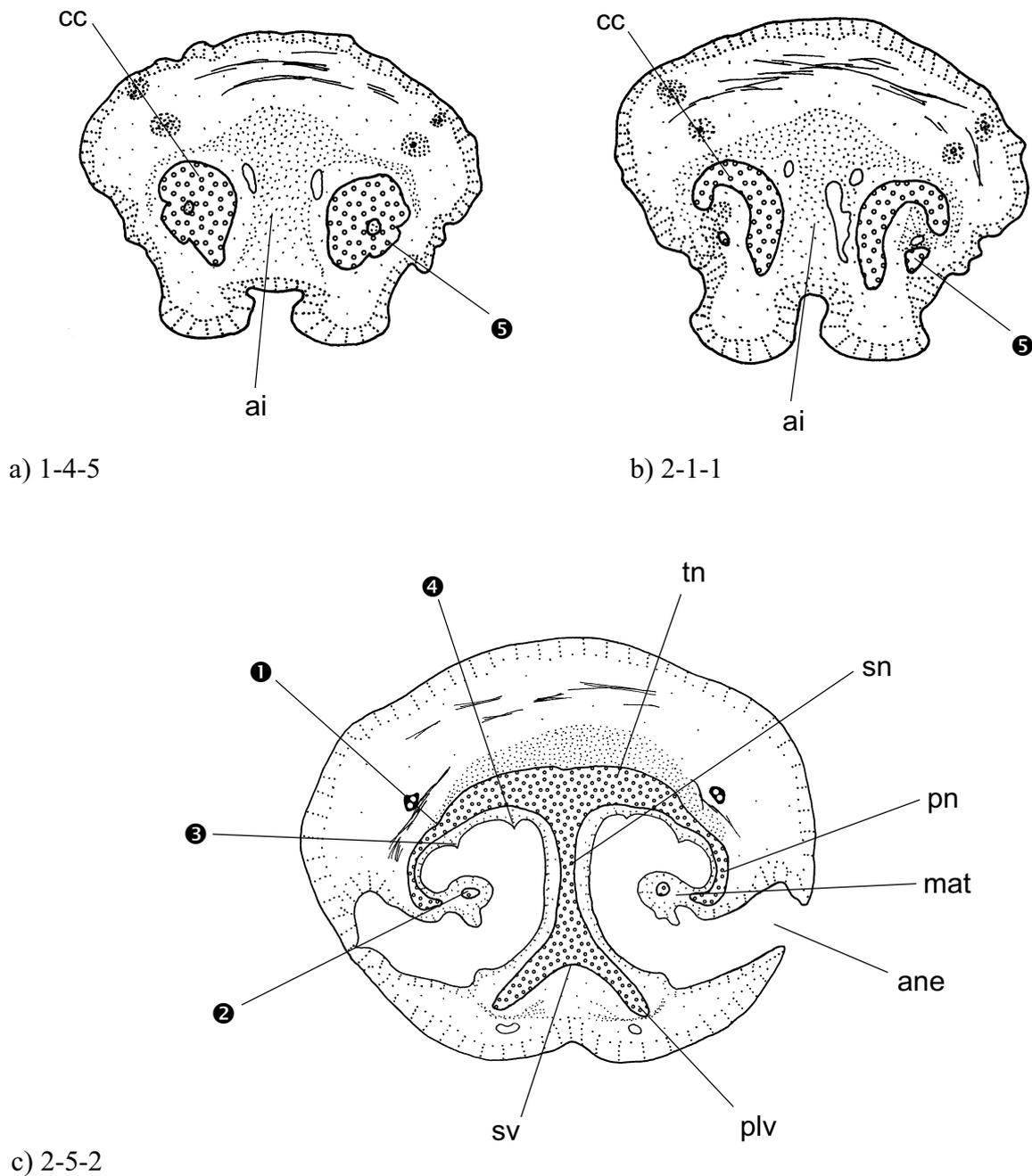
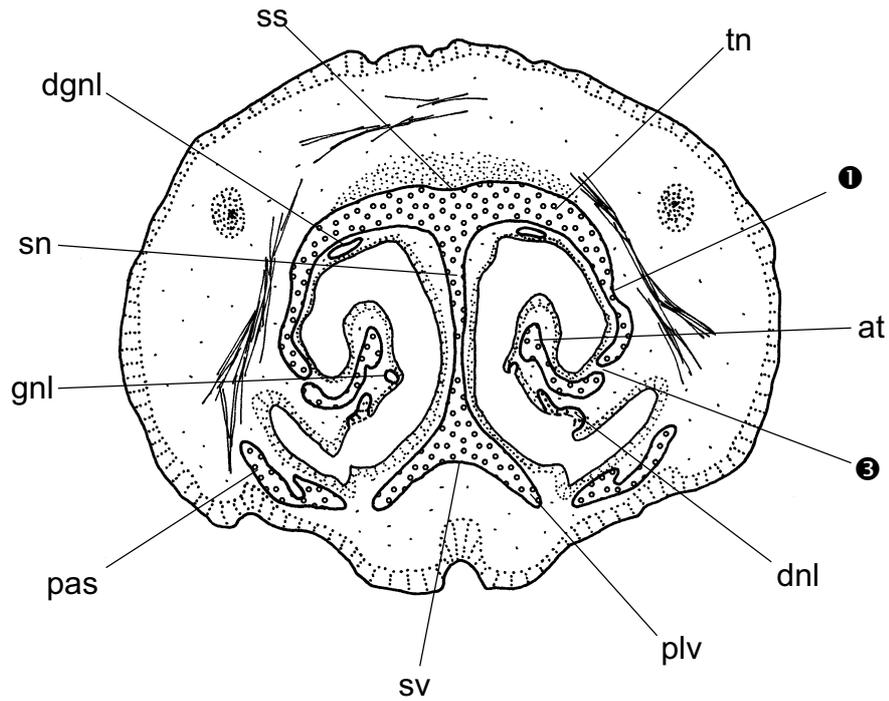


Abb. 32 a-c: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL
Schnitte 1-4-5, 2-1-1, 2-5-2

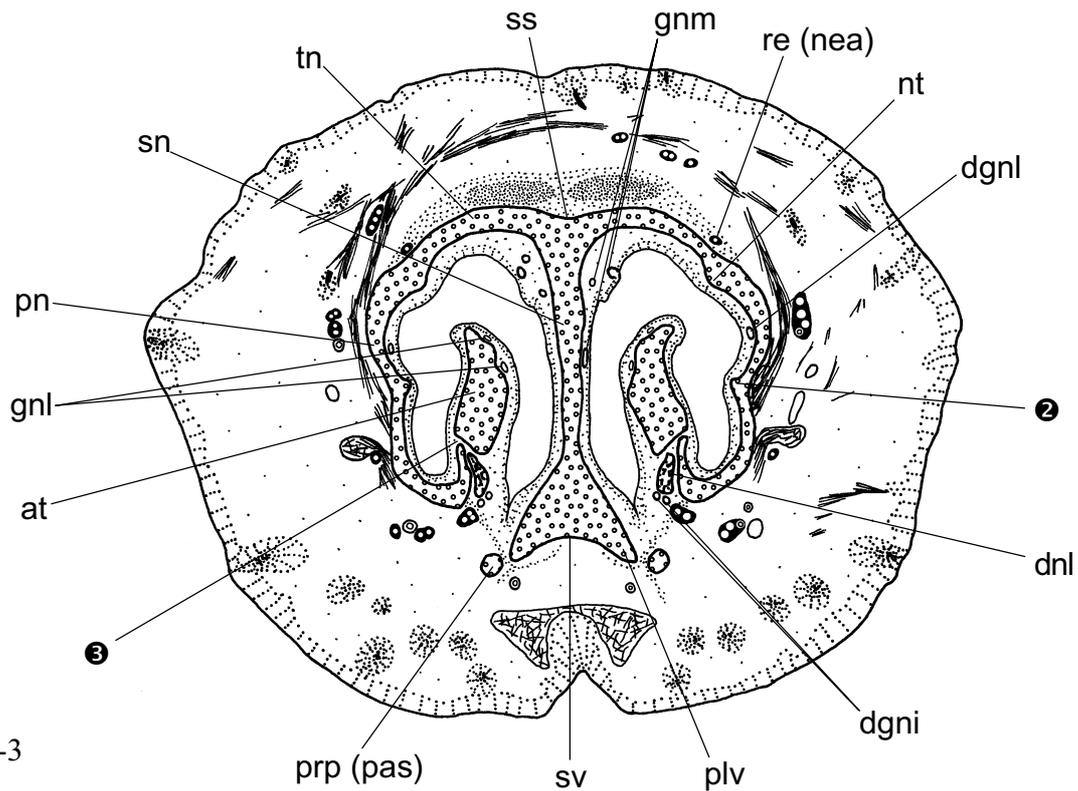
Transversalschnitte durch verschiedene Bereiche der Cupula nasi anterior und im Bereich der Apertura nasi externa. Die vordere Abgliederungsfurche ist deutlich erkennbar (❶). Das knorpelige Marginoturbinale beginnt mit einem Processus anterior (❷).

❸ = vordere Schleimhautfalte, ❹ = hintere Schleimhautfalte, ❺ = Processus am Vorderrand der Cupula nasi anterior

Maßstab: 1 mm



a) 3-1-6



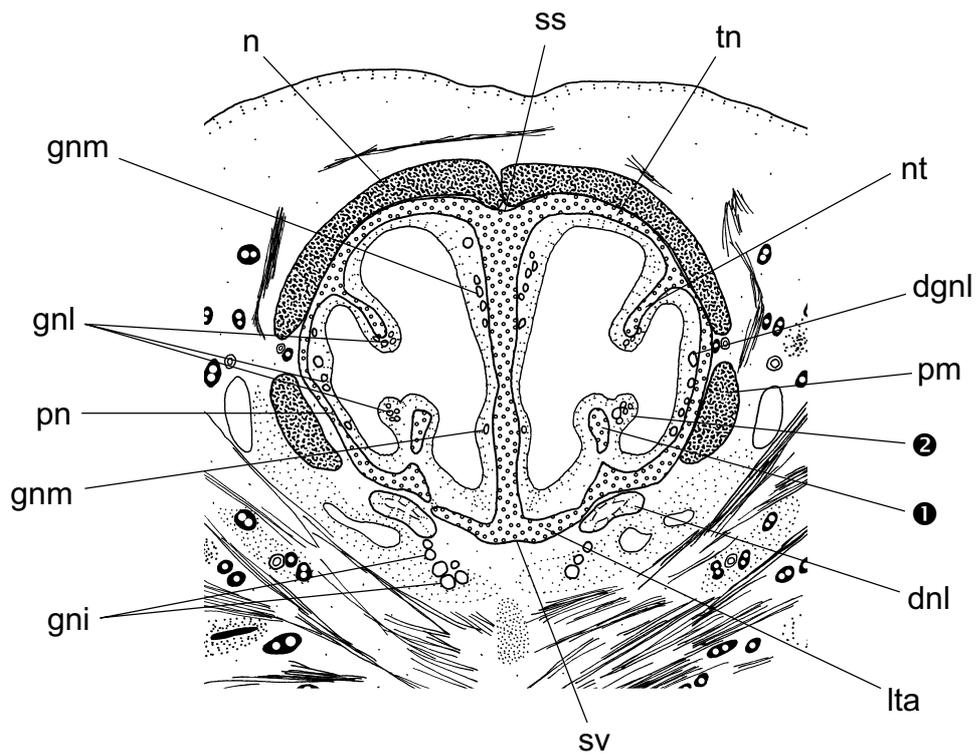
b) 4-1-3

Abb. 33 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

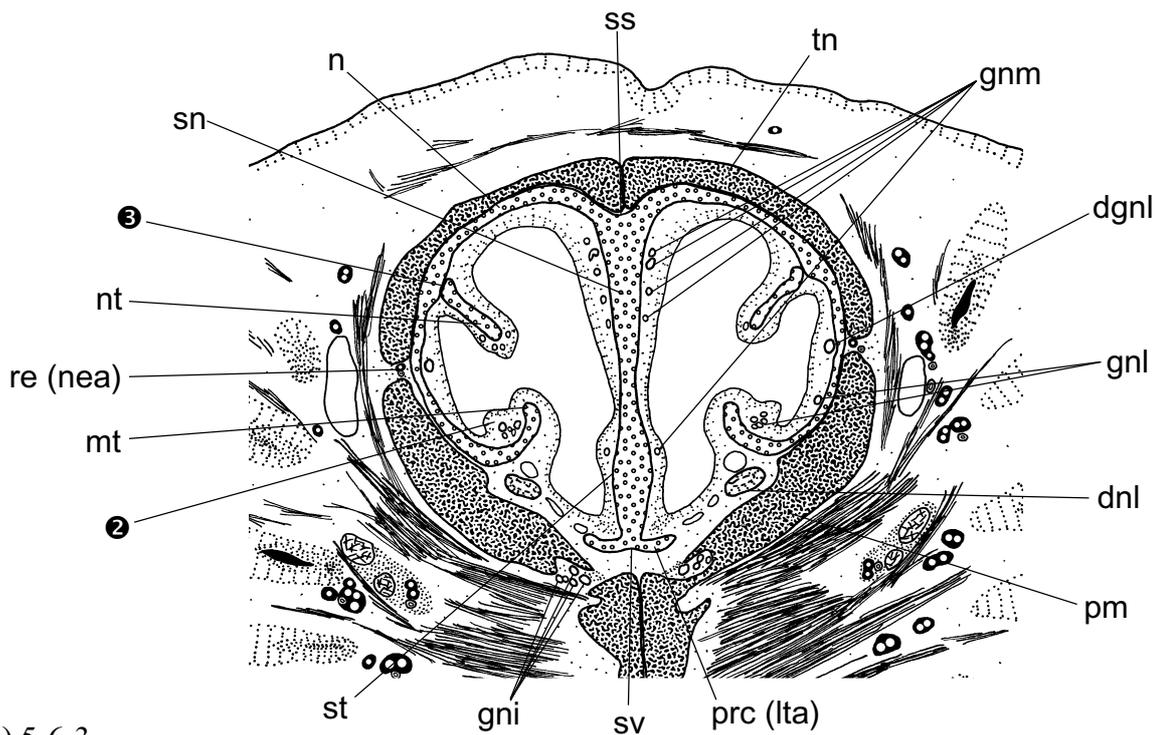
Schnitte 3-1-6, 4-1-3

Transversalschnitte durch die Pars anterior rostral der Lamina transversalis anterior. Die vordere Abgliederungsfurche ist sehr prominent (❶) und bildet eine Leiste auf der Innenseite des Paries nasi (❷). Im Paries nasi befindet sich eine Fissur, die caudomedial verläuft (❸).

Maßstab: 1 mm



a) 5-3-4



b) 5-6-3

Abb. 34 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitte 5-3-4, 5-6-3

Transversalschnitt durch die Pars anterior am hinteren Ende der Lamina transversalis anterior. Das Maxilloturbinale beginnt mit einem Processus anterior (❶). Das Atrioturbinale ist als Schleimhautfalte rückwärtig verlängert (❷). Zwischen Nasoturbinale und Paries nasi tritt eine Fissur auf (❸).

Maßstab: 1 mm

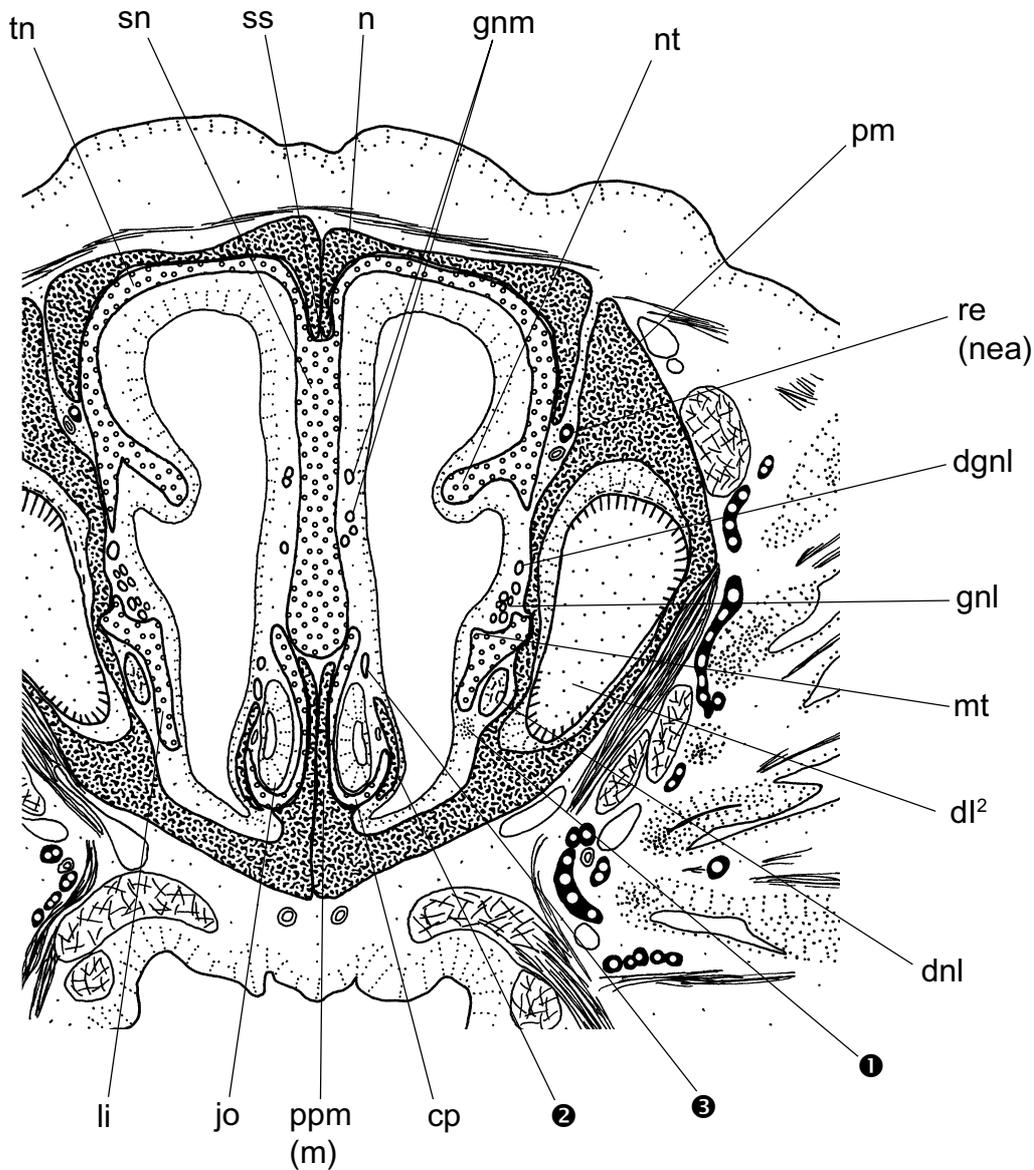


Abb. 35: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL
Schnitt 8-4-4

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe der Lamina infraconchalis. Diese besitzt einen blastematösen Processus anterior (❶). Der Processus palatinus medialis des Praemaxillare beginnt mit einem dorsolateralen Processus anterior (❷), der die Cartilago paraseptalis umgreift. In das Jacobsonsche Organ münden von dorsal her septale Drüsengänge (❸). Der Paries nasi ist unterhalb des Nasoturbinale bereits größtenteils resorbiert.

Maßstab: 1 mm

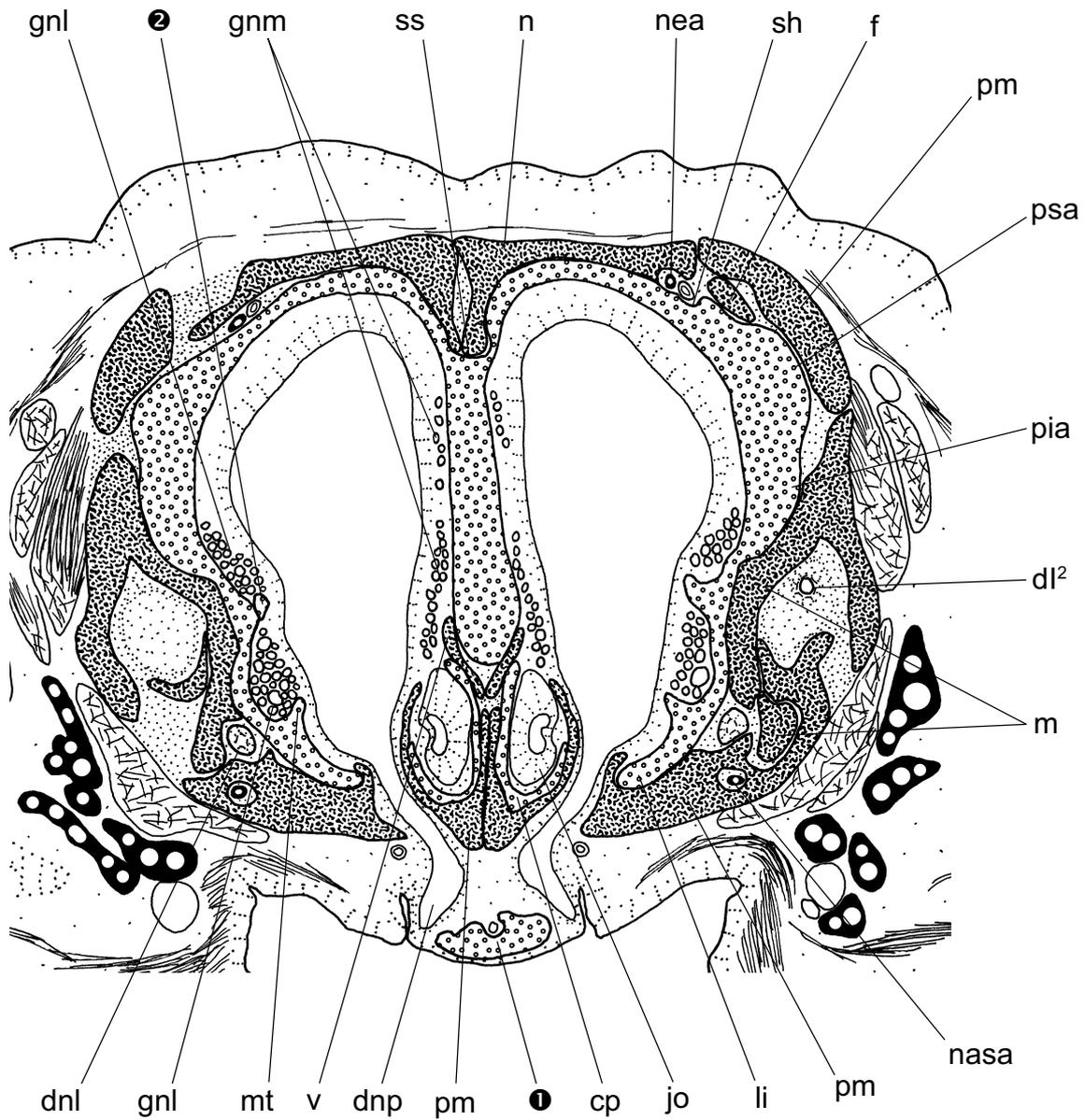


Abb. 36: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 10-1-3

Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis etwas rostral des Ductus nasopalatinus. Die Cartilago papillae palatinae wird von Blutgefäßen perforiert (❶). Das Nasoturbinale endet als isolierter Fortsatz auf einer Crista des Paries nasi (❷).

Maßstab: 1 mm

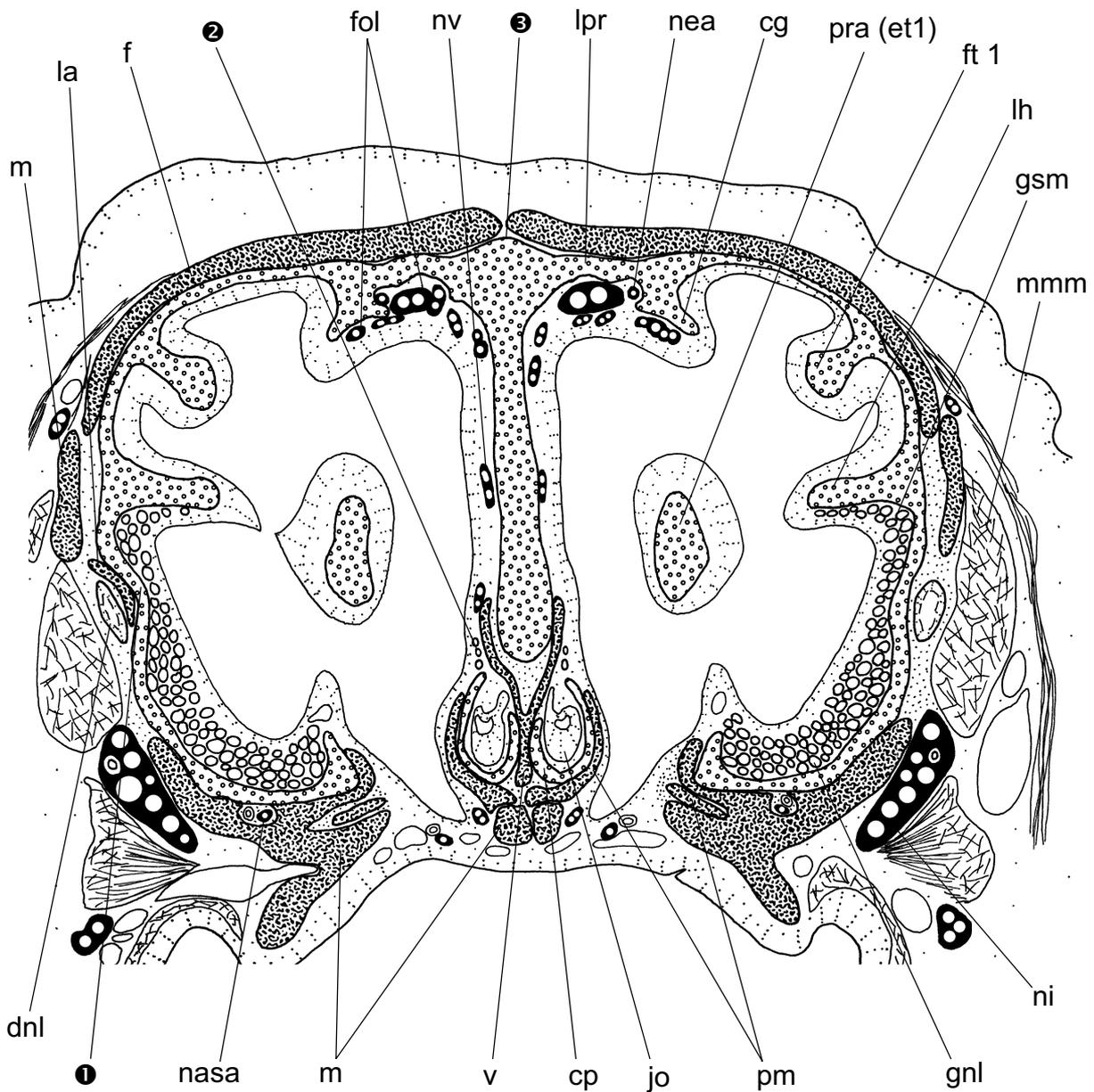


Abb. 37: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL
Schnitt 11-6-4

Transversalschnitt durch die Pars lateralis caudal des Ductus nasopalatinus. Ductus nasolacrimalis und Lacrimale liegen in einem Sulcus ductusnasolacrimalis auf dem Paries nasi (❶).

❷ = Teil der paraseptalen Drüseneinheiten, die in das Jacobsonsche Organ münden

❸ = cristaförmige Spina mesethmoidalis

Maßstab: 1 mm

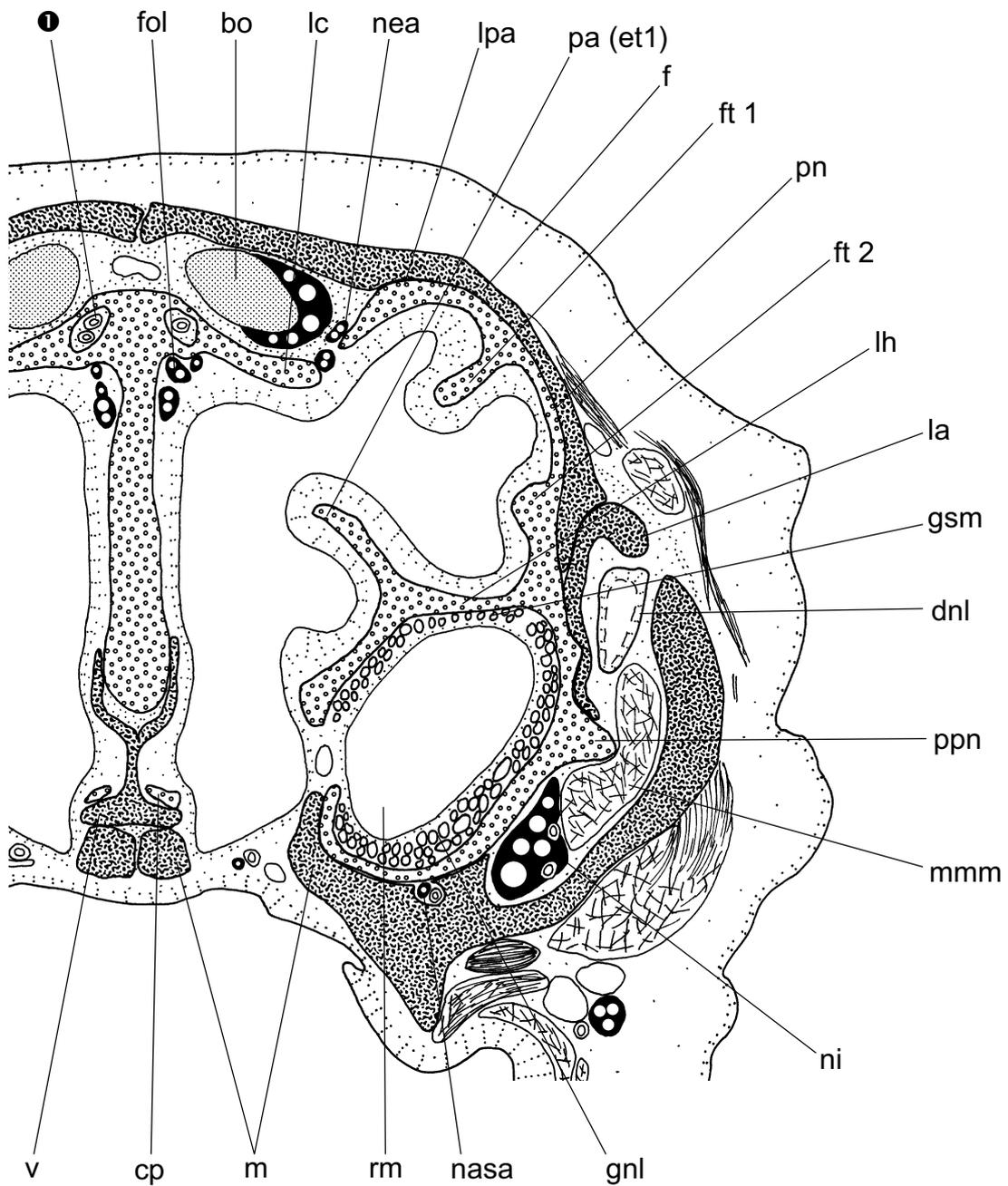


Abb. 38: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 13-2-2

Transversalschnitt durch die Pars lateralis auf Höhe des Foramen infraorbitale. Der Limbus praecribrosus wird von einem rostralen Kanal für Arterien perforiert (●). Der Processus paranasalis dient dem Lacrimale als Stütze.

Maßstab: 1 mm

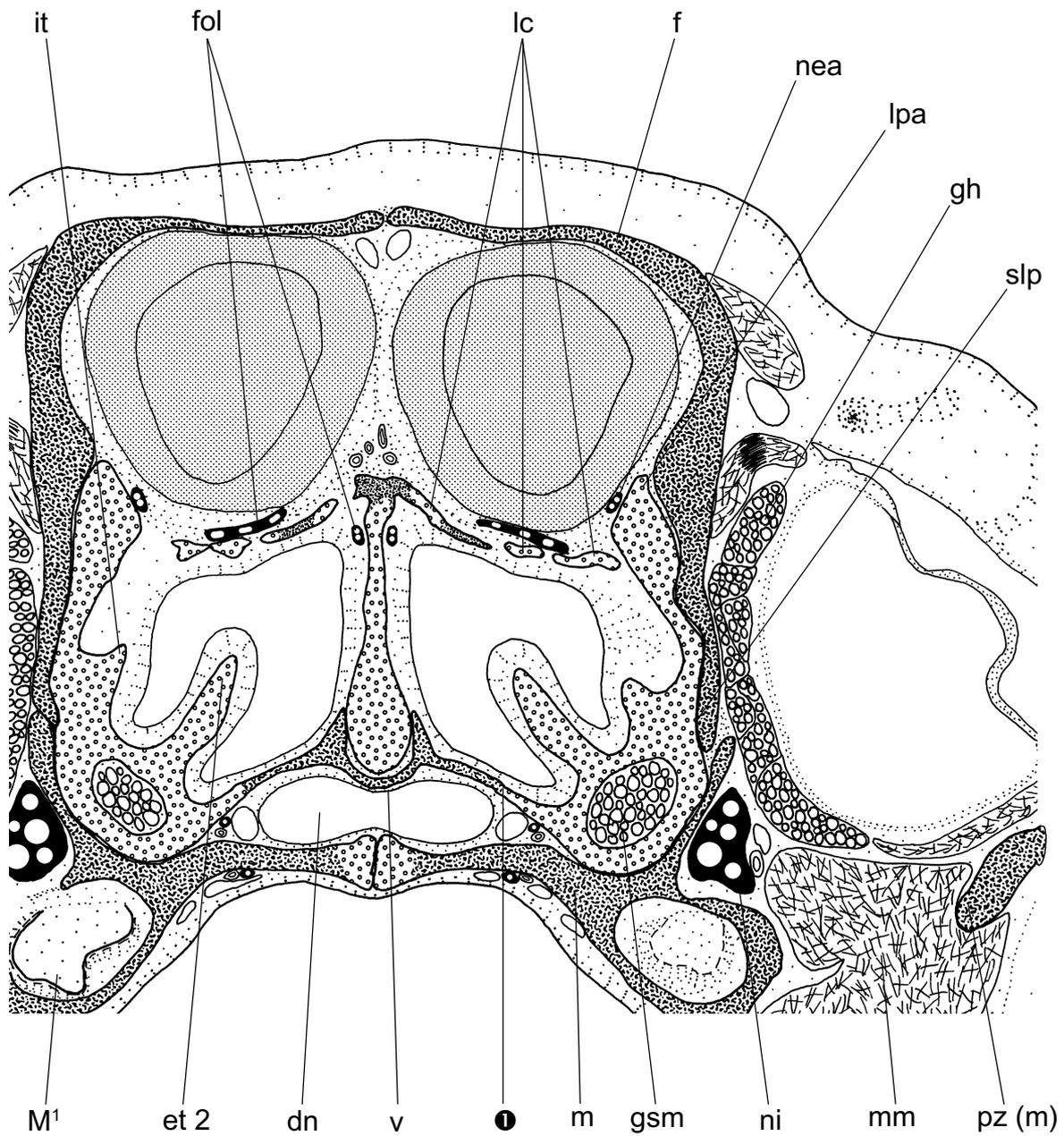


Abb. 39: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 15-5-1

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis. Die verknöcherte Lamina transversalis posterior ist medial mit dem Vomer bereits deutlich verschmolzen (●). Die Lamina cribrosa fällt laterad schräg ab und ist in der Mitte stellenweise verknöchert.

