

Phylogenetische und funktionsmorphologische
Untersuchungen der Ohrregion bei Sciuromorpha
(Rodentia, Mammalia)

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Cathrin Schwarz

aus

Tuttlingen

Bonn Mai 2012

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

1. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin

2. Gutachter: Prof. Dr. Martin Sander

Tag der Promotion: 25. Juni 2012

Erscheinungsjahr 2012

In Erinnerung an meinen Vater

Inhaltsverzeichnis

| | |
|---|----|
| I. Kurzfassung und Abstract | 8 |
| I.I. Kurzfassung | 8 |
| I.II. Abstract | 10 |
| 1. Zielsetzung | 12 |
| 2. Einleitung | 14 |
| 2.1. Systematik | 14 |
| 2.1.1. Systematik der Rodentia | 14 |
| 2.1.2. Systematik und Fossilgeschichte des 'Squirrel-related-clade' | 15 |
| 2.1.3. Systematik und Fossilgeschichte der Sciuridae | 18 |
| 2.1.4. Systematik und Fossilgeschichte der Aplodontidae | 22 |
| 2.1.5. Systematik und Fossilgeschichte der Gliridae | 22 |
| 2.2. Anatomie der Ohrregion | 24 |
| 2.2.1. Septen | 26 |
| 2.2.2. Auris media | 27 |
| 2.2.3. Auris interna | 29 |
| 2.3. Funktionelle Anpassungen | 31 |
| 3. Material und Methoden | 32 |
| 3.1. Untersuchtes Material | 32 |
| 3.1.1. Erhaltungszustand des fossilen Materials | 32 |
| 3.2. Mikro-Computertomographie und 3D-Rekonstruktion | 36 |
| 3.3. Vergleichend-morphologische Untersuchung | 38 |
| 3.3.1. Recessus epitympanicus und Bulla auditiva | 39 |
| 3.3.2. Septenuhr | 40 |
| 3.3.3. Septenformel | 42 |
| 3.4. Phylogenetische Analysen | 44 |
| 3.5. Morphometrische Untersuchungen | 44 |
| 3.5.1. Definition der Messstrecken | 46 |
| 3.6. Statistische Analysen | 49 |

| | |
|---|-----|
| 3.7. Morphologische Variabilität | 49 |
| 4. Deskription und vergleichende Morphologie der Ohrregion | 52 |
| 4.1. Septen..... | 52 |
| 4.1.1. Allgemeine Beobachtungen der Septenverteilung..... | 52 |
| 4.1.2. Sciuridae | 53 |
| 4.1.3. Aplodontidae | 66 |
| 4.1.4. Gliridae | 66 |
| 4.1.5. †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 67 |
| 4.1.6. Lagomorpha..... | 69 |
| 4.2. Malleus..... | 70 |
| 4.2.1. Deskription des Malleus | 70 |
| 4.2.2. Sciuridae | 73 |
| 4.2.3. Aplodontidae | 84 |
| 4.2.4. Gliridae | 86 |
| 4.2.5. †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 87 |
| 4.2.6. Lagomorpha..... | 91 |
| 4.3. Incus..... | 93 |
| 4.3.1. Deskription des Incus | 93 |
| 4.3.2. Sciuridae | 94 |
| 4.3.3. Aplodontidae | 107 |
| 4.3.4. Gliridae | 108 |
| 4.3.5. †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 109 |
| 4.3.6. Lagomorpha..... | 112 |
| 4.4. Stapes | 114 |
| 4.4.1. Deskription des Stapes..... | 114 |
| 4.4.2. Sciuridae | 115 |
| 4.4.3. Aplodontidae | 128 |
| 4.4.4. Gliridae | 129 |
| 4.4.5. †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 131 |
| 4.4.6. Lagomorpha..... | 133 |
| 4.5. Auris interna..... | 135 |
| 4.5.1. Deskription der Auris interna | 135 |
| 4.5.2. Sciuridae | 137 |

| | | |
|----------|---|-----|
| 4.5.3. | Aplodontidae | 151 |
| 4.5.4. | Gliridae | 152 |
| 4.5.5. | †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 154 |
| 4.5.6. | Lagomorpha | 160 |
| 4.6. | Phylogenetische Analyse | 162 |
| 4.7. | Diskussion der vergleichend-morphologischen Untersuchung | 164 |
| 4.7.1. | Grundplanrekonstruktionen der Auris media und Auris interna | 164 |
| 4.7.1.1. | Sciuromorpha | 164 |
| 4.7.1.2. | Sciuridae | 168 |
| 4.7.1.3. | <i>Aplodontia rufa</i> | 175 |
| 4.7.1.4. | Gliridae | 175 |
| 4.7.1.5. | †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 177 |
| 4.7.2. | Morphologische Variabilität | 178 |
| 5. | Funktionsmorphologische Untersuchungen der Auris interna | 180 |
| 5.1. | Voruntersuchungen | 180 |
| 5.1.1. | Wiederholbarkeit der Messungen | 181 |
| 5.1.2. | Morphologische Variabilität | 181 |
| 5.2. | Morphometrie der Auris interna | 182 |
| 5.2.1. | Radii der Bogengänge | 182 |
| 5.2.2. | Winkel zwischen den Bogengängen | 188 |
| 5.2.3. | Form der Auris interna | 190 |
| 5.3. | Lokomotionsmodi rezenter Taxa | 194 |
| 5.4. | Lokomotionsmodi fossiler Taxa | 195 |
| 5.4.1. | Test auf eine arboreale Lebensweise | 196 |
| 5.4.2. | Test auf eine fossoriale Lebensweise | 196 |
| 5.4.3. | Lokomotionsaussagen der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae | 197 |
| 5.5. | Sensitivität | 201 |
| 5.6. | Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchung | 206 |
| 5.6.1. | Funktionsmorphologische Bedeutung der Auris interna | 206 |
| 5.6.2. | Funktionelle Bedeutung einzelner Messparameter | 206 |
| 5.6.3. | Funktionelle Bedeutung der Sensitivität | 208 |
| 5.6.4. | Lokomotionsmodi einzelner Taxa | 211 |

| | |
|--|-----|
| 5.6.5. Rekonstruktion der Ökologie der Sciuridae | 216 |
| 6. Zusammenfassung und Schlussfolgerung | 218 |
| 6.1. Anatomische Untersuchung | 218 |
| 6.2. Funktionelle Untersuchungen | 220 |
| 6.3. Zuordnung der Lokomotionsmodi | 221 |
| 7. Abkürzungsverzeichnisse | 224 |
| 7.1. Taxa: AV – I..... | 224 |
| 7.2. Strukturen: AV – II | 226 |
| 8. Danksagung | 230 |
| 9. Literatur | 232 |
| 10. Appendix | 255 |

I Kurzfassung und Abstract

I.1 Kurzfassung

Die Auris media der Rodentia zeichnet sich durch knöcherne Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani aus. Diese können mit der 'Septenuhr' und der 'Septengleichung', welche in dieser Studie entwickelt wurden, erfasst werden. Im Grundplan der Sciuromorpha wird als gemeinsames Merkmal von einem knöchernen Netzwerk dieser Strukturen ausgegangen, wie es rezent bei *Aplodontia rufa* zu finden ist. Diese Struktur hat sich bei den Sciuridae und Gliridae in unterschiedlicher Weise in Haupt- und Nebensepten reduziert. Innerhalb der Sciuridae kann anhand der Anzahl und Lage der Septen zwischen den einzelnen Triben unterschieden werden. Pteromyinae zeichnen sich durch eine Erweiterung des Recessus epitympanicus nach occipital und dem Auftreten von Hauptsepten aus, wodurch eine Monophylie der Gleithörnchen angenommen werden kann. Der Malleus der Sciuromorpha zeigt im Grundplan eine Verschmelzung der knöchernen Lamina mit dem Ectotympanicum, wodurch er in seiner Gestalt einem Vorläufer des von FLEISCHER (1978) beschriebenen 'freely-mobile-type' entspricht. †*Sciuroides* sp., als ein untersuchter Vertreter der †Theridomyidae, zeigt in der Morphologie des Malleus den ursprünglichen 'transitional-type' als Übergangsform zwischen dem 'ancestral-type' and 'freely-mobile-type'. Bei der vergleichenden Betrachtung des Stapes, kann für die Arteria stapediale die Ausbildung eines knöchernen Kanals als Primitivmerkmal der Sciuromorpha angenommen werden. Der ursprüngliche Merkmalszustand der Auris interna bei Sciuromorpha zeigt einen ovalen Verlauf des anterioren Bogenganges, eine dorso-mediale Stauchung des posterioren Bogenganges sowie eine runde Krümmungslinie des lateralen Bogenganges. Bei der morphologisch-vergleichenden Betrachtung der Auris media und Auris interna der Sciuromorpha deutet sich ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zwischen Sciuridae und Gliridae an. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Aplodontia rufa* und den Sciuridae kann in der Untersuchung der Ohrregion nicht dargestellt werden, da *Aplodontia rufa* in der Ausprägung der Ossicula auditus sowie der Auris interna stark abgeleitet sein kann.

Funktionsmorphologische Untersuchungen der Auris interna lassen Aussagen über unterschiedliche Lokomotionsmodi bei rezenten Sciuromorpha zu. Der Radius des lateralen Bogenganges und der Durchmesser der Bogengangkanäle sind bei fossorialen Arten deutlich größer ausgebildet als bei arborealen oder gleitenden Taxa. Aufgrund dessen zeigen fossoriale Arten eine größere Sensitivität des Gleichgewichtsinnes mit einem deutlich größeren Sensitivitätsspektrum als dieser bei baumlebenden und gleitenden Arten zu erkennen ist. Es ist anzunehmen, dass arboreale, gleitende und fliegende Arten eine nervale Überstimulation des Gleichgewichtssinnes vermeiden, indem sie eine geringe Sensitivität bezüglich Lageänderung im dreidimensionalen Raum zeigen. Erstmals können den Schnittwinkeln der Bogengänge funktionelle Bedeutungen zugesprochen werden, da sich bei

fossorialen, arborealen sowie gleitenden Arten deutliche Unterschiede gezeigt haben. Durch die große Anzahl untersuchter rezenter Taxa der Sciuomorpha ist in der vorliegenden Arbeit eine Datenmatrix geschaffen worden, auf dessen Grundlage fossilen Vertreter der Rodentia ein Lokomotionsmodus zugewiesen werden kann. Durch eine morphologisch-vergleichende Betrachtung des Durchmessers der Bogengangkanäle rezenter Arten der Sciuomorpha können den untersuchten Arten der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae Lokomotionsmodi zugewiesen werden, was statistisch nicht eindeutig möglich ist. Bei †*Cylindrodon fontis* und †*Heteroxerus costatus* kann aufgrund des großen Durchmessers der Bogengangkanäle von einer fossorialen Lokomotion ausgegangen werden. †*Palaeosciurus feignouxi* lässt in der Anatomie der Auris interna eine arboreale Lebensweise erkennen. †*Ardynomys occidentalis*, †*Sciuroides* sp., †*Sciuroides fransi* sowie †*Ischyromys typus* zeigen einen intermediären Status zwischen fossorialer und arborealer Lokomotion, weshalb eine generalistische Lebensweise anzunehmen ist.

I.II Abstract

The auris media of the rodents is characterized by bony septa inside the epitympanic recess and the tympanic cavity. These structures can be mapped with the 'septal compass' and the 'septal formula' which were developed in this study. One common character in the assumed groundplan of sciuriforms is an irregular network of bony structures like it is present in the extant taxa of *Aplodontia rufa*. In sciurids and glirids, this network has been reduced into 'primary septa' and 'secondary septa'. Within the tribes of sciurids, the number and position of the septa are varying. In pteromyines, the epitympanic recess is enlarged in occipital direction and shows only 'primary septa', which unites gliding squirrels in a monophyletic group. Another important character in the groundplan of sciuriforms is a malleus which is characterized by a fusion of the bony lamina with the ectotympanic. This type can be assumed as ancestral to the 'freely-mobile-type' of the middle ear which was described by FLEISCHER (1978). The malleus of †*Sciuroides* sp. displays an ancestral 'transitional-type' as the intermediate form between the 'ancestral-type' and 'freely-mobile-type'. The comparative investigation of the stapes of different sciuriforms showed that a bony canal for the stapedia artery is a primitive character. The plesiomorphic character pattern of the auris interna in sciuriforms is an oval course of the anterior semicircular canal, a dorso-medial compression of the posterior semicircular canal and a rounded outline of the lateral semicircular canal. The comparative anatomical investigations of the auris media and auris interna of the sciuriforms result in a close relationship of glirids and sciurids. A sister-group relationship between sciurids and *Aplodontia rufa* is not impossible, because the auditory ossicles and the inner ear of *Aplodontia rufa* are derived.

Functional-morphological investigations of the auris interna in extant sciuriforms permit predictions about different modes of locomotion. In fossorial taxa, the radius of the lateral semicircular canal and the diameters of the semicircular canals are considerably larger than in arboreal and gliding taxa. Because of this, the sense of balance in fossorial taxa possesses a wider range of high sensitivity than it can be seen in arboreal and gliding taxa. To avoid overstimulation of the sense of balance, the inner ear in arboreal, gliding and flying taxa seems to be much less sensitive to changes of positions. For the first time, a functional signal in the angles of intersection of the semicircular canals was detected by comparing fossorial, arboreal and gliding taxa. The high number of investigated extant taxa of sciuriforms in this study creates a solid database, which allowed to assign locomotion modes to fossils of rodent specimens.

The comparative morphological investigations of the diameter of the semicircular canals in extant taxa of sciuriforms permit inferring the locomotion mode in fossil taxa of †theridomyids, †cylindrodontids and †ischyromyids, while statistic analyses do not support such conclusions. Due to the large diameter of the semicircular canals, †*Cylindrodon fontis* and †*Heteroxerus costatus* can be

Abstract

postulated here as fossorial taxa. According to the results of the investigations of the inner ear of †*Palaeosciurus feignouxi*, it was probably adapted to an arboreal lifestyle. The features of the inner ears of †*Ardynomys occidentalis*, †*Sciuroides* sp., †*Sciuroides fransi* and †*Ischyromys typus*, show an intermediate form between fossorial and arboreal taxa, what causes a generalistic locomotion mode in conclusion.

1. Zielsetzung

Im Fokus dieser Arbeit steht das molekular verifizierte Monophylum der Sciuromorpha, der Hörnchenartigen ('Squirrel-related-clade' nach ADKINS ET AL. 2003), welches die Familien der Sciuridae, Aplodontidae sowie Gliridae umfasst. Taxa dieser Gruppe, im Speziellen der Sciuridae, zeigen unterschiedliche Lokomotionsmodi, weshalb sie für phylogenetische wie auch funktionsmorphologische Untersuchungen von großem Interesse sind. Sowohl der Ursprung dieser Familien als auch das Verwandtschaftsverhältnis zwischen diesen wurde bisher kontrovers diskutiert. Eine nähere Verwandtschaft zwischen Sciuridae und Aplodontidae (LAVOCAT & PARENT 1971), aber auch ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Sciuridae und Gliridae (BUGGE 1974), wurde morphologisch durch die Anatomie der Ohrregion und dem Verlauf einzelner Gefäße innerhalb dieser postuliert. Um diese systematische Kontroverse der Sciuromorpha näher zu beleuchten, soll in der vorliegenden Studie der Strukturkomplex der Auris media (= Mittelohr) mit den knöchernen Septen sowie den Ossicula auditus (= Gehörknöchelchen) und die Auris interna (= Innenohr) einer vergleichend-morphologischen Betrachtung bei über 50 Arten unterzogen werden. Diese Elemente der Ohrregion befinden sich im Cavum tympani sowie knöchern ummantelt im Petrosum des Schädels, weshalb sie auch fossil erhalten sein können. Mittels non-invasiver Mikrocomputertomographie werden das knöcherne Labyrinth sowie die einzelnen Elemente des Mittelohrraumes sichtbar gemacht, virtuell rekonstruiert sowie morphometrisch analysiert. Durch den Einbezug fossiler Vertreter der Rodentia soll ein Grundplan der knöchernen Septen innerhalb des Cavum tympani und des Recessus epitympanicus, der Ossicula auditus sowie der Auris interna für Sciuromorpha rekonstruiert werden. Zusätzlich werden in der vorliegenden Studie erstmals die Sciuridae einer funktionsmorphologischen Untersuchung unterzogen, was bisher lediglich für Primaten durchgeführt wurde (u.a. SPOOR et al. 2007, SILCOX et al. 2009). Um Aussagen über den Lokomotionsmodus eines Taxons zu treffen, wurde in bisherigen Studien die Anatomie der Bogengänge des Innenohres, welches als Gleichgewichtsorgan fungiert, funktionsmorphologisch vergleichend betrachtet und Anpassungen an unterschiedliche Lokomotionsmodi dargestellt (u.a. SPOOR & ZONNEVELD 1998, SPOOR et al. 2007). In der vorliegenden Studie soll dieser Ansatz erstmals für Sciuridae, die innerhalb der Rodentia die größte morphologische wie auch ökologische Diversität zeigen (NOWAK 1991), sowie für rezente Taxa der Aplodontidae, Gliridae und weiteren ausgewählten Arten der Mammalia untersucht werden. Das Innenohr kann aufgrund seiner Lage im Petrosum auch bei fossilen Arten erhalten sein, weshalb durch morphometrische Untersuchungen sowie vergleichend-morphologische Betrachtungen mit rezenten Rodentia Rückschlüsse auf die Lokomotionsmodi der fossilen Taxa möglich sind. Mit dieser vorliegenden Studie wird erstmals eine Datenmatrix erstellt, die neben paläoökologischen Aussagen bei Sciuridae auch als Grundlage für zukünftige Untersuchungen an weiteren rezenten Familien sowie fossilen Taxa der Rodentia dienen soll.

2 Einleitung

„Die vergleichende Anatomie der Gehörlabyrinth hat nur morphologischen Werth. Welche functionellen Verschiedenheiten durch die Veränderungen in der Gestaltung der einzelnen Bestandtheile des Labyrinthes bedungen werden, können wir für jetzt nicht einmal vermuthen, und werden auch in alle Ewigkeit nicht mehr von ihnen erfahren.“

HYRTL (1873)

2.1 Systematik

2.1.1 Systematik der Rodentia

Mit fast 50% sind Nagetiere (Rodentia, Bowdich 1821) die artenreichste Gruppe innerhalb der heute lebenden Säugetiere (Mammalia) (WILSON & REEDER 2005). Durch fossile Funde wurde ihre Radiation vor ca. 55 Mio. Jahren angenommen (JAEGER 1988, HARTENBERGER 1998), wohingegen ein Ursprung in der Kreide vor 89-125 Mio. Jahren aufgrund der molekularen Uhr angenommen wird (JANKE et al. 1997, KUMAR & HEDGES 1998). Diese zeitliche Diskrepanz begründet sich auf kurzen Gensequenzen sowie kurzen Zeitperioden zwischen der Auftrennung der Hauptlinien (ADKINS et al. 2003), weshalb neben dem Ursprung auch die Phylogenie und Radiation der einzelnen Familien der Rodentia bisher noch nicht eindeutig geklärt werden konnten (LI et al. 1992, ADKINS et al. 2001, BLANGA-KANFI et al. 2009). Eine nähere Verwandtschaft zu Scandentia, Dermoptera und Primaten, mit denen die Rodentia das Monophylum der Euarchontoglires bilden, konnte jedoch abgesichert werden (MURPHY et al. 2001, HUCHON et al. 2002).