Maßstab: 1 mm

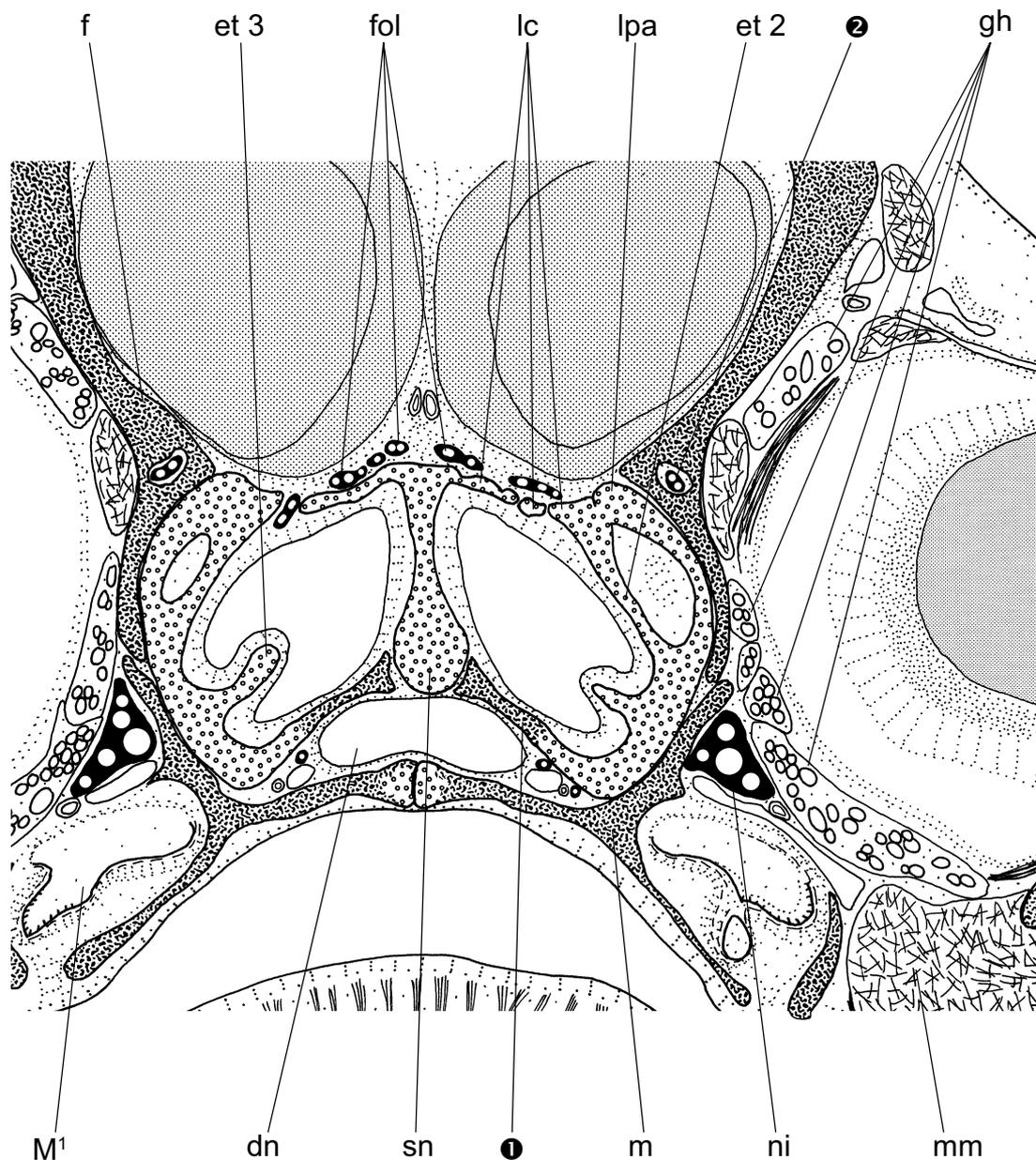


Abb. 40: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL
Schnitt 17-3-5

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis. Die verknöcherte Lamina transversalis posterior ist medial mit dem Vomer bereits deutlich verschmolzen (❶). Die Lamina cribrosa fällt laterad schräg ab. Der Nervus ethmoidalis anterior zieht durch ein Foramen ethmoidale anterior im Frontale (❷).

Maßstab: 1 mm

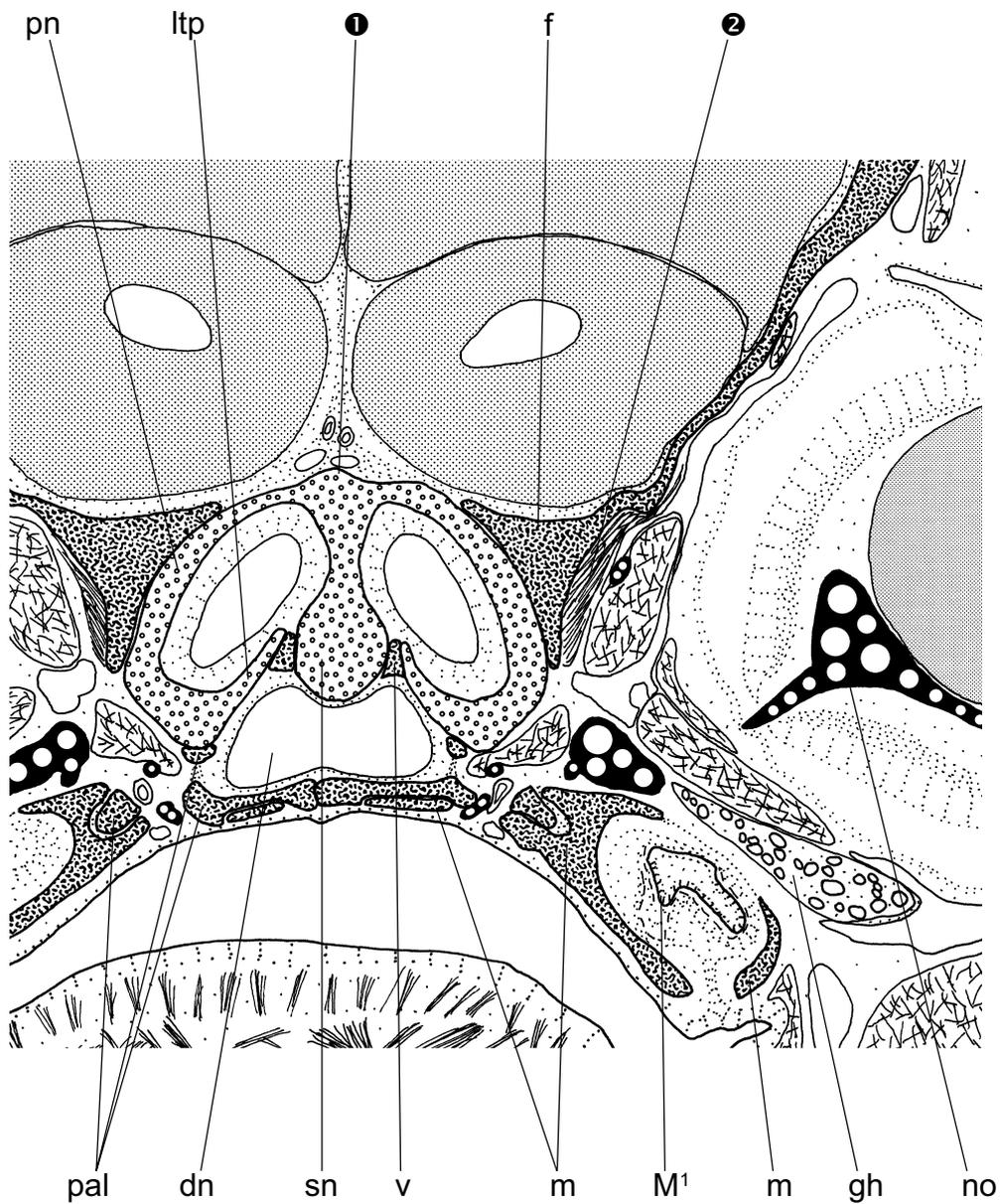


Abb. 41: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 3, 25 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 19-3-3

Transversalschnitt durch die Cupula nasi posterior. Das Septum nasi überragt die Lamina infraconchalis deutlich (❶). Der Musculus obliquus superior entspringt auf dem Frontale (❷). Maßstab: 1 mm

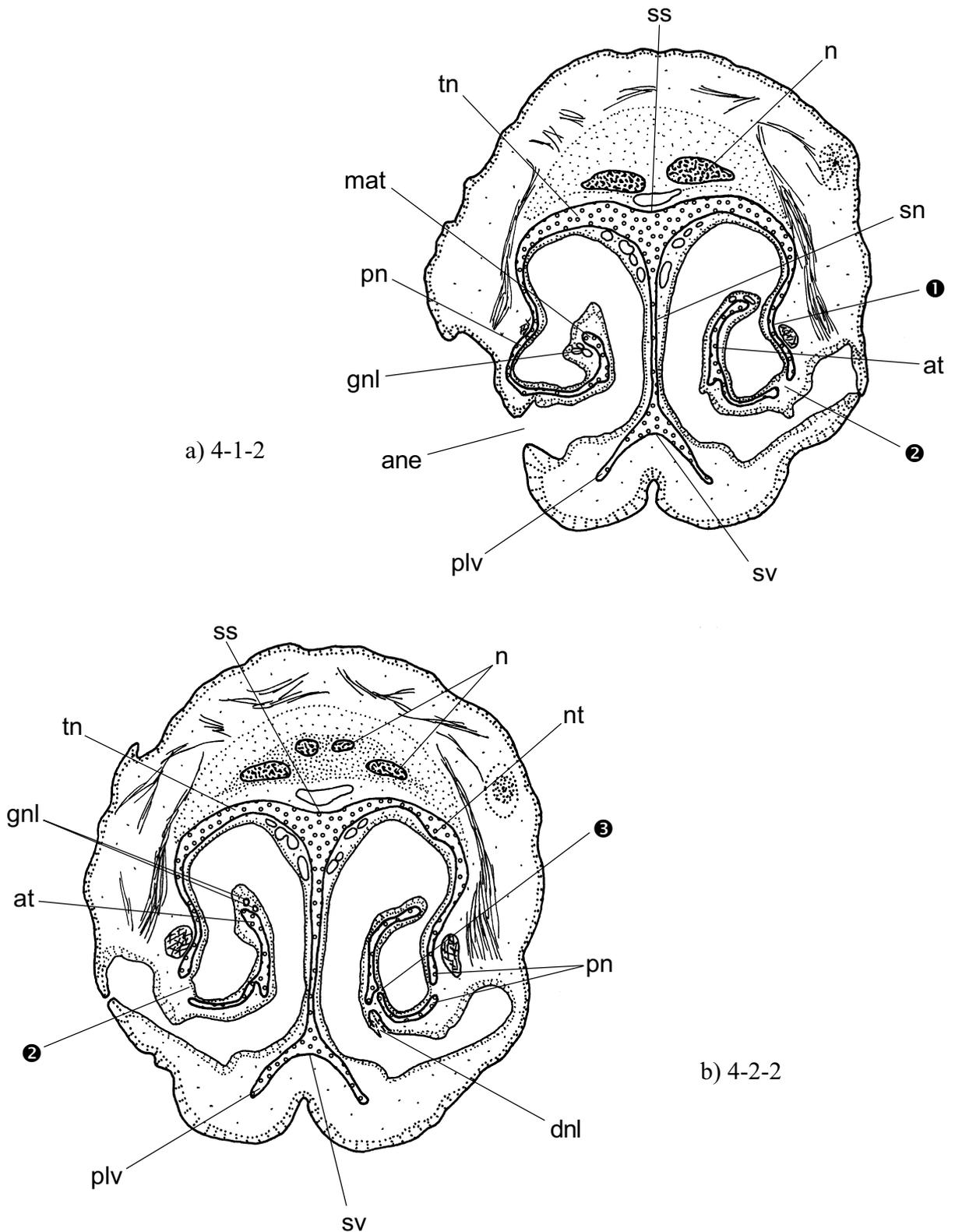


Abb. 42 a-b: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitte 4-1-2, 4-2-2

Transversalschnitte durch verschiedene Bereiche der Cupula nasi anterior.

❶ = vordere Abgliederungsfurche ❷ = Fissur im Paries nasi

❸ = Fissur zwischen Paries nasi und Atrioturbinale

Maßstab: 1 mm

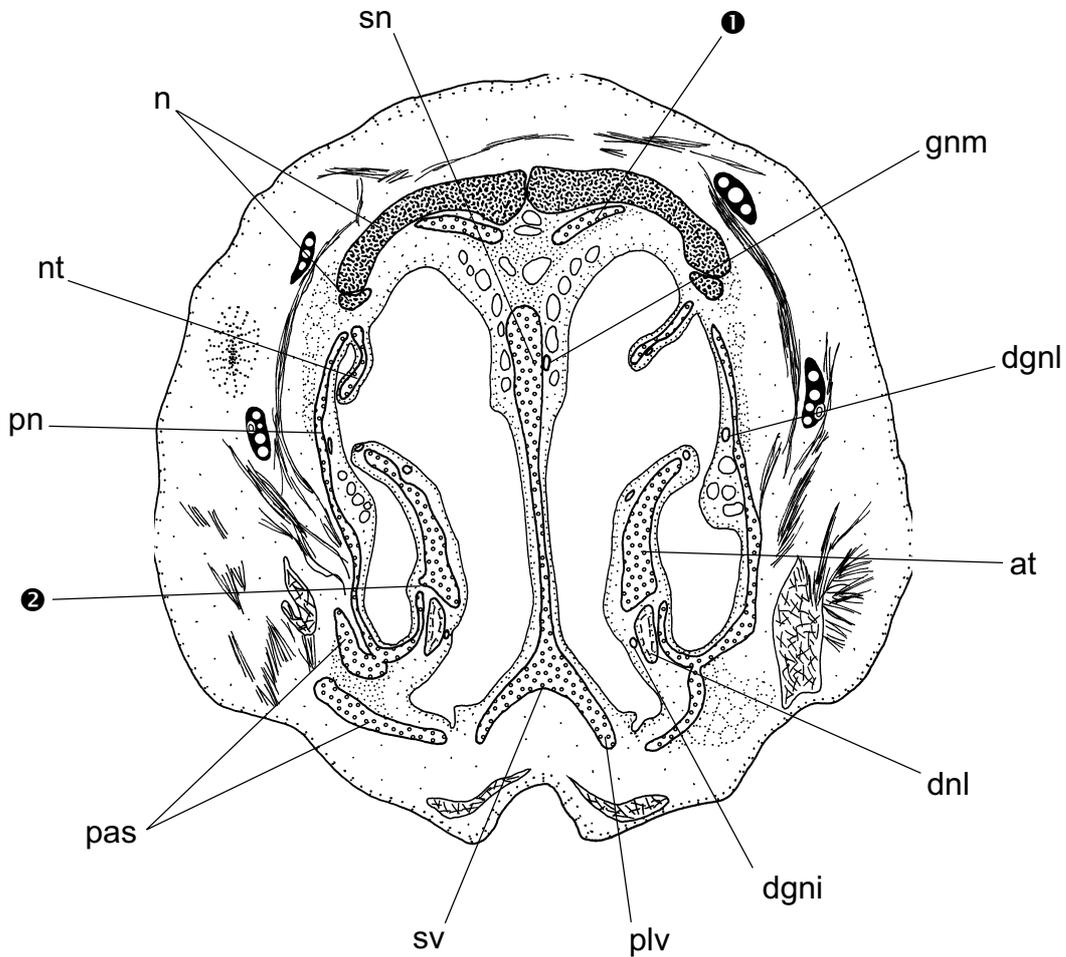


Abb. 43: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL

Schnitt 4-6-2

Transversalschnitt durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis. Auf Höhe der Radix des Processus alaris superior löst sich das Tectum nasi in der Mitte auf, wobei ein deutlicher Höhenunterschied entsteht (❶). Zwischen Atrioturbinale und Paries nasi tritt eine breite Fissur auf (❷).

Maßstab: 1 mm

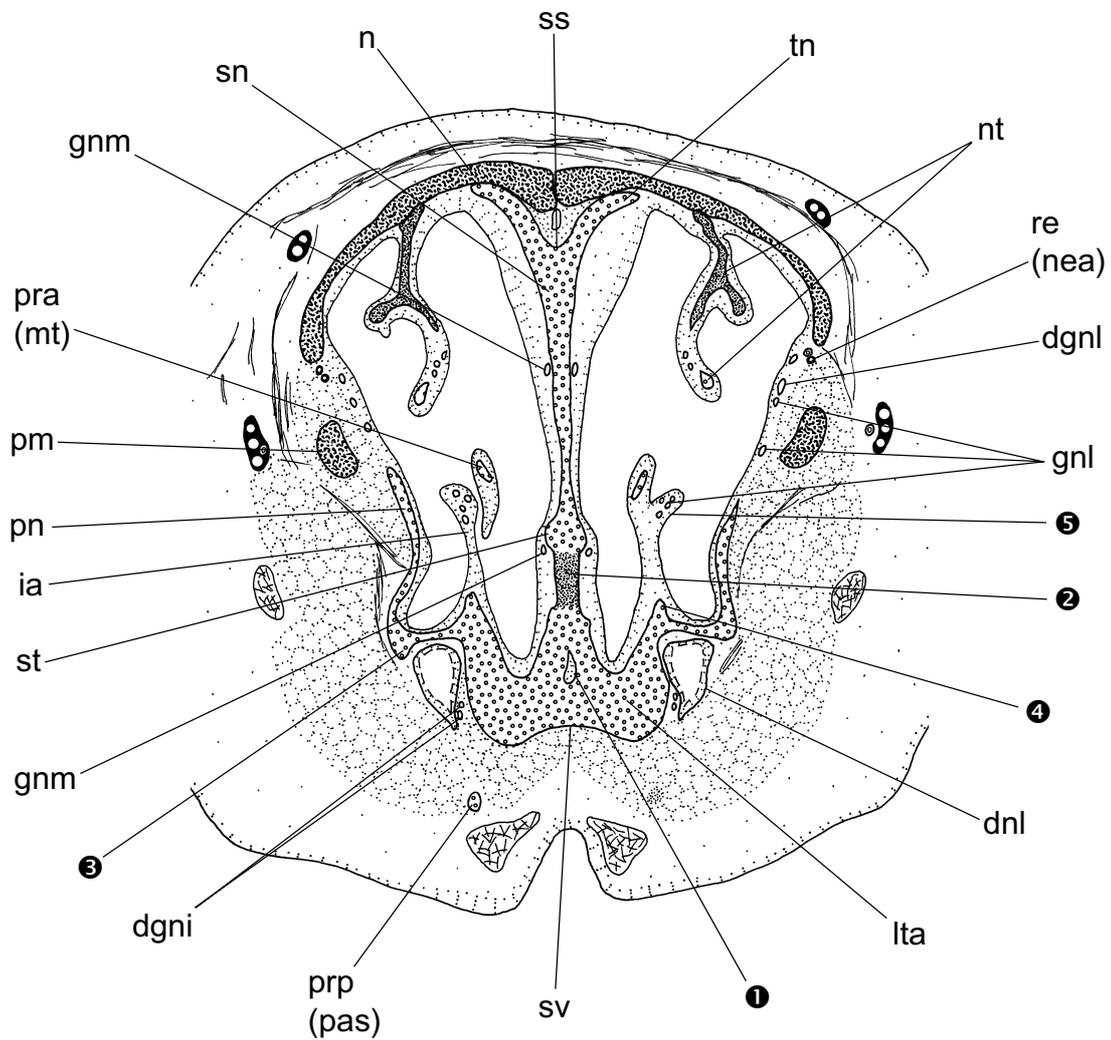


Abb. 44: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 5-6-2

Transversalschnitt durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis auf Höhe der Lamina transversalis anterior. Diese besitzt eine zentrale Resorptionszone (❶). Das Septum nasi ossifiziert ventral des Septoturbinale (❷).

❸ = Restleiste der Radix des Processus alaris superior

❹ = Crista, die Atrio- und Maxilloturbinale verbindet

❺ = rückwärtige Verlängerung des Atrioturbinale in Form einer Schleimhautfalte

Maßstab: 1 mm

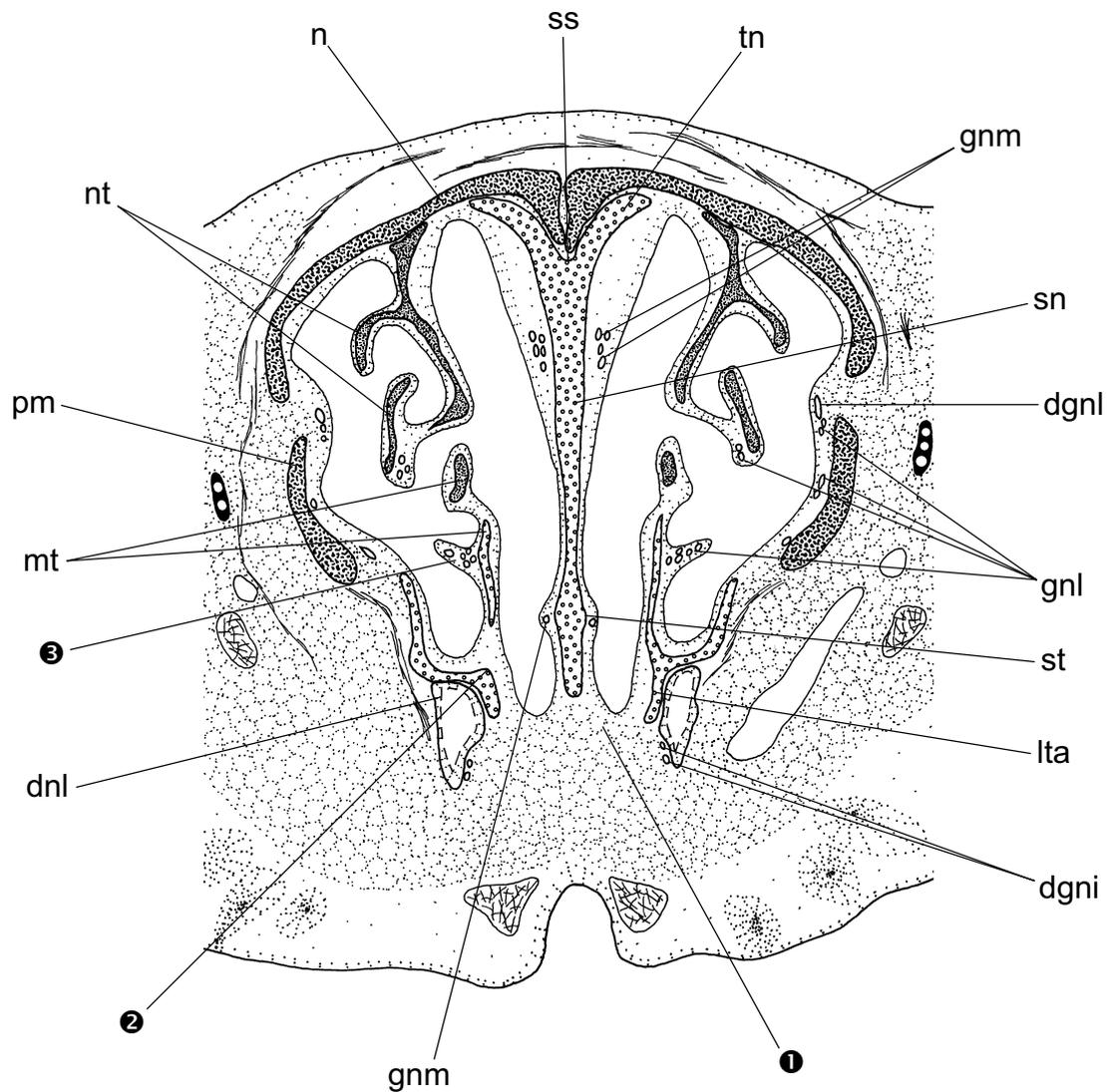


Abb. 45: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 6-2-4

Transversalschnitt durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis. Die Pars posterior der Lamina transversalis anterior ist zum großen Teil durch Fettgewebe ersetzt (❶).

❷ = Crista, die Atrio- und Maxilloturbinale verbindet

❸ = rückwärtige Verlängerung des Atrioturbinales in Form einer Schleimhautfalte

Maßstab: 1 mm

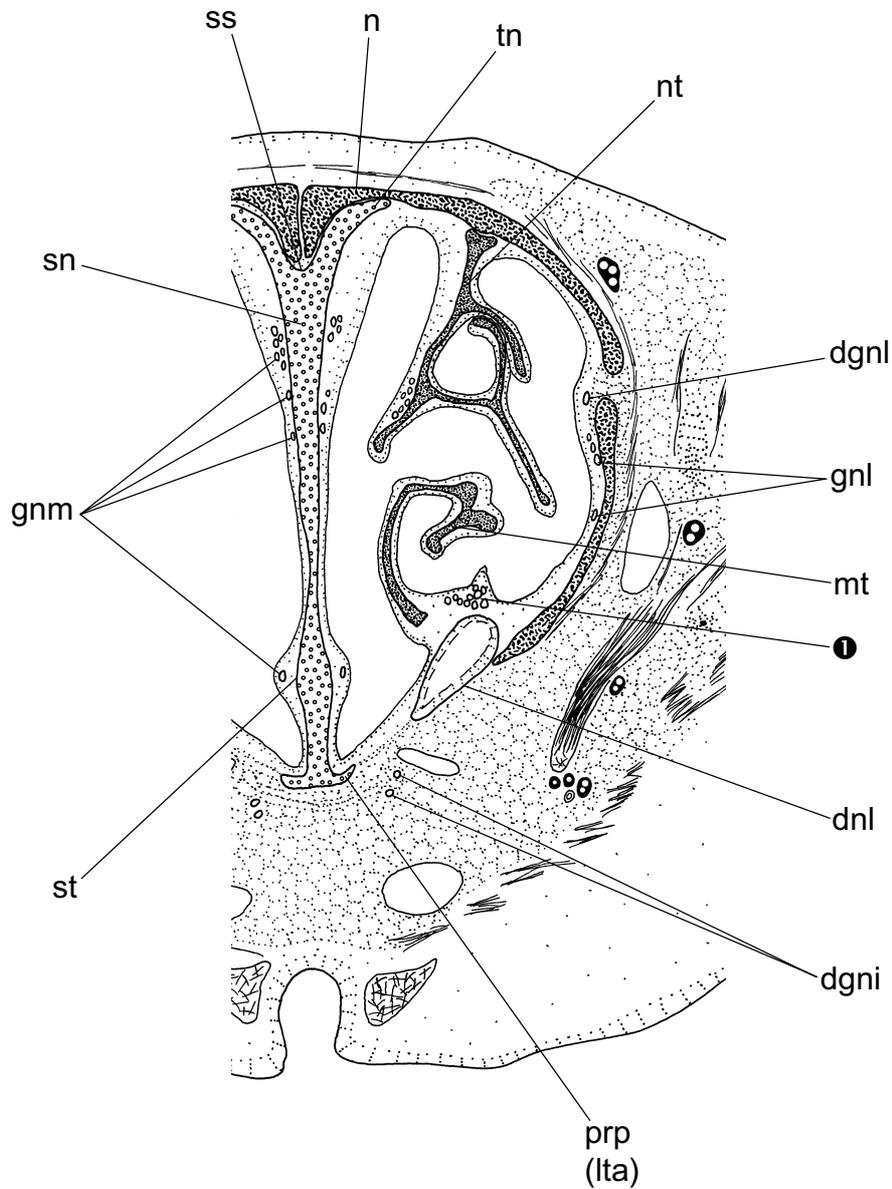


Abb. 46: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 7-1-3

Transversalschnitt durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis direkt hinter der Lamina transversalis anterior. Das Nasoturbinale und das Maxilloturbinale vergrößern ihre Oberfläche durch prominente Epiturbinalia und durch Einrollung. Der ventrale Anteil der Glandula nasi lateralis liegt in einem Schleimhautwulst, der die rückwärtige Verlängerung des Atrioturbinale darstellt (①).

Maßstab: 1 mm

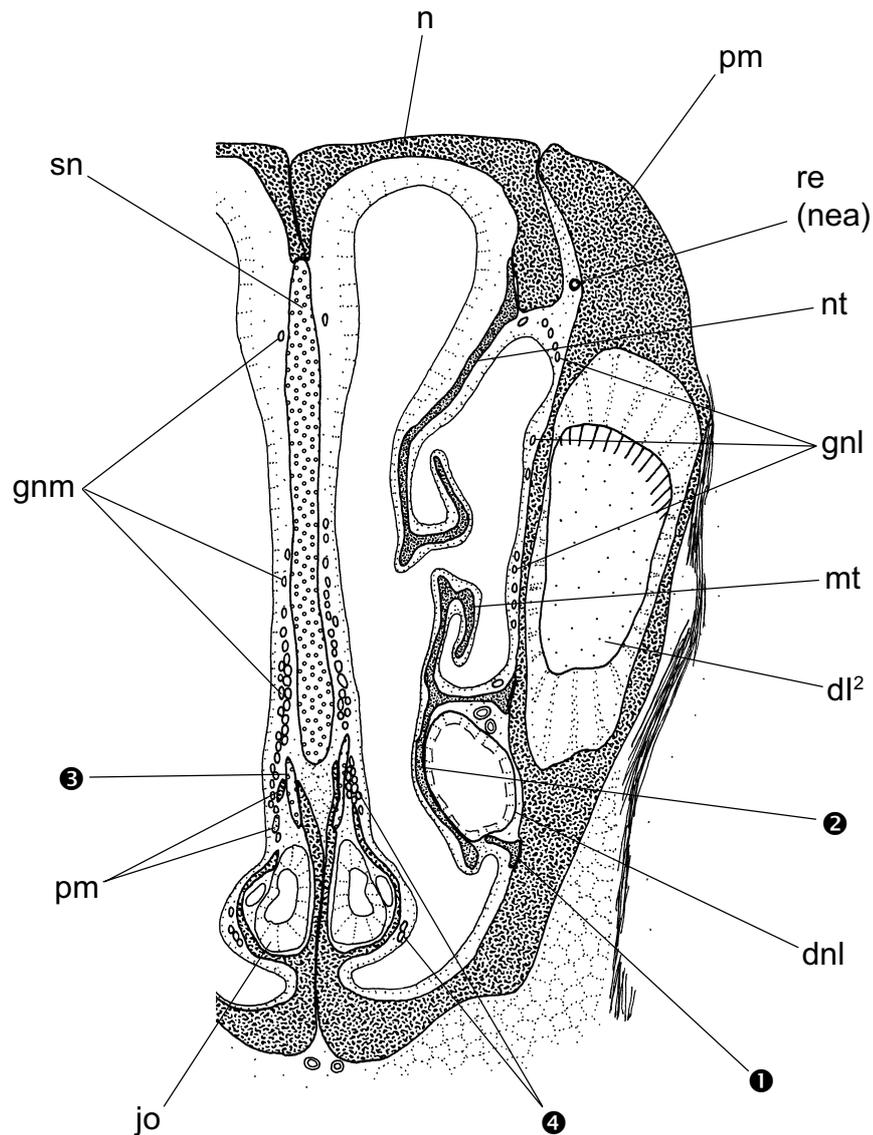


Abb. 47: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 11-4-5

Transversalschnitt durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis des Processus anterior der Lamina infraconchalis (❶). Diese ist unterhalb des Maxilloturbinale deutlich verlängert (❷). Zwischen den beiden Lamellen des Processus palatinus medialis des Praemaxillare bleibt ein dorsomedialer Rest der Cartilago paraseptalis erhalten (❸).