Die derzeit anerkannte Großgruppensystematik der Nagetiere basiert auf molekularbiologischen Daten (BLANGA-KANFI et al. 2009) und steht teilweise im Widerspruch zu klassischen vergleichend-anatomischen Analysen. Letztere stützen sich insbesondere auf Untersuchungen der Kieferanatomie (TULLBERG 1899), der Kaumuskulatur (BRANDT 1855) sowie den Mikrostrukturen der Schmelzincisiven (MARTIN 1992), die jedoch konvergenten Entwicklungen unterworfen sind und in ihrer phylogenetischen Aussagekraft eingeschränkt sind (VIANEY-LIAUD 1985, MARIVAUX et al. 2004). Nach Aussagen von LANDRY (1999) wurden Rodentia in Simplicidentata (Rodentia s.st.) und Duplicentata (Lagomorpha) erstmals von WATERHOUSE (1846) anhand der Ausgestaltung des Musculus masseter beschrieben, wobei Simplicidentata in Hystricomorpha und Sciuomorpha getrennt wurden. Letztere wurden wiederum in Sciuomorpha und Myomorpha unterschieden. BRANDT (1855) bezog die Lagomorpha in diese Definition mit ein, wodurch morphologisch eine Aufspaltung in

Sciuromorpha, Hystricomorpha, Myomorpha und Lagomorpha etabliert wurde. TULLBERG (1899) unterschied aufgrund der Lage des Processus angularis des Dentale Rodentia in zwei Gruppen, Hystricognathi und Sciurognathi. Während die Monophylie der Hystricognathi morphologisch (LAVOCAT & PARENT 1985), molekular (SARICH 1985) wie auch immunologisch (HUGOT 1999) nachgewiesen wurde, werden Sciurognathi sowohl morphologisch (LUCKETT & HARTENBERGER 1985) wie auch molekular (NEDBAL et al. 1996) als Paraphylum angesehen und als sogenannte 'wastebasket-group' bezeichnet (LUCKETT & HARTENBERGER 1985). Nach NEDBAL et al. (1996) wird Sciurognathie als plesiomorphes Merkmal aller eutherischen Mammalia bewertet und stellt somit kein gemeinsames Merkmal der Rodentia dar. Verfolgt man die systematische Einteilung nach MCKENNA & BELL (1997), so setzten sich die von BRANDT (1855) definierten Sciuromorpha aus †Ischyromyidae, †Theridomyomorpha, Sciurida und Castorimorpha zusammen. Dies steht jedoch im Widerspruch zu NEDBAL et al. (1996), die zwischen den Überfamilien Sciuroidea, Gliroidea und Aplodontoidea unterscheiden, wohingegen HUCHON ET AL. (2002) Gliridae nicht zu den Sciuroidea rechnen.

Durch molekulare Analysen wurden diese morphologisch begründeten Phylogenien der Rodentia aufgelöst (BRANDT 1855, TULLBERG 1899, STEHLIN & SCHAUB 1951, THENIUS 1989) und es kam zur systematischen Aufteilung der Nagetiere in insgesamt drei Hauptlinien mit acht Clades (DEBRY & SAGEL 2001, HUCHON et al. 2002, MONTGELARD et al. 2002, ADKINS et al. 2003, DEBRY 2003, MONTGELARD et al. 2008, BLANGA-KANFI et al. 2009):

I. 'Squirrel-related clade':

- Gliridae
- Sciuroidea: Aplodontidae, Sciuridae

II. 'Mouse-related clade':

- Castorimorpha: Geomyidae, Heteromyidae, Castoridae
- Anomaluomorpha: Anomaluridae, Pedetidae
- Myodonta: Dipodidae, Spalacidae, Cricetidae, Muridae

III. Ctenohystrica:

- Caviomorpha: Octodontoidea, Chinchilloidea, Erethizontoidea, Cavioidea
- Phiomorpha: Thryonomyidae, Petromuridae, Bathyergidae, Hystricidae
- Ctenodactylidae

2.1.2 Systematik und Fossilgeschichte des 'Squirrel-related-clade'

Für die phylogenetische wie auch funktionelle Untersuchung der Ohrregion dieser Studie diente als Grundlage das molekular verifizierte Monophylum des 'Squirrel-related-clade'. Beruhend auf molekularen Analysen werden hierbei Aplodontidae (= Bergbiber), Sciuridae (= Hörnchen) sowie

Gliridae (= Schläfer und Bilche) zusammengefasst (ADKINS et al. 2003, BLANGA-KANFI et al. 2009). In dieser Studie werden diese drei Familien zu den Sciuromorpha zusammengefasst, wobei zu beachten ist, dass Castoridae aufgrund der molekularen Untersuchungen von ADKINS et al. (2003) sowie BLANGA-KANFI et al. (2009) in keiner näheren Verwandtschaft zu den Sciuromorpha stehen, wie es in morphologischen Untersuchungen postuliert wurde (BRANDT 1855).

In bisherigen Arbeiten wurden unterschiedliche Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den drei Familien der Sciuromorpha angenommen und verschiedene Bezeichnungen für die Großfamilien angewandt. Die Sciuroida umfassen die beiden Familien Aplodontidae und Sciuridae, deren Schwestergruppenverhältnis durch immunologische Analysen (SARICH 1985), wie auch durch anatomische Befunde der Mittelohrregion (LAVOCAT & PARENT 1985, VIANEY-LIAUD 1985) bestätigt wurde. Sciuridae und Aplodontidae haben keine Arteria carotis interna ausgebildet und weisen einen kurzen Musculus stapedialis auf, der in seiner Lage vom posterioren Teil des Schädels vollständig getrennt ist. Desweiteren ist die Fenestra rotunda leicht gedreht und es findet sich eine knöcherne Brücke zwischen Bulla auditiva und Petrosium, wodurch bei einer lateralen Eröffnung des Cavum tympani die Ossicula auditus bedeckt bleiben und nicht einzusehen sind (BUGGE 1985, LAVOCAT & PARENT 1985, WAHLERT 1985).

Die Hauptgruppen der Rodentia entwickelten sich während des frühen Tertiärs (MARIVAUX et al. 2004). Ihre Radiation (LUCKETT & HARTENBERGER 1985, MCKENNA & BELL 1997, MARIVAUX et al. 2004, MARTIN 2007) sowie ihr Ursprung wurden bisher kontrovers diskutiert (WOOD 1955, MENG 1990, KORTH 1994, DAAMS & DEBRUJIN 1995). Die ersten bekannten Vertreter der †Ischyromyidae finden sich im späten Paleozän (frühen Clarkforkian) Nord-Amerikas (VIANEY-LIAUD 1985) und zeigten eine protrogomorphe Kaumuskulatur (SCOTT et al. 1937). Innerhalb ihrer drei Unterfamilien, †Paramyinae, †Reithroparamyinae und †Pseudoparamyinae wiesen sie eine große Artenvielfalt auf (KORTH 1984), wobei †Reithroparamyinae eine Schlüsselrolle zur Klärung phylogenetischer Fragestellungen einnimmt (BLACK 1971, WOOD 1975, KORTH 1984, MENG 1990). Innerhalb der Fauna Nord-Amerikas finden sich während des Wasatchians zusätzlich die Familien †Eutypomyidae, †Cylindrodontidae sowie †Sciuravidae, wobei lediglich †Eutypomyidae von †Ischyromyidae abzuleiten sind (DAWSON 1966, KORTH 1984). Über den Ursprung der †Cylindrodontidae und †Sciuravidae besteht bisher keine Einigkeit. KORTH (1994) geht davon aus, dass †Cylindrodontidae sowie †Sciuravidae nach Nord-Amerika immigrierten, wohingegen WOOD (1955) †Ischyromyidae Nord-Amerikas von †Paramyidae und †Sciuravidae des oberen Eozän ableitet. Dagegen gehen DAAMS & DEBRUJIN (1995) bei †Ischyromyidae von Vorläufer der †Sciuravidae aus, die wiederum an der Basis der Geomyidae stehen. Als Ursprung der asiatischen Gattungen der †Cylindrodontidae wird †*Ardynomys occidentalis* angesehen, indem diese Art über die Bering-Landbrücke von Nord-Amerika nach Asien migrierte (WOOD 1970). Auch wird eine nähere Verwandtschaft zwischen †*Ardynomys*

occidentalis zur Gattung †*Pseudocylindrodon* angenommen und weniger mit der Gattung †*Cylindrodon* (WOOD 1955).

Während des unteren Eozän wanderten †Ischyromyoidae nach Europa ein (VIANEY-LIAUD 1985), wobei sich diese kurz nach der Öffnung des Nordatlantiks in Gliroidea (HARTENBERGER 1971, VIANEY-LIAUD 1985) sowie in †Theridomyoidea aufgespalten haben (DAAMS & DEBRUJIN 1995, MARTIN 1999). LAVOCAT & PARENT (1985) sehen aufgrund der Position der Ohrregion sowie des Muskelansatzes des Musculus stapedialis †Paramyidae als Vorläufer der †Theridomyidae und †Sciuravida an. †Theridomyidae zeigen hierbei ursprünglichere Merkmale innerhalb der Cavum tympani als sie bei den †Sciuravida ausgeprägt sind, indem sie eine Carotis interna mit drei Abzweigungen aufzeigen, sowie für den Verlauf der Arteria stapedialis eine deutliche Grube auf dem Promontorium (LAVOCAT & PARENT 1985). Ab dem späten Eozän (Robiacian) zeigten die †Theridomyidae eine starke Diversifikation, wohingegen die Artzahl der †Ischyromyidae stark abnahm (KORTH 1994). Ab dem frühen Oligozän finden sich erstmals †Eomyidae, Aplodontidae, Sciuridae, Castoridae sowie Cricetidae (KORTH 1994).

Phylogenetische Untersuchungen dentaler Merkmale fossiler Taxa postulieren eine dichotome Aufspaltung der frühen Rodentia (LUCKETT & HARTENBERGER 1985, MARIVAUX et al. 2004), wobei Ctenohystrica und Hystricomorpha den Ischyromyiformes gegenübergestellt werden (Abb. 1). An der Basis der Ischyromyiformes findet sich die Familie der †Cylindrodontidae. Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen †Ischyromyoidea und †Theridomorpha ist nicht aufgelöst, wobei diese in einem Schwestergruppenverhältnis zu den Sciuridae und Aplodontidae stehen. Da die Sciuromorpha in diesem Kladogram als Paraphylie erscheinen (Abb. 1), dient diese systematische Aufteilung nicht als Grundlage der vorliegenden Arbeit.

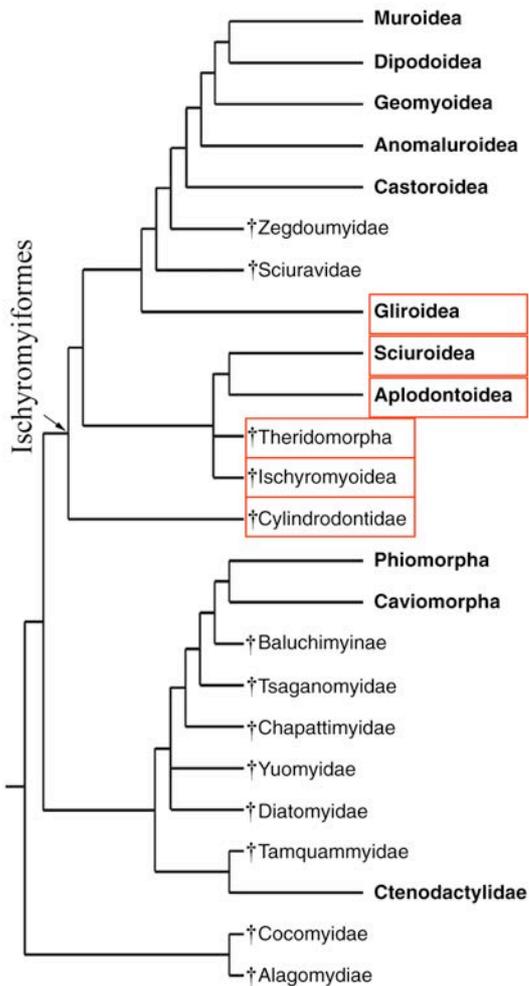


Abb. 1
Phylogenetisches Kladogramm fossiler und rezenter Rodentia. Verändert nach MARIVAUX et al. (2004). Markiert sind Familien, deren Taxa in diese Studie einfließen.

2.1.3 Systematik und Fossilgeschichte der Sciuridae

Das älteste Taxon der Sciuridae, *Douglasciurus jeffersoni* (vorher *Protosciurus* cf. *jeffersoni*) ist bekannt aus dem Mittleren Chadronium (spätes Eozän) von Pipestone Springs, Montana (EMRY & THORINGTON 1982, EMRY & KORTH 1996, 2001). Dieses Taxon zeigt eine protrogomorphe Anordnung der Kaumuskelatur, wurde jedoch durch Merkmale des Zahnschmelzes der Incisiven, des Basicranium sowie des Postcranium zu den Sciuridae gestellt (EMRY & THORINGTON 1982, EMRY & KORTH 1996). Nach WOOD (1955) leiten sich Sciuridae von †Paramyidae ab, was durch anatomische Veränderungen des Musculus masseter und der Größe des Infraorbitalforamens begründet wird. LAVOCAT & PARENT (1985) zweifelten dies jedoch an, da fossile Formen der Sciuroidea einen Verlauf des Musculus stapedialis aus der Bulla auditiva an den posterioren Teil des Schädels zeigen, wohingegen bei †Paramyinae der Musculus stapedialis auf das Innere der Bulla beschränkt bleibt und Sciuroidea somit nicht von †Paramyinae aus Nordamerika abzuleiten sind.

Der erste Vertreter der Sciuridae mit einer sciuiomorphen Kaumuskulatur, *Palaeosciurus* Pomel 1853, stammt aus dem frühen Oligozän Europas (VIANEY-LIAUD 1974). In Afrika sind Sciuridae seit dem Miozän durch isolierte Zähne bekannt (LAVOCAT 1978), während sie in Südamerika erst nach der Bildung der Panamalandbrücke vor 3,1 Mio. Jahren zu finden sind (MARSHALL & SEMPERE 1993, COATES & OBANDO 1996). Die frühesten Vertreter der Marmotini und Tamiini sind aus dem Arikareean (spätes Oligozän - frühes Miozän) bekannt (BLACK 1963).

Rezent besteht die Familie der Hörnchen (Sciuridae) aus 33 Unterfamilien mit 55 Gattungen und 273 Arten (THORINGTON & HOFFMANN 2005) und stellt innerhalb der Sciuiomorpha die größte Familie dar (NOWAK 1991). Die Klassifikation der Sciuridae war bisher großen Änderungen unterworfen. Aufgrund ihrer unterschiedlichen Lokomotionsmodi, erfolgte in älteren Publikationen eine phylogenetische Unterteilung in Boden-, Baum- und Gleithörnchen (SIMPSON 1945, MOORE 1959). Erstmals klassifizierte FORSYTH MAJOR (1873) anhand von Zahnmerkmalen Sciuridae in die drei Unterfamilien der Sciurinae (= tagaktive Hörnchen außer Kleinsthörnchen), Pteromyinae (= Gleithörnchen) sowie Nannosciurinae (= Kleinsthörnchen). Dieser systematische Ansatz wurde von MILLER & GIDLEY (1918) durch craniale Merkmale erweitert. Basierend auf der Morphologie des Baculums unterschied THOMAS (1915) das Indo-Malayische Baumhörnchen *Callosciurus* Gray 1876, von der holarktisch verbreiteten Gattung *Sciurus* Linnaeus 1758. Durch POCOCK (1923) wurde den Gleithörnchen (Petauristidae) der Status einer Familie zuerkannt und *Tamiasciurus* Trouessart 1880 in den Rang einer Gattung gehoben. SIMPSON (1945) klassifizierte Familien zu Unterfamilien und erhob Unterfamilien in den Status von Triben, womit er ELLERMAN (1940) folgte, der einzelne Gruppen in den Rang einer Gattung stellte und Bodenhörnchen mit dem Gattungsnamen *Citellus*, Oken 1816 versah. Anhand cranialer Merkmale wurden innerhalb der tagaktiven Sciuridae zwei neue Triben klassifiziert, Ratufini und Protoxerini (MOORE 1959, MOORE 1961). BLACK (1963) erhob Tamiini in den Rang eines Tribus, da diese aufgrund ihres Skelettbaues, ihres Sozialverhaltens sowie ihrer Bezahlung eine Zwischenform zwischen Boden- und Baumhörnchen darstellen sollen. In darauffolgenden morphologischen Untersuchungen wurden den Nannosciurinae der Rang einer Unterfamilie aberkannt und die Sciuridae wurden in die zwei Unterfamilien Sciurinae Baird 1857, welche Baum- und Bodenhörnchen einschließen sowie Pteromyinae, die Gleithörnchen, unterteilt (HOFFMANN et al. 1993, THORINGTON 2002).

Die systematische Stellung der einzelnen Gattungen innerhalb der Sciuridae ist auch durch die Analysen molekularer Daten bisher noch nicht vollständig aufgeklärt (MERCER & ROTH 2003, STEPPAN et al. 2004). In den molekularen Analysen von MERCER & ROTH (2003) sowie STEPPAN et al. (2004) zeigt sich eine Paraphylie der Baum- und Bodenhörnchen (Sciurinae). Dies widerspricht der phylogenetischen Annahme einer Trennung der Sciuridae in Sciurinae und Pteromyinae, sowie dem Ursprung der Pteromyinae außerhalb der Sciurinae. Die Triben der Sciuridae sind mit Ausnahme der Funambulini monophyletisch (Abb. 3), wobei die Gattung *Prasadsciurus*, die früher der Gattung

Funambulus entsprach, im Schwestergruppenverhältnis zu den Nannosciurini steht (MERCER & ROTH 2003).

Anatomische Besonderheiten zeigen innerhalb der Sciuridae die Pteromyinae. Ihre Monophylie konnte sowohl morphologisch durch Untersuchungen der Oberarm- und Schultermuskulatur (THORINGTON et al. 1997, THORINGTON & DARROW 2000), wie auch molekular bestätigt werden (STEPPAN et al. 2004, BLANGA-KANFI et al. 2009). Jedoch konnten weder interne systematische Fragestellungen (MCKENNA 1962, MEIN 1970, THORINGTON & DARROW 2000), noch die Evolution des Gleitens (BLACK 1963, BLACK 1971, HIGHT et al. 1974, THORINGTON & DARROW 2000) eindeutig geklärt werden. Kontrovers wird hierbei vor allem das Verwandtschaftsverhältnis der Pteromyinae innerhalb der Sciuridae diskutiert, wobei molekulare Studien ein näheres Verwandtschaftsverhältnis der Pteromyinae zu den Sciurini postulieren (MERCER & ROTH 2003). Bisher konnte der Ursprung der Pteromyinae nicht eindeutig geklärt werden. Einerseits wird ein unabhängiger Ursprung der Pteromyinae aus eozänen †Paramyidae angenommen (MEIN 1970, DEBRUJIN & UNAY 1989), es werden aber auch mehrere unabhängige Entwicklungslinien aus unterschiedlichen Gruppen von Baumhörnchen postuliert, wodurch Pteromyinae als Paraphylum angesehen werden (BLACK 1971, HIGHT et al. 1974). Bisherige Fossilfunde der Pteromyinae beschränkten sich auf Zähne oder Zahnfragmente, wohingegen keine postcranialen Elemente vorliegen (THORINGTON et al. 2005, EMRY & KORTH 2007). Eine Einordnung der Pteromyinae innerhalb der Sciuridae ist jedoch schwierig. Nach THORINGTON et al. (2005) weisen die Zähne der Sciurini und Pteromyinae konvergente Merkmale auf, weshalb Sciurini und Pteromyinae im Fossilbericht nicht problemlos unterschieden werden können.

Für die morphologischen Untersuchungen dieser Studie liefert das vorliegende Kladogramm (Abb. 2) das phylogenetisch-systematische Argumentationsschema der einzelnen Gattungen der Sciuridae. Desweiteren sind die Verwandtschaftsverhältnisse zu den Gliridae und Aplodontidae sowie zu den Außengruppen der Sciuomorpha aufgetragen. Das Kladogramm stützt sich auf die Arbeit von MERCER & ROTH (2003), da in ihrer Studie erstmals eine breite molekulare Analyse durchgeführt wurde, die neben der 12S und 16S ribosomalen DNA auch das IRBP (Interphotorezeptor Retinoid-bindende Protein) in die Analyse einbezog. Um zusätzlich die Verwandtschaftsverhältnisse einzelner Gattungen innerhalb der Triben darzustellen, werden die Arbeiten von HARRISON et al. (2003) für die Marmotini und HERRON et al. (2005) für die Xerini hinzugezogen. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen Sciuridae, Aplodontidae und Gliridae entspricht den Ergebnissen der molekularen Untersuchungen von MERCER & ROTH (2003). Die basale Stellung von †*Palaeosciurus feignouxi* folgt VIANEY-LIAUD (1974). Die phylogenetischen Stellungen der fossilen Familien der Rodentia ist aus DAAMS & DEBRUJIN (1995) entnommen.

Einleitung

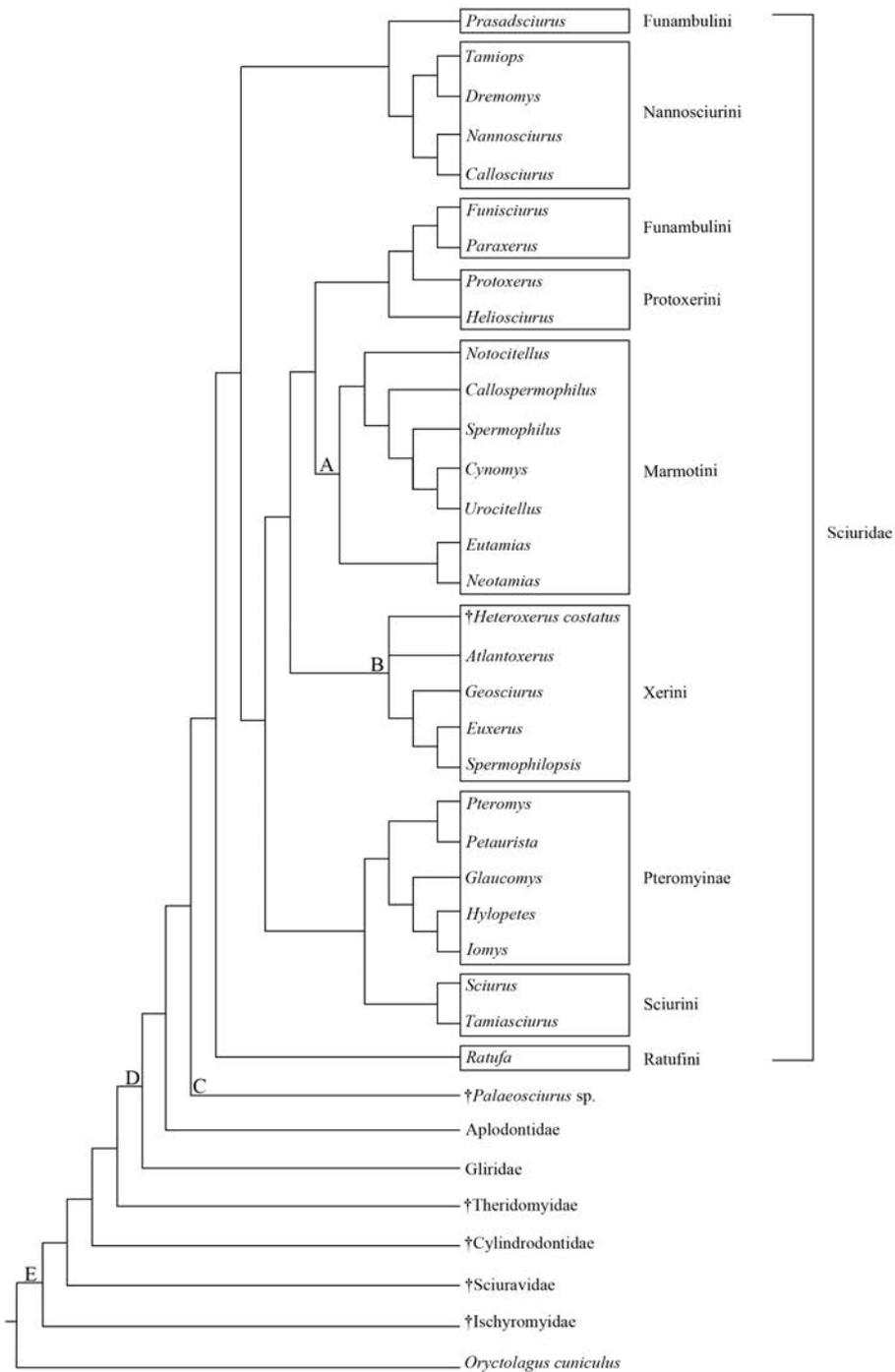


Abb. 2

Phylogenetischer Stammbaum der Sciuromorpha sowie den untersuchten Vertretern der †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae und †Theridomyidae dieser Studien. *Oryctolagus cuniculus* entspricht der Außengruppe. Die Verwandtschaftsverhältnisse entstammen HARRISON et al. (2003) (=A), HERRON et al. (2005) (=B), VIANEY-LIAUD (1974) (=C), BLANGA-KANFI et al. (2009) (=D) und DAMMS & DEBRUJIN (1995) (=E).

2.1.4 Systematik und Fossilgeschichte der Aplodontidae

Die Überfamilie der Aplodontoidea wird unterteilt in die beiden Familien Aplodontidae und †Mylagaulidae (MCGREW 1941). Fossil sind diese beiden Familien sowohl ökologisch wie auch morphologisch divers und rezent lediglich mit einem Taxon, *Aplodontia rufa* Rafinesque 1817, in Nordamerika vertreten (NOWAK 1991, HOPKINS 2008).

Als fossile Vorläufer der Aplodontidae werden †Paramyidae angenommen, die in ihrem Merkmalszustand basalen Rodentia ähnelten (HOPKINS (2008) contra: SIMPSON (1945)). †Paramyidae zeigen nieder-kronige bunodonte Zähne, ähnlich zu den heute lebenden Sciuridae (HOPKINS 2008). Die Fossilgeschichte der Aplodontidae ist von mehrmaligen Diversifikationen insbesondere während des Oligozän geprägt, die wiederum durch mehrfache Aussterbeereignisse einzelner Taxa unterbrochen wurden (MCGREW 1941, SHOTWELL 1958, RENSBERGER 1983). Während des Oligozän und Miozän zeigten Aplodontidae ihre größte ökologische Vielfalt, die zur Entwicklung von vier Gattungen führte (HOPKINS 2008). †Allomyinae waren größer als ihre Vorläufer, zeigen ein brachyodontes Gebiß und wiesen eine arboreale Lebensweise auf (HOPKINS 2008). Kleinere grabenden †Mensisomyinae mit einfachen lophodonten Zähnen aber auch †Ansomyinae mit einem brachyodontes Gebiss (HOPKINS 2008), gehören ebenso zu den Aplodontidae (RENSBERGER 1981, HOPKINS 2008), wie auch †Aplodontinae, deren Gebiss verschiedenartig gestaltet ist (HOPKINS 2008). Es wird angenommen, dass Aplodontidae in ihrer Lebensweise Generalisten darstellten und im Laufe ihrer Diversifikation unterschiedliche ökologische Nischen besetzten (HOPKINS 2008). Während des späten Oligozän und Miozän nahm die Artzahl der Aplodontoidea deutlich ab, wobei als Ursache ein Zusammenspiel unterschiedlicher Ursachen angenommen wird (HOPKINS 2008).

2.1.5 Systematik und Fossilgeschichte der Gliridae

Die Taxonomie der Schläfer und Bilche wurde bisher mehrmals verworfen, indem sie als Gliridae Muirhaed 1819, Myoxidae Zimmermann 1780, Leithiidae Lydekker 1895, sowie Muscardinae Palmer 1899 bezeichnet wurden (WAHLERT et al. 1993). Die systematische Position der Gliridae innerhalb der Rodentia wurde ursprünglich durch ihre Kaumuskulatur postuliert, was sie zu den Myomorpha stellte (TULLBERG 1899, SIMPSON 1945). Diese Myomorphie stellt jedoch ein konvergentes Merkmal dar, weshalb die Anatomie der Kiefermuskulatur der Gliridae einer 'Pseudomyomorphie' entspricht und eine nähere Verwandtschaft zu den Muroidea ausgeschlossen wird (VIANEY-LIAUD 1985, BENTZ & MONTGELARD 1999, MAIER et al. 2002). Merkmale des cephalischen Arteriensystems (BUGGE 1974) sowie Merkmale des Mittelohres (LAVOCAT & PARENT 1985, MENG 1990) zeigen anatomische Gemeinsamkeiten zwischen den Gliridae und Sciuridae, weshalb ein Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden Familien postuliert wird (DEBRY & SAGEL 2001), was im Widerspruch einer näheren Verwandtschaft der Aplodontidae zu den Sciuridae steht (BLANGA-KANFI et al. 2009).

Die Zuteilungen der einzelnen Taxa in die Gattungen konnte bisher nicht eindeutig geklärt werden (MONTGELARD et al. 2003), weshalb in der Literatur Gliridae mit acht (WAHLERT et al. 1993) wie auch mit neun rezenten Gattungen (HOLDEN 2005) beschrieben werden. WAHLERT et al. (1993) unterteilte die Gliridae anhand von Merkmalen des Schädels in drei Gruppen, wobei zwischen Myoxinae mit den Gattungen *Muscardinus*, *Glis* und *Glirulus*, sowie Leithiinae mit *Eliomys*, *Dryomys*, *Selevinia* und *Myomimus*, sowie Graphiurinae mit *Graphiurus* unterschieden wurde (Abb. 3). Durch molekulare Analysen konnte bestätigt werden, dass die Familie der Gliridae ein Monophylum darstellt (BENTZ & MONTGELARD 1999).

Fossile Funde der Gliridae finden sich erstmals mit dem Taxon †*Eogliravus wildi* im frühen Mitteleozän Europas (STORCH & SEIFFERT 2007), weshalb von einem europäischen Ursprung ausgegangen werden kann (HARTENBERGER 1994, VIANEY-LIAUD 1994). Früheste Formen der Gliridae in Europa mit den Gattungen *Eogliravus* und *Gliravus* stammen aus dem Unteren und Oberen Eozän und gehören zur Unterfamilie der Gliravinae (DAAMS & DEBRUJIN 1995). Nach HARTENBERGER (1998) und DAAMS & DEBRUJIN (1995) stellen diese eine frühe Abspaltung der †Ischyromyidae dar, was auch von VIANEY-LIAUD (1985) postuliert wurde. Die Gattung *Glis* stammt aus dem Oberen Oligozän (ca. 28 Mio. Jahre), *Glirulus* und *Myomimus* aus dem Unteren Miozän (24 Mio. Jahre) und *Muscardinus*, *Eliomys* und *Dryomys* entstammen aus dem Mittleren Miozän (18 Mio. Jahre) (DAAMS & DEBRUJIN 1995). Nach STORCH & SEIFFERT (2007) ersetzen Gliroidea im Oligozän die †Theridomyidae, bevor sie selbst während des Miozän von Muroidea verdrängt wurden.

Eine Sonderstellung innerhalb der Gliridae nimmt die Gattung *Graphiurus* ein (Abb. 3), welche ausschließlich in Afrika vorkommt und mit 14 Arten deutlich mehr Vertreter aufweist als ihre Schwesterunterfamilien Leithiinae und Myoxinae (NOWAK 1991). Auch morphologisch unterscheidet sich *Graphiurus* von den anderen Gattungen der Gliridae. Er zeigt einen prominenten Grat auf dem oberen Molaren (WAHLERT et al. 1993), der bei den anderen Gattungen der Gliridae nicht ausgeprägt ist. Desweiteren konnten MAIER et al. (2002) durch morphologische Untersuchungen belegen, dass die hystricomorphe Kaumuskulatur von *Graphiurus* keine sekundäre Reduktion einer Myomorphie darstellt, sondern primär ausgebildet ist. Fossil finden sich keine Übergangsformen zwischen der Gattung *Graphiurus* und den europäischen Taxa der Gliridae, weshalb die Evolution der Gattung *Graphiurus* problematisch ist und der Zeitpunkt der Radiation der afrikanischen Graphiurinae kontrovers diskutiert wird (HARTENBERGER 1994, DAAMS & DEBRUJIN 1995). Nach MONTGELARD et al. (2003) fand eine Kolonisierung der Gattung *Graphiurus* in Afrika erst vor 10-11 Mio. Jahren statt (Unteres Vallesium). Diese Epoche ist durch einen niedrigen Meeresspiegel charakterisiert (HAQ et al. 1987), was wiederum zu einem massiven Faunenaustausch zwischen Europa und Afrika führte (PICKFORD & MORALES 1994). Aufgrund adaptiver Radiationen innerhalb neuer ökologischer Habitate, konnte sich die Gattung *Graphiurus* sehr schnell differenzieren, was in der großen Artenzahl dieser Gattung der Gliridae ersichtlich ist (MONTGELARD et al. 2003).

Der direkte Vorfahre der Gattung *Graphiurus* stammt aus Namibia, †*Otaviglis daamsi*, mit einem Vorkommen vor 10-11 Mio. Jahren. Dieses Taxon wird als Vorfahre aller afrikanischen Bilche angesehen (MEIN et al. 2000). Das älteste Fossil der Gattung *Graphiurus* stammt aus Langebaanweg in Südafrika und wird auf 4,5 Mio. Jahre datiert (POCOCK 1976, HENDEY 1981). Die europäische Form, welche anatomisch am ehesten den afrikanischen Graphiurinae ähnelt, ist †*Graphiurops austriacus* (BACHMAYER & WILSON 1980) und entstammt dem Oberen Miozän Österreichs. Die Gattung *Graphiurops* wird anhand von Zahnmerkmalen zu den Graphiurinae gerechnet und stellt einen primitiven Ast der Gliridae dar, der südlich der Sahara isoliert wurde und vor ca. 11,5 - 10 Mio. Jahren, während des Vallesium, nach Europa zurückkehrte (MONTGELARD et al. 2003).

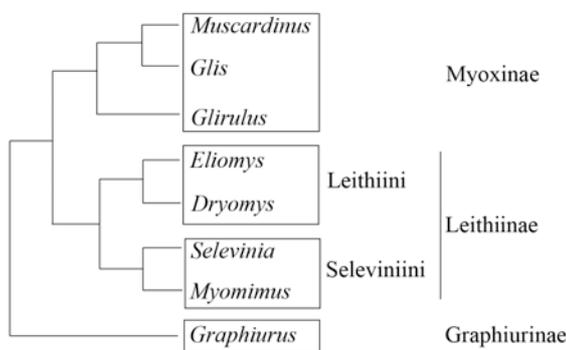


Abb. 3
Kladogramm der rezenten Gattungen der Gliridae. Verändert nach WAHLERT et al. (1993).

2.2 Anatomie der Ohrregion

Durch vergleichend-morphologische Untersuchungen des Cavum tympani (= Paukenhöhle) wurden bereits 1905 durch VAN KAMPEN phylogenetische Fragestellungen bei unterschiedlichen Gruppen von Mammalia behandelt. Er unterteilte das Cavum tympani in das Hypotympanon, welches die untere Etage darstellt und unter dem Niveau von Promonorium und Trommelfell zu finden ist, das Mesotympanon, der mittleren Etage, das zwischen Promonorium und Trommelfell liegt sowie das Epitympanon, der oberen Etage, das auch den Recessus epitympanicus darstellt.

Das Cavum tympani liegt innerhalb des Os parietale pars petrosa (= Petrosum), welches bei allen Mammalia in einen dorsal gelegenen Recessus epitympanicus (= Atticus tympanicus, Aditus ad antrum), einen Sinus hypotympanicus (= primäre Paukenhöhle), Nebenhöhlen sowie den Meatus acusticus externus (= äußerer Gehörgang) unterteilt wird (VAN KAMPEN 1905) (Abb. 4). Lateral wird das Cavum tympani von der Membrana tympani (= Trommelfell, Tympanum) abgeschlossen, welche mittels des Annulus fibrocartilagineus in einer Rinne des Sulcus tympanicus eingefalzt ist. Der Sinus hypotympanicus ist ventrolaterad aufgewölbt und bildet die Bulla auditiva bzw. Bulla ossea (DUBBELDAM 2007). Sowohl die Form der Bulla sowie deren Größe können intra- als auch interspezifisch variieren (VAN DER KLAUW 1931). Nebenhöhlen (= Divertikel) enthalten keine für

die Gehörfunktion unerlässlichen Organe und entstehen als Ausstülpungen der Schleimhaut (VAN KAMPEN 1905). Sie können sich in das Mastoid, den Recessus epitympanicus oder andere angrenzende Schädelknochen ausweiten (VAN DER KLAUW 1931).

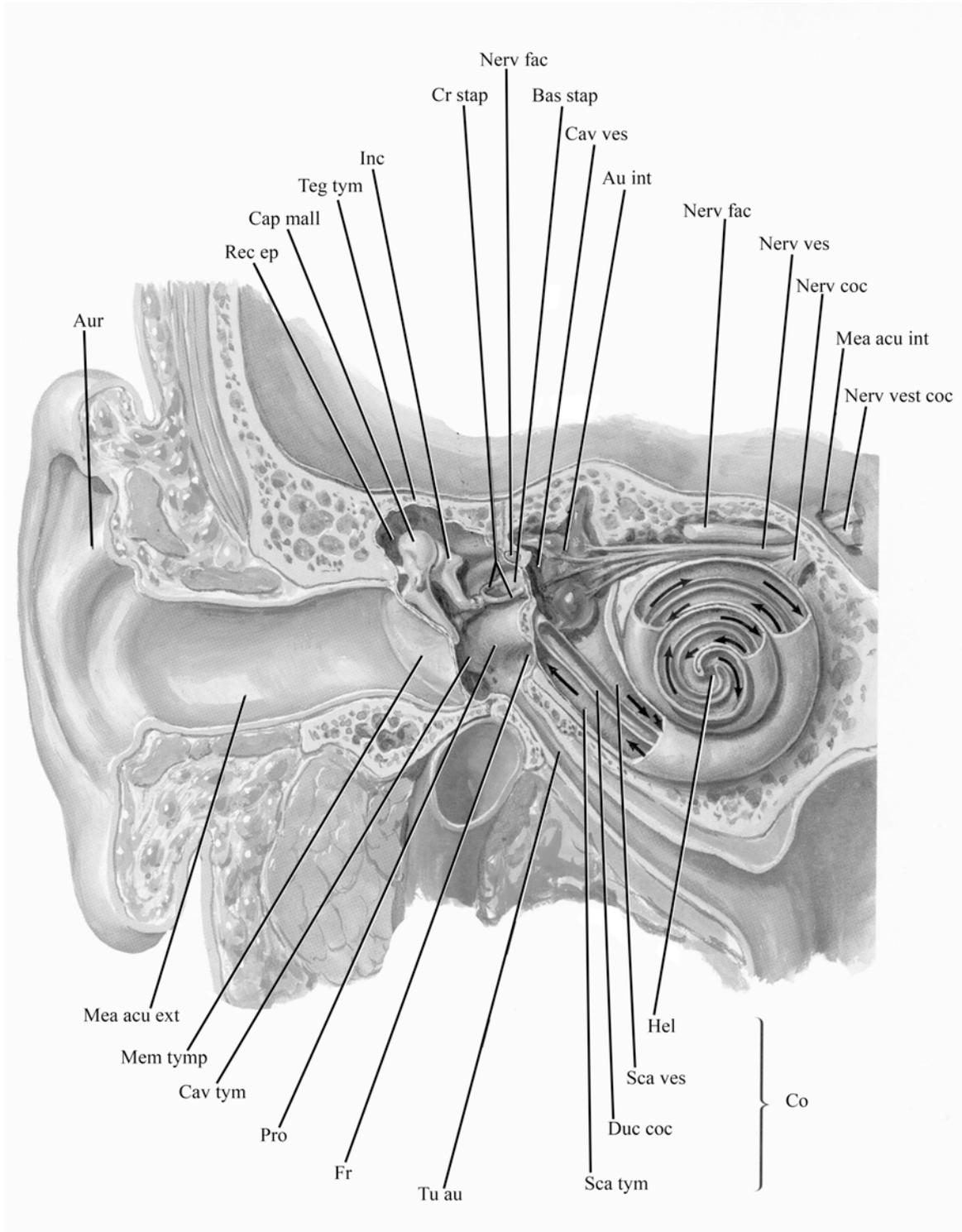


Abb. 4 Die rechte Ohrregion mit Auris media und Auris interna in Rostralansicht am Beispiel des Menschen. Pfeilrichtung: Ausbreitung der Schallwellen. Verändert nach NETTER (1999). Abkürzungsverzeichnis siehe AV-II.