❹ = paraseptale Drüse, die in das Jacobsonsche Organ mündet

Maßstab: 1 mm

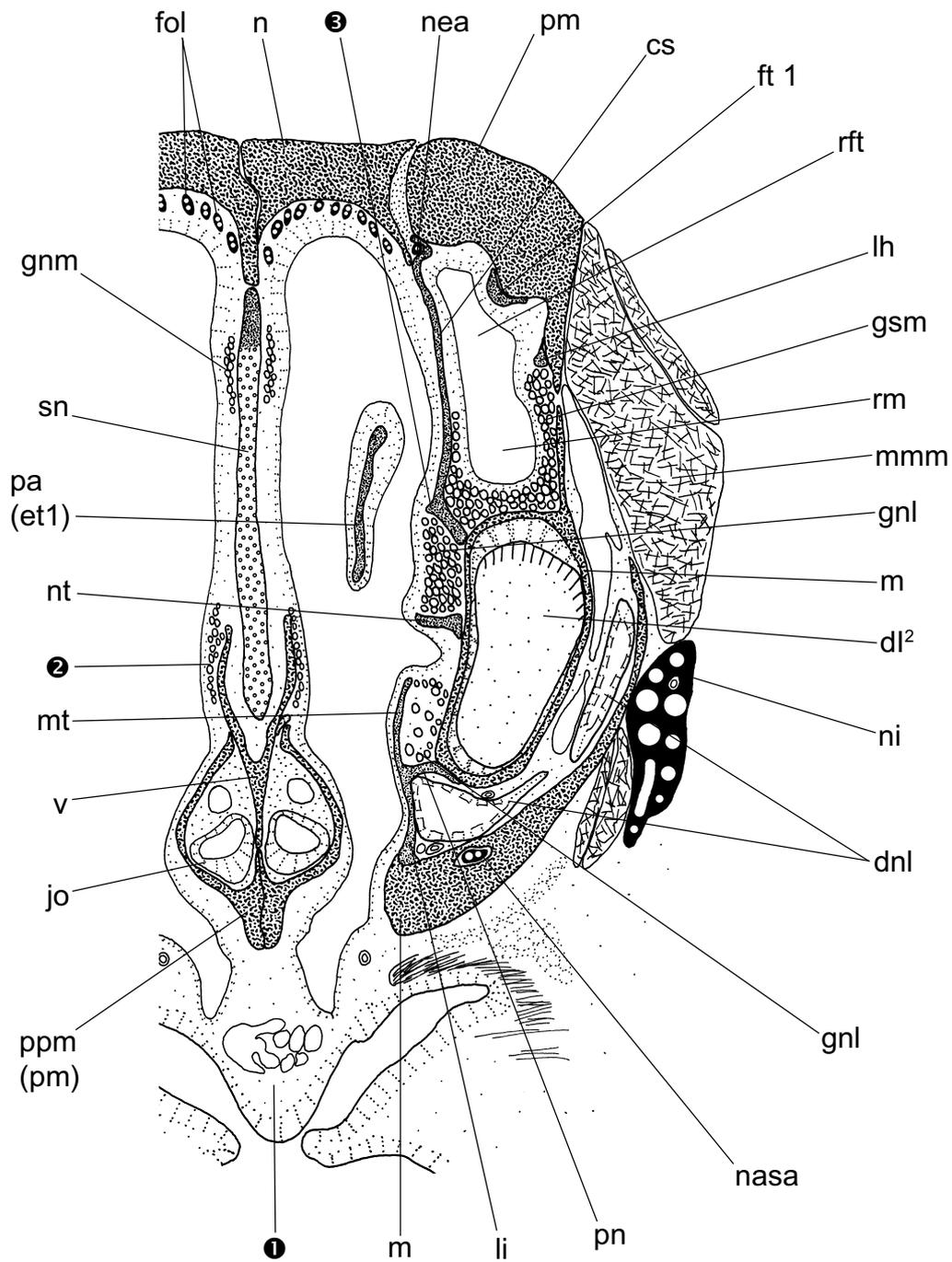


Abb. 48: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 16-1-1

Transversalschnitt durch die Pars lateralis der Regio ethmoidalis etwas rostral des Ductus nasopalatinus. Die Papilla palatina ist stark vascularisiert (❶). Der Ductus nasolacrimalis bildet beim Durchtritt durch das Maxillare eine rostral gerichtete Schleife aus.

❷ = Teil der Glandula nasi medialis, der in das Jacobsonsche Organ mündet

❸ = Epiturbinale an der Crista semicircularis

Maßstab: 1 mm

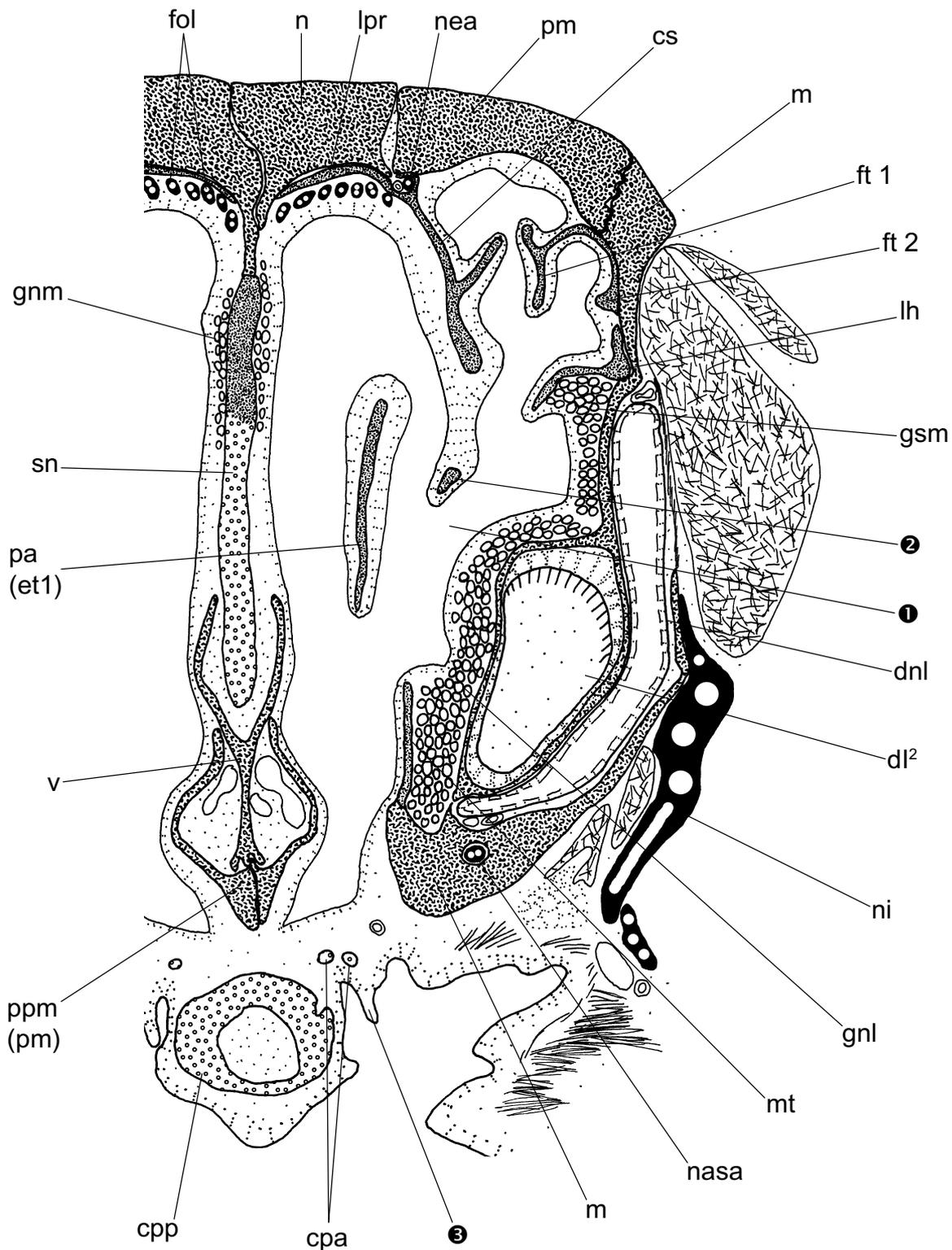


Abb. 49: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 17-3-2

Transversalschnitt durch die Pars lateralis der Regio ethmoidalis auf Höhe des Hiatus semilunaris (❶) und direkt caudal des Ductus nasopalatinus. Die Crista semicircularis endet ventral mit einem Processus uncinatus (❷). Frontoturbinale 1 und Crista semicircularis besitzen Epiriturbinalia. ❸ = rückwärtige Verlängerung der lateralen Verschlussfalte des Ductus nasopalatinus
Maßstab: 1 mm

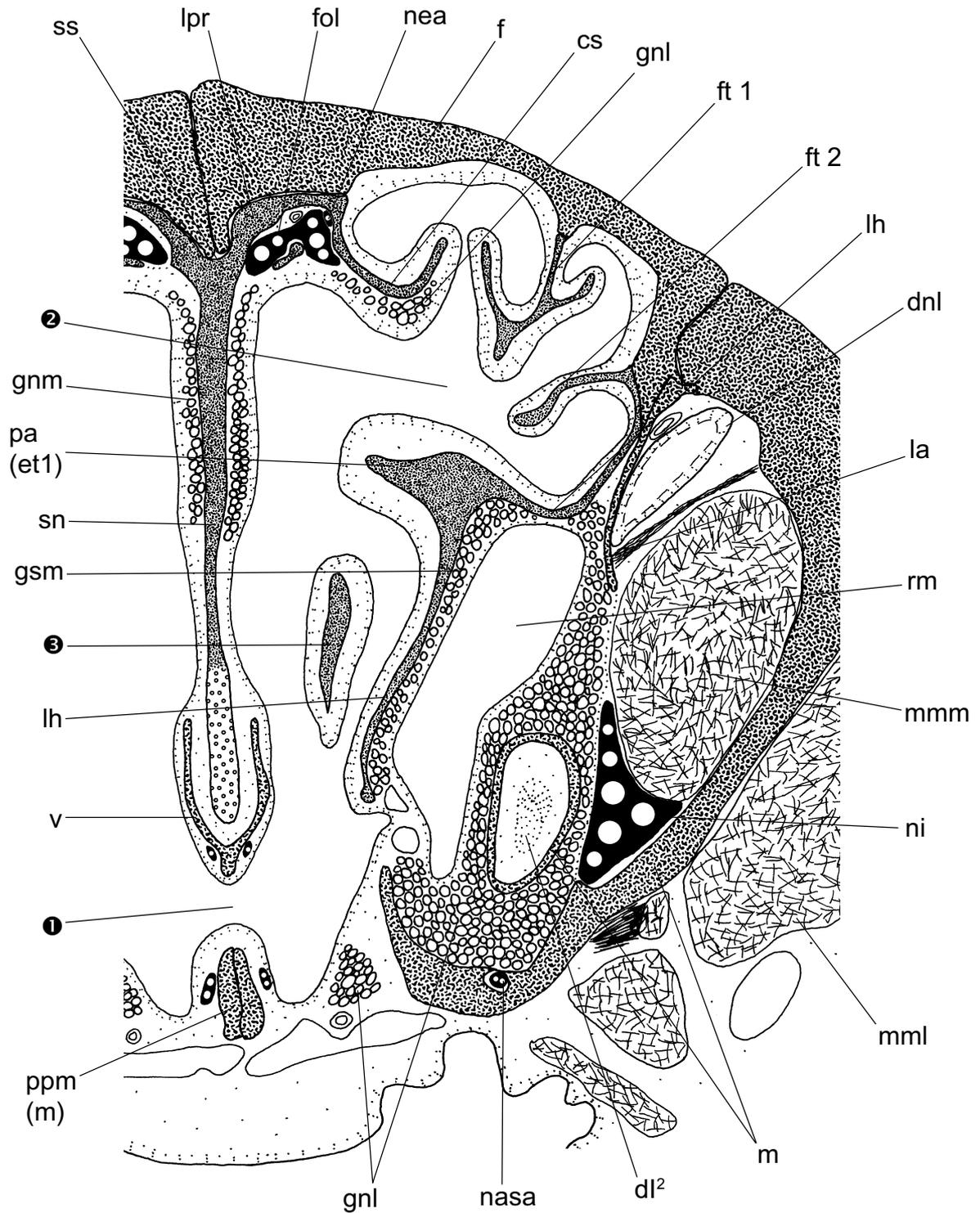


Abb. 50: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 20-1-4

Transversalschnitt durch die Pars lateralis und posterior im Bereich der Communicatio internasalis (❶) bzw. auf Höhe des Hiatus semilunaris (❷). Die Pars posterior des Ethmoturbinale 1 beginnt mit einem Processus anterior (❸). Das Frontoturbinale 1 besitzt zwei Epiturbinalia, die Crista semicircularis rollt sich laterad ein. Der dl^2 endet frei in der Glandula nasi lateralis im Recessus maxillaris.

Maßstab: 1 mm

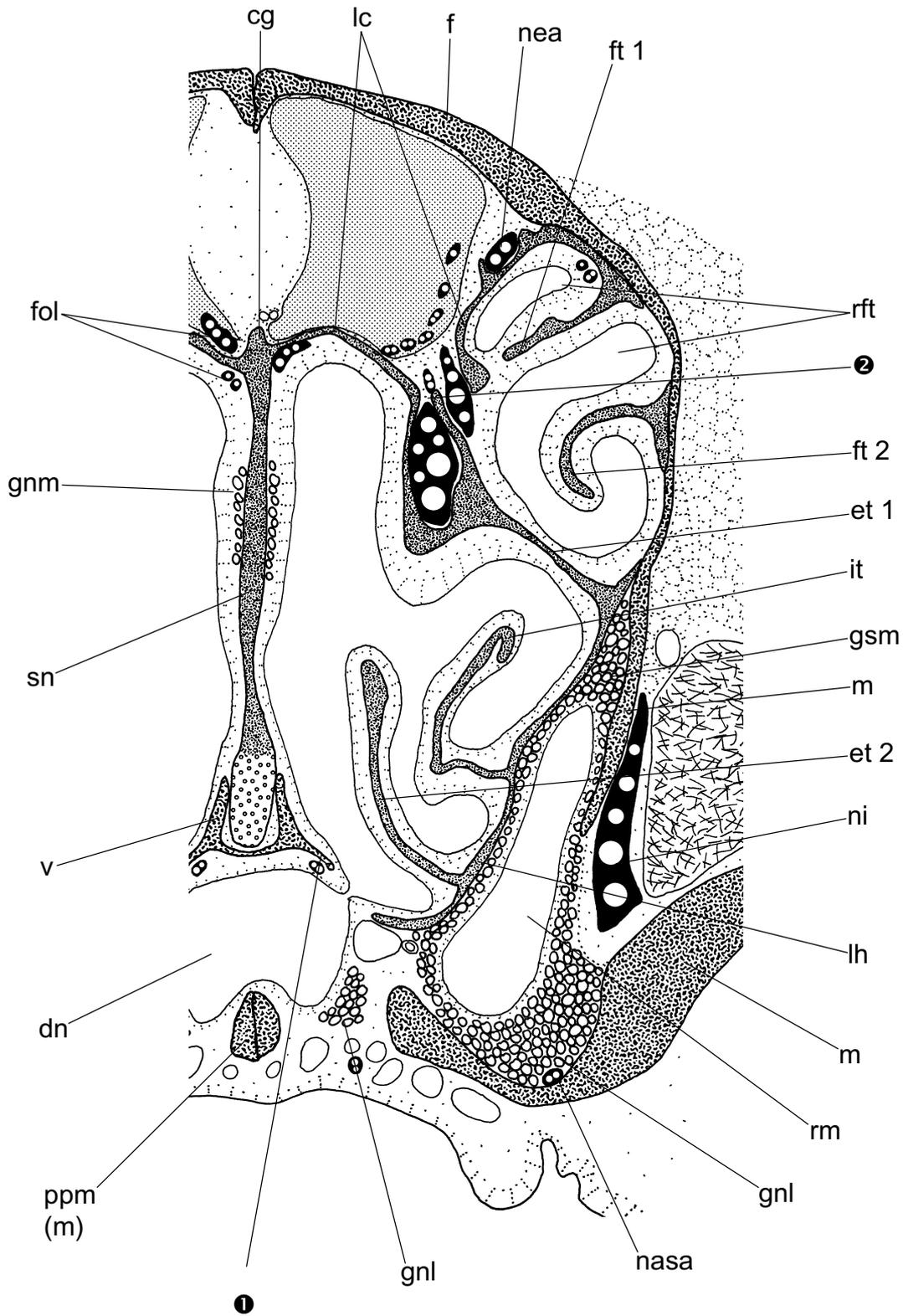


Abb. 51: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL

Schnitt 23-4-3

Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis auf Höhe des Recessus frontoturbinialis und maxillaris. Die Ala des Vomer wächst auf die mediad verbreiterte Lamina horizontalis zu (❶). Der Ansatz des Etmoturbinale 1 an der Lamina cribrosa ist trichterförmig eingezogen (❷). Maßstab: 1 mm

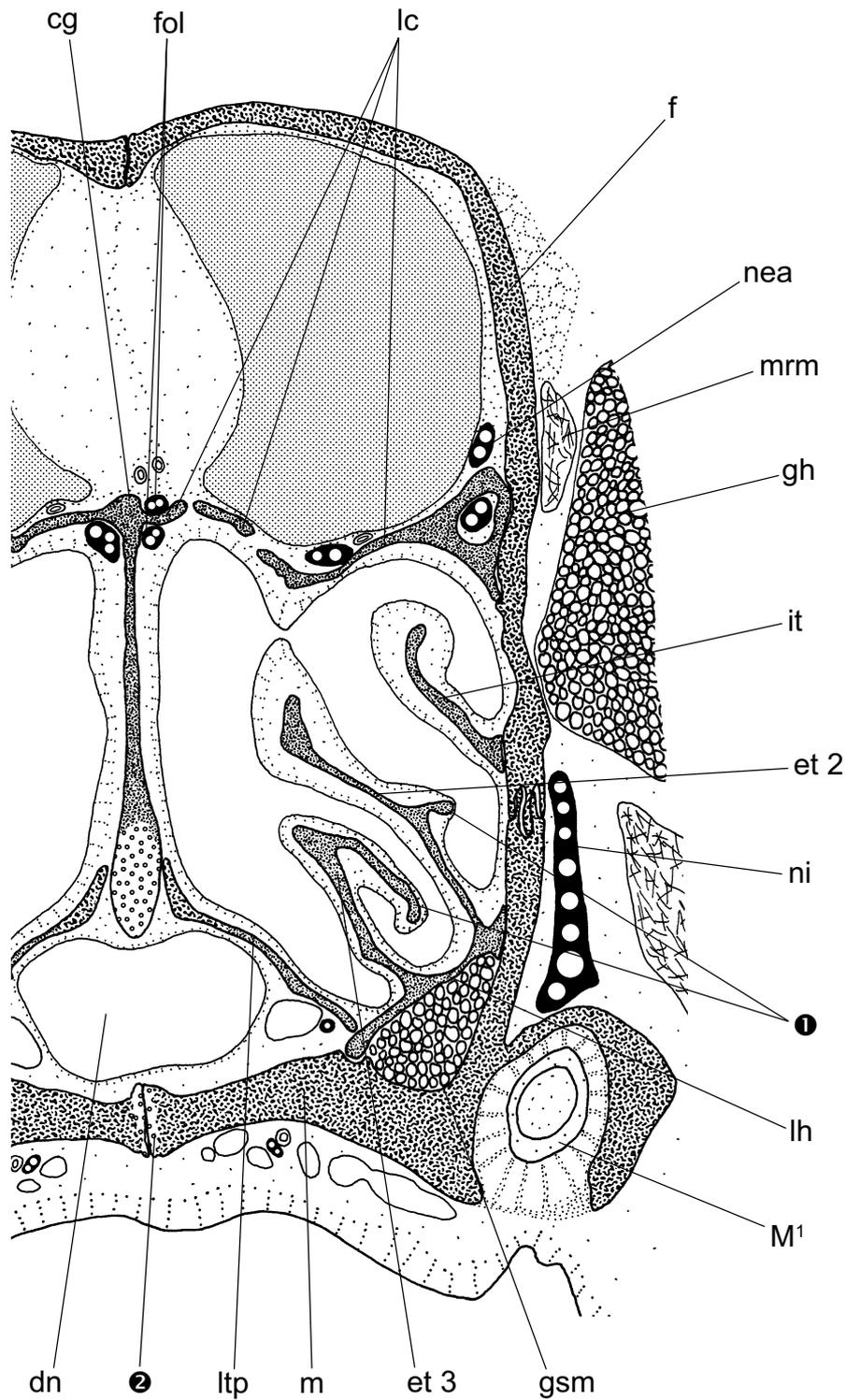


Abb. 52: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 26-1-3

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis im Bereich der Lamina transversalis posterior. Diese fällt steil laterad ab. Die Ethmoturbinalia 2 und 3 besitzen lateral je ein Epiturbinale (①).

② = Sekundärknorpel an der Wachstumsfuge zwischen den Maxillaria

Maßstab: 1 mm

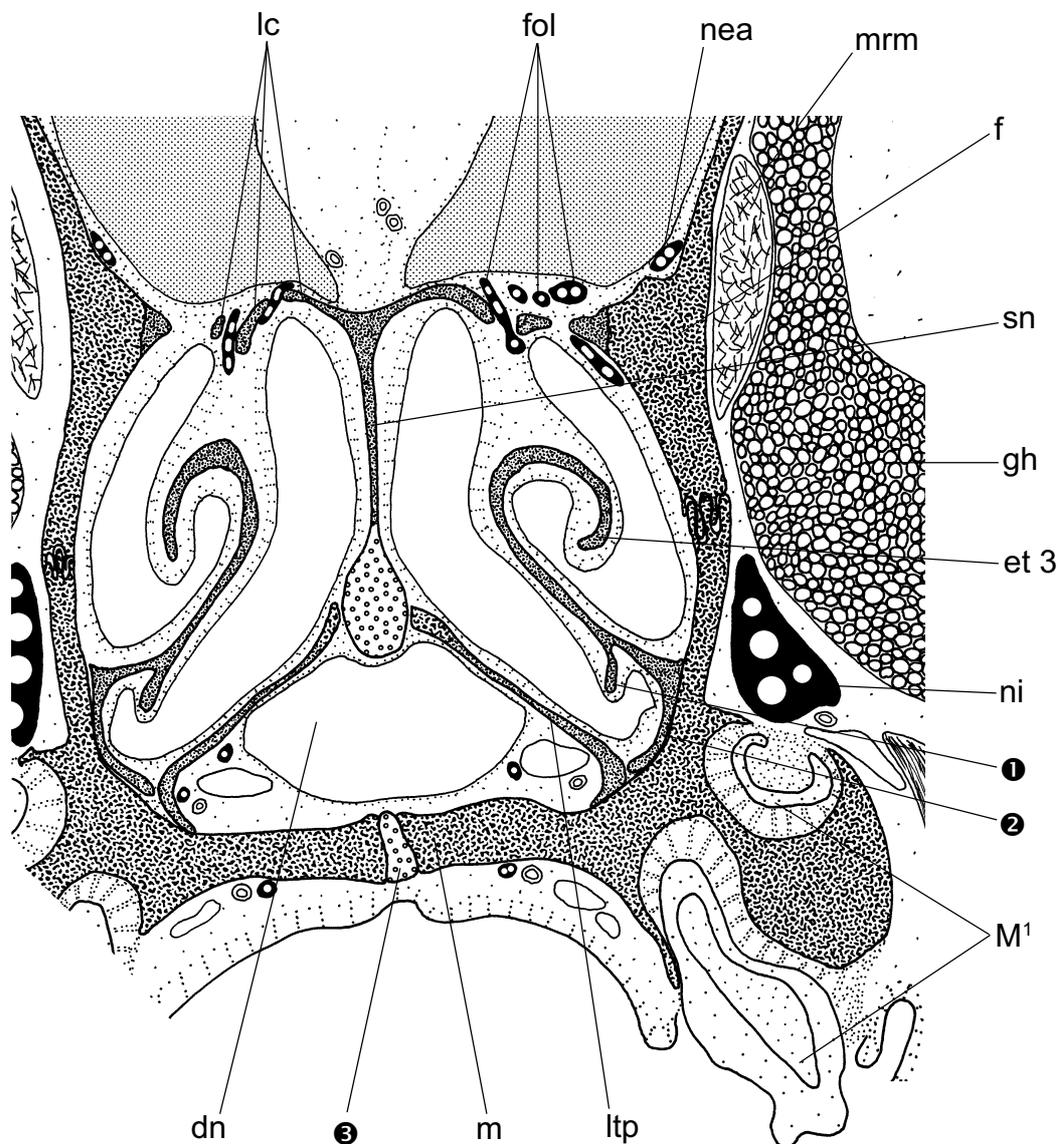


Abb. 53: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 29-1-1

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis auf Höhe der Lamina transversalis posterior. Diese fällt steil laterad ab. Das Ethmoturbinale 3 rollt sich distal stark ein und besitzt ventromedial ein Epiturbinale (❶). Das Septum nasi ist dorsal in die Lamina cribrosa eingesenkt und bis auf ein ventrales Drittel verknöchert. Vom Paries nasi bleibt nur eine ossifizierte Verbindung zwischen Ethmoturbinale 3 und der Lamina transversalis posterior bestehen (❷).
❸ = Sekundärknorpel an der Wachstumsfuge zwischen den Maxillaria
Maßstab: 1 mm

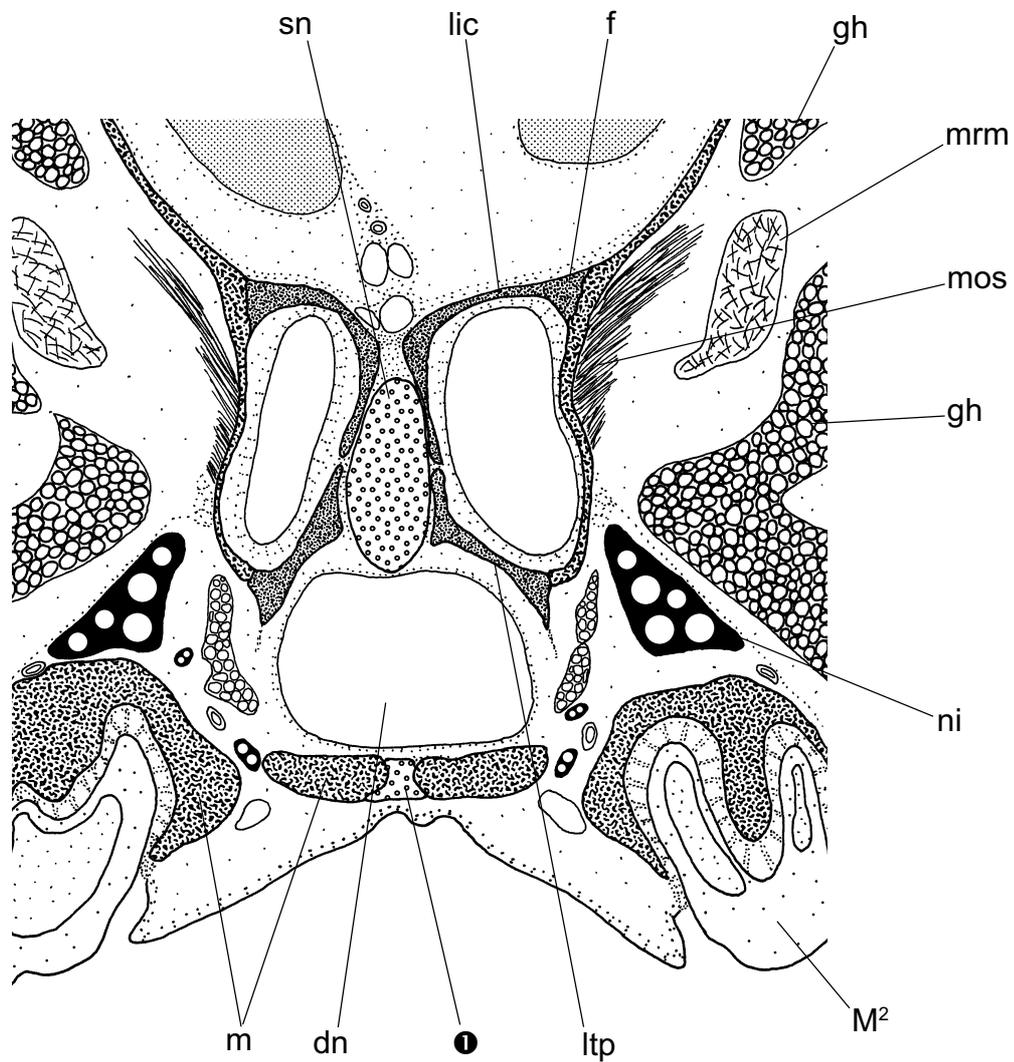
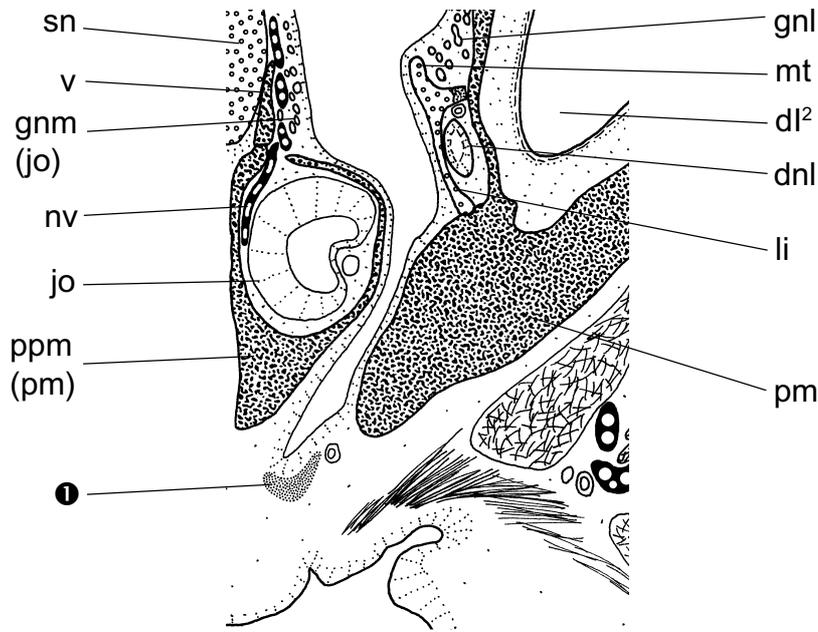


Abb. 54: *Peromyscus maniculatus*, Stadium 4, 65 mm SSL, 25 mm KL
Schnitt 33-2-2

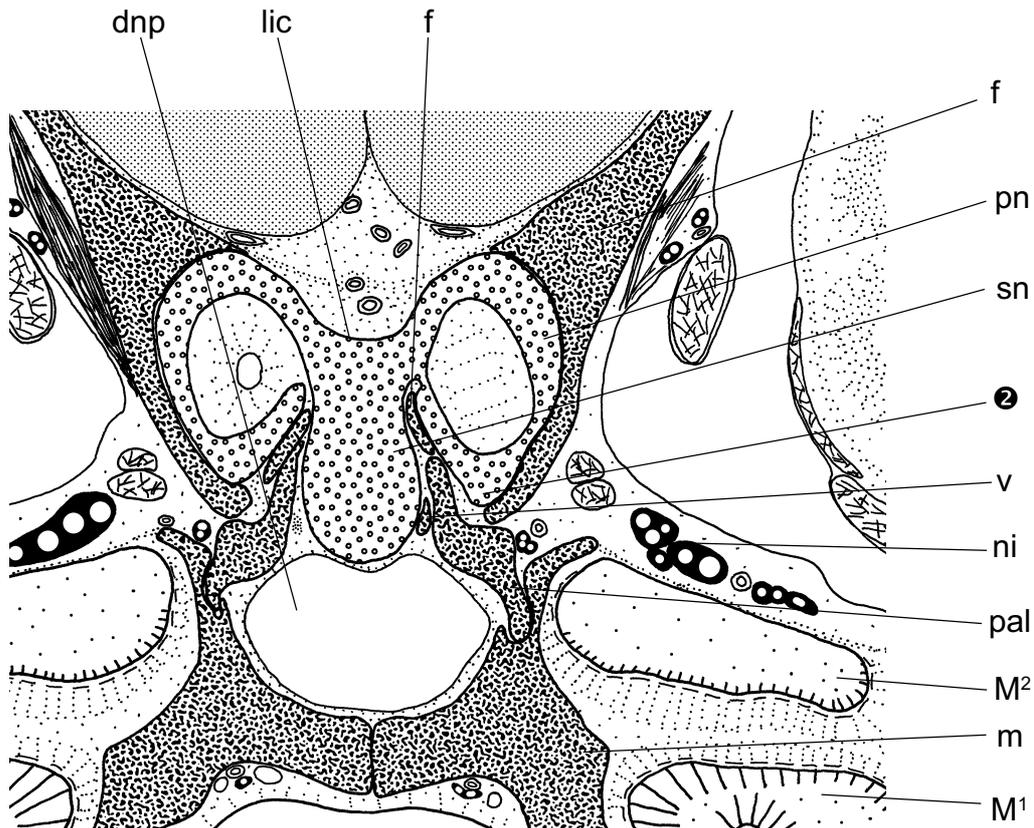
Transversalschnitt durch die Cupula nasi posterior, die teilweise ossifiziert bzw. durch das Frontale ersetzt wird. Am Frontale entspringt der Musculus obliquus superior. Das Septum nasi ist hier noch knorpelig. Der Musculus rectus medialis teilt die Glandula harderiana.