2.2.1 Septen

Bisherige anatomische Untersuchungen fokussierten ihre vergleichende Betrachtung innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani auf die innerhalb der Auris media befindlichen Divertikel einzelner Taxa (diverse Mammalia: VAN KAMPEN (1905), Microtinae (Rodentia): HOOPER (1968), Gerbillinae: LAY (1972), Scandentia & Primaten: MACPHEE (1981), Gliridae: POTAPOVA (2001), Ptilocercidae (Scandentia): WIBLE (2009)). Eine Pneumatisierung des Cavum tympani sowie der Recessus epitympanicus kann bei Rodentia durch knöcherne Septen erfolgen die bereits mehrfach beschrieben, jedoch bisher nicht phylogenetisch ausgewertet wurden (HYRTL 1845, TULLBERG 1899, VAN KAMPEN 1905, BONDY 1908, VAN DER KLAUW 1931, FLEISCHER 1978, MACPHEE 1981, WIBLE 2011). Diese Pneumatisierung durch knöcherne Scheidewände stellen nach FLEISCHER (1978) funktionelle Anpassungen an das Gehör dar, werden von HOPKINS (2005) als Anpassungen an eine fossoriale Lebensweise gewertet und von MOORE (1961) und POTAPOVA (2001) als phylogenetisches Signal angesehen. Die Beschreibung dieser knöchernen Scheidewände sowie ihre Nomenklatur erfolgten bisher nicht einheitlich, weshalb ein phylogenetischer Vergleich zwischen einzelnen Taxa nicht ohne Weiteres möglich ist (Tab. 1). LAY (1972) beschrieb einzelne Räume innerhalb der Auris media und benannte lediglich ein Septum zwischen 'superior posterior chamber' und der 'anterior cavity', welches die laterale Wand der Pyramide bildet, postero-lateral ausgerichtet ist und gegen das Occiput abfällt. Knöcherne Septen wurden von MACPHEE (1981) sowie WIBLE (2009) bei *Tupaia glis* beschrieben sowie von MENG (1990) für †*Reithroparamys delicatissimus*. Die Ausprägung eines knöchernen Netzwerkes aus Septen wurde von LAVOCAT & PARENT (1985) bei Ctenodactyloidea und Phiomorpha dargestellt.

Tab. 1

Terminologie der Septen innerhalb der Auris media nach verschiedenen Autoren.

| SABAN (1956/1957) | SABAN (1963) | MACPHEE (1981) | WIBLE (2009) | Diese Studie |
|-----------------------------|-----------------------|----------------------------|---------------------------------------|-------------------------|
| 'septum principal' | 'septum longitudinal' | 'anterior septum' | 'anterior septum' | rostraler Übergang |
| 'petit septum transversal' | | 'medial secondary septum' | 'medial secondary septum' | ventrales Hauptseptum I |
| 'septum secondaire' | | 'lateral secondary septum' | 'lateral secondary septum' | dorsales Hauptseptum |
| | | | 'anterolateral septum' | dorsales Hauptseptum |
| | | | 'anterior septum of vestibular fossa' | |
| 'petit septum longitudinal' | | 'posterior septum' | 'posterior septum' | |
| | | 'epitympanic crest' | 'epitympanic crest' | |

2.2.2 Auris media

Nach Aussage von FLEISCHER (1973) wurden erste Erkenntnisse über die Morphologie des Mittelohres durch Untersuchungen mit der Lupe (ROSENTHAL 1823, FICK 1844), makroskopischen Präparationen (RETZIUS 1881/1884, GRAY 1905, 1907) sowie Ausgüsse der Ohrregionen (MECKEL 1827, HYRTL 1845) gewonnen. Heutige Untersuchungen fokussieren sich weniger auf die Anatomie dieser beiden Regionen, sondern konzentrieren sich auf deren funktionsmorphologische Bedeutung (SPOOR & ZOONEVELD 1998, SPOOR et al. 2003, SILCOX et al. 2009).

Die physiologische Bedeutung des Mittelohres als Sinnesorgan (CORTI 1851, REISSNER 1854) wurde bereits sehr früh erkannt, während seine Bedeutung für phylogenetische Untersuchungen der Säugetiere eher unbedeutend war. Eine der wichtigsten Arbeiten über die Phylogenie der Gehörknöchelchen stellt die Theorie von REICHERT (1837) und GAUPP (1911) dar, die sogenannte „Reichert-Gaupp'sche Theorie“. REICHERT (1837) homologisierte erstmals, nach makroskopischen Präparationen von Embryonen, Gehörknöchelchen der Säugetiere mit der Columella und dem Kiefergelenk der Nichtsäugetiere. Während der Stapes (= Steigbügel) als Derivat des Hyalbogens angesehen wird und eine homologe Struktur zur Columella auris darstellt, entsprechen Malleus (= Hammer) und Incus (= Amboß) Derivaten des Kieferbogens, wobei der Incus dem Quadratum und der Malleus dem Articulare entspricht. Das Incudo-Malleolar Gelenk (= Hammer-Amboß Gelenk) der Säugetiere entspricht somit dem primären Kiefergelenk der Nichtsäuger (= Quadrato-Articular-Gelenk), wodurch das sekundäre Kiefergelenk eine sekundäre Neubildung zwischen den beiden Deckknochen Squamosum und Dentale ist (STARCK 1979). Phylogenetisch wurde bisher davon ausgegangen, dass sich die Gehörknöchelchen sehr früh vom Unterkiefer der frühen Säugetiere getrennt haben. Durch morphologische Untersuchungen an frühen Säugetieren wie *Morganucodon*, *Teinolophos* und *Maothierium* konnte gezeigt werden, dass die Abtrennung der Gehörknöchelchen mindestens dreimal unabhängig voneinander innerhalb der Säugetiere stattgefunden haben muß (MARTIN & LUO 2005, RICH et al. 2005, Ji et al. 2009).

Die Morphologie der Gehörknöchelchen wurde bisher vergleichend (DORAN 1879, BONDY 1908, COCKERELL et al. 1914, HINCHCLIFFE & PYE 1969, FLEISCHER 1973), funktionell (SIMKIN 1965) aber auch phylogenetisch (LAVOCAT & PARENT 1971, PARENT 1980, 1983, WAHLERT et al. 1993, POTAPOVA 2001) untersucht.

Das größte der drei Gehörknöchelchen stellt der Malleus (= Hammer) dar. Vergleichende Untersuchungen des Malleus unterschiedlicher Säugetiergruppen zeigen unterschiedliche morphologische Formen, weshalb dieser für phylogenetische Fragestellung relevant ist (DORAN 1879, FLEISCHER 1973). Morphologisch kann der Malleus in ein Caput mallei (= Kopf), Collum mallei (= Hals) und Manubrium mallei (= Hammergriff) unterteilt werden (Abb. 27, 28). Desweiteren findet sich am Manubrium mallei ein Processus muscularis mallei, der als Ansatzstelle des Musculus tensor tympani dient (FLEISCHER 1978).

Zwischen Malleus und Stapes eingeschaltet ist der Incus (= Amboß). Dieser steht über ein Sattelgelenk (= *Articulatio incudomallearis*) mit dem Malleus in Verbindung sowie über seinen kurzen Arm (= *Crus breve incudis*) und einer ligamentösen Verbindung mit dem Petrosus (= *Perioticum*). Dieser letztere Ansatz stellt die Hauptverbindung zwischen Mittelohr und Schädel dar (FLEISCHER 1978). Die *Articulatio incudomallearis* besteht aus mehreren Gelenkfacetten die V-förmig zueinander stehen (Abb. 28), wobei das Quadratum bzw. der Incus den konkaven Teil der Gelenkung darstellen und das Artikulare bzw. der Malleus dem konvexen (FLEISCHER 1978). Am Incus können der *Corpus incudis* (= Körper) sowie die beiden Schenkel *Crus breve* und *Crus longum* unterschieden werden (Abb. 45). Am Ende des *Crus longum* befindet sich der *Processus lenticularis*, auf dessen Ende als kleine Scheibe das *Os lenticulare* sitzt (Abb. 45).

Der Stapes (= Steigbügel) ist in seiner Gestalt sehr konservativ (FLEISCHER 1978). Es verschließt mit seiner Fußplatte das ovale Fenster (= *Fenestra ovalis*) des Innenohres und leitet den über den Malleus und Incus von außen kommende Schall an dieses weiter. Der Stapes kann in ein *Capitulum stapedis* (= Steigbügelkopf), *Crus rostrale* (= vorderer Schenkel) und *Crus caudale* (= hinterer Schenkel) sowie *Basis stapedis* (= Fußplatte) unterschieden werden (Abb. 62). Über das *Ligamentum annulare* wird die *Basis stapedis* im ovalen Fenster gehalten, wobei die Orientierung der Fasern im Ligament über die Steifigkeit der Verbindung zwischen Innenohr und Gehörknöchelchenkette entscheidet und somit auch die Wahrnehmung von Frequenzen beeinflusst (FLEISCHER 1978). Das *Crus caudale* kann einen *Processus muscularis stapedis* als Ansatzstelle des *Musculus stapedialis* aufweisen. *Crus rostrale* und *Crus caudale* schließen zwischen sich das *Foramen intercrurale* ein (NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006), in dem die *Arteria stapedialis* verläuft.

Funktionsmorphologisch werden die drei Gehörknöchelchen in zwei Einheiten unterschieden (FLEISCHER 1978): (1) Malleus-Incus Komplex, der aufgrund seiner großen und komplexen Artikulationsfläche als Einheit fungiert, und wie ein Drehmoment agiert (Fleischer 1978) (2) Stapes, der aufgrund seiner elastischen Verbindung durch das *Ligamentum annulare* an das ovale Fenster (= *Fenestra vestibuli*) als eigene Einheit fungiert und als „semiindependend“ bezeichnet wird (FLEISCHER 1978). Funktionell dienen die drei Gehörknöchelchen der mechanischen Schallweiterleitung an das Innenohr. Hierbei liegt die natürliche Frequenz des Stapes über der des Malleus-Incus Komplexes (FLEISCHER 1978). Mehrere Faktoren führen zu einer Erhöhung des von außen kommenden Schalldruckes an das Innenohr: (1) Das Hebelsystem der Gehörknöchelchen, (2) die Übertragung von Schwingungen von einem luftgefüllten in einen flüssigkeitsgefüllten Raum, der Cochlea, (3) dem Größenunterschied zwischen dem Trommelfell und dem kleineren ovalen Fenster (FLEISCHER 1978). Zur Regulierung der Schallübertragung können sich im Mittelohr kleine Muskeln befinden: (1) *Musculus tensor tympani*: setzt medial am *Manubrium* des Malleus an und zieht den Malleus im rechten Winkel in das Trommelfell (= *Tympanicum*) wodurch die Spannung erhöht wird; (2) *Musculus stapedius*: setzt am *Processus muscularis stapedialis* des Steigbügels an und wirkt bei

Kontraktion rechtwinklig zur Fußplatte und somit in die gleiche Richtung wie das Ligamentum annulare. Diese Muskeln dienen insbesondere als Schutzmechanismus bei zu hohen Schallfrequenzen, welche zu einer Schädigung des Innenohres führen können, indem sie den ankommenden Schall an die umgebenden Schädelknochen ableiten (HELMHOLTZ 1868).

Bei basalen Vertretern der Säugetiere steht der Malleus über das Goniale Tympanicum in Verbindung (FLEISCHER 1978). Durch evolutive Adaptationen des Mittelohres können unterschiedliche Verschmelzungsgrade des Malleus-Incus-Komplexes auftreten. Während das ursprüngliche Mittelohr als 'ancestral-type', ein immobil Typus darstellt, bei dem das Goniale vollständig mit dem Tympanum verschmolzen ist, wird über Zwischenstufen das Goniale zu einem anterioren Processus des Malleus reduziert und besitzt beim 'freely-mobile type' lediglich eine ligamentöse Verbindung über ein anteriores Ligament mit dem Petrosium (FLEISCHER 1978). Bei diesen evolutiven Veränderungen zum 'freely-mobile-type' innerhalb des Mittelohres können zwei unterschiedliche Entwicklungslinien gefunden werden (FLEISCHER 1978): (1) der Schwerpunkt innerhalb des Caput mallei wandert nach dorsal und kommt in der Rotationsachse von Malleus und Incus zum liegen was zu einem 'freely-mobile-type' führt wie es häufig bei Nagetieren gefunden wird; (2) der Schwerpunkt des Malleus-Incus Komplexes entfernt sich weiter vom Caput mallei und es kommt zur Ausbildung einer Orbicular-Apophyse, was zur Bildung des 'micro-type' führt wie er bei Fledermäusen gefunden wird. Die Gehörknöchelchenkette des 'micro-type' ist die am weitesten entwickelte Form, da sie auch bei hohen Frequenzen durch die Ausbildung der Orbicular Apophyse stabil artikulieren (FLEISCHER 1978). Im Gegensatz dazu stehen die Gehörknöchelchen des 'freely-mobile-type', die nicht dieses anatomische Gegengewicht am Malleus aufweisen. Bei hohen Frequenzen würde diese Konstruktion des Mittelohres nicht mehr als starres System arbeiten und würde zu stark vibrieren, weshalb es nicht mehr optimal arbeiten würde (FLEISCHER 1978). Aus diesem Grund ist die Konstruktion des 'freely-mobile-type' für niedrige Frequenzen adäquat und weniger für hohe Frequenzen (FLEISCHER 1978).

2.2.3 Auris interna

Ontogenetisch entstammt das Innenohr neurogenetischen Plakoden, die für die Bildung unterschiedlichster sensorischer System von Wirbeltieren verantwortlich sind. Neben der Bildung des Innenohres (= Vestibularapparat, Auris interna) aus der otischen (octavalen) Plakode entstammt auch das Seitenlinienorgan der Fische aus diesem Bereich des Ektoderms (DEBURLET 1934).

Erste mikroskopische (anatomische) Untersuchungen des Innenohres fokussierten sich zu anfangs auf das Untersuchungsobjekt selbst. Mittels „Korrosionsanatomie“ (HYRTL 1845), wurde das zu untersuchende Innenohr mit flüssigem Wachs verfüllt und es wurden entsprechende Wachspräparate hergestellt. Die Anwendung von leicht flüssigen Metallen erwies sich jedoch als vorteilhafter (HYRTL 1845). Heutige Untersuchungen des Innenohres konzentrieren sich weniger auf anatomische

Untersuchungen der Innenohrregion, sondern rücken die Biomechanik bzw. funktionsmorphologische Anpassungen des Innenohres in den Fokus (SPOOR & ZOONEVELD 1998, SPOOR et al. 2003).

Das Innenohr befindet sich als ein häutiges Labyrinth, das mit Endolymphe gefüllt ist, innerhalb eines komplexen Hohlraumes (= knöchernes Labyrinth) des Petrosium (=Felsenbein). Zwischen knöchernem und häutigem Labyrinth befindet sich Perilymphe, die in ihrer chemischen Zusammensetzung dem Liquor cerebrospinalis ähnelt und als dessen Plasmafiltrat angesehen wird (DEBURLET 1934).

Funktionell besteht das Innenohr aus zwei Strukturen (Abb. 79): (1) dem Vestibularapparat, als Gleichgewichtsorgan im dreidimensionalen Raum, der aus drei Bogengängen (anterior, posterior, lateral) zur Wahrnehmung von Drehbeschleunigung sowie Sacculus und Utriculus, zur Wahrnehmung der linearen Beschleunigung besteht (DEBURLET 1934) (2) der Cochlea, die als Hörschnecke der Weiterverarbeitung des Schalles dient und in Scala vestibuli, Scala media sowie Scala tympani unterteilt werden kann und ontogenetisch eine Auswachsung des Sacculus darstellt. Während an der Basis der Cochlea hohe Frequenzen wahrgenommen werden, werden vor allem am Apex der Cochlea niedrige Frequenzen perzipiert. Desweiteren kann die Anzahl der Cochleawindungen zu Untersuchungen von phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden (GRAY 1907, RUF et al. 2009b).

Die Bogengänge des Vestibularapparates decken jeweils eine Raumachse ab, wodurch eine Orientierung im dreidimensionalen Raum ermöglicht wird. Als Erweiterung der häutigen Bogengänge befinden sich an ihren jeweiligen Enden Ampullen, in denen Sinneshärchen zu finden sind, die in eine gallertige Cupula hineinragen. Funktionelle Untersuchungen der Cupulabewegungen innerhalb des Vestibularapparates wurden erstmals von STEINHAUSEN (1933) an einem lebenden Hecht untersucht. Durch seine Untersuchungen etablierte er das ‚Schwingtür-Modell‘, in dem sich die Cupula wie eine Schwingtür auf der Crista bewegt. Nach heutigem Kenntnisstand ist die Cupula an der seitlichen und oberen Ampullenwand befestigt, und bewegt sich auf der walzenförmigen Crista (SCHERER 1996).

Innerhalb der Bogengänge im Übergang zum Utriculus befinden sich als Sinnessteinchen die sogenannten Otolithen, die von einer Cupula umgeben sind (SCHMIDT & THEWS 1995). Kommt es aufgrund von Drehrotationen zu einer Auslenkung der bewegungsträgen Endolymphe innerhalb der Bogengänge, erfahren die Cupula und die darauf befindlichen Otolithen eine Auslenkung und der dabei entstandene Reiz wird an das Gehirn weitergeleitet und als Veränderung der Lage im Raum wahrgenommen (SCHMIDT & THEWS 1995).

Um bei Bewegungen Bilder auf der Retina zu stabilisieren und damit Bilder auf dem Punkt des schärfsten Sehens fokussiert bleiben bzw. weiterhin gesehen werden können, auch wenn sich Kopf bewegt, ist der Vestibularapparat neural über den vestibulookuläre Reflex (VOR) mit den Augen verbunden (COHEN & RAPHEN 2004). Alle afferenten Informationen des Innenohres werden hierbei über den Nervus vestibulocochlearis an das Gehirn weitergeleitet (HIGHSTEIN et al. 2004).

2.3 Funktionelle Anpassungen

Funktionsmorphologische Untersuchungen der Ossicula auditus subterranean sowie fossorialer Taxa fokussierten sich insbesondere auf das Hörspektrum der untersuchten Taxa (BURDA et al. 1989, MASON 2001, 2004, SCHLEICH & BUSCH 2004, BEGALL & BURDA 2006, BEGALL et al. 2007). Es konnte gezeigt werden, dass subterranean Mammalia sich durch massivere Gehörknöchelchen auszeichnen als Arten, die eine terrestrische oder arboreale Lebensweise zeigen (BEGALL & BURDA 2006, BEGALL et al. 2007).

In den funktionsmorphologischen Untersuchungen der Auris interna wurde bisher auf die Höhe, Breite sowie Länge der einzelnen Bogengänge fokussiert (SPOOR & ZONNEVELD 1998, SPOOR et al. 2003, EKDALE 2009, SILCOX et al. 2009). Hierdurch konnten über unterschiedliche morphometrische Parameter Aussagen über diverse Lokomotionsmodi getroffen werden, was wiederum kontrovers diskutiert wurde (GRAF & VIDAL 1998). Die ersten funktionsmorphologischen Untersuchungen rückten die fliegende Lokomotion in den Fokus ihrer Untersuchungen, wobei es sich hierbei lediglich um deskriptive Arbeiten handelte und eine metrische Übertragung der morphologisch erfassten Innenohren nur bedingt möglich war (HOPKINS 1906, HADZISELIMOVIC & SAVKOVIC 1964). Eine der wichtigsten Arbeiten funktionsmorphologischer Untersuchungen der Bogengänge stellen Untersuchungen früher Hominiden durch SPOOR (1993) dar, über deren statistische Analyse Aussagen über das erste Auftreten des aufrechten Ganges getroffen wurden. Auch standen morphologische Untersuchungen der Petrosa von Cetacea im Fokus unterschiedlichster Untersuchungen (SPOOR et al. 2002).

Es zeigte sich insbesondere die Sensitivität der Bogengänge eine Aussage über die funktionelle Anpassung eines Taxons zulassen (JONES & SPELLS 1963, TEN KATE 1970, SPOOR & ZOONEVELD 1998, MULLER 1999).

SPOOR & ZOONEVELD (1998) stellten erstmals die verschiedenen Untersuchungsmethoden für eine vergleichende Betrachtung funktionsmorphologischer Anpassungen der Bogengänge dar (Abb. 5). Hierbei werden neben anatomisch vergleichenden Analysen auch kinematische Beobachtungen getroffen, was wiederum zu einer Charakterisierung der Eigenschaften eines Organismus führt.

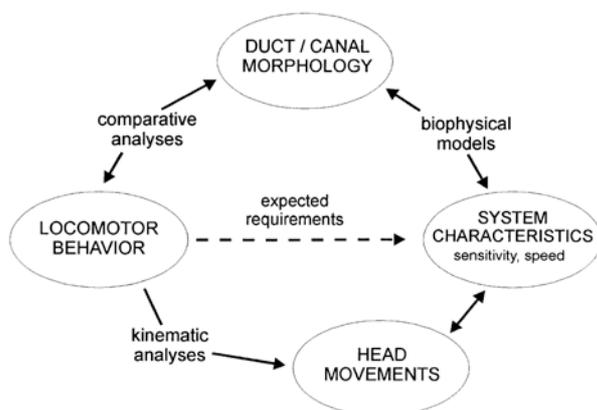


Abb. 5 Schematische Darstellung des funktionsmorphologischen Zusammenhanges zwischen Anatomie der Bogengänge und Lokomotionsmodus eines Individuums. Nach SPOOR & ZOONEVELD (1998).

3 Material und Methoden

3.1 Untersuchtes Material

Für vergleichend-osteologische Untersuchungen der Auris interna, Auris media sowie der inneren Anatomie des Cavum tympani und des Recessus epitympanicus dienten mazerierte Schädelpräparate. Rezent, wie auch fossiles Material, wurde aus unterschiedlichen Museen und Sammlungen entliehen, so dass die phylogenetischen und funktionsmorphologischen Analysen der Sciuromorpha insgesamt 33 rezente Taxa der Sciuridae, fünf Taxa der Gliridae, sowie ein Taxon der Aplodontidae umfassen (Appendix: Tab. A - I). Die Auflistung des untersuchten Materials wurde nach MCKENNA & BELL (1997) vorgenommen und dient nicht als phylogenetische Diskussionsgrundlage dieser vorliegenden Studie. Die Taxonomie der Gattung *Spermophilus* wurde nach HELGEN et al. (2009) angepasst. Für die morphologische Grundplanrekonstruktion der Ohrregion dienen Taxa der †Cylindrodontidae und †Theridomyidae sowie †Ischyromyidae. Desweiteren wurde *Oryctolagus cuniculus* als Vertreter der Lagomorpha in die morphologische Untersuchung als Außengruppe einbezogen. Zum funktionsmorphologischen Vergleich wurden weitere ausgewählte Taxa der Rodentia, Dermoptera, Scandentia, Chiroptera und Marsupialia hinzugezogen (Appendix: Tab. A - I).

3.1.1 Erhaltungszustand des fossilen Materials

Das fossile Material der untersuchten Taxa der Rodentia zeigt unterschiedliche Erhaltungszustände.

†*Urocitellus undulatus* (Abb. 6 A - B) stammt aus dem Oberen Pleistozän Sibiriens. An diesem Stück sind das Petrosium der dextralen Seite mit Auris interna erhalten sowie die Auris media. Ebenfalls finden sich die Incisivi sowie P4-M3 (dexter und sinister).

Bei dem untersuchten Material von †*Palaeosciurus feignouxi* (Abb. 6 C - D) handelt es sich um fünf isolierte Petrosa aus dem Allierbecken (Saint-Gérard-le-Puy), Frankreich, mit einem Alter zwischen 23,03 bis etwa 20,43 Mio. Jahren (Aquitanium, MN2). Es handelt sich hierbei um vier Petrosa der dextralen Seite und ein Petrosium der sinistralen Seite. Diese Stücke zeigen einen sehr guten Erhaltungszustand, wobei der Malleus nur in FSL98196, sowie Incus und Stapes nur in FSL98194 erhalten sind.

†*Heteroxerus costatus* (Abb. 6 E - F) aus Gaimersheim, Deutschland, entstammt einer Spaltenfüllung aus dem Oberoligozän mit einem Alter zwischen 28,4-23,03 Mio. Jahren (Chattium, MP28). Der Schädel ist phosphatisiert, weshalb filigrane interne Schädelstrukturen einen guten Erhaltungszustand zeigen. Dextral ist die Auris interna und Auris media erhalten, wohingegen im sinistralen Petrosium lediglich die Auris interna nachzuweisen ist. Desweiteren sind die Turbinalia der Rostralregion erhalten, wie auch M1-M2 (dexter) teilweise, sowie M3 (dexter) und P4-M2 (sinister) vollständig. Dieses Stück wurde bereits von KRISTKOIZ (1992) einer äußeren Untersuchung unterzogen.

†*Sciurus* sp. (Abb. 6 G - H) stammt wie †*Palaeosciurus feignouxi* aus dem Allierbecken (Montaigu-le-Blin), Frankreich, und weist ein Alter von ca. 23 Mio. Jahren auf (MN2a). Innerhalb des Petrosum der dextralen Seite lassen sich sowohl Auris interna und Auris media erkennen, wohingegen das sinistrale Petrosum die Auris interna aufweist. Desweiteren lassen sich Incisivi, sowie P4-M3 (sinister) und P4-M3 (dexter) nachweisen.

†*Sciuroides* sp. (Abb. 6 I - J.) und †*Sciuroides fransi* (Abb. 6. K - L.) entstammen beide den Phosphoriten des Quercy (Caylus, Mouillac), Frankreich, und haben ein Alter von 33,9-23,03 Mio. Jahre (Chattium-Rupelium, MP25-26). Die Schädel sind phosphatisiert und zeigen einen guten Erhaltungszustand. Bei †*Sciuroides* sp. ist der sinistrale Ast des Dentale erhalten, der durch Sediment an der Schädelbasis verfestigt wurde. Die Occipitalregion ist zerstört, wodurch es zu Sedimenteintragen in den Schädel kam. Das dextrale Petrosum ist nicht erhalten. Das Petrosum der sinistralen Seite hat die Auris interna erhalten, sowie Malleus und Incus. Desweiteren sind P4-M3 (sinister und dexter), als auch das Rostrum mit den darin enthaltenen Turbinalia zu erkennen. Bei †*Sciuroides fransi* können die Auris interna der sinistralen Seite sowie der dextralen Seite nachgewiesen werden, jedoch sind die Ossicula auditus nicht erhalten. Ebenfalls finden sich P4-M3 (sinister).

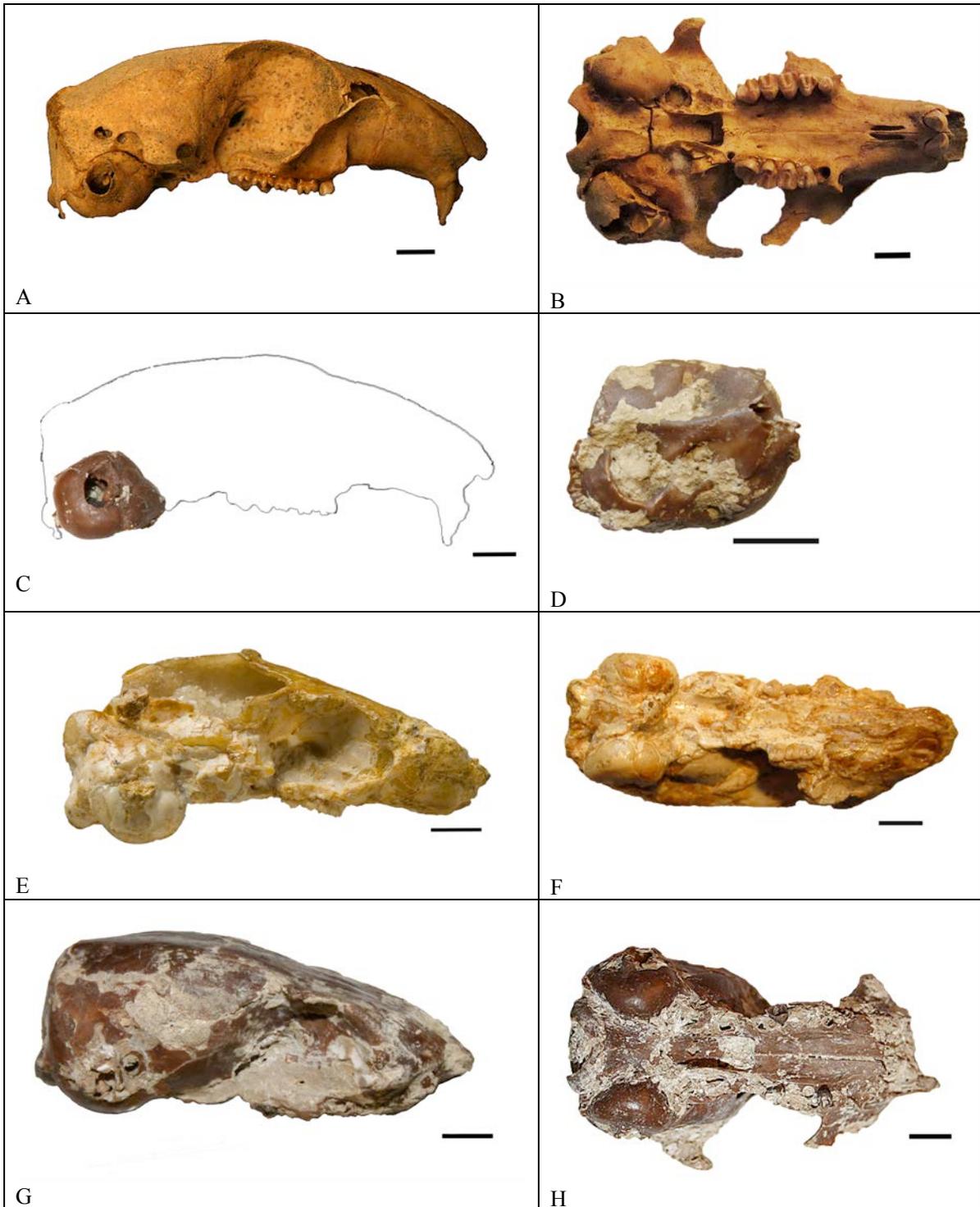
†*Adelomys* sp. (Abb. 6 M - N) entstammt einer Spaltenfüllung des Quercy (Larnagol), Frankreich, und weist ein Alter von 33,9-23,03 Mio. Jahren auf (Chattium-Rupelium, MP25-26). Durch eine Phosphatisierung ist dieses Stück in einem guten Erhaltungszustand. Sowohl die Auris interna der dextralen und sinistralen Seite lassen sich nachweisen, jedoch sind keine Ossicula auditus erhalten. Sowohl P4-M3 (dexter und sinister) wie auch das Rostrum mit den darin enthaltenen Turbinalia, sind zu erkennen. Bei diesem Stück handelt es sich um das Belegmaterial von LAVOCAT (1952).

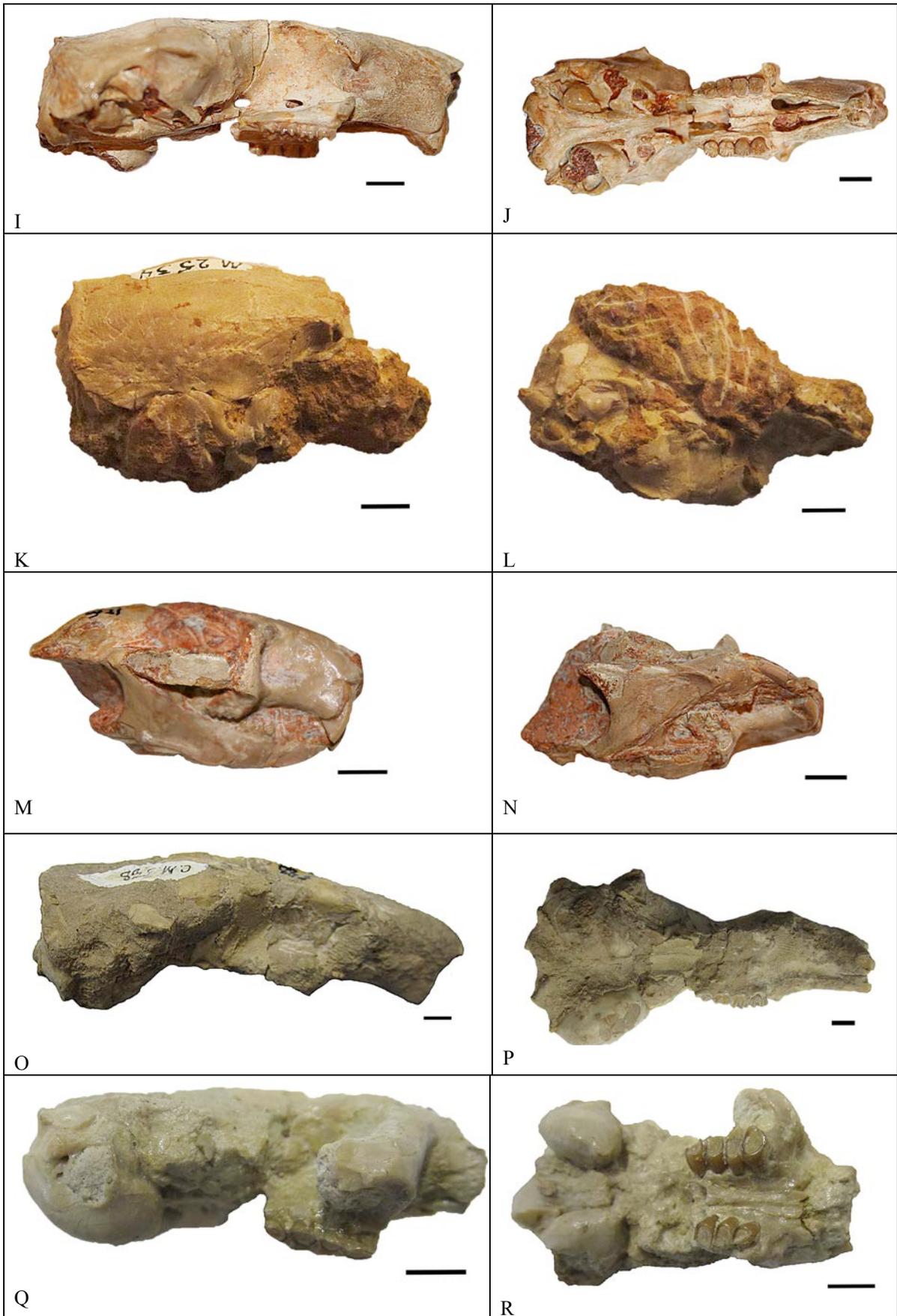
†*Ischyromys typus* (Abb. 6 O - P) entstammt der Brule Formation des Badland Creek, Nebraska, USA, und weist ein Alter von 33,9-33,3 Mio. Jahren auf (Orellan). Innerhalb des Petrosum der sinistralen Seite sind die Auris interna erhalten sowie der Malleus. Das Petrosum der dextralen Seite weist die Auris interna auf. Sowohl Incisivi wie auch P4-M3 (dexter und sinister) sind erhalten.

†*Cylindrodon fontis* (Abb. 6 Q - R) entstammt der Cameron Springs Formation, Wyoming, USA, und zeigt ein Alter von ca. 34-37,2 Mio. Jahre (Chadronian). Die Occipitalregion zeigt einen sehr guten Erhaltungszustand, wohingegen die Rostralregion nicht erhalten ist. Die Bulla auditiva, Malleus, Incus sowie Auris interna der dextralen Seite sind zu erkennen. Das Promontorium der sinistralen Seite ist beschädigt, wodurch die Cochlea nicht erhalten ist. Sowohl P4-M3 (dexter) sowie P4-M2 (sinister) sind erhalten.

†*Ardynomys occidentalis* (Abb. 6 S - T) entstammt dem McCarty's Mountain in Montana, USA. Erhalten sind an diesem Stück die Occipitalregion, sowie die sinistrale Seite des Dentale. Innerhalb des dextralen Petrosum lassen sich die Auris interna sowie Incus und Malleus nachweisen. Der Erhaltungszustand der sinistralen Seite ist deutlich schlechter. Es lassen sich lediglich die Cochlea der

Auris interna sowie der Incus erkennen. Die sinistrale Seite des Dentale weist einen Incisivus sowie P3-M3 auf.





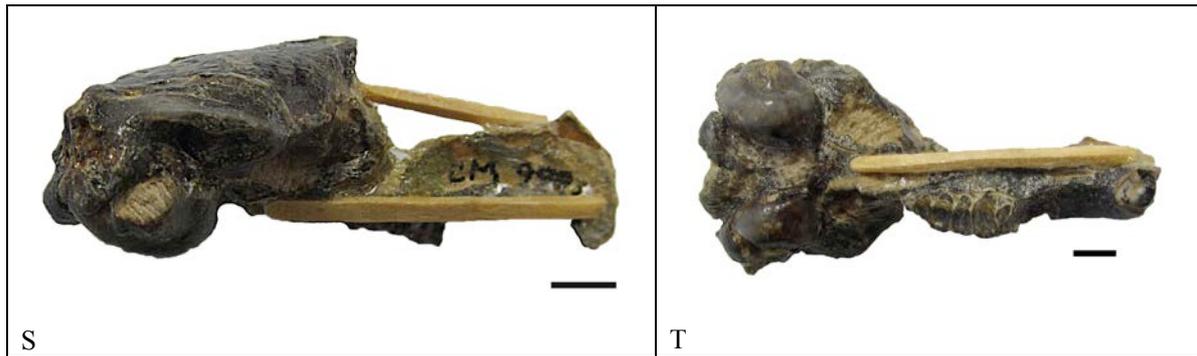


Abb. 6

Untersuchtes fossiles Material.

linke Seite: Lateralansicht; rechte Seite: Ventralansicht, Rostralregion weist nach rechts. Maßstab: 5mm.