● = Sekundärknorpel an der Wachstumsfuge zwischen den Maxillaria

Maßstab: 1 mm



a) 18-4-4

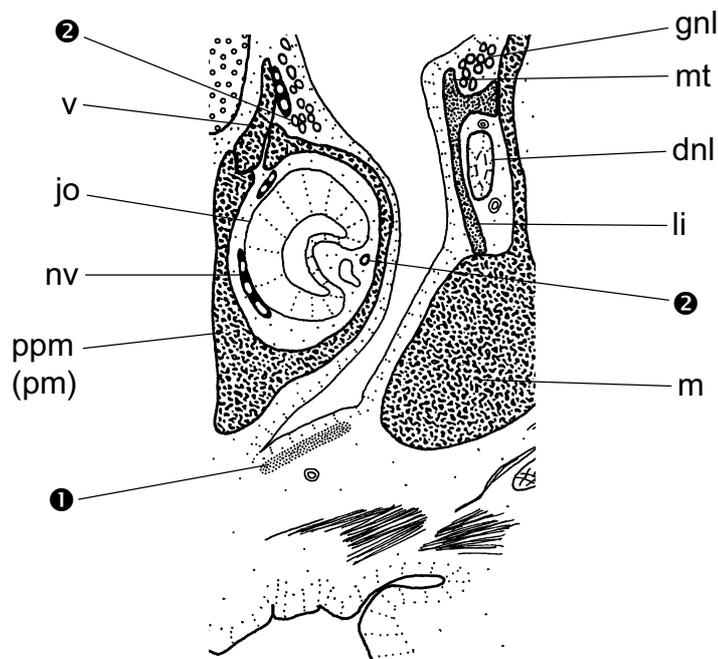


b) 42-3-1

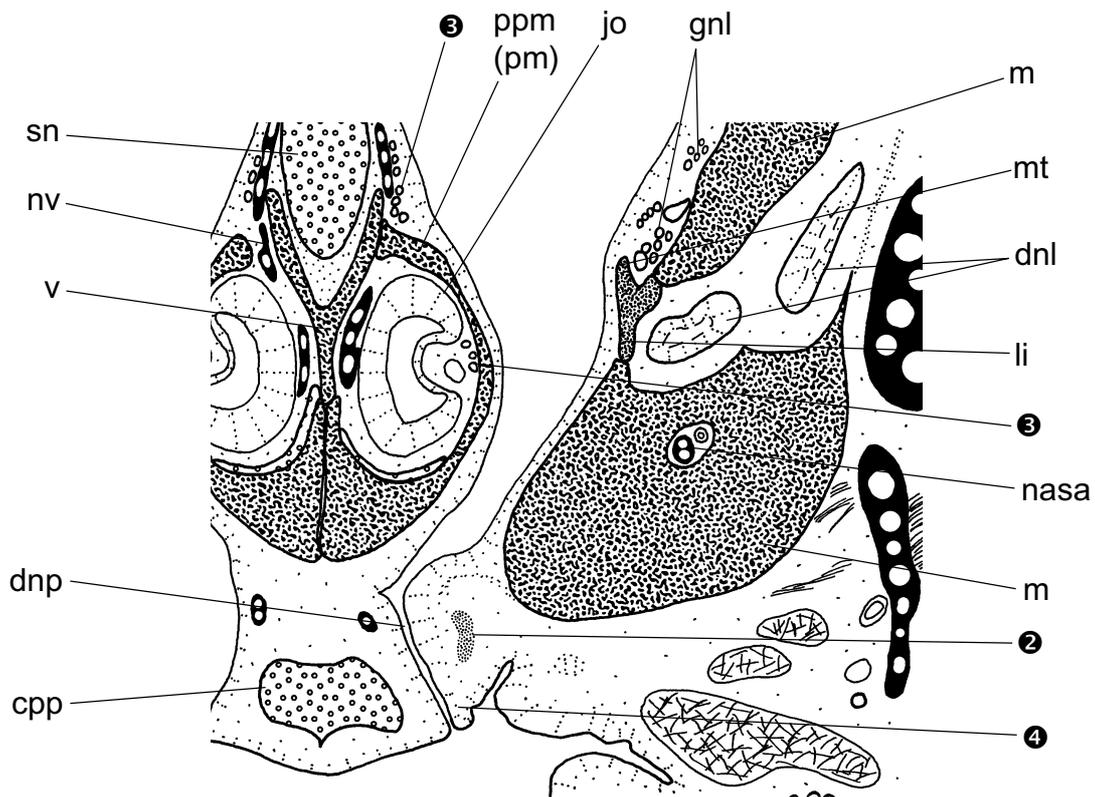
Abb. 55 a-b: *Sigmodon hispidus*, Stadium 3, 36 mm SSL, 19 mm KL
Schnitte 18-4-4, 42-3-1

Detailabbildung des Nasenbodens rostral des Ductus nasopalatinus und Transversalschnitt durch die Cupula nasi posterior. ❶ = Anlage eines Stützknorpels für die untere Legal'sche Furche zwischen Ductus vomeronasalis und Ductus nasopalatinus, ❷ = ventrale Crista an der Cupula nasi posterior

Maßstab: 1 mm



a) 24-2-1



b) 28-2-2

Abb. 56 a-b: *Sigmodon hispidus*, Stadium 4, 42 mm SSL, 21 mm KL
Schnitte 24-2-1, 28-2-2

Detailabbildungen. Transversalschnitte rostral sowie auf Höhe des Ductus nasopalatinus.

❶ = Anlage eines Stützknorpels für die untere Legal'sche Furche zwischen Ductus vomeronasalis und Ductus nasopalatinus, ❷ = Anlage eines Stützknorpels lateral des Ductus nasopalatinus

❸ = paraseptale Drüseneinheiten, die in das Jacobsonsche Organ münden, ❹ = laterale Verschluß-

falte

Maßstab: 1 mm

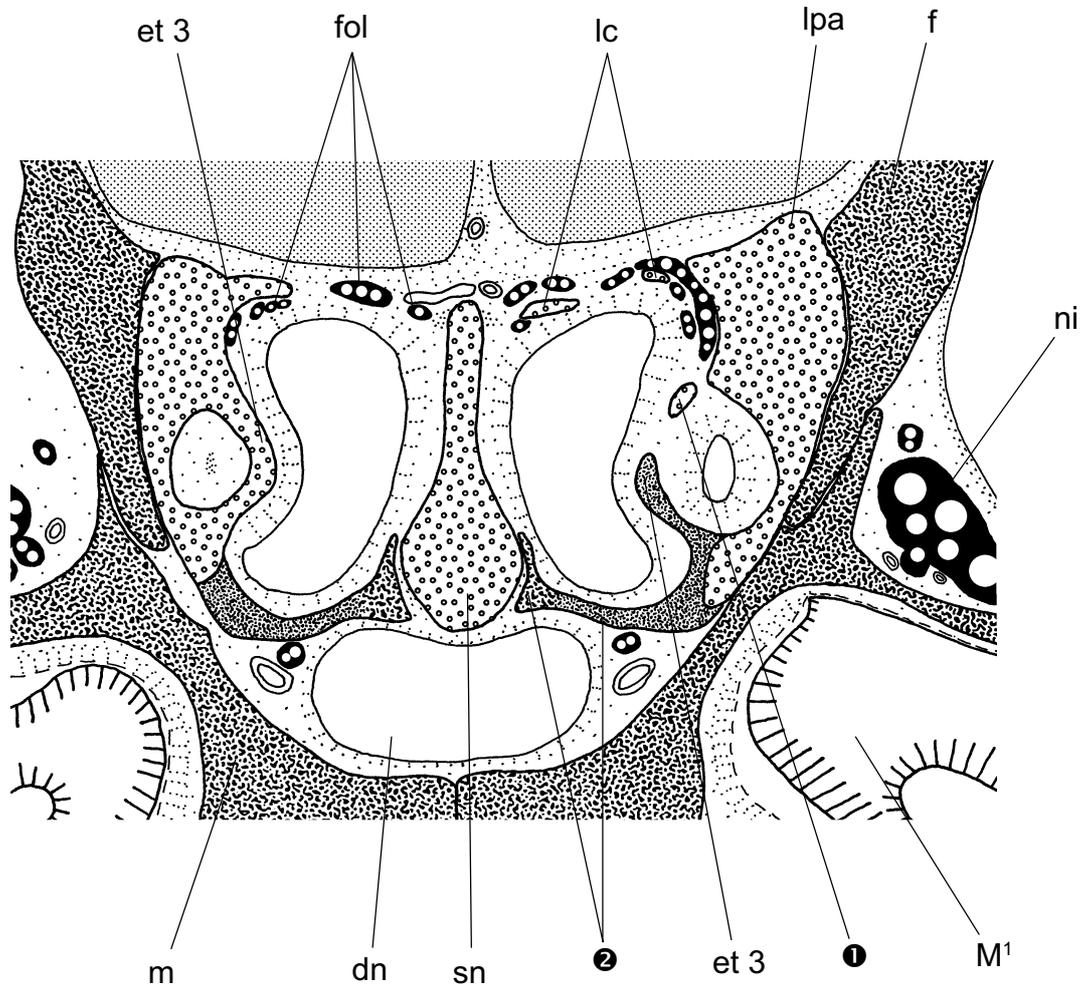


Abb. 57: *Sigmodon hispidus*, Stadium 4, 42 mm SSL, 21 mm KL

Schnitt 49-2-1

Transversalschnitt durch die Pars posterior der Regio ethmoidalis auf Höhe des Ethmoturbinale 3. Dieses ist rostral bereits ossifiziert und besitzt einen dorsalen Processus anterior (❶). Vomer und verknöcherte Lamina transversalis posterior bilden zusammen einen Mischknochen (❷).

Maßstab: 1 mm

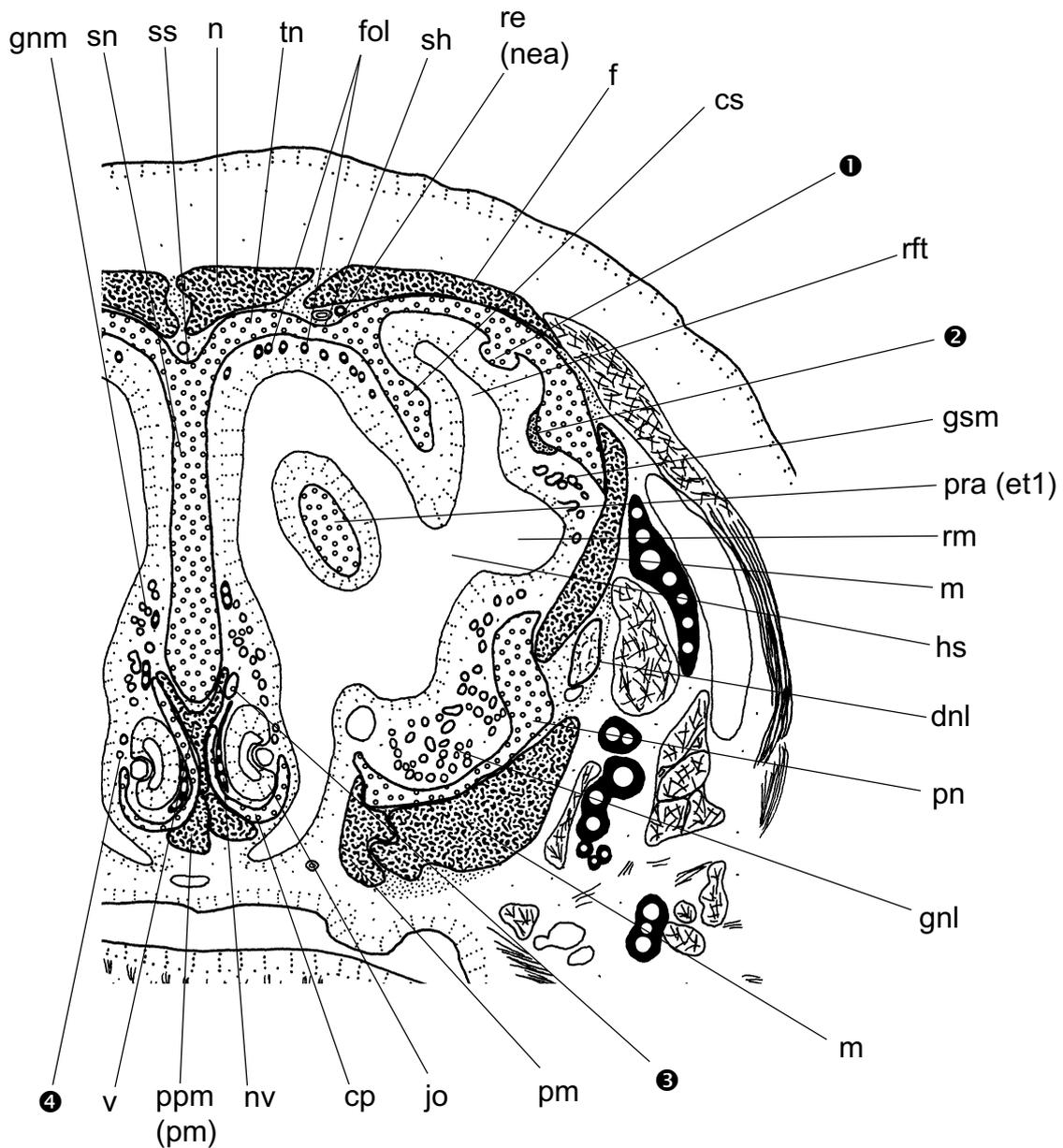


Abb. 58: *Akodon longipilis*, Stadium 2, 25 mm SSL, 16,5 mm KL
Schnitt 19-1-1

Transversalschnitt durch die Pars lateralis im Bereich des rostralen Recessus frontoturbinalis. Hier befindet sich ein drittes Frontoturbinale (❶), das vor dem Frontoturbinale 1 liegt.

❷ = distal ossifizierte rostrolaterale Verlängerung der Lamina horizontalis

❸ = dorsaler Rest der medialen Lamelle der Cartilago paraseptalis

❹ = paraseptale Drüseneinheit, die in das Jacobsonsche Organ mündet

Maßstab: 1 mm

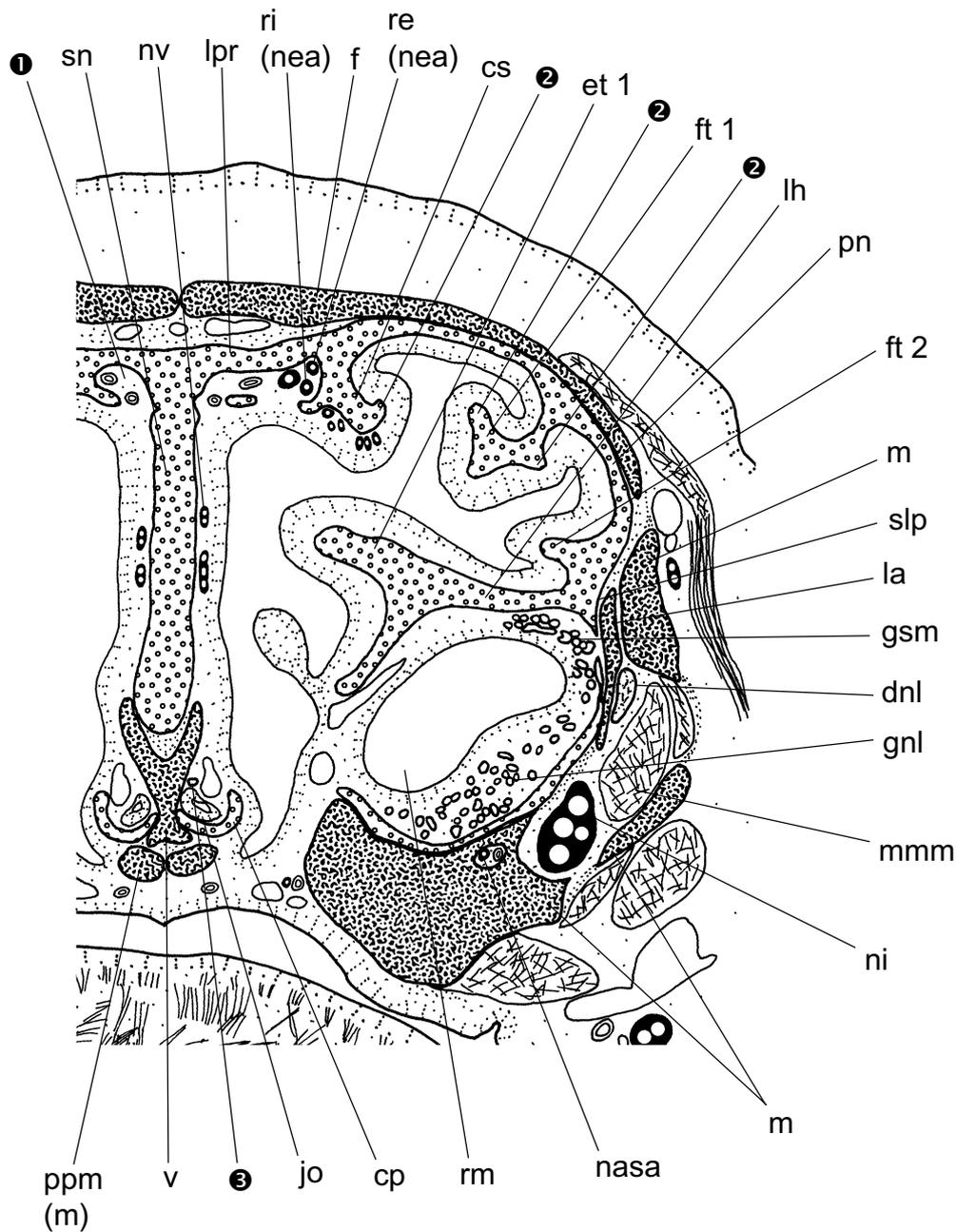


Abb. 59: *Akodon longipilis*, Stadium 2, 25 mm SSL, 16,5 mm KL
Schnitt 21-2-3

Transversalschnitt durch die Pars lateralis auf Höhe von Frontoturbinale 1 und 2. Unter dem Limbus praecribrosus verläuft ein Sulcus, in dem sich der Ast der Arteria cerebri anterior aufzweigt (❶).

❷ = Epiriturbinalia

❸ = paraseptale Drüseneinheit, die in das Jacobsonsche Organ mündet

Maßstab: 1 mm

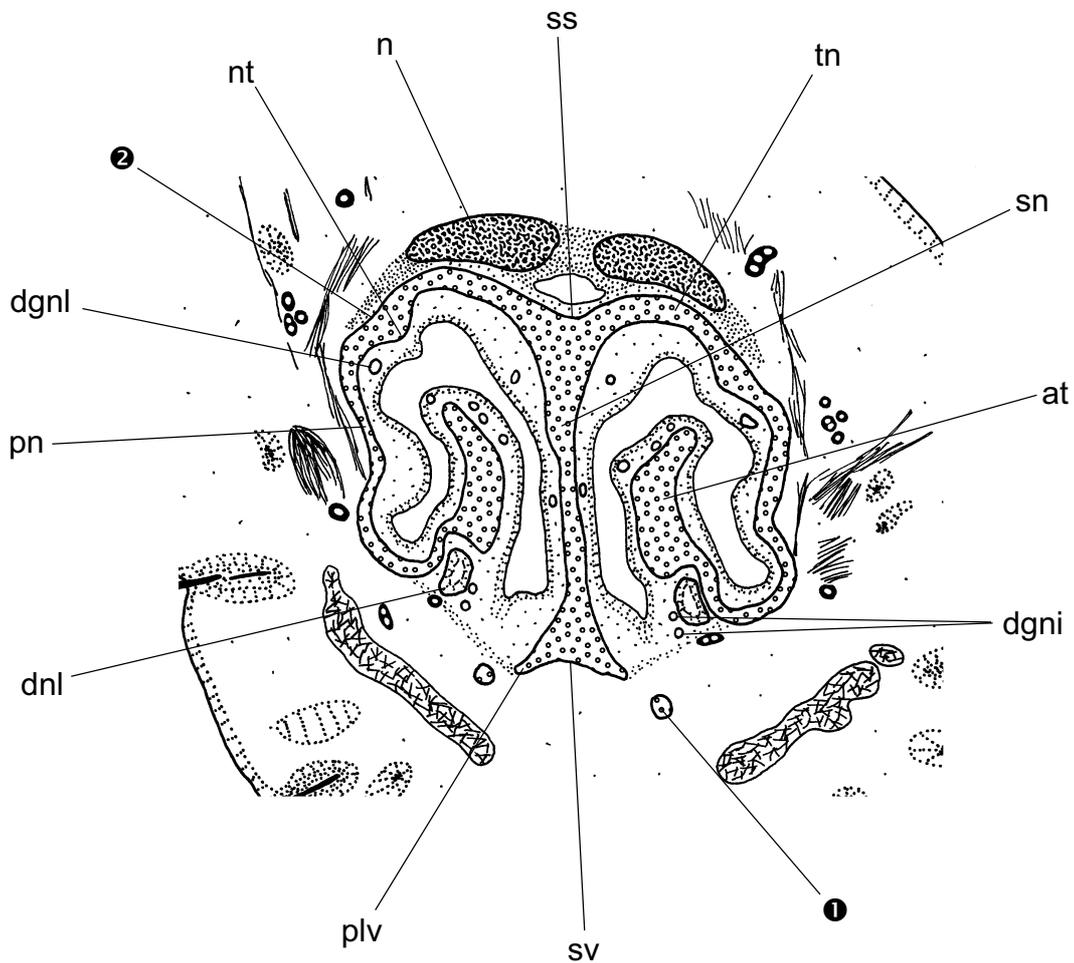


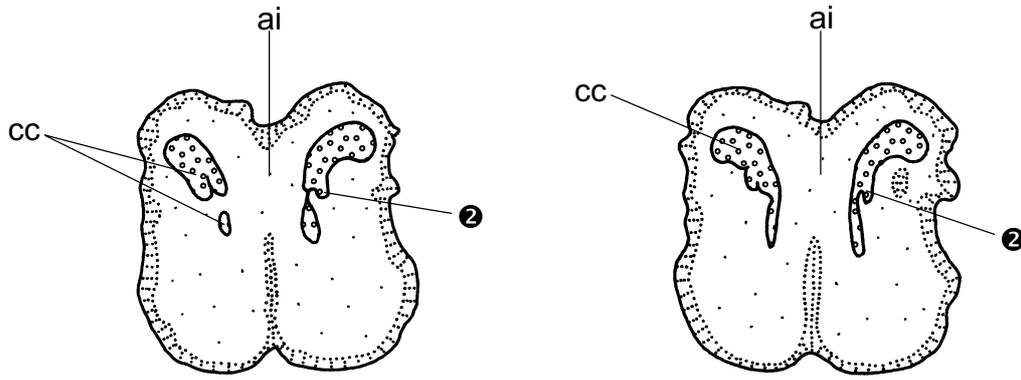
Abb. 60: *Phyllotis spec.*, 26 mm SSL, 16 mm KL

Schnitt 4-5-5

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus posterior ventralis des Processus alaris superior (❶).

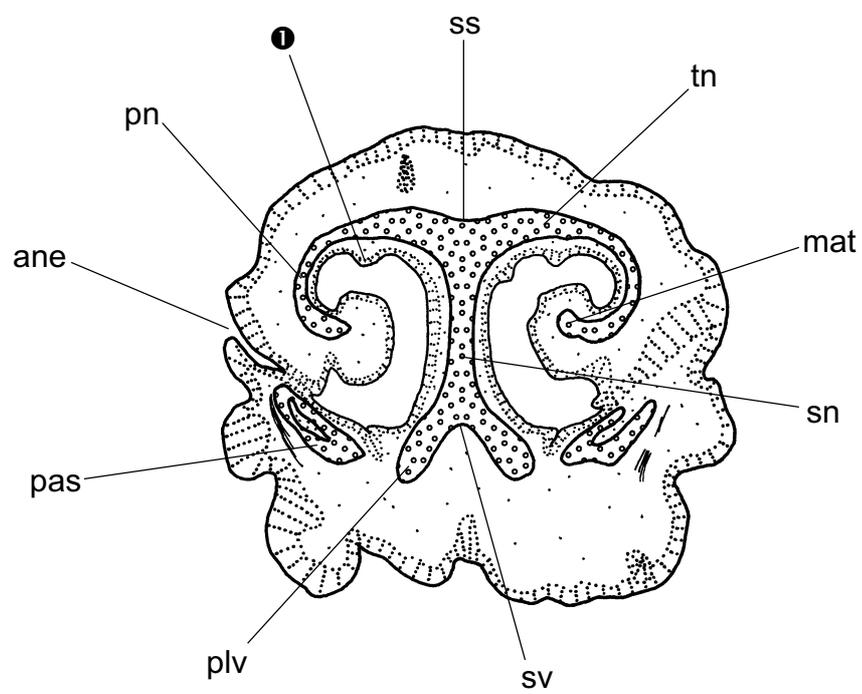
❷ = Sulcus am Ansatz des Nasoturbinale

Maßstab: 1 mm



a) 1-3-1

b) 1-3-2



c) 2-6-5



Abb. 61 a-c: *Rhipidomys* spec., 29 mm SSL, 16,5 mm KL
 Schnitte 1-3-1, 1-3-2, 2-6-5
 Transversalschnitte durch die Cupula nasi anterior im Bereich der Cartilago cupularis und am Hinterende der Nasenöffnung.
 ❶ = rostrale Schleimhautfalte
 ❷ = Processus an der medialen Lamelle der Cupula nasi anterior
 Maßstab: 1 mm

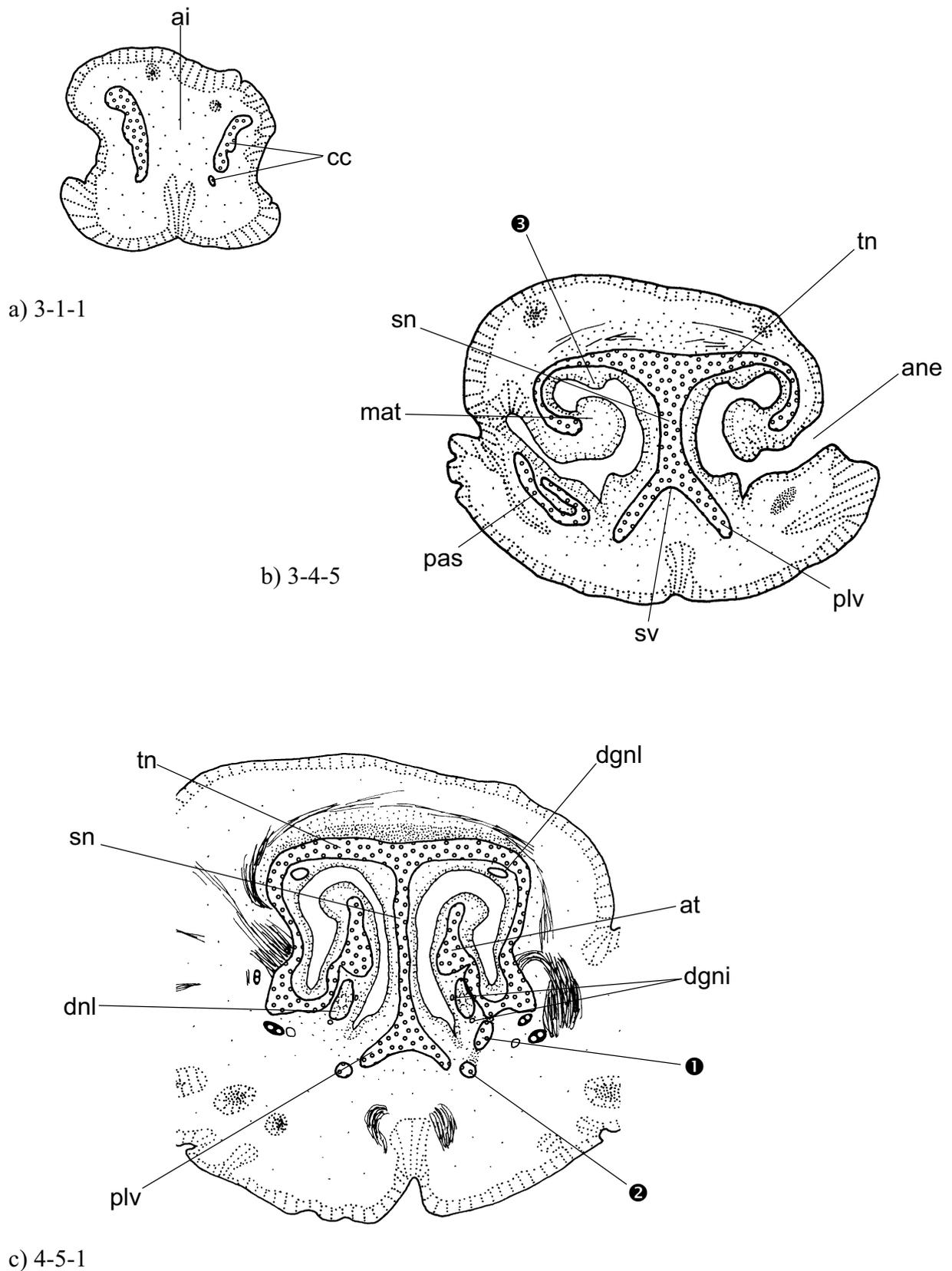


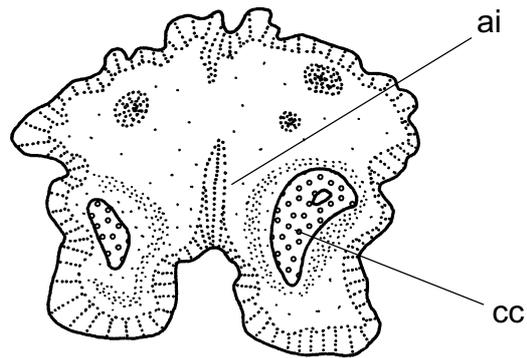
Abb. 62 a-c: *Auliscomys micropus*, 26 mm SSL, 17 mm KL

Schnitte 3-1-1, 3-4-5, 4-5-1

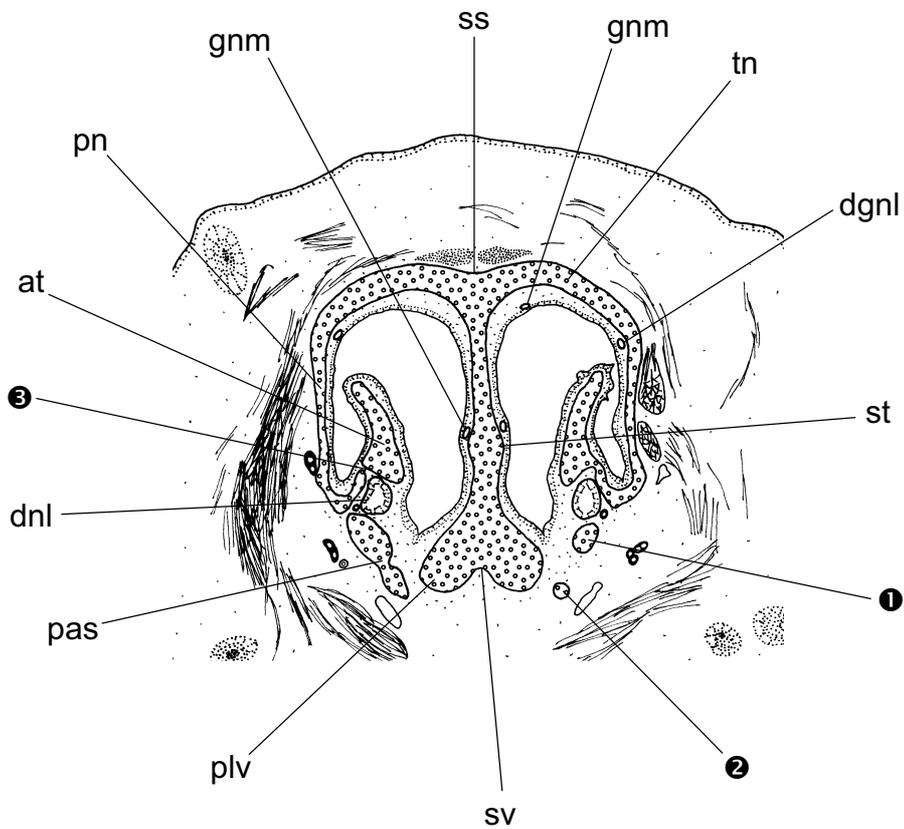
Transversalschnitte durch die Pars anterior. Der Processus alaris superior besitzt einen dorsalen (❶) und einen ventralen (❷) Processus posterior.

❸ = rostrale Schleimhautfalte

Maßstab: 1 mm



a) 2-1-3



b) 7-2-4

Abb. 63 a-b: *Cricetus cricetus*, 42 mm SSL, 20 mm KL

Schnitte 2-1-3, 7-2-4

Transversalschnitte durch die Pars anterior der Regio ethmoidalis. Der Processus alaris superior besitzt einen dorsalen (❶) und einen ventralen (❷) Processus posterior.

❸ = Fissur zwischen Atrioturbinale und Paries nasi

Maßstab: 1 mm

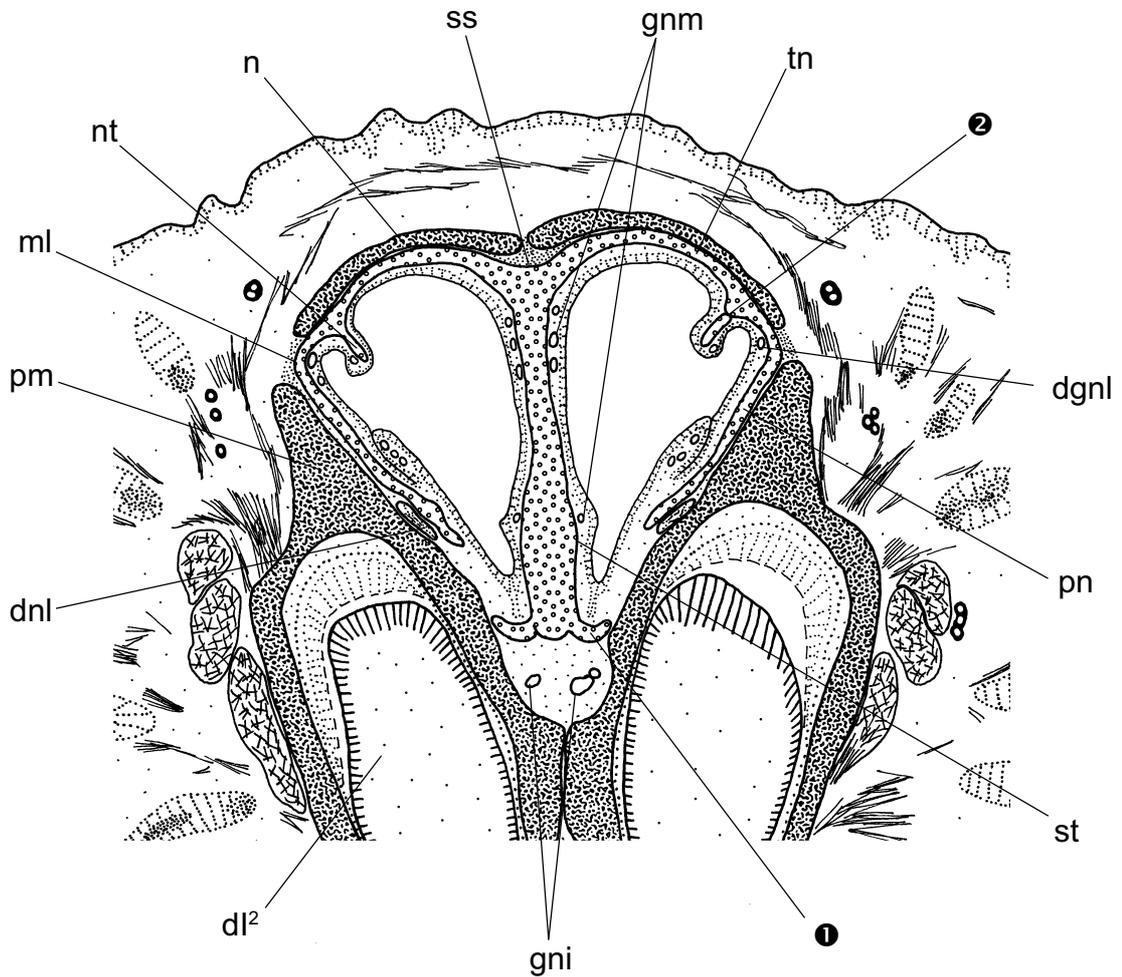


Abb. 64: *Mesocricetus auratus*, Stadium 2, 29 mm SSL, 15 mm KL

Schnitt 5-2-4

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus posterior der Lamina transversalis anterior (❶).

❷ = Fissur zwischen Nasoturbinale und Paries nasi

Maßstab: 1 mm

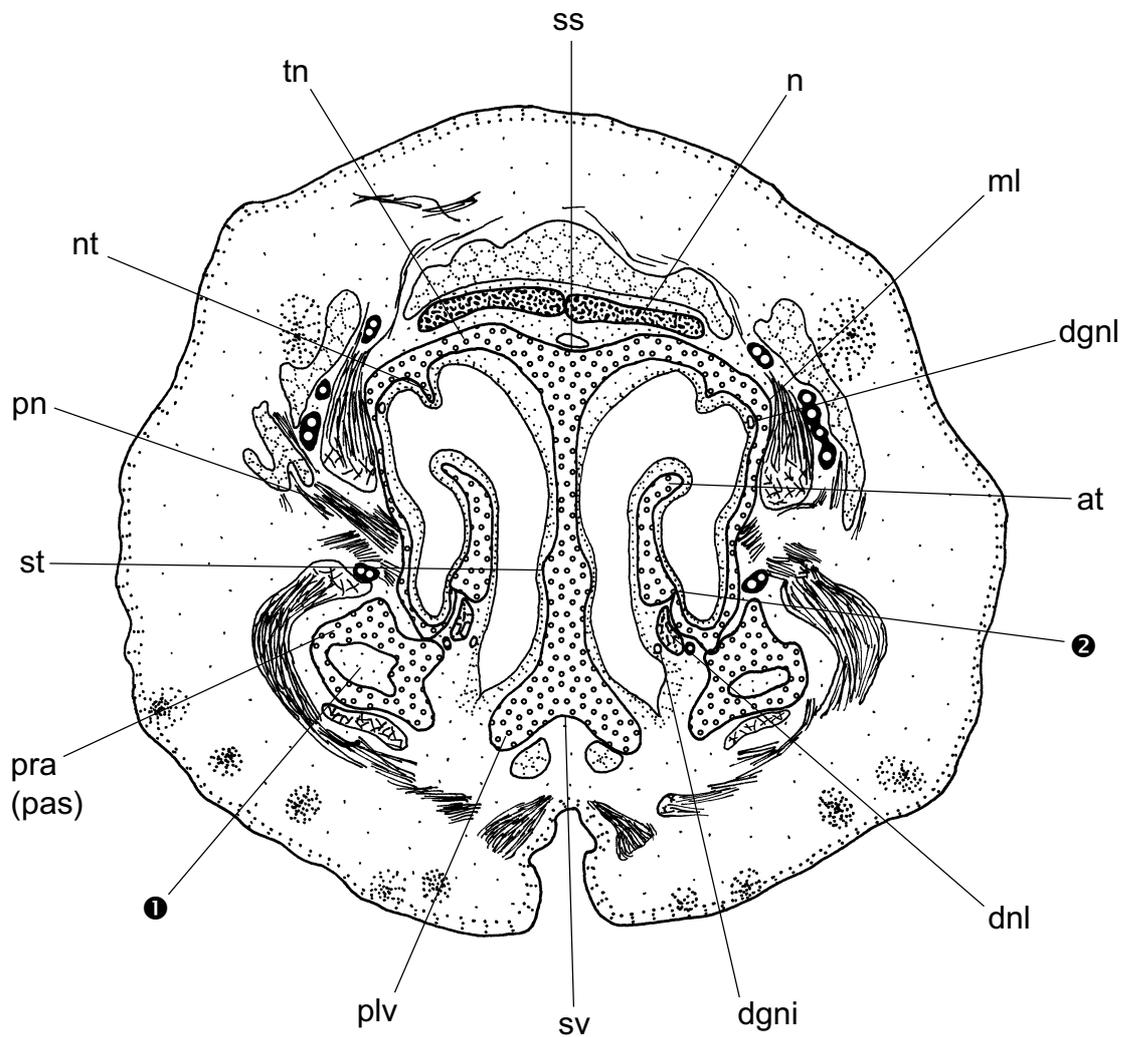


Abb. 65: *Mesocricetus auratus*, Stadium 6, 72 mm KRL, 28 mm KL

Schnitt 6-1-2

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus lateralis anterior. Dessen Processus anterior ist rostral prominent ausgehöhlt (❶). Zwischen Atrioturbinale und Paries nasi tritt eine Fissur auf (❷).

Maßstab: 1 mm

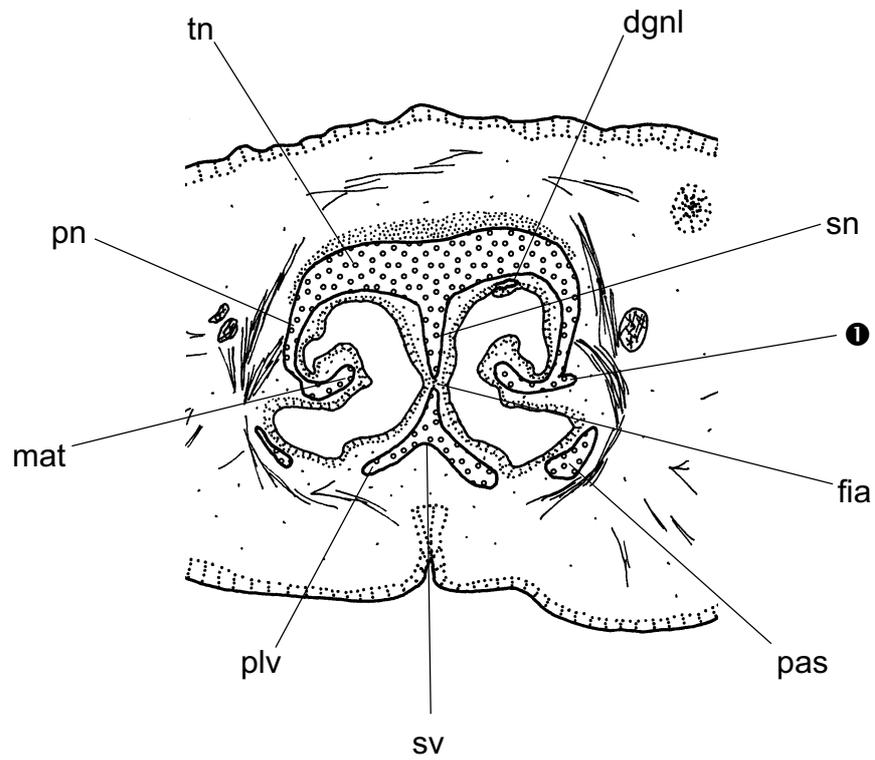
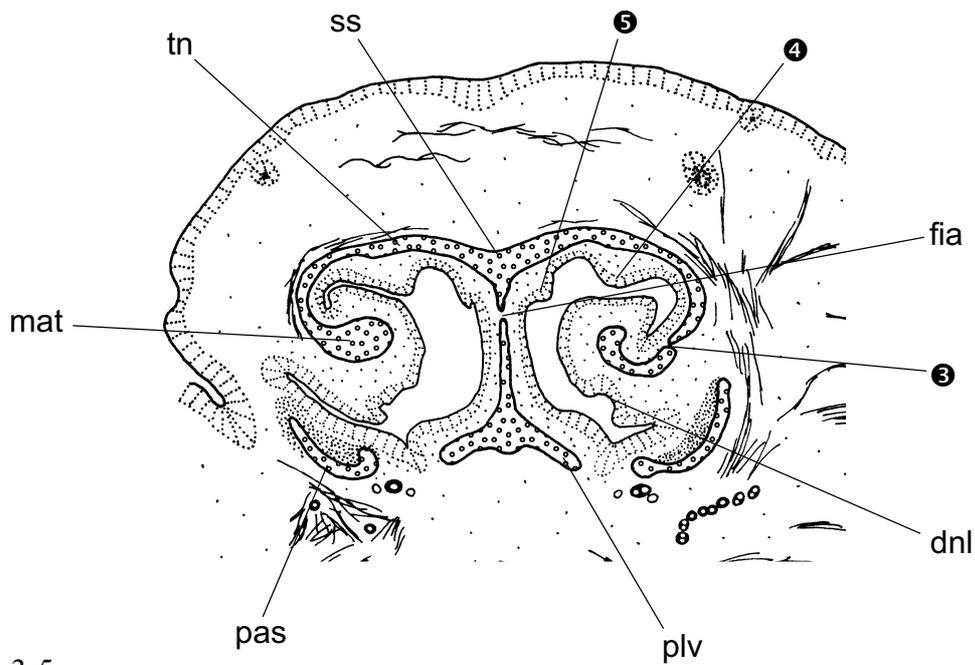


Abb. 66: *Phodopus sungorus*, 25 mm SSL, 11,5 mm KL

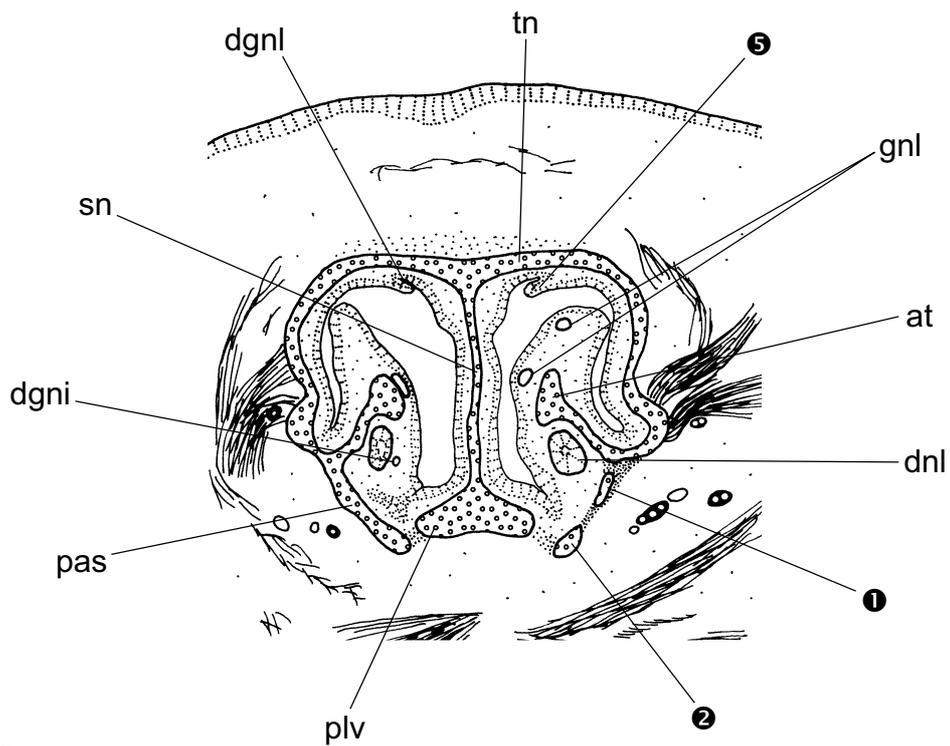
Schnitt 2-2-6

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe der Fenestra internasalis anterior. Die Ala des Processus alaris superior ist sehr kurz. Die Radix des Processus alaris superior als Crista am Paries nasi nach vorne verlängert (●).

Maßstab: 1 mm



a) 2-3-5



b) 3-2-3

Abb. 67 a-b: *Lemmus lemmus*, 30 mm SSL, 14 mm KL

Schnitte 2-3-5, 3-2-3

Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe der Fenestra internasalis anterior und des Processus alaris superior. Dieser besitzt einen dorsalen (①) und einen ventralen (②) Processus posterior.

③ = Fissur im Parietis nasi, ④ = vordere Schleimhautfalte, ⑤ = hintere Schleimhautfalte

Maßstab: 0,5 mm

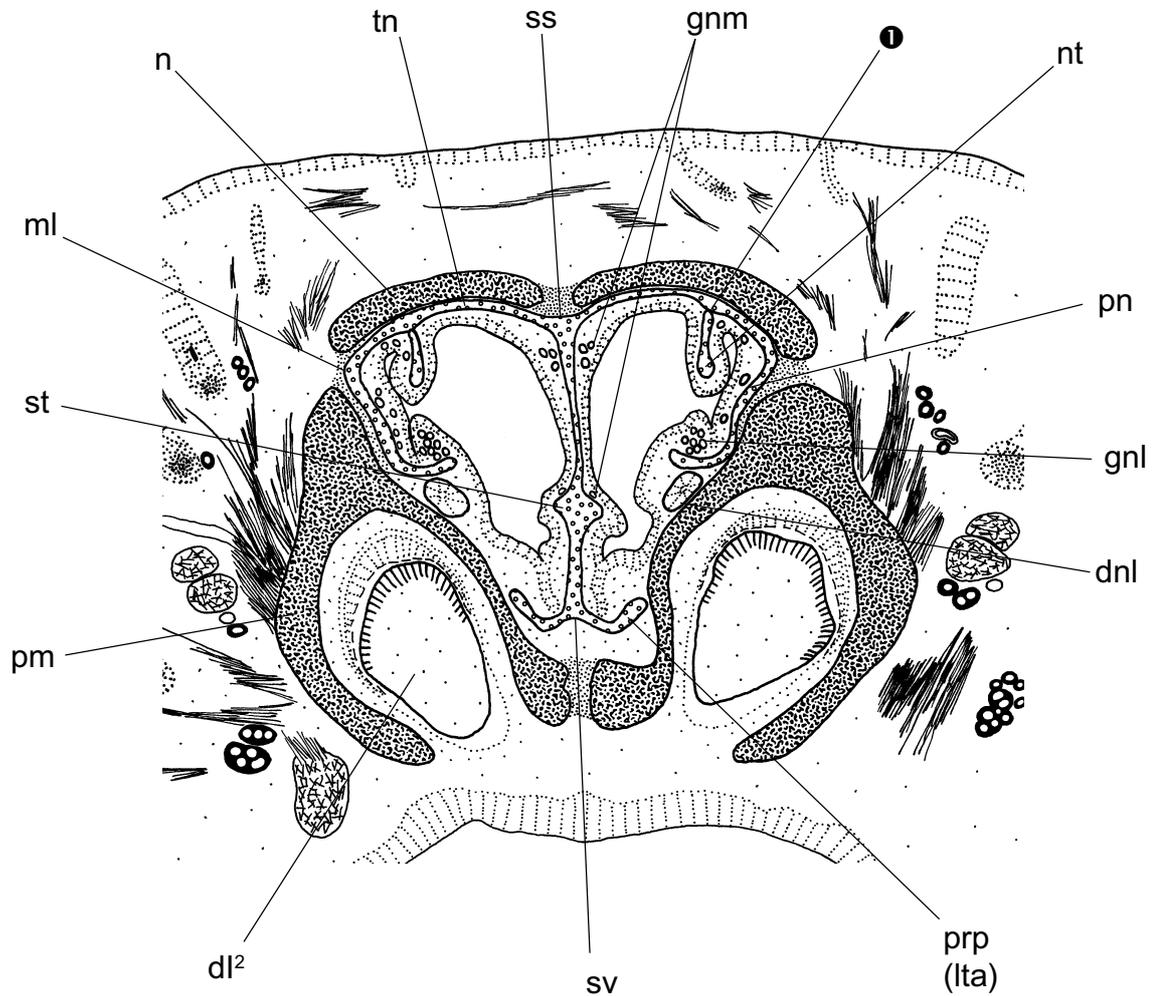


Abb. 68: *Lemmus lemmus*, 30 mm SSL, 14 mm KL

Schnitt 5-4-3

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe der Incisura atriomaxilloturbinalis. Zwischen Nasoturbinale und Paries nasi existiert eine Fissur (●).

Maßstab: 1 mm

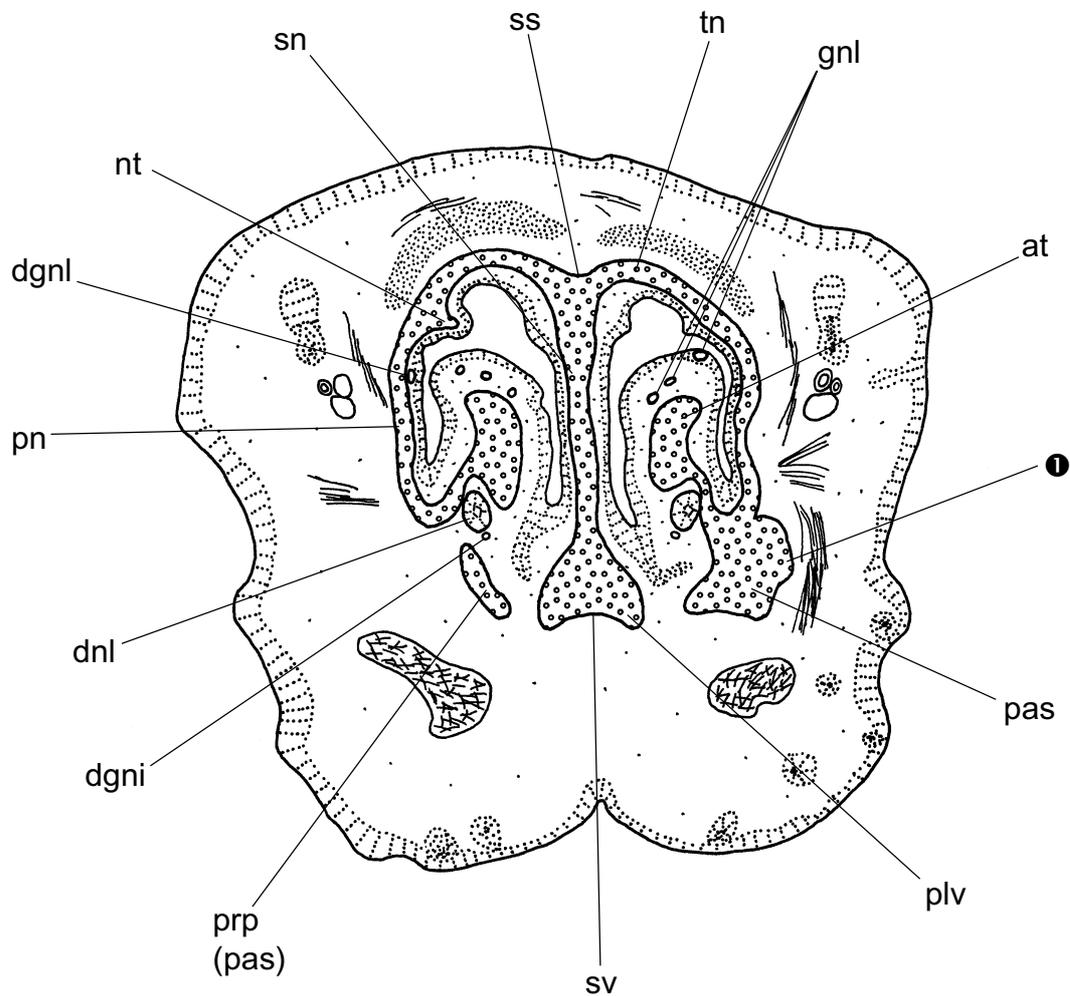
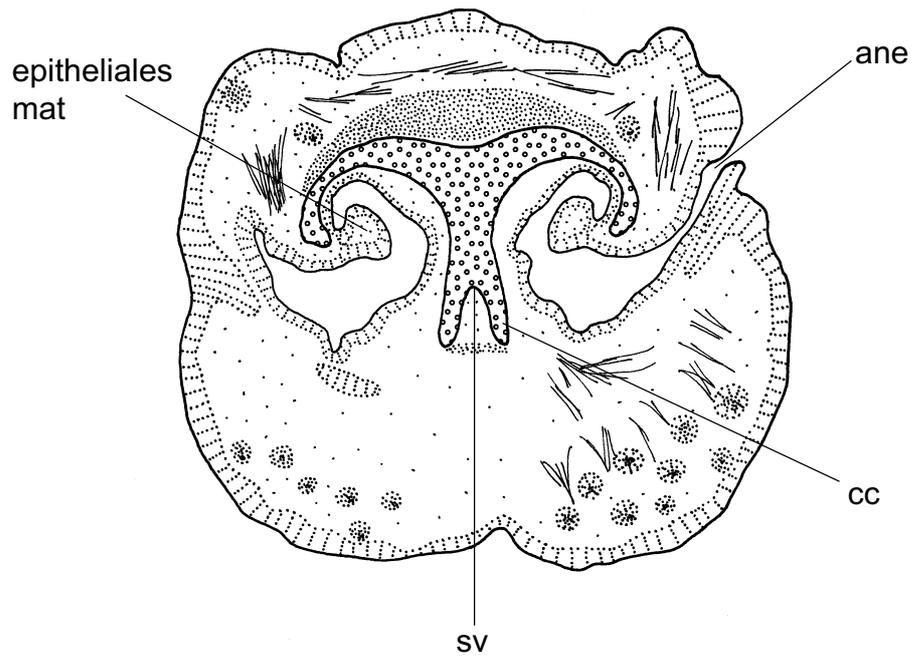


Abb. 69: *Microtus californicus*, 20 mm SSL, ca. 10,5 KL

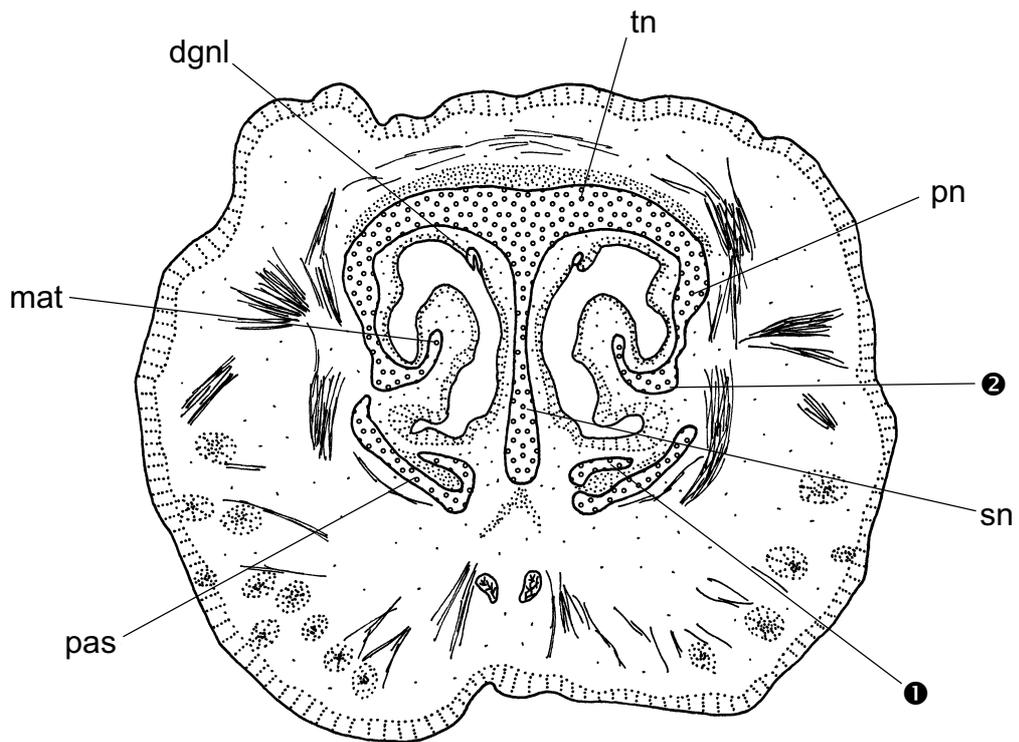
Schnitt 2-2-6

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus alaris superior, der im Bereich der Radix eine prominente Crista lateralis besitzt (❶).

Maßstab: 1 mm



a) 1-3-4



b) 2-2-1



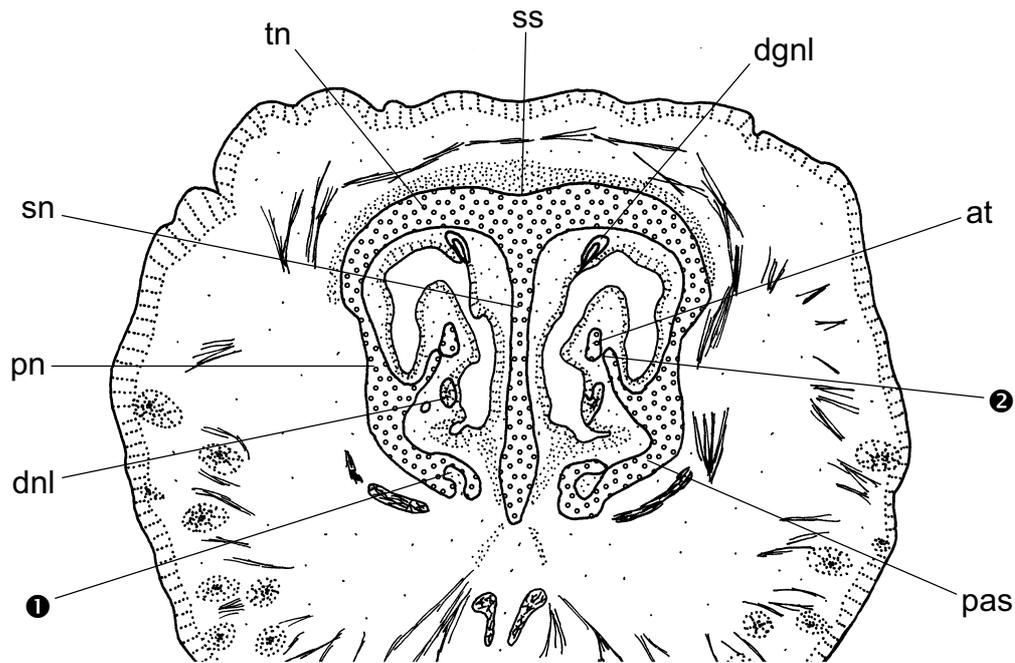
Abb. 70 a-b: *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitte 1-3-4, 2-2-1

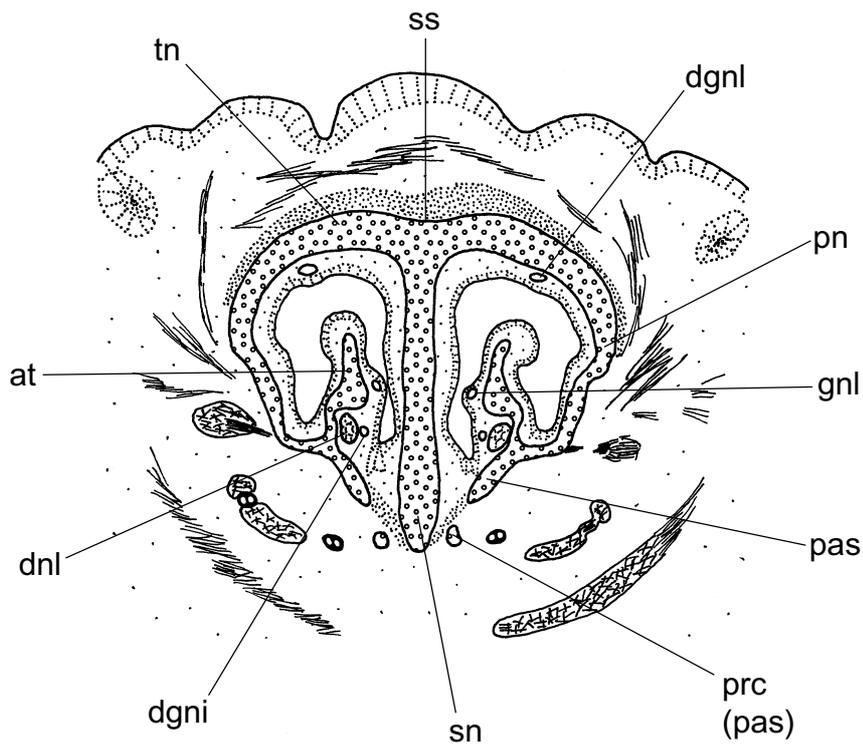
Transversalschnitte durch die Pars anterior im Bereich der Apertura nasi externa bzw. etwas caudal von dieser. Der Processus lateralis ventralis fehlt. Der Processus alaris superior weist eine eigentümliche dorsale Lamelle auf (❶).

❷ = rostrale Verlängerung der Radix processus alaris superior

Maßstab: 1 mm



a) 2-2-5



b) 2-4-2

Abb. 71 a-b: *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitte 2-2-5, 2-4-2

Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe der Radix des Processus alaris superior. Der Processus lateralis ventralis fehlt. Der Processus anterior des Processus alaris superior wird medial von einem Kanal, der rostral unter der dorsalen Lamelle beginnt, perforiert (❶).

❷ = Fissur zwischen Margino- und Atrioturbinale

Maßstab: 1 mm

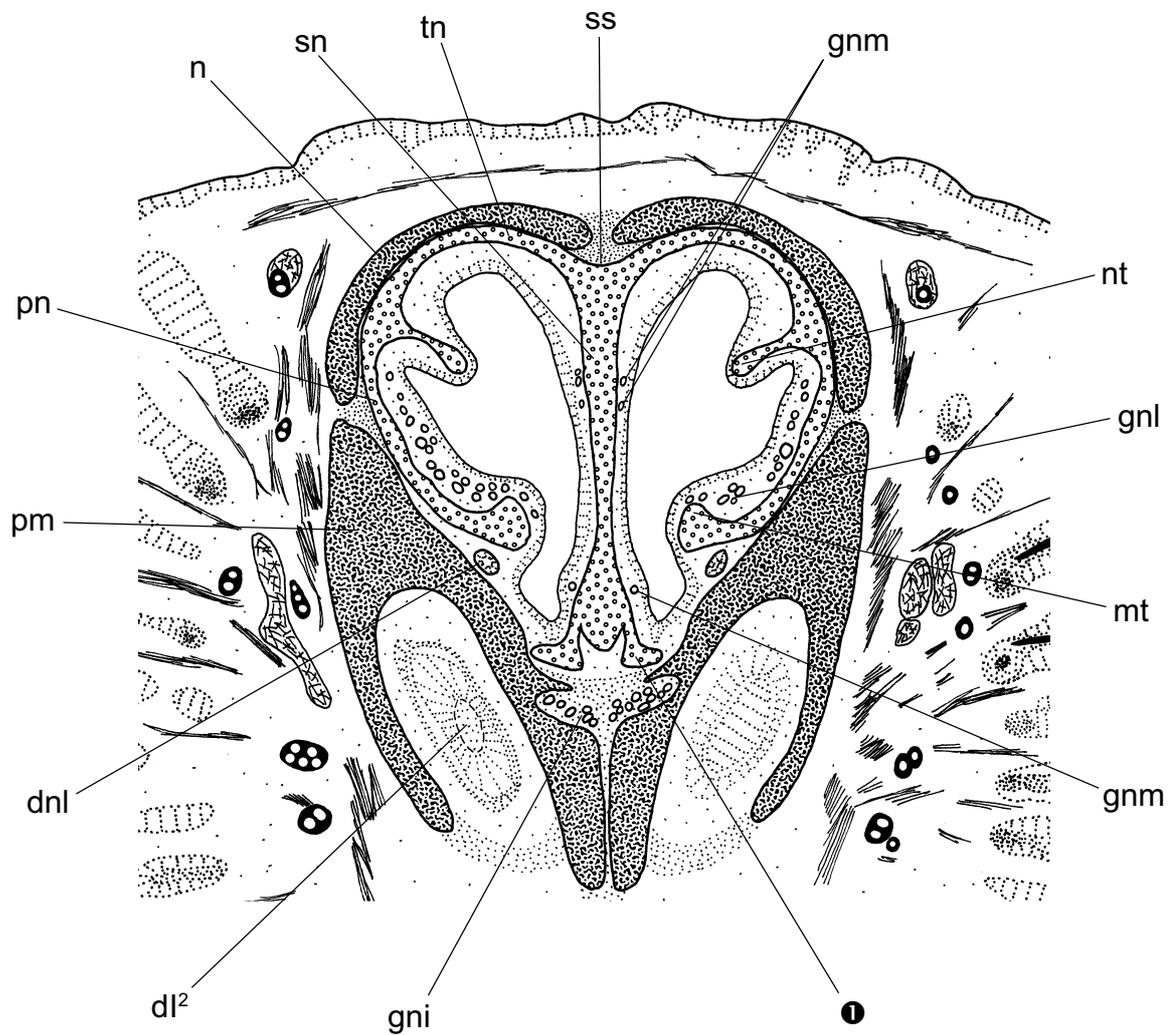


Abb. 72: *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 4-3-4

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus posterior der Lamina transversalis anterior (●).