A + B. †*Urocitellus undulatus*. STIPB 484

C + D. †*Palaeosciurus feignouxi*. UCBL FSL98196

E + F. †*Heteroxerus costatus*. BSPG 1952II4404

G + H. †*Sciurus* sp. NHMB Ph1322

I + J. †*Adelomys* sp. NHMB QT756

K + L. †*Sciuroides fransi*. SMNH M2534

M + N. †*Sciuroides* sp. NHMB Qi68a

O + P. †*Ischyromys typus*. CM588

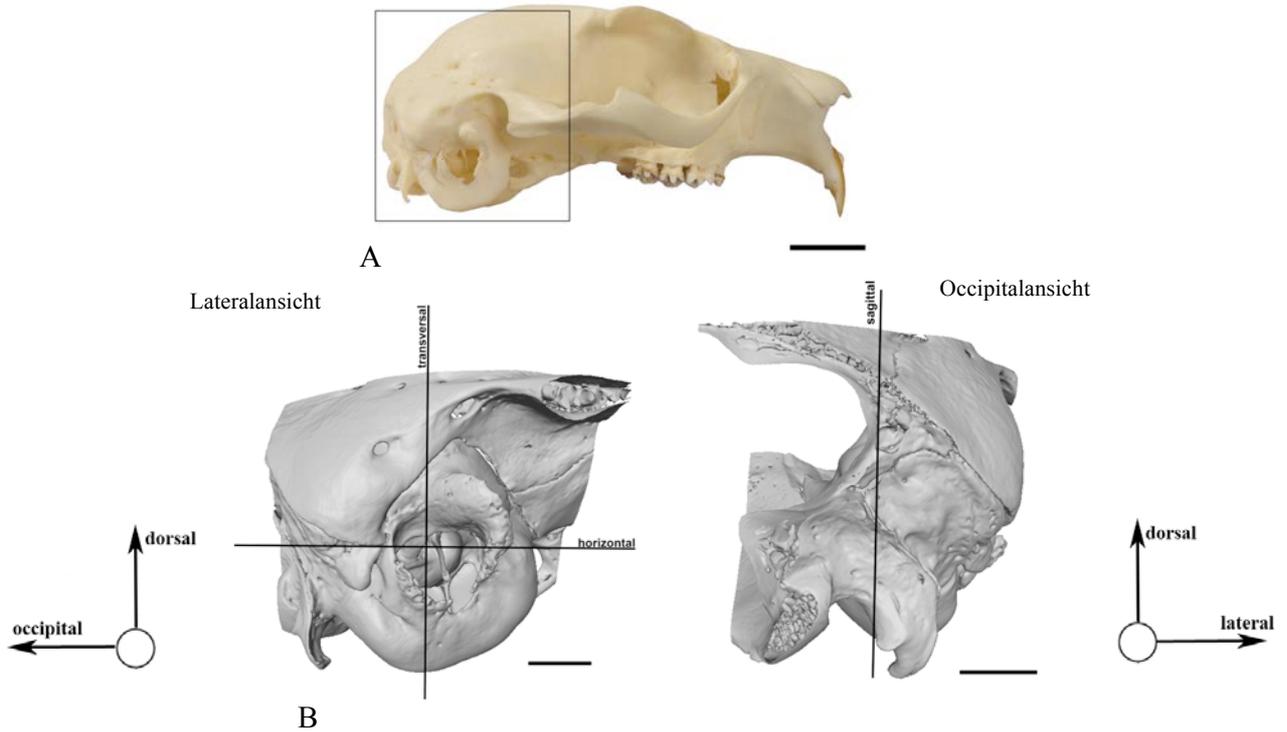
Q + R. †*Cylindrodon fontis*. CM 17204

S + T. †*Ardynomys occidentalis*. CM 9991

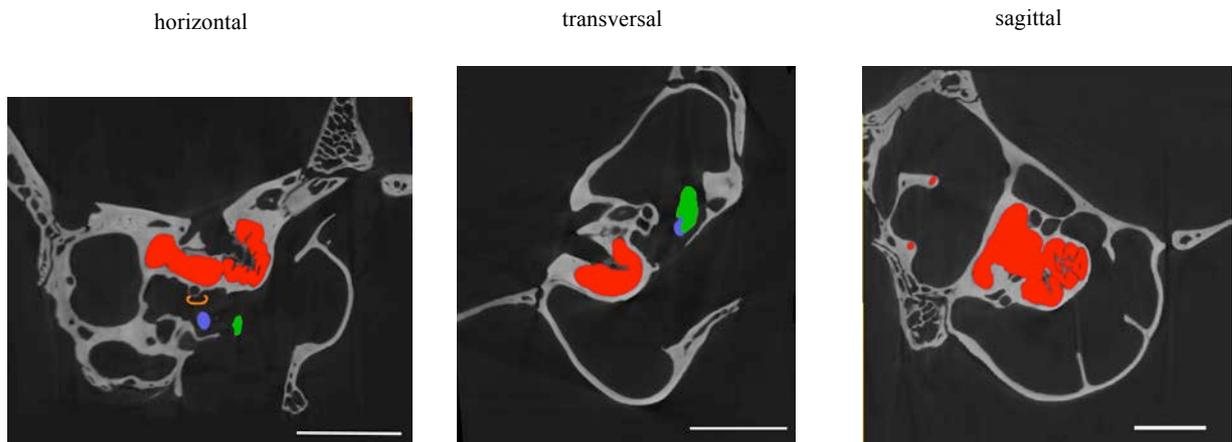
3.2 Mikro-Computertomographie und 3D-Rekonstruktion

Um interne Schädelstrukturen zerstörungsfrei untersuchen zu können, wurde das rezente und fossile Material aller untersuchter Taxa mittels Mikro-Computertomographie (μ CT) am Steinmann-Institut der Universität Bonn gescannt (Micro-CT Scanner v|tome|x s, Firma GE phoenix|x|ray), manuell segmentiert und danach virtuell dreidimensional rekonstruiert (Abb. 7 A-D). Methodisch werden bei diesem Scanverfahren zerstörungsfrei Röntgenstrahlen emittiert, um unterschiedliche Materialdichten darzustellen. Um ein Objekt mittels dieser μ -CT Anlage zu untersuchen, wird dieses zwischen Röntgenquelle und Detektor fixiert. Während einer 360° Drehung der zu untersuchenden Probe werden zweidimensionale Bilder im Tiff-Format als einzelne Projektionen abgespeichert. Diese Bilder setzen sich aus einzelnen zweidimensionalen Bildpunkten (Pixel) zusammen, die am dreidimensionalen Objekt jeweils einem Voxel entsprechen. Um ein virtuelles Modell der zu untersuchenden Strukturen zu generieren, wurden die erfassten zweidimensionalen Rohdaten in das Rekonstruktionsprogramm datos|x|rec eingelesen. Es erfolgte eine Berechnung von Rückprojektionen, wie auch die Herausberechnung von Scanartefakten. Danach erfolgte eine Weiterverarbeitung der Daten (.vol-Format) mit VGStudio Max 2.1 (Volume Graphics), um einen Bilderstapel aus Jpeg-Bilddateien in 8-bit Graustufen Format für Avizo 5.1. (Visualization Sciences Group) zu generieren. In diesen generierten Bilderstapeln werden knöcherne Bereiche des zu untersuchenden Objektes hell

und luftgefüllten Kompartimente dunkel dargestellt. Mittels Avizo 5.1. wurden die jeweiligen Interessensbereiche manuell segmentiert (Abb. 7 C) und virtuell dreidimensional rekonstruiert (Abb. 7 D). Um die anatomischen Ausprägungen der Ohrregion zwischen den Taxa besser vergleichen zu können, wurden die einzelnen Strukturen der rechten Ohrregion rekonstruiert. Falls diese jedoch nicht alle knöchernen Elemente erhalten hatten, wurde die linke Seite untersucht und für die Dokumentation mittels Photoshop CS4 horizontal gespiegelt und als rechte Ohrregion dargestellt.



2D-Segmentierung



C

3D-Rekonstruktion

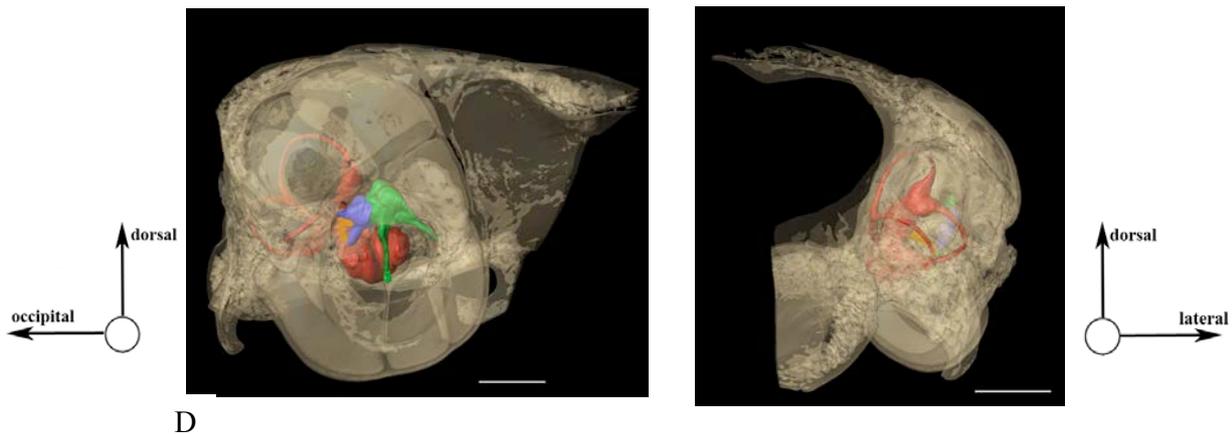


Abb. 7

Schema μ CT-Scanvorgang mit anschließender Datenverarbeitung

A. Maziertes Schädelpräparat von *Petaurista petaurista*. Maßstab: 1 cm.

B. 3D-Modell der Ohrregion (dextral). Maßstab: 5 mm.

C. Zweidimensionale μ CT-Schnittbilder (horizontale, transversale sowie sagittale Schnittebene). Heller Bereich: knöcherne Elemente des Schädels; dunkler Bereich: luftgefüllte Kompartimente. Maßstab: 5 mm.

D. Virtuelle dreidimensionale Rekonstruktion der Auris interna sowie Auris media innerhalb des Cavum tympani.

Farbcode: rot: Auris interna; grün: Malleus; blau: Incus; orange: Stapes. Maßstab: 5 mm.

3.3 Vergleichend-morphologische Untersuchung

Um Aussagen über die phylogenetische Bedeutung der Ohrregion bei Sciuromorpha und den Außengruppen treffen zu können, wurde die Anatomie der Auris interna, der Auris media sowie des Recessus epitympanicus und der Bulla auditiva morphologisch-vergleichend untersucht. Hierfür wurden unterschiedliche anatomische Ausprägungen der einzelnen Strukturen bei verschiedenen Taxa miteinander verglichen (Appendix: Tab. A-I). Die dazugehörigen Bildtafeln finden sich im Appendix. Die Nomenklatur der Ossicula auditus (Abb. 8) dieser Arbeit stützt sich auf Untersuchungen von DORAN (1879), COCKERELL (1914) und FLEISCHER (1973). Äußere morphologische Beschreibungen des Petrosum werden in dieser Arbeit außer Acht gelassen, da mit dieser Studie erstmals die Anatomie innerer Strukturen des Petrosum und des Cavum tympani phylogenetisch und funktionsmorphologisch untersucht werden sollen. Aufgrund des Erhaltungszustandes der fossilen Taxa liegen die Ossicula auditus meist disartikuliert vor, weshalb ihre räumliche Lage und Ausrichtung innerhalb des Cavum tympani nicht in Betracht gezogen wurde. Um Missverständnisse mit Begriffen der Humanmedizin auszuräumen, wird bei der Beschreibung der Auris interna die Terminologie nach SCHALLER (2007) verwendet.

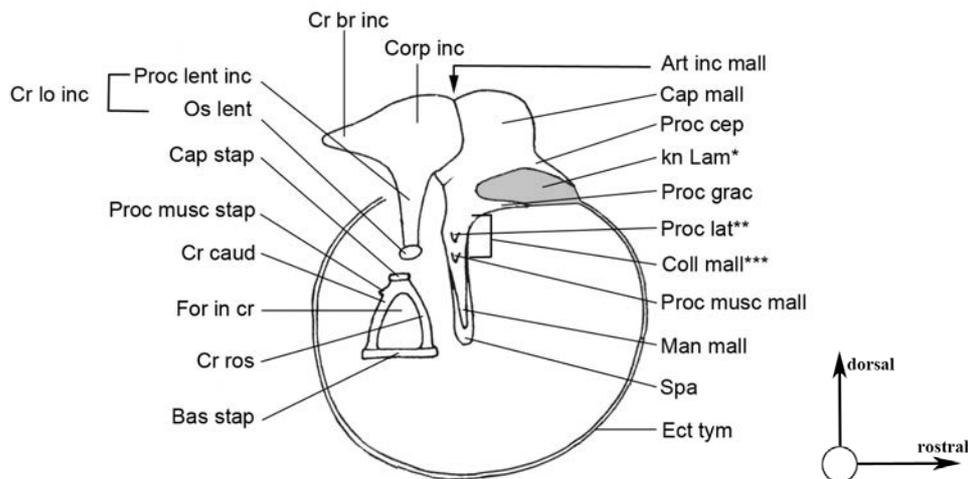


Abb. 8

Schematische Darstellung der knöchernen Elemente der Auris media bei Mammalia. Verändert und ergänzt nach FLEISCHER (1973) und SCHALLER (2007). Ansicht von lateral (dextrale Seite). Teile des lateral überdeckenden Petrosium wie auch die Bulla auditiva sind entfernt bzw. eröffnet. Der Stapes ist nicht in seiner natürlichen Lage abgebildet, da dieser aufgrund seiner Artikulation mit dem Incus im rechten Winkel in den Raum hinein ragt.

* - knöcherne Lamina ist mit Ectotympanicum verschmolzen.

** - Processus lateralis befindet auf der medial gelegenen Seite des Manubrium mallei.

*** - Lage des Collum mallei nach RUF et al. (2009).

3.3.1 Recessus epitympanicus und Bulla auditiva

Beschreibende Untersuchungen über die innere Anatomie der Ohrregion fokussierten sich bisher auf die intrabullären Kompartimentierungen (POTAPOVA 2001, WIBLE 2009). Mit dieser Methodik können taxonomische Unterschiede jedoch nur unzureichend erfasst werden, weshalb diese Arbeit ein neues System einführt. Zur Klärung phylogenetischer Fragen bei Rodentia liegen im Fokus der Untersuchungen knöchernen Septenstrukturen des Recessus epitympanicus wie auch des Cavum tympani. Sowohl eine Nomenklatur, wie auch eine graphische und numerische Erfassung der einzelnen Septen innerhalb der Bulla auditiva werden im Folgenden mittels der 'Septenuhr' (Abb. 9), sowie der 'Septenformel' (Abb. 10) beschrieben.

Mittels einer parasagittalen Schnittebene werden die Bulla auditiva und Teile der lateral bedeckenden Schädelseitenwand entfernt, wodurch es zum Anschnitt unterschiedlicher Septen innerhalb des Cavum tympani und des Recessus epitympanicus kommt. Da mit einer Schnittebene nicht alle vorhandenen Septen eines Taxons anzuschneiden und zu erfassen sind, können erst mit mehreren von lateral nach medial verlaufenden parasagittal geführten Schnittebenen alle knöchernen Septenstrukturen erfasst werden.

Bei der Septenuhr handelt es sich um eine graphische Erfassung der knöchernen Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani (Abb. 9). In diesem Schema befindet sich zentral das lateral eröffnete Promontorium mit einer schematischen Darstellung der Auris interna, das dorsal von dem Recessus epitympanicus sowie ventral von dem Cavum tympani flankiert ist (Abb. 9). Die Anzahl der Cochleawindungen entspricht nicht den anatomischen Begebenheiten, sondern stellt eine schematische Darstellung dar. Beim Ablesen der Septenuhr innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani der einzelnen Taxa werden die Septen anhand ihres medialen und lateralen Ansatzes als Linien in das Schema eingetragen (Abb. 9). Beginnend bei "9 Uhr" der lateral eröffneten Bulla auditiva, wird im Uhrzeigersinn in einem 360° Rundlauf die relative Lage jedes Septums im Recessus epitympanicus und dem Cavum tympani erfasst. Die Längen und Ausdehnungen der Septen können nur näherungsweise erfasst werden, da aufgrund von Schäden an der Ohrregion fehlerhafte Beschreibungen erzeugt werden können. Die tatsächliche Position sowie der Abstand zwischen den Septen sind zu vernachlässigen, da diese intra- und interspezifisch variieren können.

3.3.2 Septenuhr

Es wird zwischen Haupt- und Nebensepten unterschieden:

➤ Hauptsepten

Hauptsepten verlaufen entlang des dorsalen Randes des Recessus epitympanicus bzw. des ventralen Randes des Bulla auditiva im 360° Umlauf sternförmig zum Promontorium. Sie werden mit Zahlen (I–VI) nummeriert, wobei die Zählung innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani unabhängig voneinander erfolgt.

➤ Nebensepten

Nebensepten werden definiert als Septen, die nicht sternförmig zum Promontorium verlaufen, sondern einen dazu andersartigen Verlauf und Ansatz zeigen. Sie werden mit Buchstaben erfasst (A–Z):

=> Großbuchstaben (A – Z), wenn sich das Septum im dorsal gelegenen Recessus epitympanicus befindet

=> Kleinbuchstaben (a – z), wenn sich das Septum im ventral gelegenen Cavum tympani befindet

➤ Septum A: Das Septum setzt im Bereich zwischen dem Pars canalicularis des Petrosum und dem dorsalen Rand des Recessus epitympanicus an

➤ Septum B: Das Septum setzt am Pars canalicularis des Petrosum an und ist weiter ventral zum Promontorium gelegen

⇒ treten zusätzliche Septen im Verlauf des Pars canalicularis des Petrosium in Richtung Promontorium auf, so können diese mit weiteren Buchstaben ergänzt werden (C - Z)

Graphische Darstellung der Septen und der Bogengänge in der Septenuhr

- gestrichelte Linie: Septum mit medialem Ansatz
- durchgezogene Linie: Septum mit lateralem Ansatz
- durchgezogene Linie mit Strichen: knöcherne Trennwand, die innerhalb des Recessus epitympanicus oder Cavum tympani von lateral nach medial verläuft und prominent ausgebildet ist

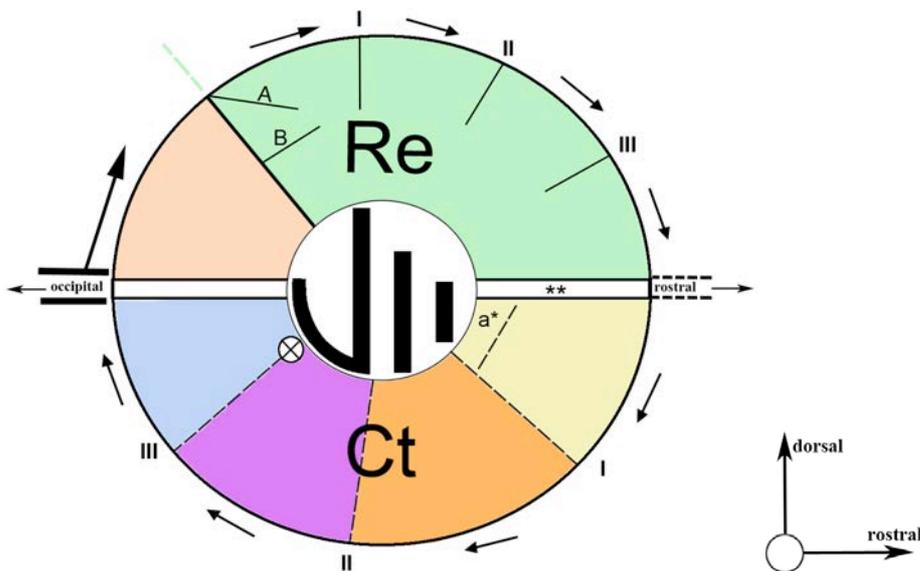


Abb. 9

Septenuhr innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani

Schematische Laterallansicht des Petrosium (dextral): Fossa subarcuata bzw. Teile des Mastoides: rötlich, Recessus epitympanicus (Re): grün, Cavum tympani (Ct): blau-violett-orange-gelb. Zentral befindet sich eine schematische Darstellung des lateral eröffneten Promontorium, wodurch die Auris interna mit den Windungen der Cochlea und das Vestibulum sichtbar sind. Das umkreiste Kreuz entspricht der Lage der quergeschnittenen Arteria stapediale. Innerhalb des Petrosium werden sowohl Haupt- (I-III) wie auch Nebensepten (A, B, a), beginnend bei '9h' (Startpunkt: großer Pfeil) im Uhrzeigersinn abgelesen und als Quotient notiert. In dieser exemplarischen Septenuhr finden sich innerhalb des Recessus epitympanicus Septen mit lateralem Ansatz (durchgezogene Linie), wohingegen ventral innerhalb des Cavum tympani Septen mit medialem Ansatz zu finden sind (gestrichelte Linie).

a* - `lateral secondary septum` (MCPHEE 1981).