Maßstab: 1 mm

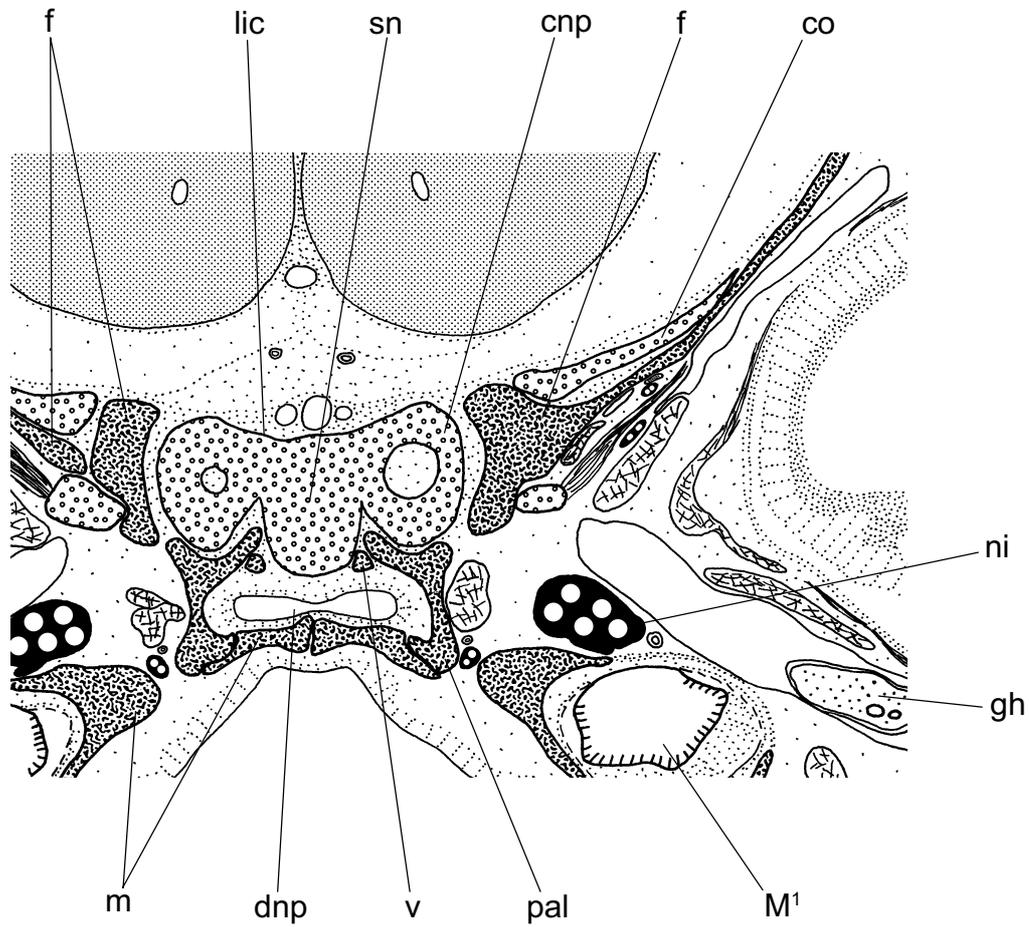


Abb. 73: *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL

Schnitt 15-4-5

Transversalschnitt durch die Regio ethmoidalis im Bereich der Cupula nasi posterior .

Maßstab: 1 mm

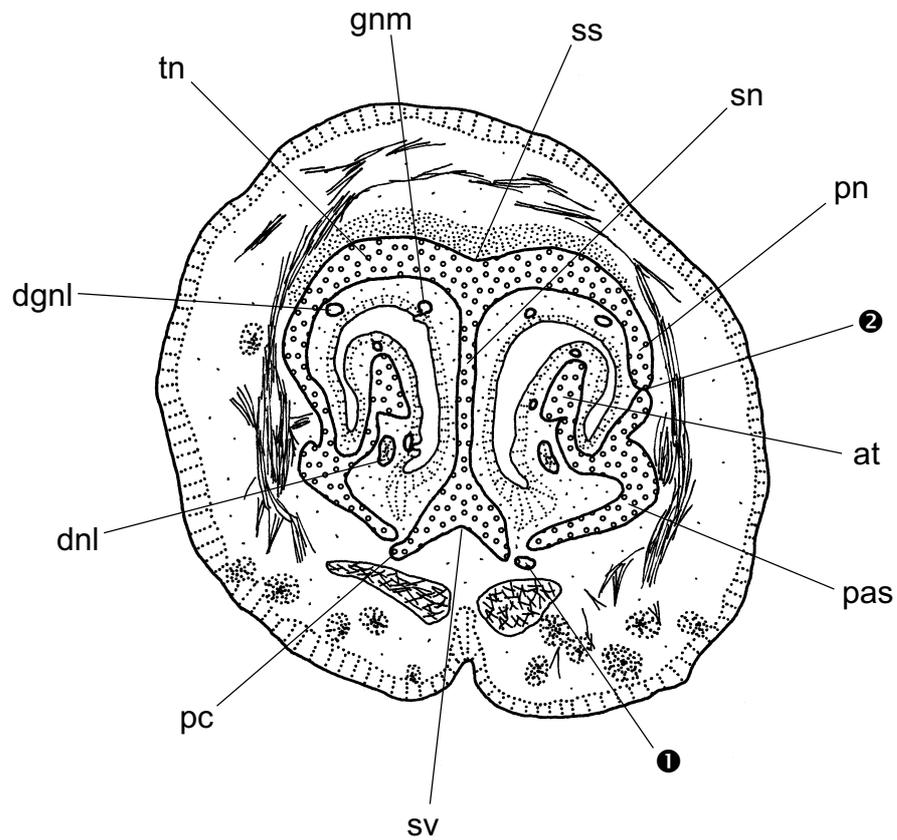
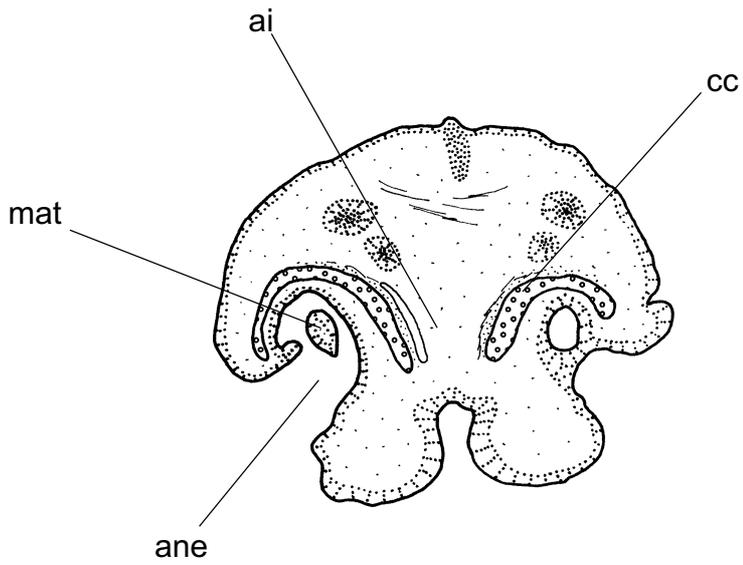


Abb. 74: *Rhabdomys pumilio*, 20 mm SSL, 11 mm KL

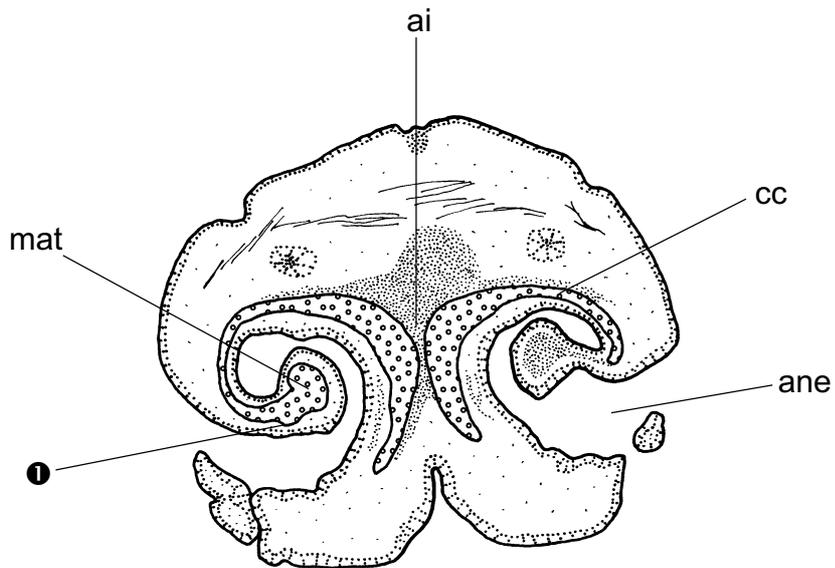
Schnitt 2-2-6

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus alaris superior. Der Processus cupularis ragt hakenförmig nach caudal (❶). Im Paries nasi tritt eine kurze Fissur auf (❷).

Maßstab: 1 mm



a) 4-3-4



b) 4-5-5



Abb. 75 a-b: *Acomys spec.*, Stadium 1, 36 mm SSL, 20 mm KL

Schnitte 4-3-4, 4-5-5

Transversalschnitte durch die Cupula nasi anterior. Die Area internarica stellt einen tiefen Sulcus dar. Ventral am Umschlag der Cartilago cupularis tritt eine Crista auf (❶).

Maßstab: 1 mm

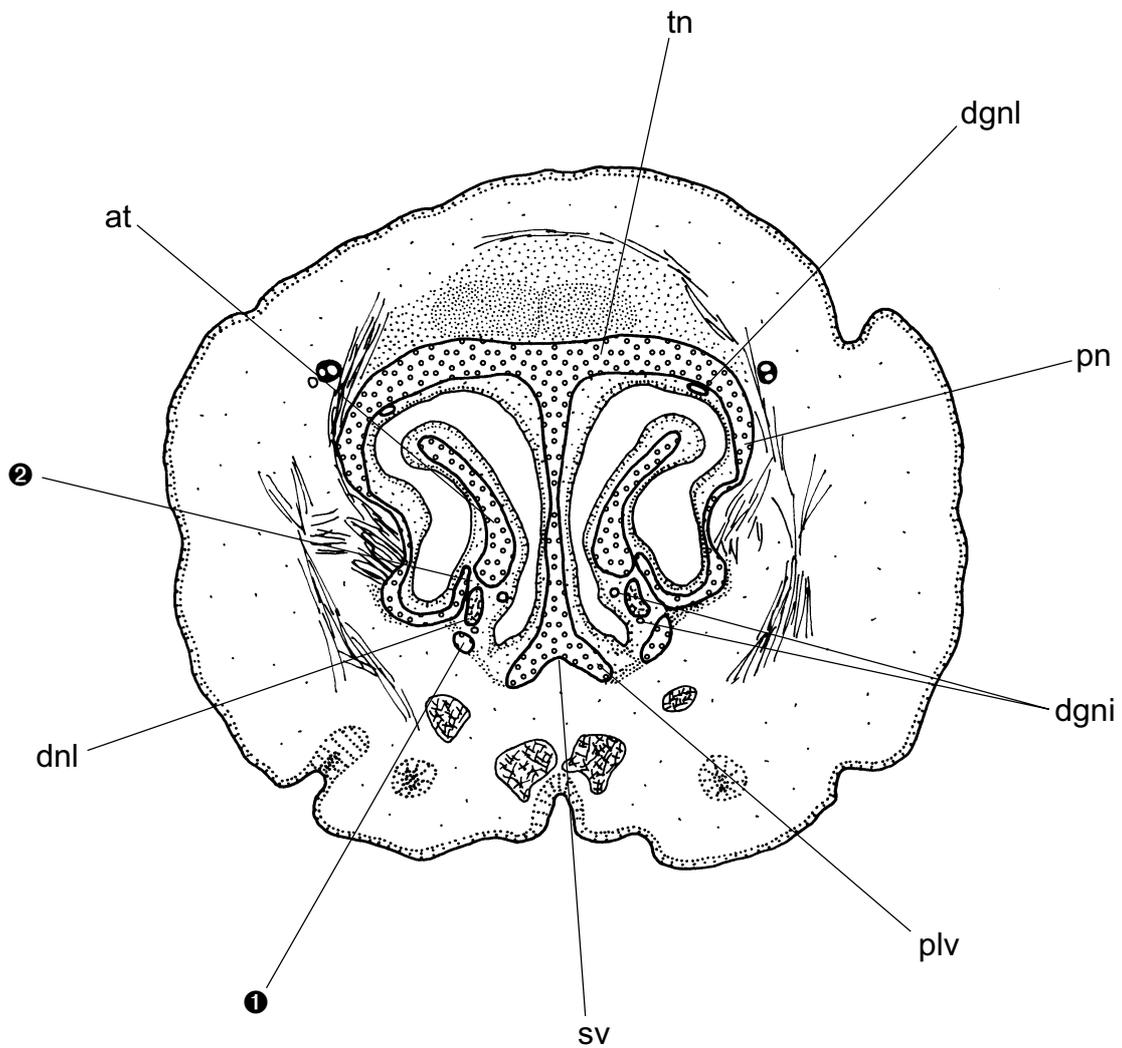


Abb. 76: *Acomys spec.*, Stadium 1, 36 mm SSL, 20 mm KL

Schnitt 7-1-3

Transversalschnitt durch Pars anterior der Regio ethmoidalis. Der Processus alaris superior besitzt einen Processus posterior dorsalis (❶). Atrioturbinale und Paries nasi sind durch eine Fissur getrennt (❷).

Maßstab: 1 mm

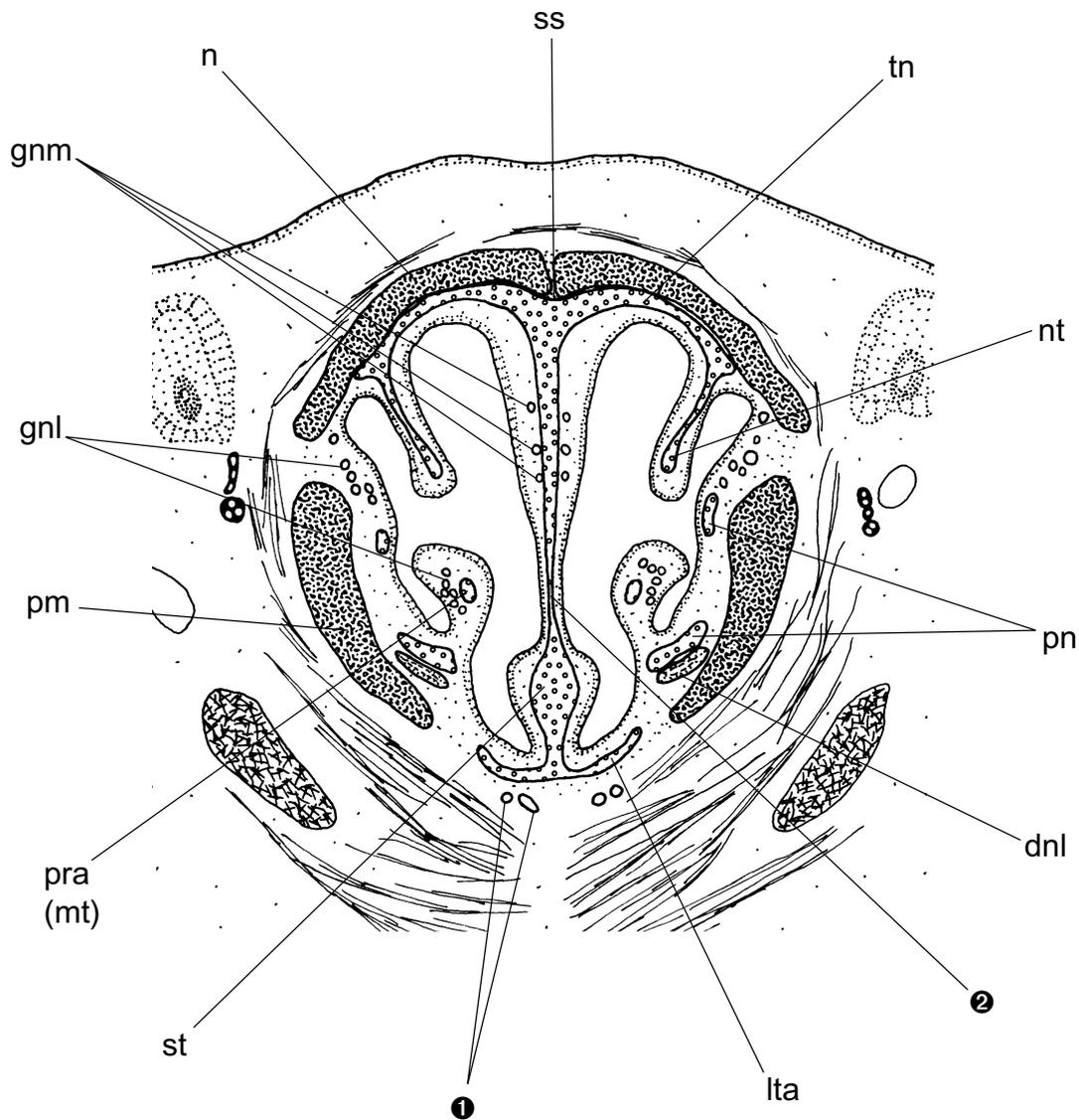


Abb. 77: *Acomys spec.*, Stadium 1, 36 mm SSL, 20 mm KL

Schnitt 10-5-3

Transversalschnitt durch das caudale Ende der Lamina transversalis anterior. Der Paries nasi ist größtenteils resorbiert.

Die Glandula nasi infraseptalis besitzt beiderseits zwei Ausführgänge (❶). Das Septum nasi ist stark verdünnt (❷).

Maßstab: 1 mm

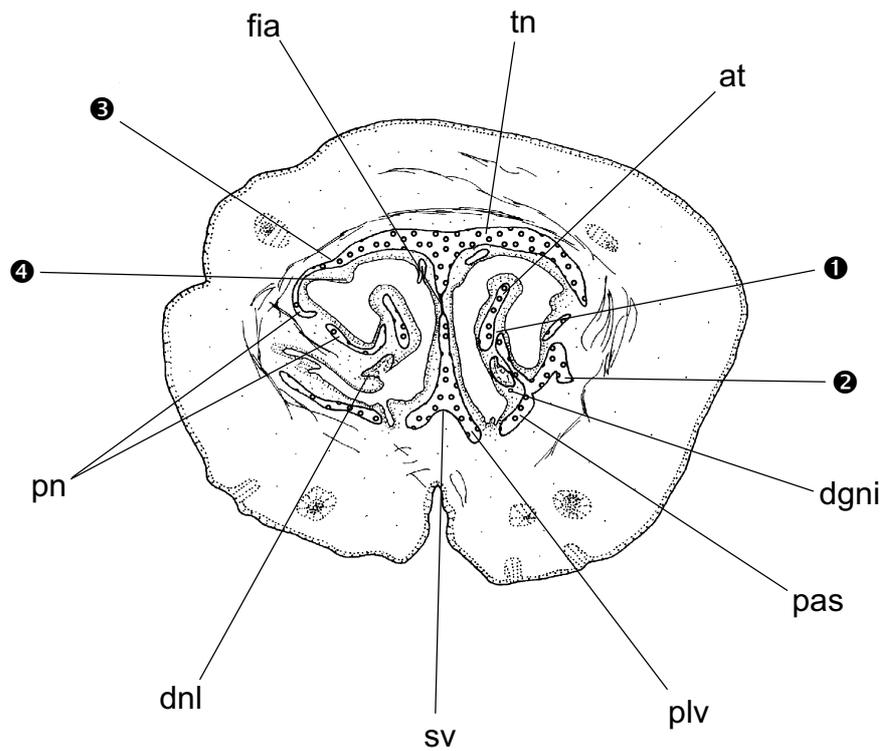


Abb. 78: *Acomys spec.*, Stadium 2, 45 mm KRL, 22 mm KL
Schnitt 4-3-5

Transversalschnitt durch die Pars anterior auf Höhe des Processus alaris superior. Der Paries nasi ist stellenweise resorbiert und vom Atrioturbinale durch eine Fissur getrennt (❶). Der Processus alaris superior besitzt eine prominente Crista lateralis (❷).

❸ = rostrale Abgliederungsfurche

❹ = rostrale Schleimhautfalte

Maßstab: 1 mm

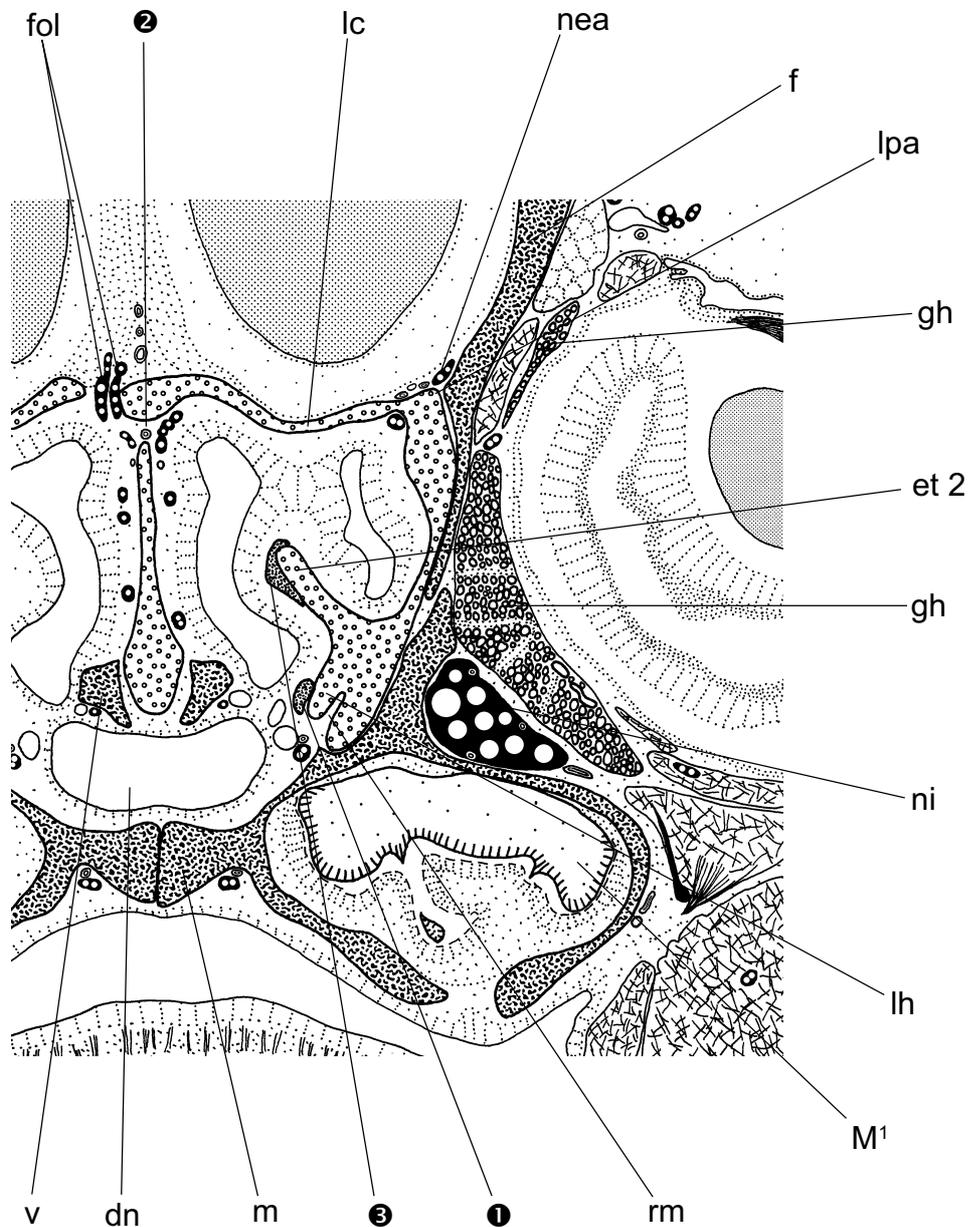


Abb. 79: *Dendromus kivu*, 35 mm SSL, 19 mm KL
Schnitt 15-3-3

Transversalschnitt durch die Pars posterior im Bereich des Ethmoturbinale 2. An diesem ist distal bereits ein verknöcherter Anteil erkennbar. Die Lamina transversalis ist lateral mit einem verknöcherten Processus anterior nach vorne verlängert (❶). Am Dorsalrand des Septum nasi befindet sich ein Foramen für den Durchtritt einer Arterie (❷). Am Ethmoturbinale 2 entwickelt sich eine mediale Crista, die zu einem Epiriturbinale auswächst (❸).

Maßstab: 1 mm

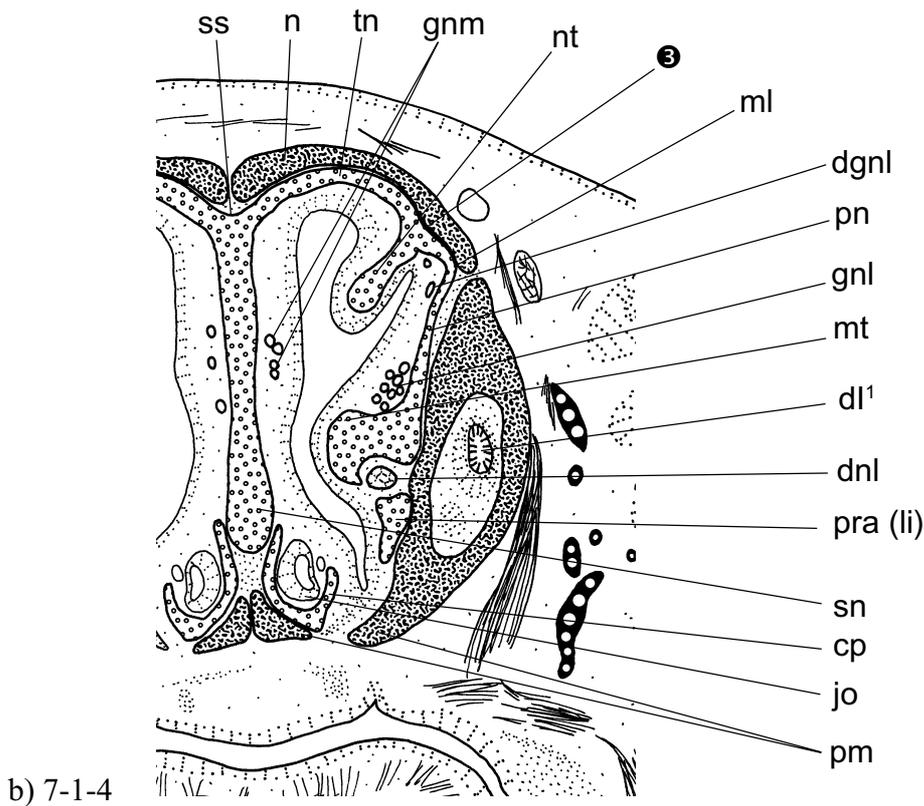
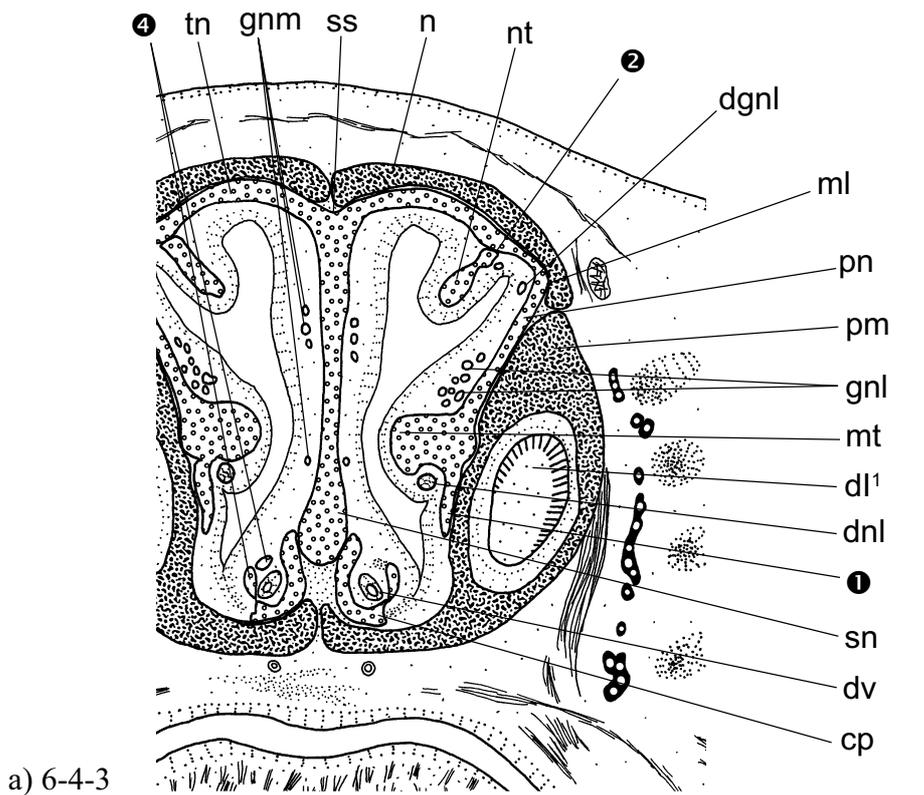
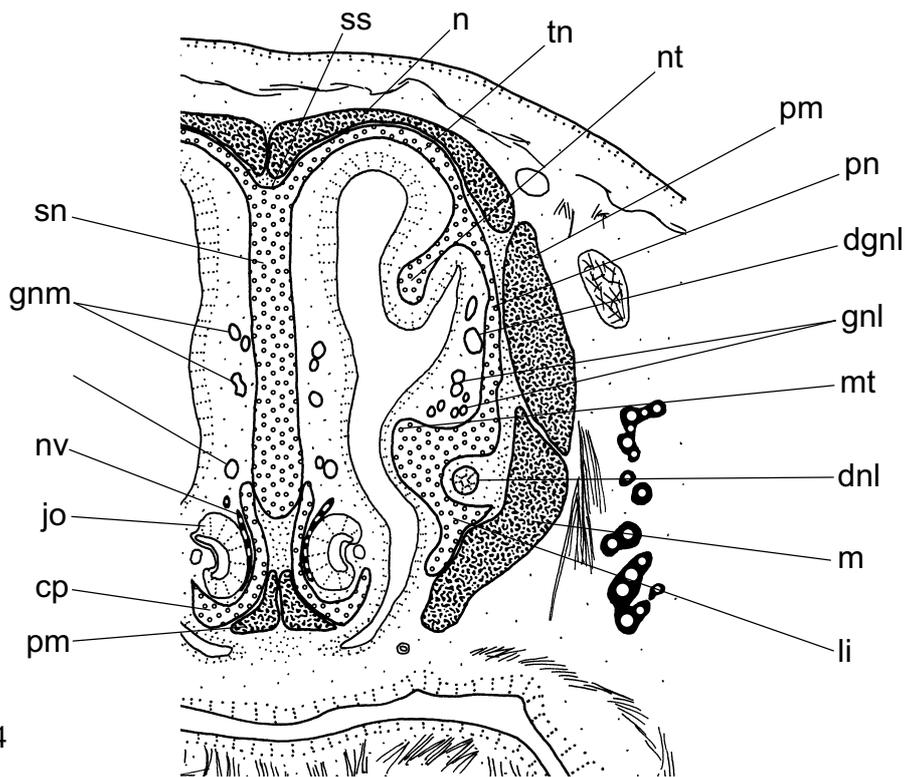


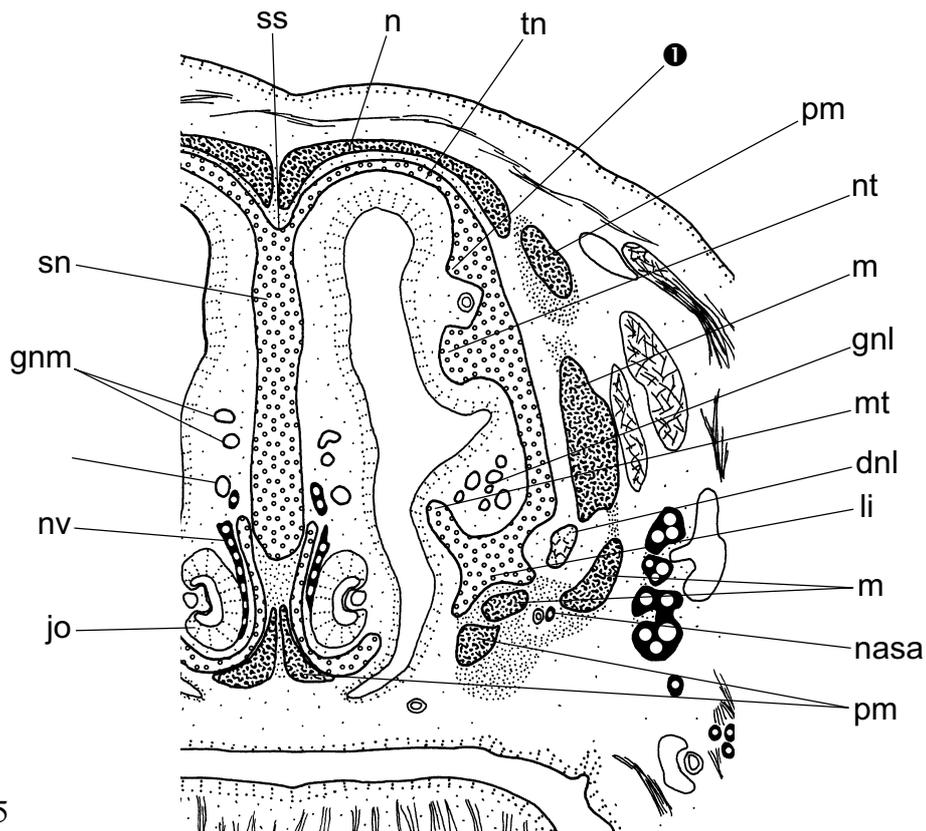
Abb. 80 a-b: *Lophuromys sikapusi*, SSL unbekannt, ca. 10,9 mm KL
Schnitte 6-4-3, 7-1-4

Transversalschnitte durch die Pars anterior im Bereich der Lamina infraconchalis. Diese weist rostral eine laterale Lamelle auf (❶). ❷ = Fissur zwischen Nasoturbinale und Paries nasi, ❸ = lateraler Sulcus am Ansatz des Nasoturbinale, ❹ = Überlappung der vorderen und hinteren Spange des „outer bar“

Maßstab: 1 mm



a) 7-5-4



b) 8-3-5

Abb. 81 a-b: *Lophuromys sikapusi*, SSL unbekannt, ca. 10,9 mm KL
Schnitte 7-5-4, 8-3-5

Transversalschnitte durch die Pars anterior im Bereich der Lamina infraconchalis. Diese umgreift den Ductus nasolacimalis von medial. Vom Nasoturbinale trennt sich caudal ein dorsaler Schenkel ab (●).