** - anteriorem Septum (WIBLE 2009).

3.3.3 Septenformel

Die Septenformel entspricht einer numerischen Erfassung der Septenuhr und spiegelt dadurch die innere Anatomie des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani wider. Es wird ein Quotient für jedes Taxon gebildet, wobei sich im Zähler die einzelnen Nummern der dorsal gelegenen Haupt- und Nebensepten des Recessus epitympanicus wiederfinden und im Nenner diejenigen der Septen des Cavum tympani. Die unterschiedlichen Zahlen und Buchstaben der Septen werden mit einem Kommazeichen voneinander getrennt. Die räumliche Ausdehnung des Recessus epitympanicus nach posterior wird dem Quotienten vorangestellt, wobei zwei Merkmalsausprägungen zu unterscheiden sind:

- < Re: Recessus epitympanicus ist nach posterior vergrößert und die Fossa subarcuata ist nach der lateralen Eröffnung des Petrosum nicht sichtbar
- > Re: Recessus epitympanicus ist nicht nach posterior vergrößert und die Fossa subarcuata ist nach lateraler Eröffnung des Petrosum sichtbar

Ist eine Nebenhöhle bzw. ein Divertikulum vorhanden, das sich in das Mastoid oder Squamosum erstreckt, so wird es als Nenner mit seiner entsprechenden anterioren oder posterioren Lage zu seinem zugehörigen Septenbereich eingetragen (siehe WIBLE 2009). Hierbei muss darauf geachtet werden, dass Nebenhöhlen keine für die Gehörfunktion wichtigen Organe enthalten (VAN KAMPEN 1905).

Es gilt:

amd: anteromedial gelegenes Divertikulum

pmd: posteromedial gelegenes Divertikulum

Die Anwendung der Septenuhr sowie Septenformel wird am Beispiel von *Euxerus erythropus* verdeutlicht (Abb. 10).

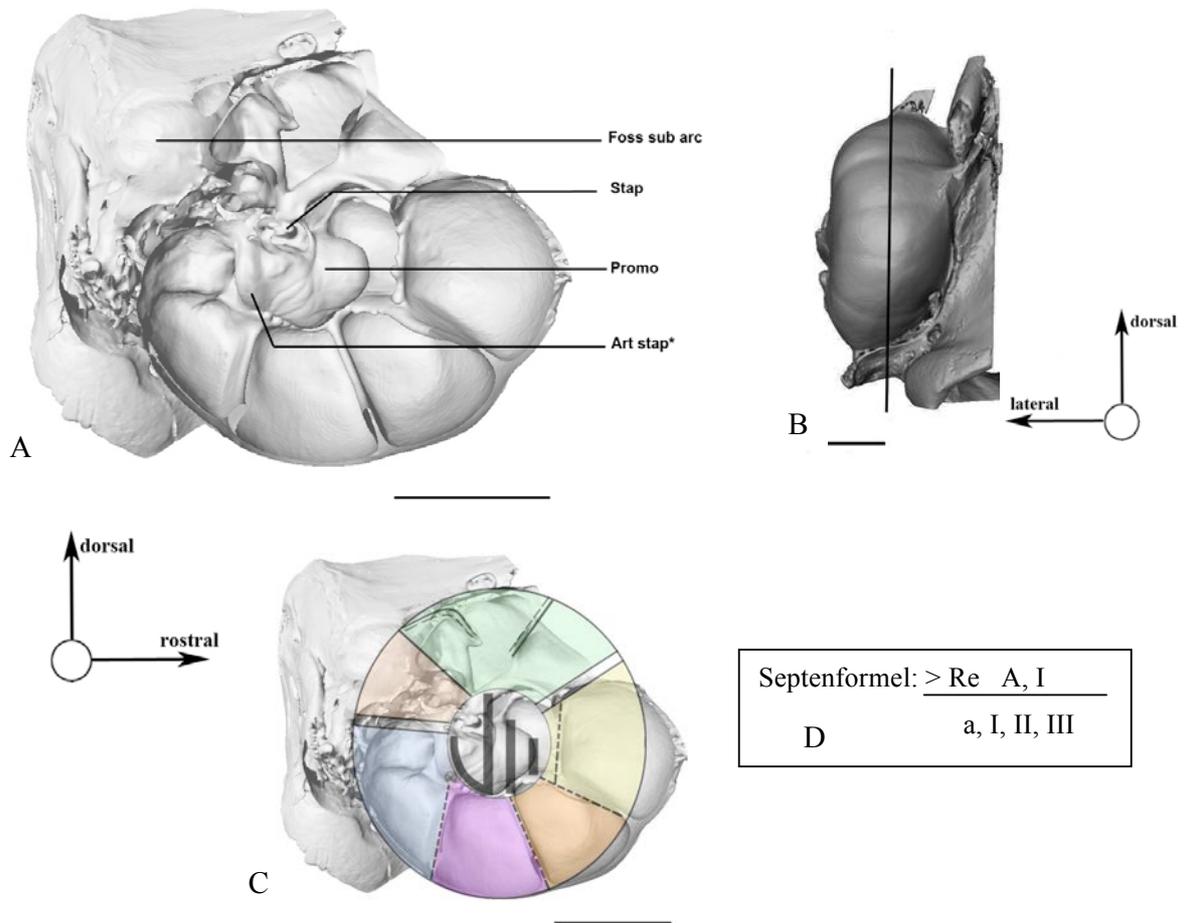


Abb. 10

Erstellung der Septenuhr und Septenformel am Beispiel von *Euxerus erythropus*. Als Grundlage dient eine μ CT-Aufnahme der rechten Ohrregion (A), bei der die laterale Seitenwand entfernt wurde. Die relative Lage der vorhandenen Septen wird mittels parasagittaler Schnittebenen erfasst (B) und in die Septenuhr eingetragen (C). Aufbauend auf der Septenuhr, werden die vorhandenen knöchernen Septenstrukturen numerisch als Quotient mit der Septenformel erfasst (D). Maßstab: 5mm.

Erläuterung:

Der Recessus epitympanicus von *Euxerus erythropus* ist nicht nach posterior vergrößert (>Re), da nach der lateralen Eröffnung mittels einer parasagittalen Schnittebene die Fossa subarcuata angeschnitten und eröffnet ist. Innerhalb des dorsal gelegenen Recessus epitympanicus finden sich das Nebenseptum A sowie das Hauptseptum I. Nebenseptum A setzt medial am Übergang zwischen dem Pars canalicularis des Petrosum und dem dorsalen Rand des Recessus epitympanicus an, wohingegen das Hauptseptum I am dorsalen Rand des Recessus epitympanicus ansetzt. Beide dorsal gelegenen Septen zeigen einen lateralen sowie medialen Ansatz, weshalb sie als durchgezogene Linie mit Strichen dargestellt werden. Innerhalb des Cavum tympani lassen sich das Nebenseptum a und die Hauptsepten I, II und III mit einem medialen Ansatz nachweisen.

3.4 Phylogenetische Analysen

Die phylogenetische Auswertung der morphologischen Merkmale erfolgte mittels MacClade 4.0 (Maddison & Maddison) sowie Paup* 4.0 beta version (Sinauer Associates, Inc. Publisher) für Windows. Hierbei wurden die Daten mittels MacClade erfasst und nach Maximum Parsimony in Paup* analysiert. Da mehr als zwölf Taxa untersucht werden sollten, wurde 'tree bisection and reconnection' als heuristisches Suchverfahren angewandt, um den oder die sparsamsten Bäume zu finden. Die Analyse wurde 1000-mal wiederholt, um lokale Maxima auszuschließen und den sparsamsten Baum zu gewährleisten. In der Analyse wurde zunächst kein Taxon als Außengruppe gesetzt. Erst danach wurde *Oryctolagus cuniculus* durch Anlegen der Wurzel als Außengruppe erzwungen. Es wurde ein batch file geschrieben, daß schrittweise ('stepwise') ein weiteres Taxon im Zufallsprinzip ('random') in die Analyse integriert und mittels 'tree-by-section' analysiert. Durch 'tree-by-section' wurden im Laufe der Analyse nicht nur die Positionen einzelner Äste geändert, sondern die Positionen ganzer Taxon-Cluster. Da in Maximum-Parsimony-Analysen häufig mehrere gleich sparsame Bäume gefunden werden, wurden Konsensus-Bäume erstellt. Hierbei werden häufige Verzweigungsmuster der kürzesten Bäume nach einem statistischen Verfahren zu einem Konsensus-Baum zusammengefasst. Die Darstellung des Konsensus-Baumes erfolgt als Kladogramm. In dieser Analyse wurden ein semistrikter Konsensus-Baum und ein strikter Konsensus-Baum erstellt, wobei der strikte Konsensus-Baum nur die Verzweigungen der sparsamsten Bäume enthält, die einander in keinem der kürzesten Bäume widersprechen.

Zur Beurteilung von Maximum-Parsimony-Phylogenien werden verschiedene Indices berechnet, die beschreiben sollen, wie gut die Topologie des oder der Bäume die zu Grunde liegenden Daten repräsentieren. Der Konsistenz-Index (consistency index = CI-Wert) gilt als durchschnittlicher Wert für das Auftreten von Homoplasien und entspricht dem Verhältnis der Anzahl der Merkmale zur Anzahl der Transformationsschritte. Der Retention Index (retention index = RI) bildet das Verhältnis von scheinbaren zu tatsächlichen Synapomorphien ab. Der berichtigte Konsistenz-Index (rescaled consistency index = RC) führt zu einer Reduzierung nicht-informativer Merkmale. Für alle drei Indices gilt, dass eine Topologie den ihr zu Grunde liegenden Datensatz umso genauer beschreibt, je näher der Wert bei ‚Eins‘ liegt. Der Homoplasie-Index (homoplasy index = HI) entspricht dem Wert, der das Verhältnis der Transformationsschritte aller Merkmale zur Anzahl der homoplastischen Merkmale angibt.

3.5 Morphometrische Untersuchungen

Die Definitionen der Lokomotionsmodi (Tab. 2), sowie ihre Zuweisung zu den einzelnen Taxa der Sciuromorpha, erfolgte anhand postcranialer Merkmale aus Untersuchungen von THORINGTON et al. (2005) sowie THORINGTON & FERRELL (2006). Da die vorliegende Studie funktionsmorphologische

Unterschiede ausschließlich zwischen eng verwandten Taxa untersucht, werden in die funktionelle Untersuchung weder Lagomorpha noch semi-aquatische Taxa, wie *Castor fiber*, integriert. Um konvergente Entwicklungen der Auris interna bei gleitenden Arten zu untersuchen, ist ein Taxon der Anomaluridae als Vertreter des 'Mouse-related-clade' (BLANGA-KANFI et al. 2009) in diese Studie integriert. Desweiteren ist *Rattus norvegicus* als Generalist in die funktionellen Untersuchungen eingeschlossen.

Aufgrund der Untersuchung isolierter Petrosa, wurde die in-situ-Position der Auris interna im Schädel außer Acht gelassen. Um die Morphologie des Innenohres bei Sciuromorpha sowie weiteren Taxa der Mammalia vergleichend zu untersuchen, wurden unterschiedliche Messungen an virtuell rekonstruierten Innenohren mittels der Rekonstruktionssoftware Avizo 5.1. und PolyWorks V11 (Innovmetric) durchgeführt. Als Grundlage für die Methodik wie auch die Benennung der Messstrecken dienten Arbeiten von SPOOR & ZOONEVELD (1998), sowie SCHMELZLE et al. (2007), welche teilweise modifiziert wurden (Abb. 11).

In dieser Studie sollen Aussagen über Lokomotionsmodi fossiler Taxa der Rodentia getroffen werden, von denen weder Körpergröße noch Körpergewicht bekannt sind. Nagetiere zeichnen sich zudem durch saisonale Gewichtsschwankungen aus (NOVAK 1991), weshalb das Körpergewicht als nicht entscheidend gewertet wird und die Messwerte dieser Studie mittels einer Regression gegen die Condylobasallänge der einzelnen Taxa standardisiert werden. Die Condylobasallänge entspricht dem Abstand zwischen den Condyloli des Hinterhauptes zum Vorderrand der Incisiven. Bei der Untersuchung isolierter Petrosa wurde durch einen Größenvergleich mit anderen Taxa der Sciuromorpha die Condylobasallänge abgeschätzt.

Tab. 2
Definition der Lokomotionsmodi (verändert nach SAMUELS & VALKENBURG 2008)

| Lokomotionsmodi | Definition | Änderung der Definition | Farbcode |
|-----------------|---|---|----------|
| fossorial | graben für gewöhnlich Gangsysteme; keine subterrane Nahrungsaufnahme | entspricht der semifossorialen Definition von SAMUELS & VAN VALKENBURG (2008) | braun |
| arboreal | kletternde Taxa (Flucht, Schutz, Nahrungssuche) | SAMUELS & VAN VALKENBURG (2008) | grün |
| gleitend | weisen ein Patagium als Anpassung zum Gleiten auf, gewöhnlich erfolgt Nahrungsaufnahme auf Baum | SAMUELS & VAN VALKENBURG (2008) | orange |
| fliegend | Vorderextremität entspricht Flügel | neue Definition | blau |
| generalistisch | klettern und laufen erfolgt gleich gut | neue Definition | rot |

3.5.1 Definition der Messstrecken

Der jeweils untersuchte Bogengang wird als Buchstabenkürzel dem kursiv geschriebenen Messwert vorangestellt (siehe Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II).

ang - Winkel zwischen Bogengängen – Zur Messung der Topographie zweier Bogengänge wurde eine best-fitting-Ebene in jeden Bogengang mittels PolyWorks V11 hineingelegt und der Winkel zwischen den Ebenen vermessen (Abb. 11 A). Bei der Angabe des Winkels werden die Buchstabenkürzel der Bogengänge angegeben, die diesen Winkel einschließen.

d - Durchmesser eines Bogenganges – Der Durchmesser eines Bogenganges entspricht seinem Querschnitt (Abb. 11 A) (JONES & SPELLS 1963). Dieser wird an drei Positionen, die sich bei 25%, 50% sowie 75% der Länge des lateralen Bogenganges befinden, gemessen. Daraus wird wiederum der Mittelwert errechnet, der in den statistischen Analysen ausgewertet wird (Abb. 11B).

h - Höhe eines Bogenganges – Die Höhe eines Bogenganges entspricht der größten Distanz zwischen dem Utriculus und der Innenseite des entsprechenden Bogenganges (Abb. 11 A) (SCHMELZLE et al. 2007). Die Höhe eines Bogenganges wird an drei Positionen (= Ankerpunkte) gemessen, um daraus den entsprechenden Mittelwert zu errechnen. Ankerpunkte finden sich auf 25%, 50% sowie 75% der Strecke zwischen dem Vestibulum und dem am höchsten gelegenen Punkt auf der Innenseite des zu vermessenden Bogenganges (Abb. 11 B).

l - Länge eines Bogenganges – Die Länge eines Bogenganges entspricht nach EKDALE (2010) der Länge seiner inneren Kurvatur (Abb. 11 A). Beim anterioren und posterioren Bogengang entspricht dies der längsten Strecke zwischen dem dorsalen Ende des Crus commune bis zum Beginn der Ampullen der einzelnen Bogengänge. Bei dem lateralen Bogengang ist es die Länge zwischen den ihn begrenzenden Ampullen. Ist ein sekundäres Crus commune vorhanden, so wird diese Länge in die Längenmessung des jeweiligen Bogenganges mit eingerechnet.

Col - Länge der Cochlea – Die Länge der Cochlea wird als längste Strecke zwischen dem caudal gelegenen Rand der Fenestra ovalis entlang des äußeren Verlaufes der Cochlea bis zu deren Apex gemessen (Abb. 11 A, gestrichelte Linie).

Coln - Anzahl der Cochleawindungen – Um die Anzahl der Cochleawindungen zu bestimmen, wird die Anzahl der Drehungen zwischen dem Beginn des ovalen Fensters zum Apex abgezählt (WEST 1985).

r - Radius eines Bogenganges – Der Radius eines Bogenganges wird nach der Formel von SPOOR & ZONNEVELD (1998) berechnet:

$$R(r) = \frac{0.5 * (\text{Höhe } (h) + \text{Breite } (w))}{2}$$

Colvol - Volumen der Cochlea – Das Volumen der Cochlea entspricht dem Abschnitt der Auris interna, ventral der Fenestra ovalis bis zum Apex der Cochlea (Abb. 11A; schraffierter Bereich).

Incvol - Volumina der Ossicula auditus – Das Volumen der einzelnen Gehörknöchelchen
Mallvol kann nach der manuellen Segmentierung mittels Avizo 5.1 als Messwert
Stapvol ausgegeben werden.

w - Breite eines Bogenganges – Die Breite eines Bogenganges wird rechtwinklig zur entsprechenden Höhe dieses Bogenganges gemessen (Abb. 11 A) (SCHMELZLE et al. 2007). Ankerpunkte befinden sich auf 25%, 50% sowie 75% der maximalen Distanzstrecke zwischen Utriculus und der Innenseite des Bogenganges.