Maßstab: 1 mm

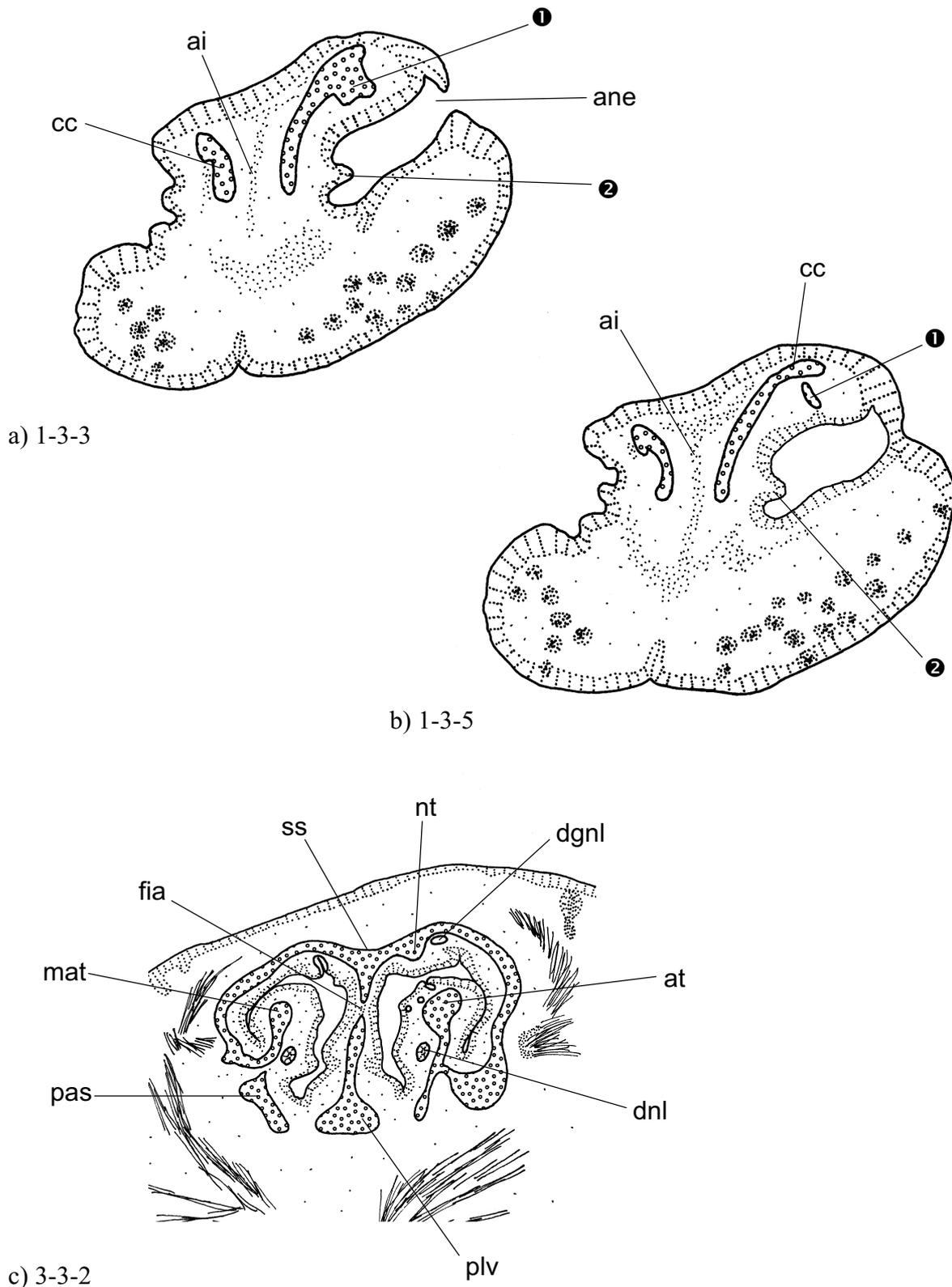


Abb. 82 a-c: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Schnitte 1-3-3, 1-3-5, 3-3-2

Transversalschnitte durch die Cupula nasi anterior und auf Höhe der Radix processus alaris superior. An der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis ragt ein Fortsatz nach caudal (❶).

❷ = ventrale Schleimhautfalte im Vestibulum nasi

Maßstab: 1 mm

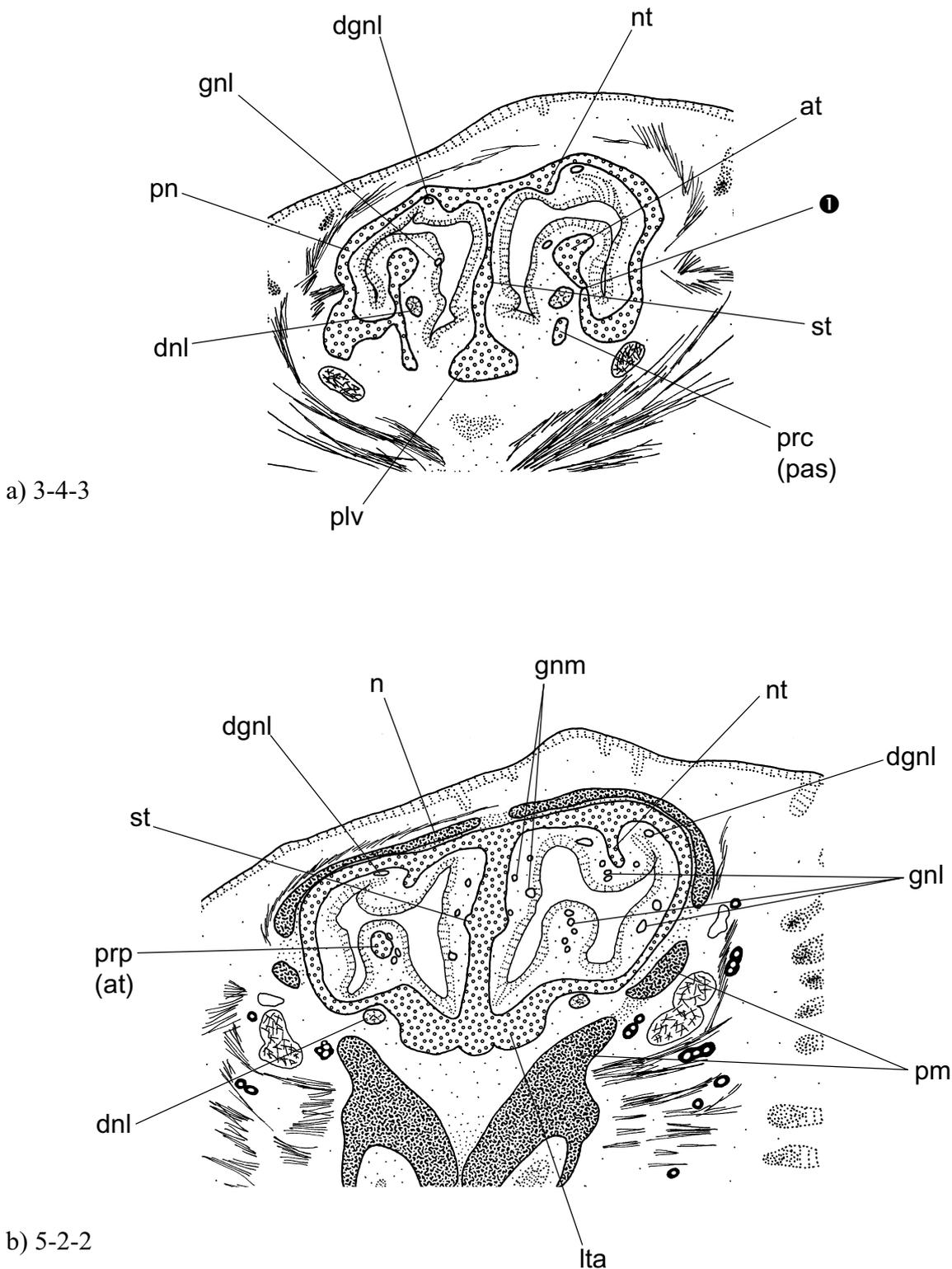


Abb. 83 a-b: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Schnitte 3-4-3, 5-2-2

Transversalschnitte durch die vordere Pars anterior. Zwischen Atrioturbinale und Paries nasi existiert eine Fissur (❶).

Maßstab: 1 mm

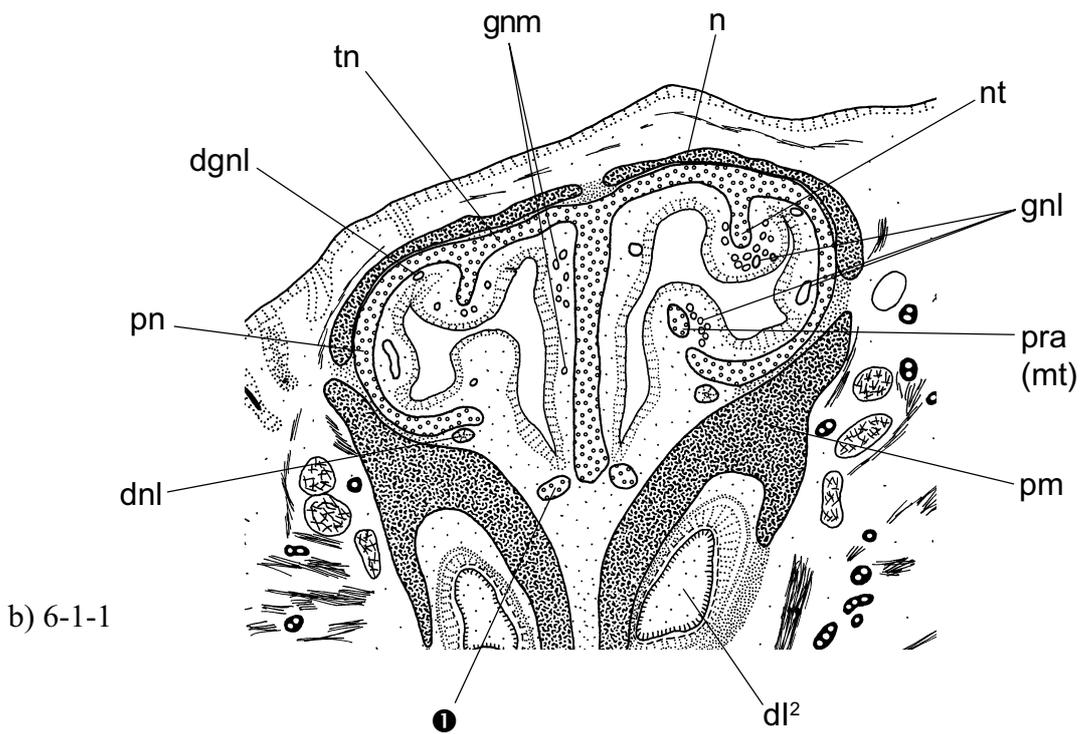
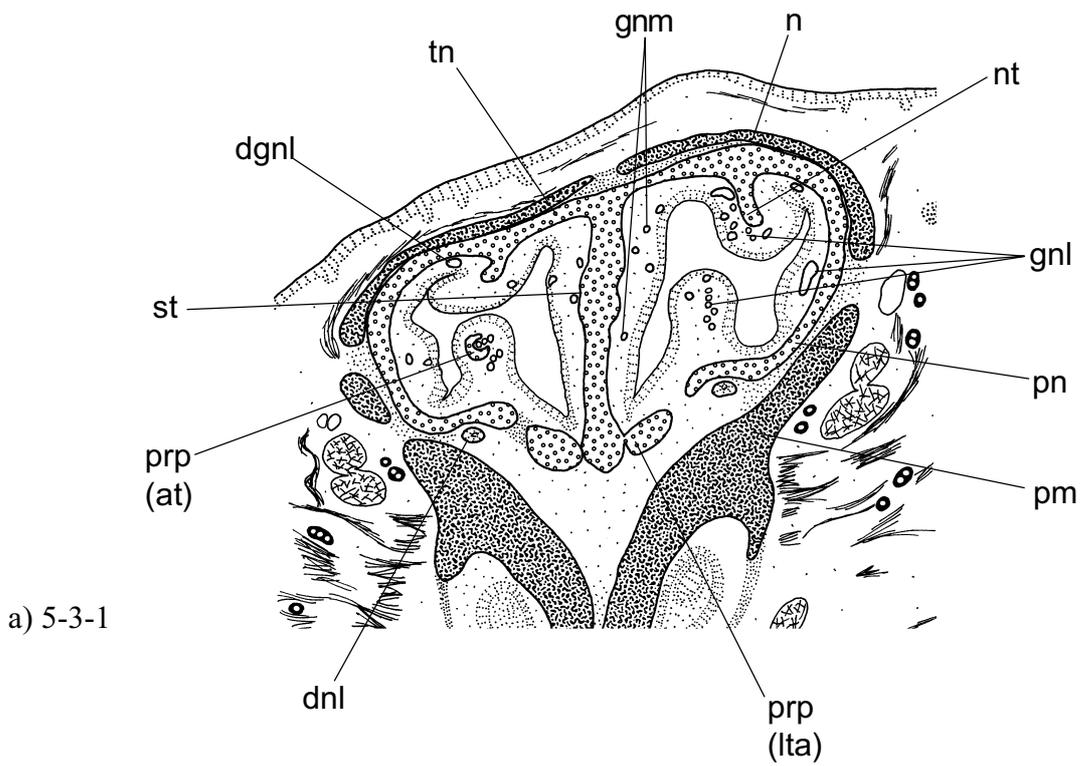


Abb. 84 a-b: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Schnitte 5-3-1, 6-1-1

Transversalschnitte durch die Pars anterior caudal der Lamina transversalis anterior.

● = Verbindungsknopfel zwischen Lamina transversalis anterior und Cartilago paraseptalis

Maßstab: 1 mm

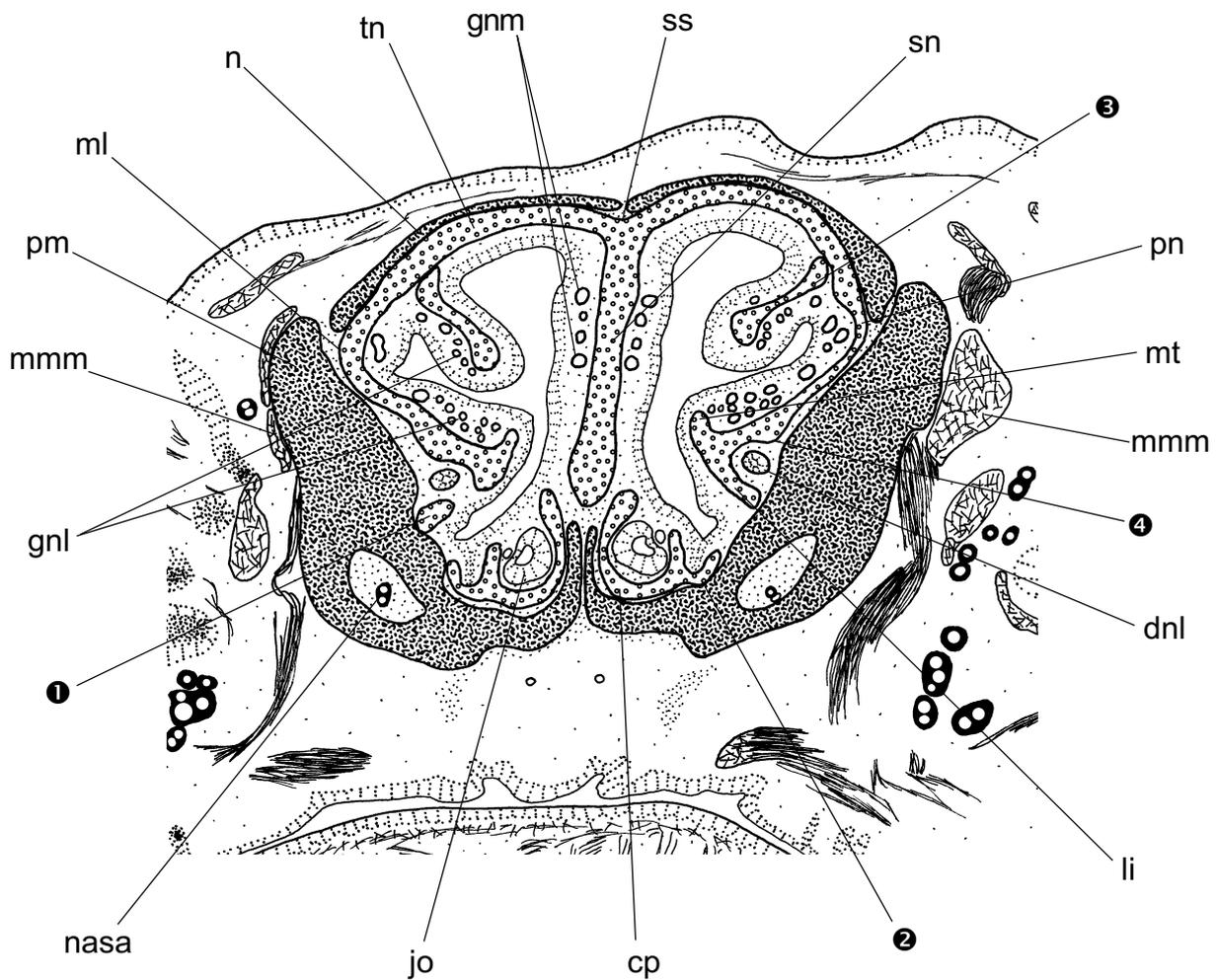


Abb. 85: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL
Schnitt 8-3-3

Transversalschnitt durch die hintere Pars anterior im Bereich des Processus anterior der Lamina infraconchalis (❶). Die Cartilago paraseptalis besitzt lateral einen rinnenförmigen Processus (❷), der die ventrale Epithelfalte stützt und als Cartilago ductus nasopalatini gedeutet werden kann. Das Nasoturbinale wird von der Nasenkapsel durch eine Fissur getrennt (❸). Der Parietumschlag ist zu einer Crista verdickt (❹).

Maßstab: 1 mm

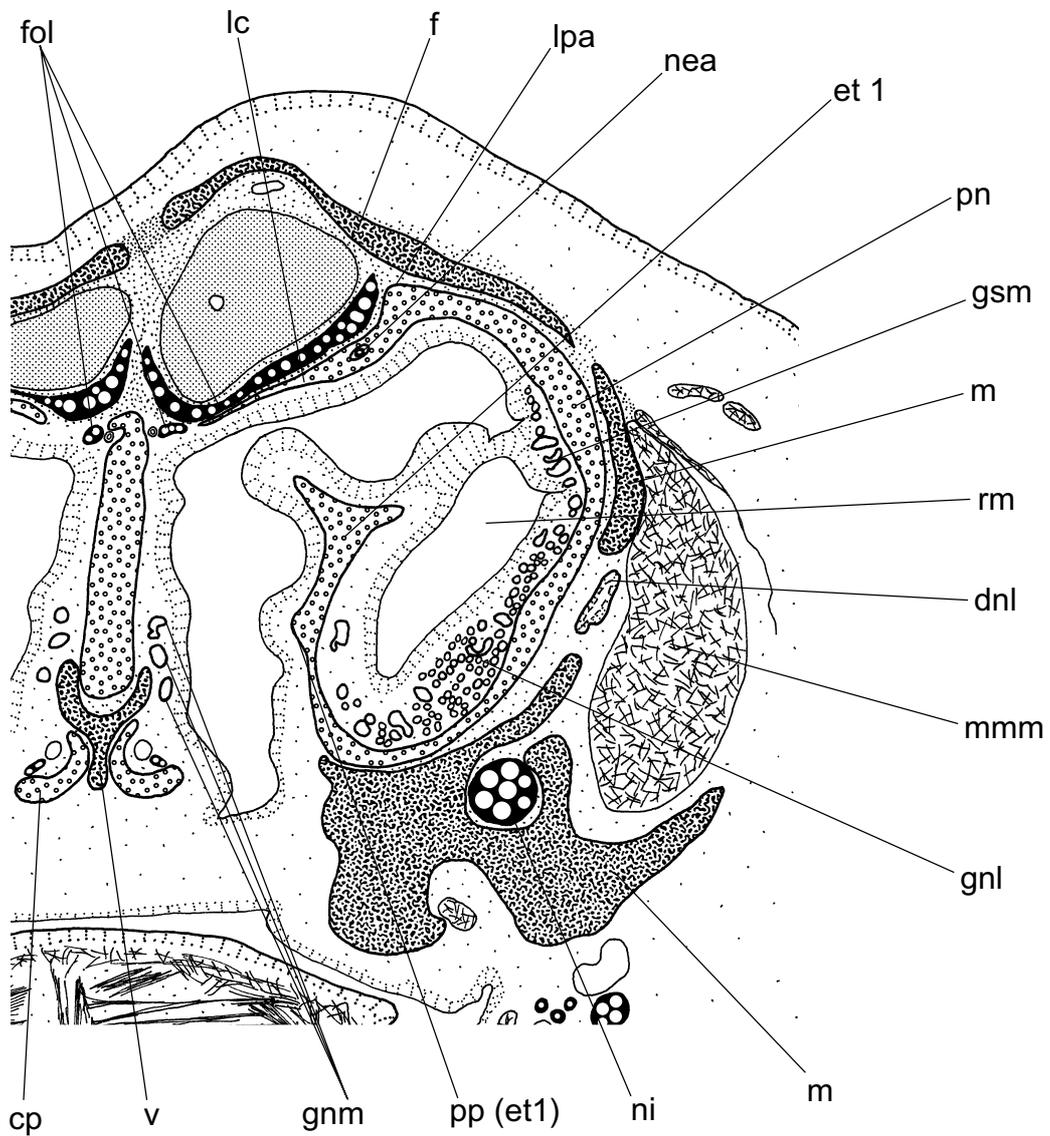
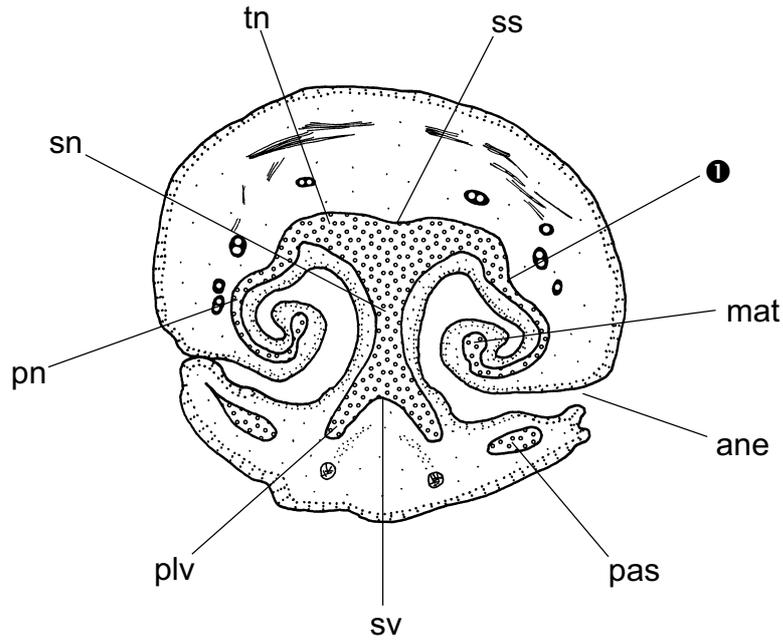


Abb. 86: *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

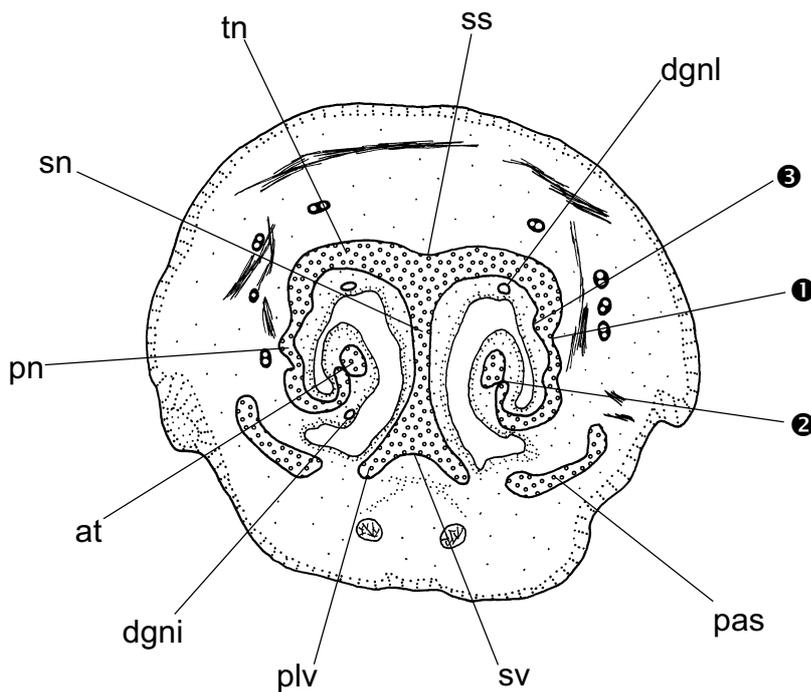
Schnitt 15-2-1

Transversalschnitt durch die hintere Regio ethmoidalis rostral des Foramen infraorbitale. Die Pars posterior des Ethmoturbinate 1 ist stark reduziert.

Maßstab: 1 mm



a) 3-2-4



b) 3-4-4

Abb. 87 a-b: *Dipodomys heermanni*, 32 mm SSL, 15 mm KL

Schnitte 3-2-4, 3-4-4

Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe der äußeren Nasenöffnung bzw. etwas weiter caudal. Die vordere Abgliederungsfurche ist sehr deutlich entwickelt (❶). Das Atrioturbinale wird durch eine Fissur vom Paries nasi getrennt (❷).

❸ = Absatz zwischen Tectum und Paries nasi

Maßstab: 1 mm

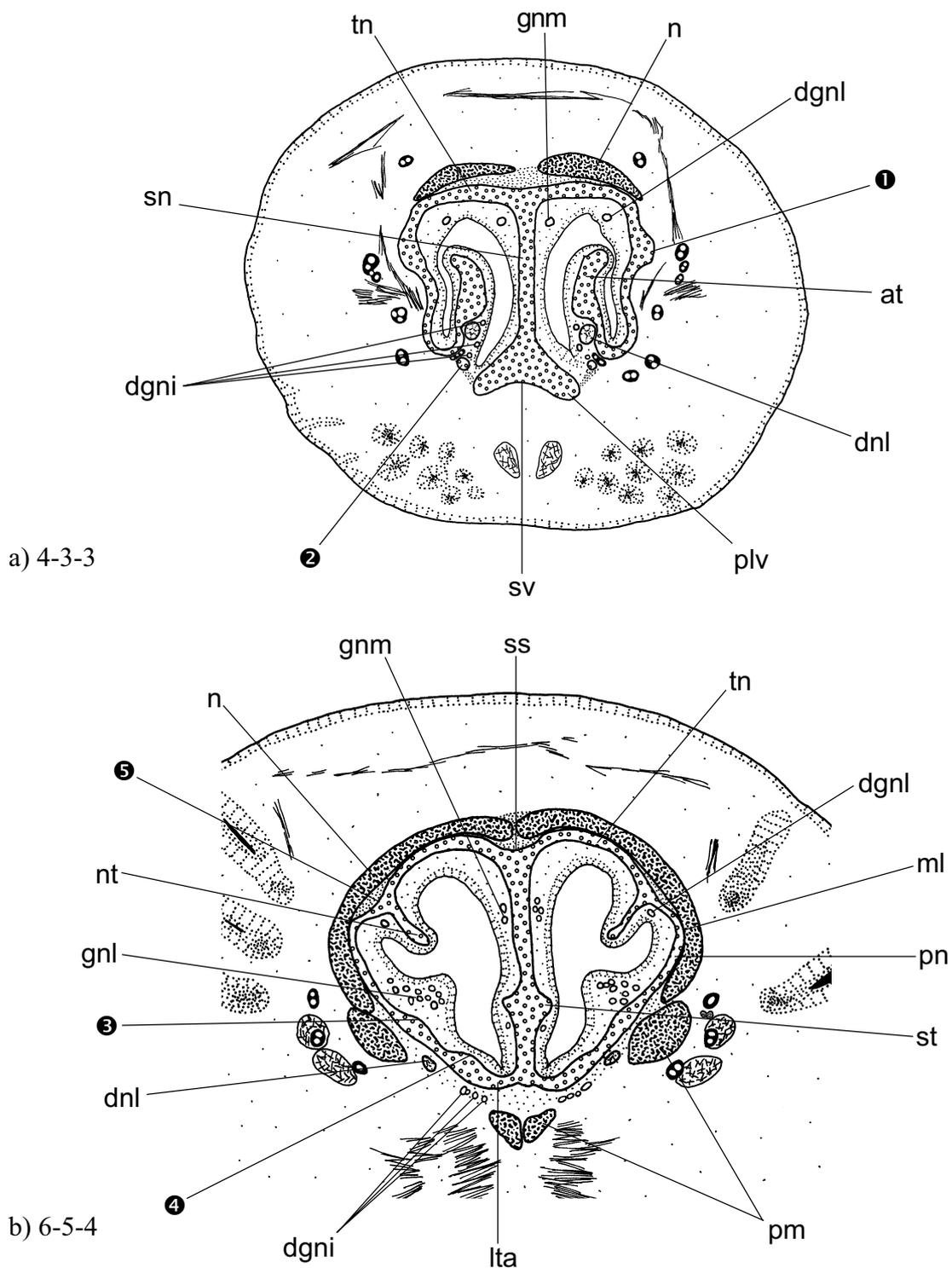
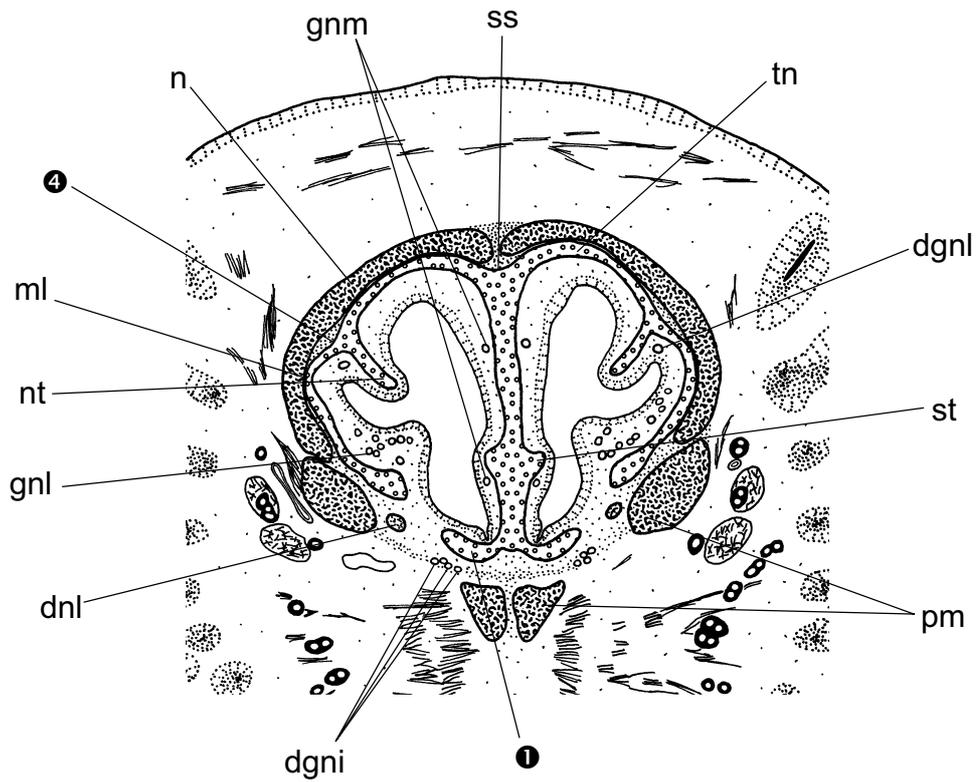
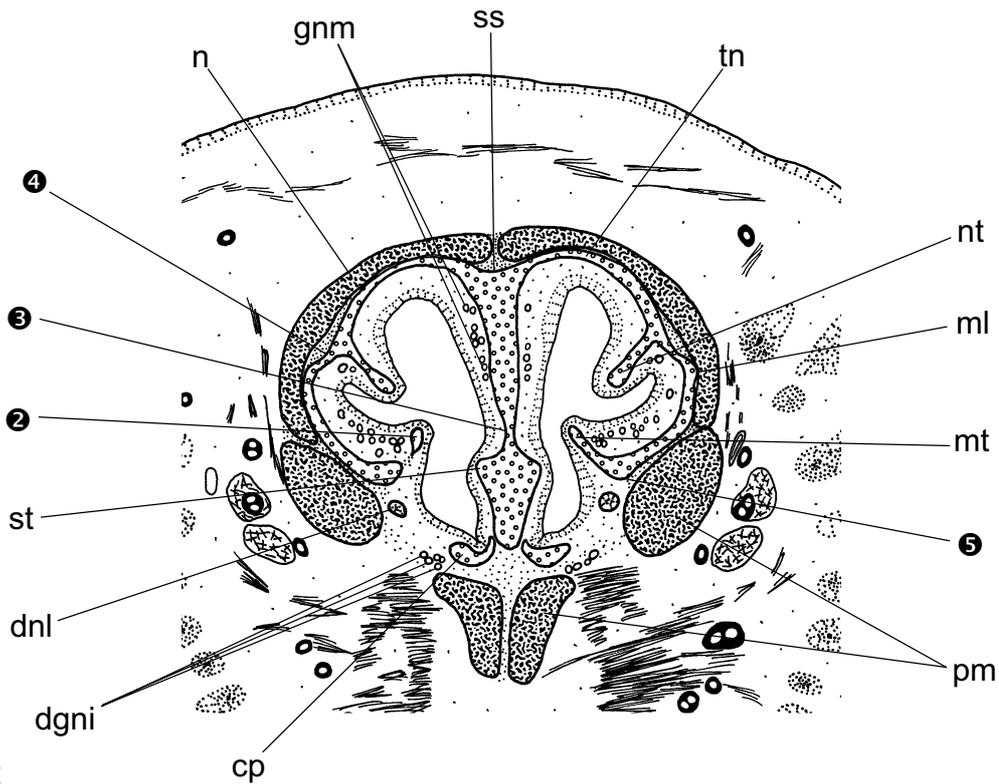


Abb. 88 a-b: *Dipodomys heermanni*, 32 mm SSL, 15 mm KL
Schnitte 4-3-3, 6-5-4

Transversalschnitte durch die Regio ethmoidalis rostral der Lamina transversalis anterior und durch die Pars posterior derselben. Am Paries nasi befindet sich eine deutliche Crista (❶). Der Processus alaris superior endet mit einem Processus posterior dorsalis (❷). ❸ = Crista, die sich zu Maxilloturbinate erhebt, ❹ = Crista, die Atrioturbinate und lateralen Rand des Processus posterior der Lamina transversalis anterior verbindet, ❺ = Sulcus am Ansatz des Nasoturbinate
Maßstab: 1 mm



a) 7-2-1



b) 7-4-2

Abb. 89 a-b: *Dipodomys heermanni*, 32 mm SSL, 15 mm KL

Schnitte 7-2-1, 7-4-2

Transversalschnitte caudal der Lamina transversalis anterior. Diese besitzt einen Processus posterior, der zunächst mit dem Septum nasi verbunden ist (❶). Das Maxilloturbinale beginnt rostral mit einem Processus anterior (❷). Das Septum nasi ist über dem Septoturbinale stark verdünnt (❸).

❹ = Sulcus am Ansatz des Nasoturbinale, ❺ = verdickter Parietumschlag

Maßstab: 1 mm

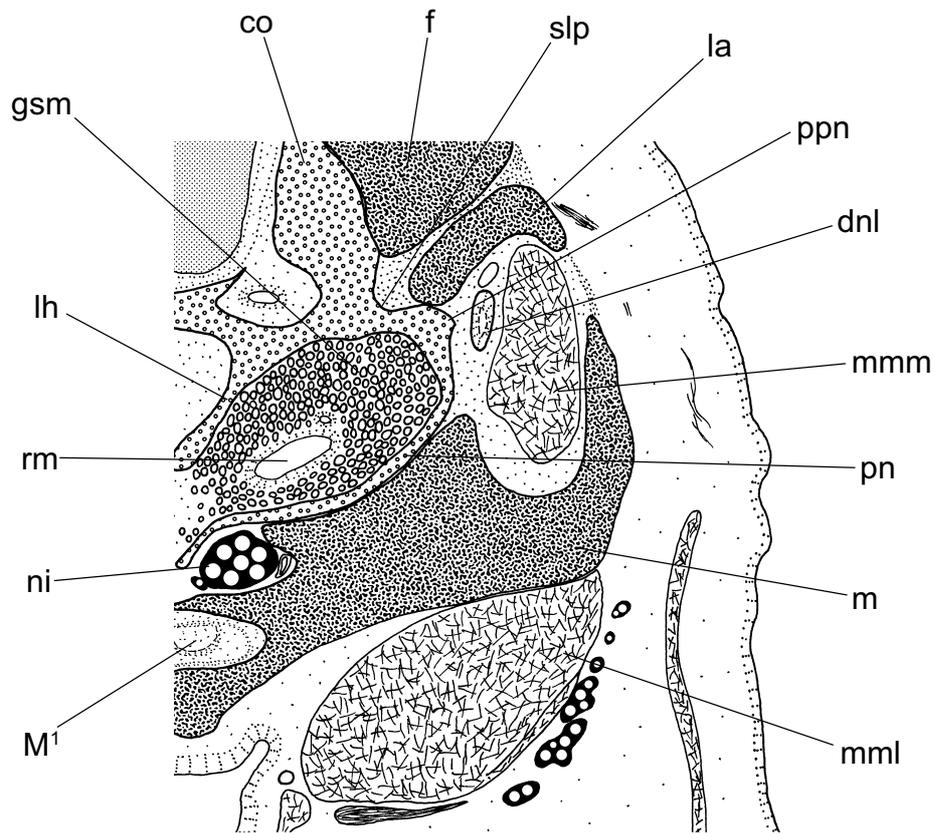
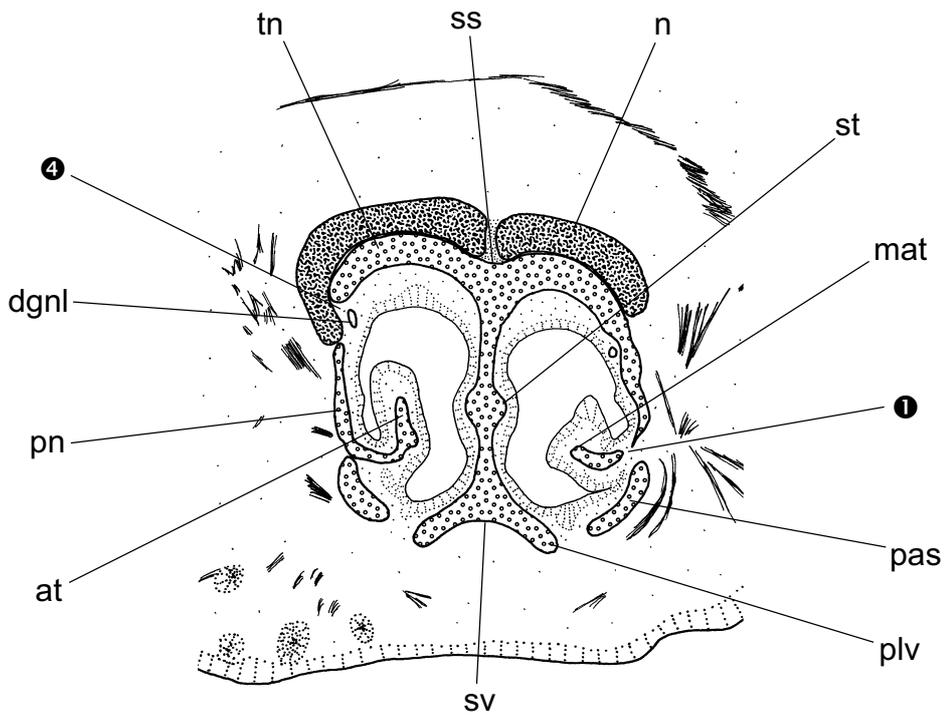


Abb. 90: *Dipodomys heermanni*, 32 mm SSL, 15 mm KL

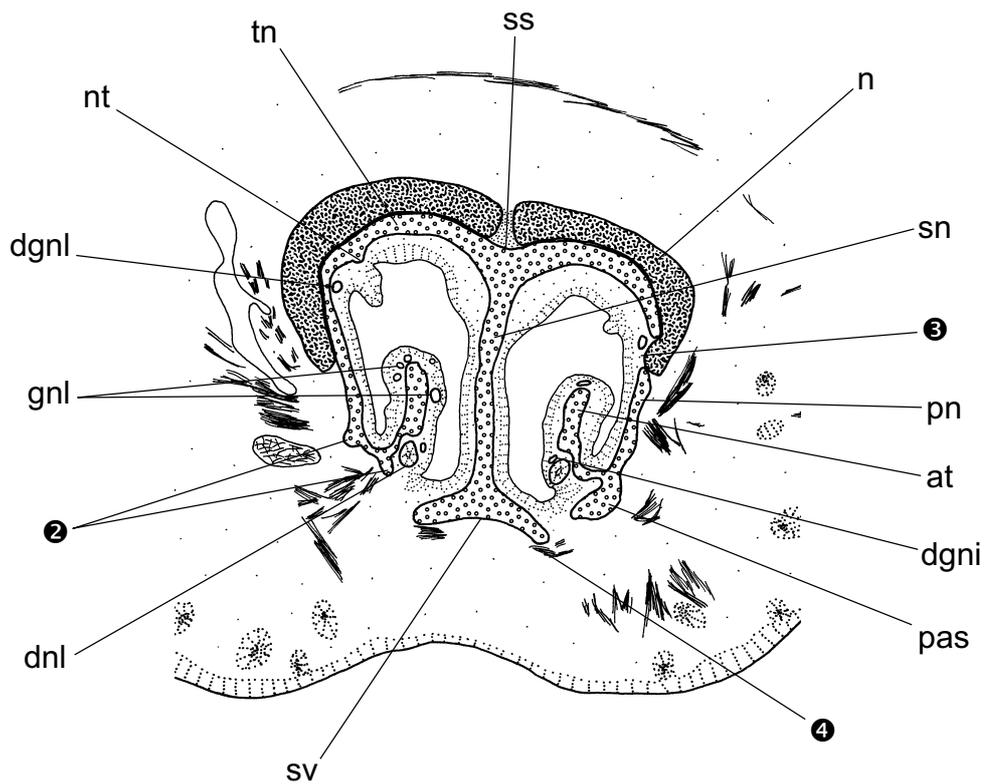
Schnitt 21-2-3

Transversalschnitt durch die Infraorbitalregion. Der Processus paranasalis stützt das Lacrimale.
 Detaildarstellung.

Maßstab: 1 mm



a) 6-2-2



b) 7-2-1

Abb. 91 a-b: *Thomomys spec.*, 36 mm SSL, ca. 13,2 mm KL

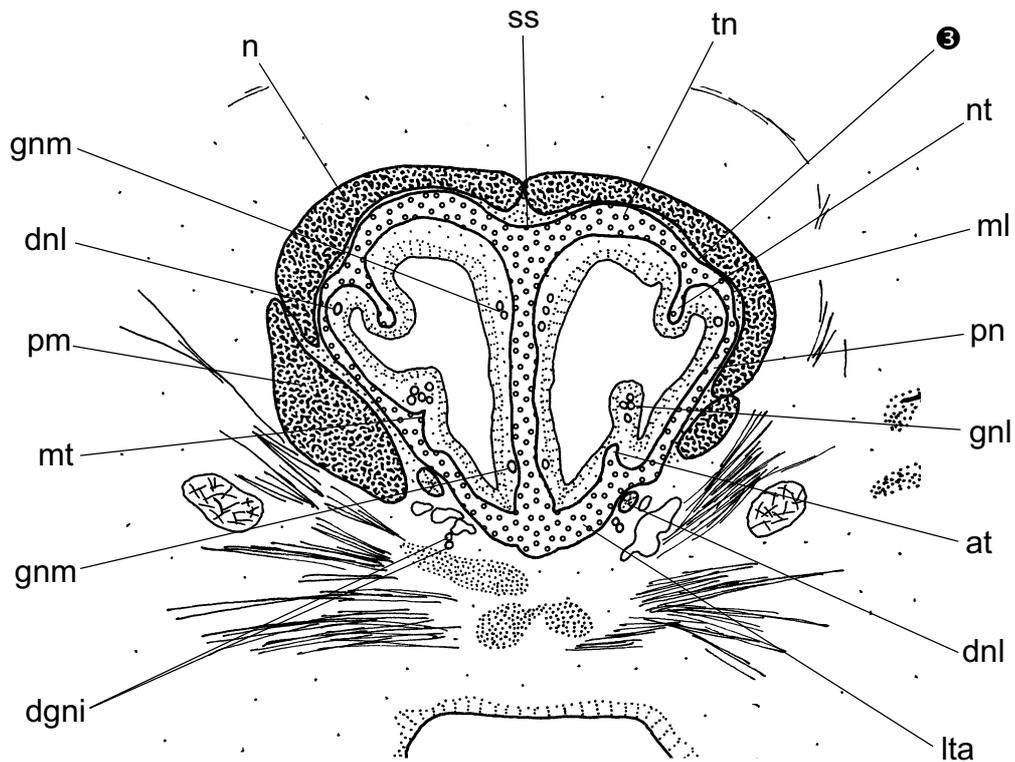
Schnitte 6-2-2, 7-2-1

Transversalschnitte durch die Pars anterior rostral der Lamina transversalis anterior im Bereich der Radix processus alaris superior. Vor dieser liegt im Paries nasi eine Fissur (❶). Die Radix endet mit zwei Cristae am Paries nasi (❷).

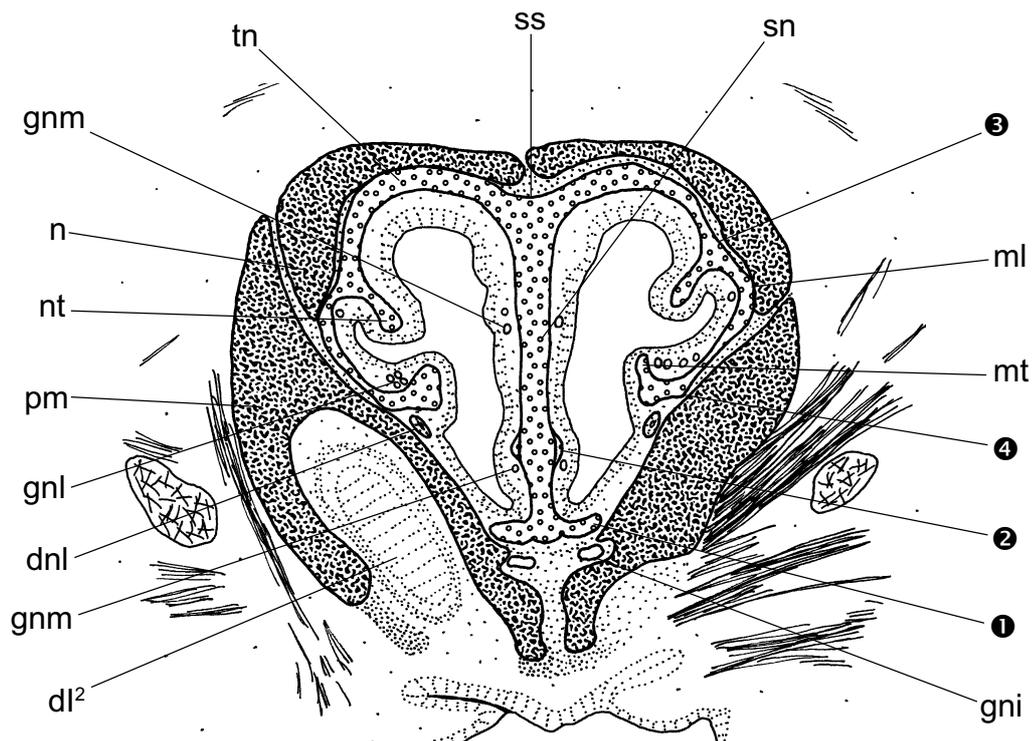
❸ = Resorptionszone, in die das Nasale einwächst

❹ = mimische Muskulatur, die am Processus lateralis ventralis inseriert

Maßstab: 1 mm



a) 9-1-3



b) 10-2-3

Abb. 92 a-b: *Thomomys spec.*, 36 mm SSL, ca. 13,2 mm KL
Schnitte 9-1-3, 10-2-3

Transversalschnitte durch die Pars anterior auf Höhe der Lamina transversalis anterior und deren Processus posterior (❶). Dieser ist mit dem Septum nasi fusioniert. Dem Septum nasi liegt in Form eines Septoturbinale jederseits Knorpelmaterial auf (❷).

❸ = Sulcus am Ansatz des Nasoturbinale, ❹ = verdickter Pariesumschlag

Maßstab: 1 mm

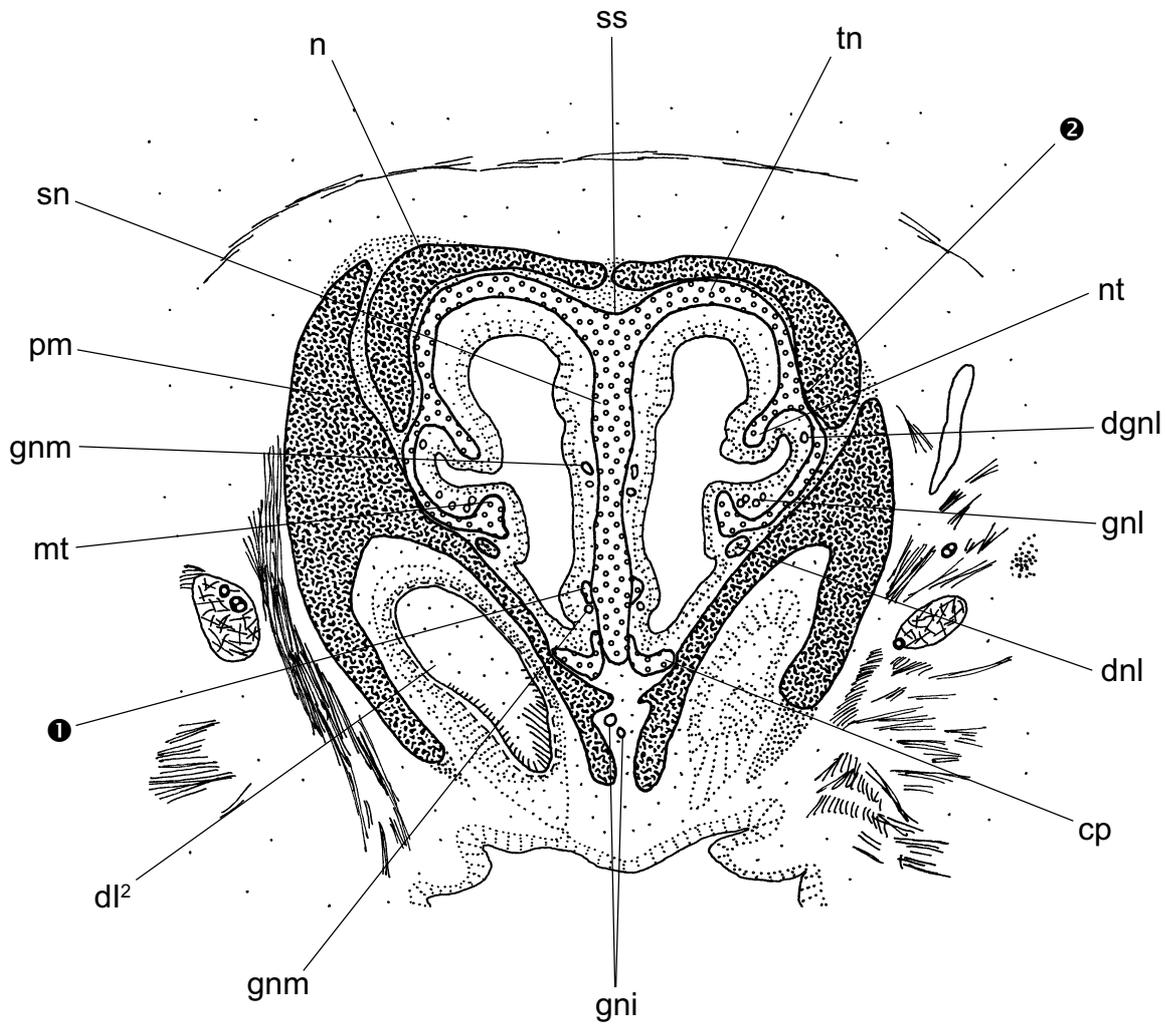
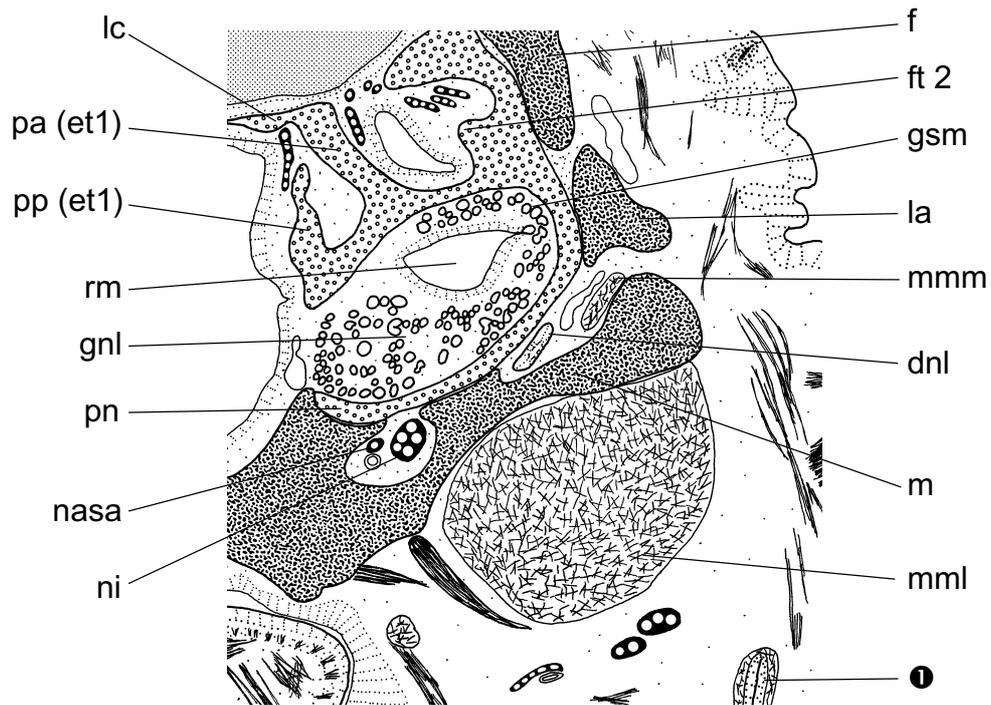


Abb. 93: *Thomomys* spec., 36 mm SSL, ca. 13,2 mm KL

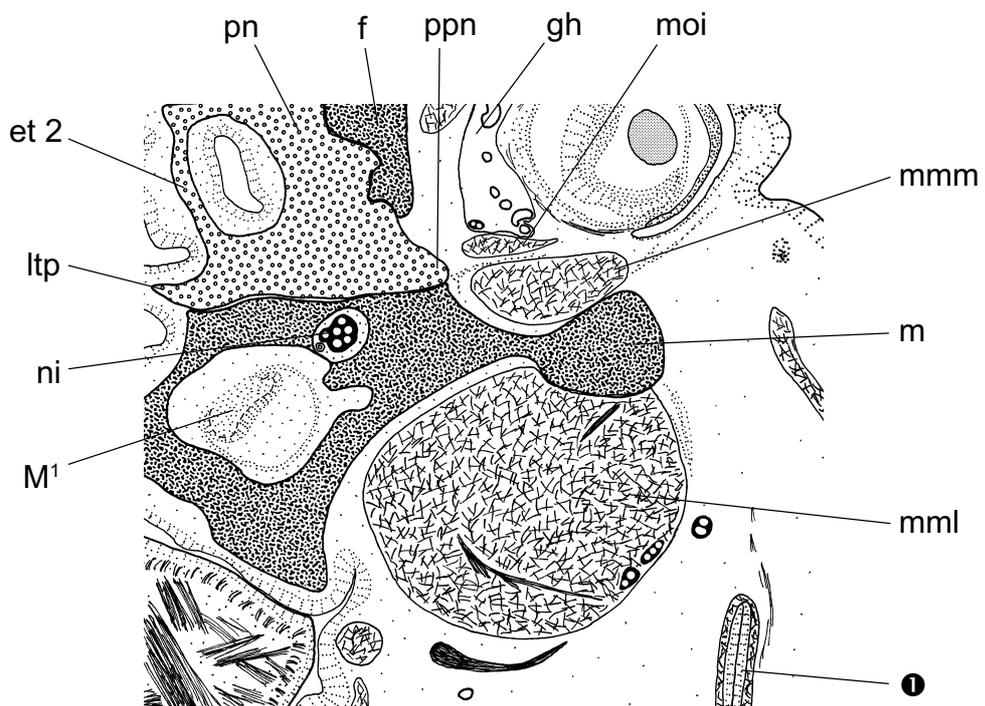
Schnitt 11-1-2

Transversalschnitt durch die rostrale Cartilago paraseptalis. Das dem Septum nasi aufgelagerte Knorpelmaterial beginnt sich allmählich vom Septum nasi zu isolieren (❶). Dem Ansatz des Nasoturbinale an der Seitenwand entspricht auf der Außenseite ein Sulcus (❷).

Maßstab: 1 mm



a) 23-4-4



b) 28-2-4

Abb. 94 a-b: *Thomomys spec.*, 36 mm SSL, ca. 13,2 mm KL

Schnitte 23-4-4, 28-2-4

Transversalschnitte durch die Infraorbitalregion. Detailabbildungen. Die linke äußere Backentasche (❶) ist angeschnitten.

Maßstab: 1 mm

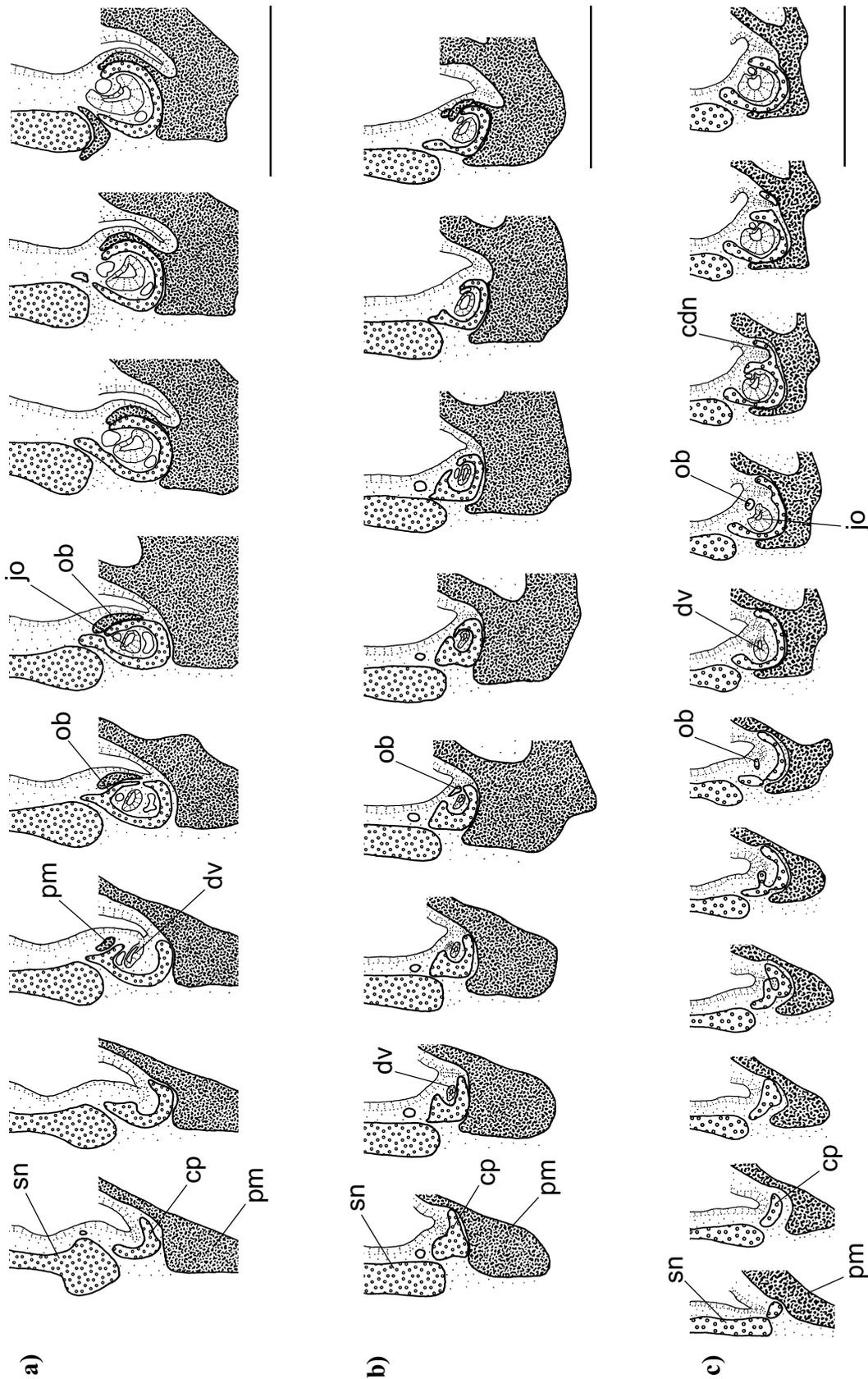


Abb. 95 a-c: Transversale Detailansichten im Bereich des „outer bar“. Abbildungen um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht.

a) *Dipodomys heermanni*, 32 mm SSL, 15 mm KL

b) *Thomomys spec.*, 36 mm SSL, ca. 13,2 mm KL

c) *Jaculus jaculus*, 29 mm SSL, 14 mm KL

Maßstab: 1 mm

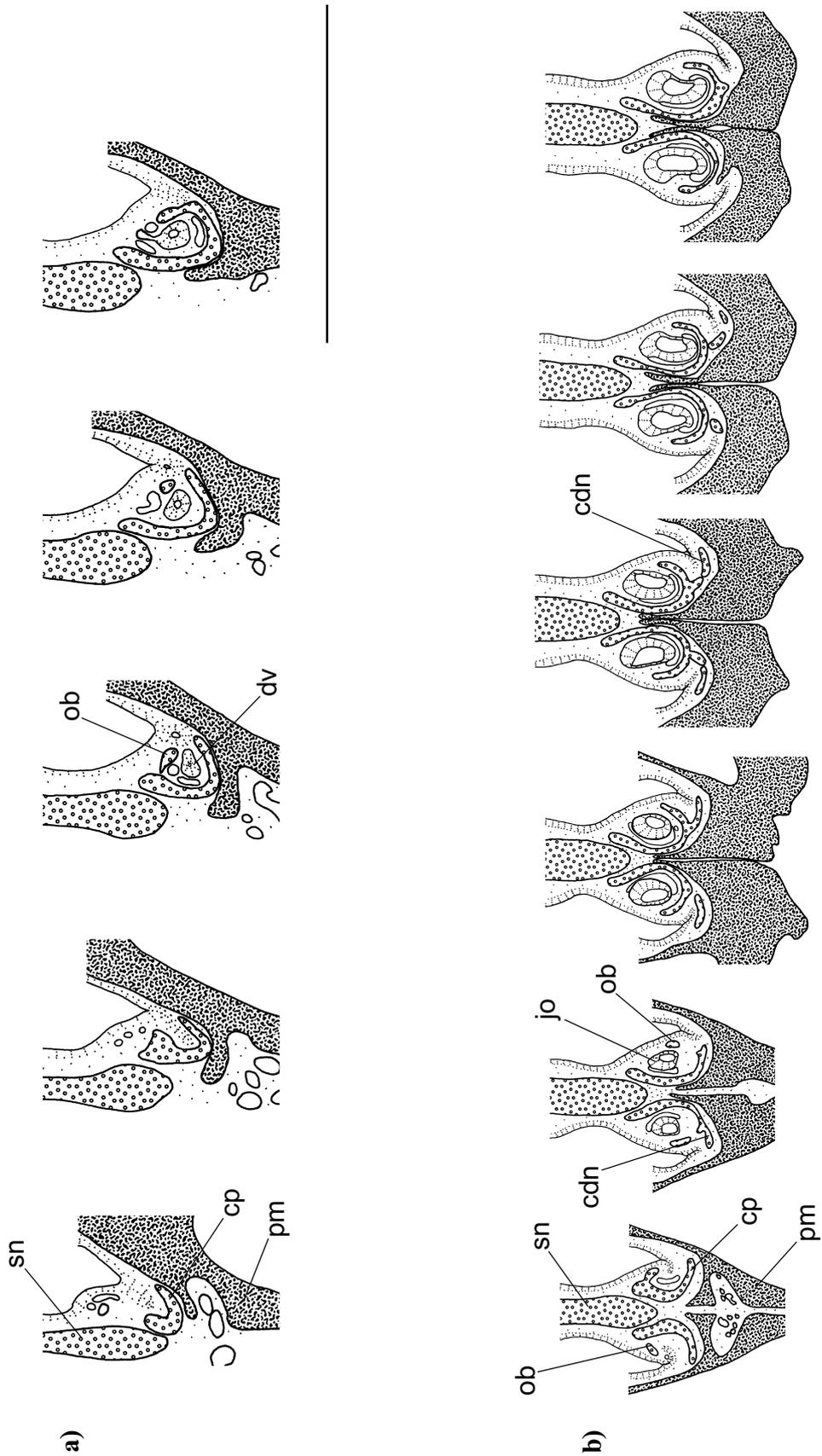


Abb. 96 a-b: Transversale Detailansichten im Bereich des „outer bar“. Abbildungen um 90° gegen den Uhrzeigersinn gedreht.

a) *Peromyscus maniculatus*, Stadium 2, 21 mm SSL, 11,5 mm KL

b) *Meriones unguiculatus*, 28 mm SSL, 14,5 mm KL

Maßstab: 1 mm