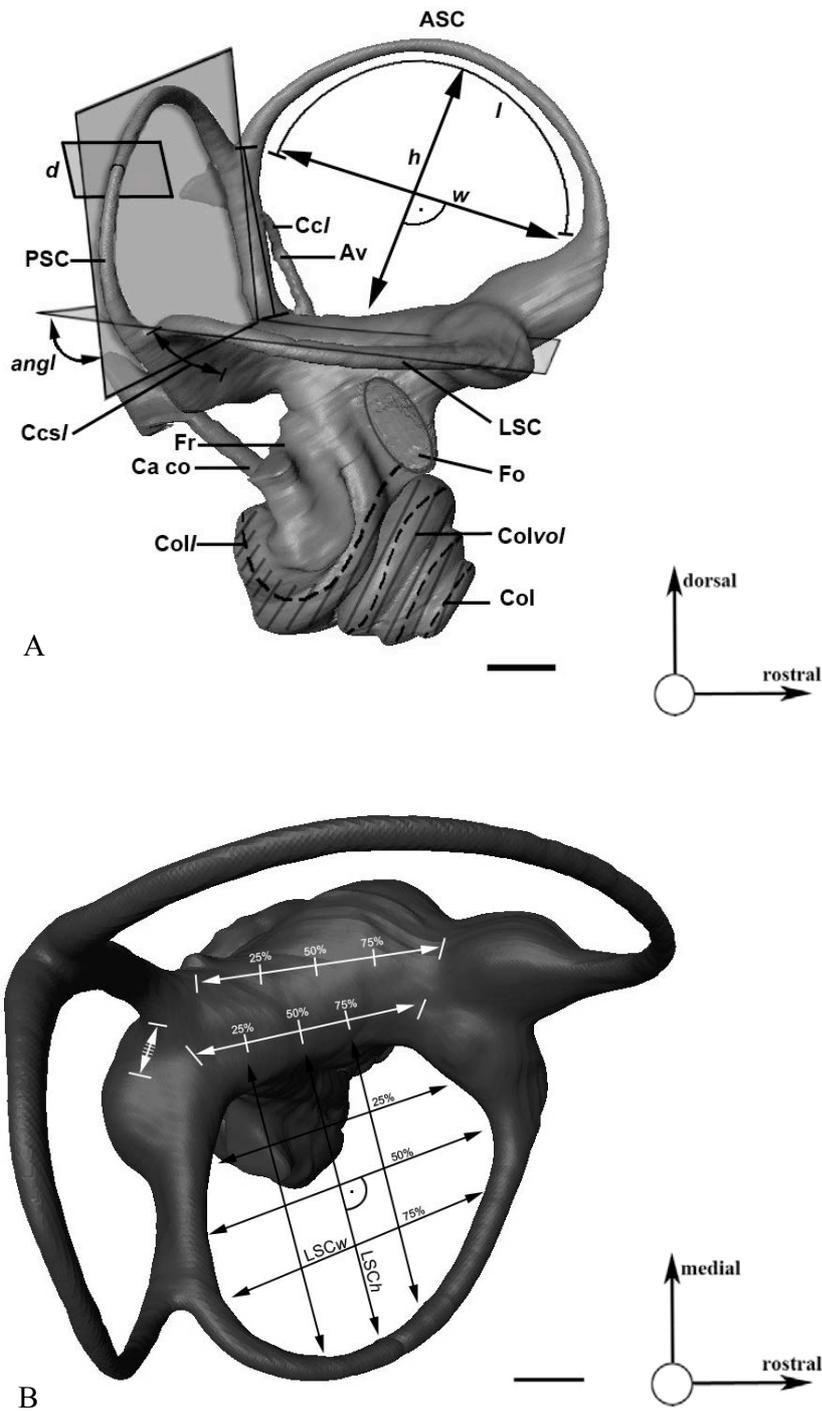


Abb. 11
 Definition der Messstrecken (modifiziert nach SPOOR & ZOONEVELD (1995) und SCHMELZLE et al. (2007)).
 Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-II. Maßstab: 1mm.
 A. Lateralansicht der Auris interna (dextral). Schraffierte Bereich: Volumen der Cochlea, gestrichelte Linie:
 Länge der Cochlea zwischen ovalem Fenster und Apex der Cochlea.
 B. Dorsalansicht der rechten Auris interna; Skizziert sind die Positionen der Ankerpunkte für die Messung
 'Höhe des lateralen Bogenganges' (LSC_h) und 'Breite des lateralen Bogenganges' (LSC_w) wie auch die
 Ankerpunkt der drei Positionen für die Messung des 'Durchmessers des lateralen Bogenganges' (LSC_d). Av und
 Ca co sind nicht dargestellt.

3.6 Statistische Analysen

Statistische Analysen der funktionsmorphologischen Untersuchungen der Auris interna und Auris media wurden mittels SPSS Statistics 18.0 (IBM) sowie MS Excel durchgeführt. Eine Normalverteilung aller Daten konnte durch eine Überprüfung mit dem 'Kolmogorov-Smirnov Test' bestätigt werden, was die Anwendung statistischer Methoden, die dies voraussetzen, ermöglicht. Molekulare Analysen der Sciuromorpha zeigen bei phylogenetischen Untersuchungen keine eindeutigen Astlängen (MERCER & ROTH 2003), weshalb auf eine statistische Auswertung mittels PDAP (= Phenotypic Diversity Analysis Programs) nach GARLAND & DICKERMAN (1993) verzichtet werden musste. Eine Standardisierung der Messwerte erfolgte anhand einer linearen Regression mit der Condylbasallänge, da das Körpergewicht der Rodentia starken saisonalen Schwankungen unterworfen ist (NOVAK 1999). Es wurden Residuen aus den jeweiligen Condylbasallängen und der einzelnen Messwerte berechnet und von SPSS als neue Variable abgespeichert (GARLAND & DICKERMAN 1993, MASON 2001). Residuen entsprechen dem Abstand zwischen den Messwerten zur Regressionsgeraden und werden in linearen Regressionsanalysen sowie Diskriminanzanalysen gegeneinander aufgetragen und statistisch ausgewertet. Um die Wiederholbarkeit der Messungen und somit die Glaubwürdigkeit der Messwerte statistisch zu belegen, wurden exemplarisch die Messwerte am Schädel von *Funisciurus anerythrus* zweimal erhoben und einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung unterzogen. Die Form der Auris interna wurde durch eine Faktorenanalyse ihrer erfassten Messwerte statistisch untersucht. Hierbei flossen die 'Höhe', 'Breite', 'Durchmesser' und 'Länge' jedes einzelnen Bogenganges ein sowie die Länge des Crus commune. Der Messparameter 'Winkel zwischen den Bogengängen' wurde ebenfalls einer Faktorenanalyse unterzogen, wobei die Schnittwinkel zwischen den Bogengängen in die Analyse miteinfließen. Aussagen über die Verifizierung postulierter Habitate rezenter und fossiler Taxa wurde anhand morphometrischer Daten mittels der Diskriminanzanalyse getroffen (SCHELLHORN 2009). Es erfolgte eine Überprüfungen der untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae, †Theridomyidae und †Ischyromyidae auf die Lokomotionsmodi 'fossorial', 'arboreal' und 'gleitend'. Aussagen über die Sensitivitätsverteilung der Bogengänge erfolgten mittels linearer Regression und dem Einbezug weiterer Taxa der Mammalia.

3.7 Morphologische Variabilität

Aussagen über die morphologische Variabilität der Ohrregion wurden anhand von 20 Individuen von *Sciurus vulgaris* anhand morphologischer Abweichungen getroffen. Für die Untersuchung der morphologischen Variabilität der Form der Bogengänge wurden zusätzlich zu den 20 Individuen von *Sciurus vulgaris* fünf fossile Petrosa von †*Palaeosciurus feignouxi* vermessen und mittels MS Excel 2007 analysiert. Hierfür wurden Messwerte an den virtuellen Rekonstruktionen der Auris interna

erfasst und ein Variationskoeffizient nach EKDALE et al. (2010) berechnet. Bei dieser statistischen Analyse wird die Höhe eines Bogenganges durch die Breite eines Bogenganges bei jedem Exemplar dividiert. Aus diesen berechneten Koeffizienten werden wiederum der Mittelwert, sowie die Standardabweichung berechnet. Eine Aussage über die morphologische Varianz eines Bogenganges wird durch eine Division der Standardabweichung durch den Mittelwert getroffen. Der hierbei berechnete Wert entspricht der prozentualen Schwankung, die ein Bogengang in seiner Form zeigen kann

4 Deskription und vergleichende Morphologie der Ohrregion

Im Folgenden werden die morphologischen Gemeinsamkeiten und Unterschiede der knöchernen Elemente der Auris media und Auris interna bei Sciuromorpha, den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae sowie *Oryctolagus cuniculus*, als Vertreter der Lagomorpha, besprochen.

4.1 Septen

4.1.1 Allgemeine Beobachtungen der Septenverteilung

Das Cavum tympani der Sciuromorpha ist von der Bulla auditiva umgeben und wird nach dorsal durch den Recessus epitympanicus erweitert. Die Bulla auditiva entspricht dem Ectotympanicum, wohingegen ein Entotympanicum bei Rodentia niemals ausgebildet ist (VAN KAMPEN 1905). Das Cavum tympani sowie der Recessus epitympanicus sind durch knöcherne Septen in eine unterschiedliche Anzahl von Kompartimenten unterteilt (Appendix: Tab. A-2, Bildertafeln B1-8).

Die dorsal gelegenen Hauptsepten innerhalb des Recessus epitympanicus zeigen einen lateralen Ansatz am Mastoid und einen medialen Ansatz am Petrosum. Hierbei können sie in ihrer Höhe variieren und mehr oder weniger weit in den Recessus epitympanicus hineinragen. Die Anzahl der Hauptsepten variiert zwischen den einzelnen untersuchten Taxa der Sciuromorpha, wobei bis zu vier ausgebildet sein können. Das Hauptseptum I lässt sich bei allen untersuchten Sciuridae, mit Ausnahme von *Urocitellus undulatus*, nachweisen, jedoch nicht bei den Gliridae, *Aplodontia rufa*, †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae. Die ventralen Hauptsepten innerhalb des Cavum tympani sind radiär um das Promontorium angeordnet und ziehen in Richtung der lateralen Wand, wobei sie den Sulcus tympanicus nicht erreichen.

Die dorsalen Nebensepten setzen am Pars canalicularis des Petrosum an und zeigen einen Verlauf nach lateral an das Mastoid. Mit wenigen Ausnahmen einzelner Taxa der Sciuromorpha sowie den Pteromyinae lassen sich die Nebensepten A und B nicht nachweisen.

Orthogonal zwischen dem Hauptseptum I und dem anterioren Septum findet sich ein Nebenseptum, das bereits von MENG (1990) bei *Reithroparamys delicatissimus* beschrieben wurde und in dieser Studie als Nebenseptum a bezeichnet wird. Die untersuchten Taxa der Gliridae weisen im posterioren Bereich des Cavum tympani Nebenhöhlen (= Divertikel) auf (VAN KAMPEN 1905), die nicht bei Sciuridae, *Aplodontia rufa*, †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae zu finden sind.

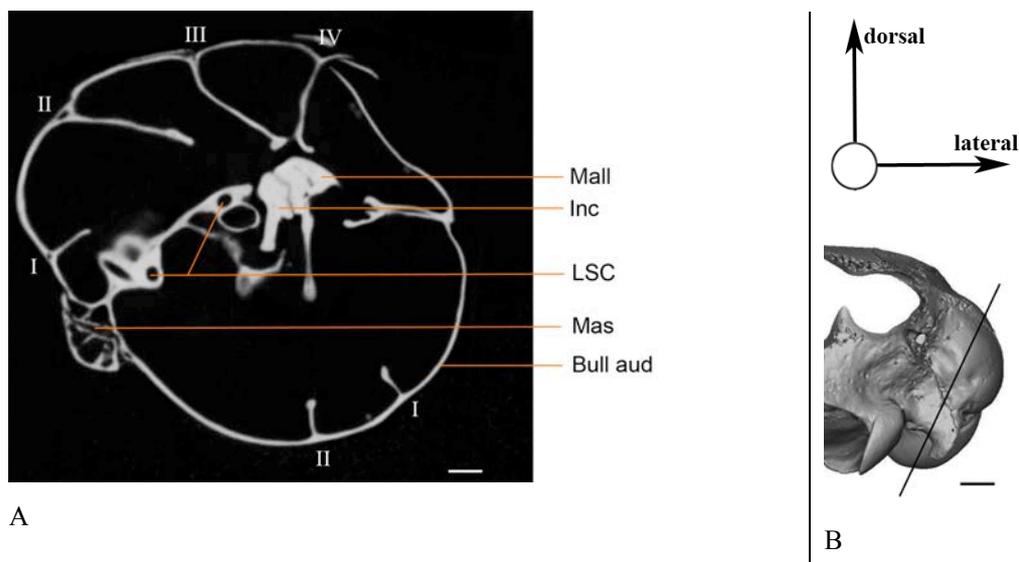
Das Cavum tympani von *Aplodontia rufa* unterscheidet sich von dem der Sciuridae und Gliridae durch die Ausbildung vieler kleiner Knochenbälkchen, die nicht mit der Septenuhr erfasst werden können. Diese finden sich ebenso bei †*Cylindrodon fontis* sowie †*Ischyromys typus*.

Im Folgenden wird die Verteilung der knöchernen Septen bei den Familien und Triben der Sciuromorpha, †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae besprochen. Die Verteilung der einzelnen knöchernen Septen bei Sciuromorpha wird mittels der Septenuhr sowie Septenformel erfasst, wobei sich eine tabellarische Auflistung der einzelnen Merkmale, die Septenuhren sowie Septenformeln der einzelnen Taxa im Appendix befinden.

4.1.2 Sciuridae

➤ Pteromyinae

Die innere Anatomie des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani bei Pteromyinae unterscheidet sich deutlich von der knöchernen Septierung anderer Triben der Sciuridae (Appendix: B-1). Der Recessus epitympanicus ist deutlich nach occipital erweitert und lateral aufgewölbt (< Re), was bereits von VAN KAMPEN (1905) für Pteromyinae beschrieben wurde. Bei einer Eröffnung des Recessus epitympanicus mittels einer parasagittalen Schnittebene wird die Fossa subarcuata nicht eröffnet, wodurch alle dorsalen Septen Hauptsepten entsprechen. Mit Ausnahme von *Petaurista petaurista* zeigen alle untersuchten Taxa der Pteromyinae die dorsalen Hauptsepten I und II (Abb. 12, Appendix: B-1). *Iomys horsfieldii thompsoni*, *Glaucomys volans* und *Hylopetes sagitta* haben desweiteren das Hauptseptum III ausgebildet. Bei *Hylopetes sagitta* ist zusätzlich ein dorsales Hauptseptum IV zu erkennen (Abb. 12). Innerhalb des Cavum tympani zeigen alle untersuchten Taxa der Pteromyinae die Hauptsepten I und II, sowie das Nebenseptum a.



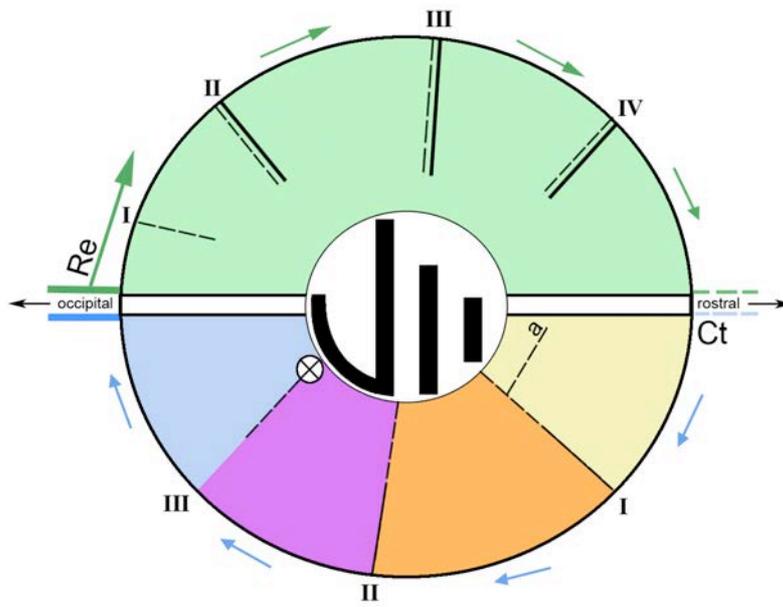


Abb. 12

Hylopetes sagitta.

A. µCT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus). Hauptseptum III innerhalb des Cavum tympani wurde nicht angeschnitten. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der µCT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

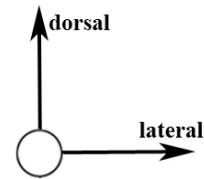
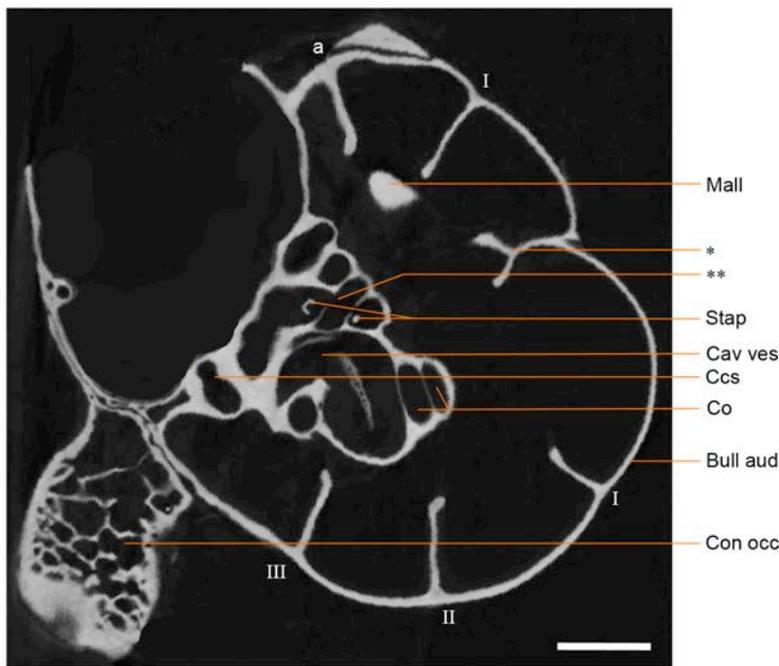
C. Septenuhr

C

➤ Sciurinae

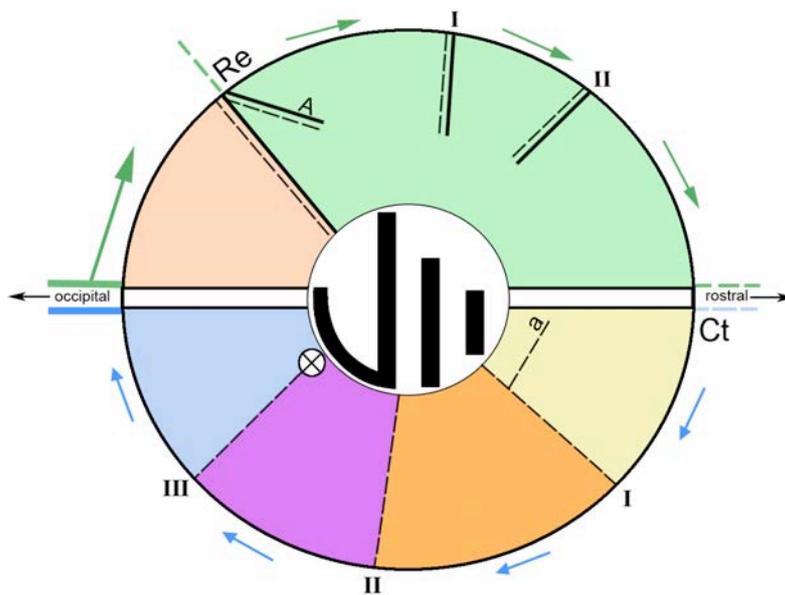
• Tamiasciurini

Der Recessus epitympanicus ist nicht nach posterior vergrößert ($> Re$). Er enthält neben dem Nebenseptum A die beiden Hauptsepten I und II. Hierbei zeigen das Nebenseptum A und das Hauptseptum I einen lateralen Ansatz, der sich nach medial fortsetzt (Abb. 13). Unterschiede zeigen die Ansatzlinien der beiden Hauptsepten. Hauptseptum I setzt, wie das Nebenseptum A, lateral an und verläuft nach medial, wohingegen Hauptseptum II als Trennwand ausgebildet ist. Ventral im Cavum tympani finden sich die Hauptsepten I, II und III, sowie das Nebenseptum a.



A

B



C

Abb. 13

Tamiasciurus hudsonicus.

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Auris interna). Hauptseptum II innerhalb des Recessus epitympanicus wurde nicht angeschnitten. * - anterior Septum nach MACPHEE (1981). ** - Schnitt durch Art stap. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab.: 2 mm.

C. Septenuhr

• Funambulini

Alle untersuchten Taxa der Funambulini zeigen ein Nebenseptum A innerhalb des Recessus epitympanicus, das am Pars canalicularis des Petrosum ansetzt und nach lateral an das Mastoid verläuft (Appendix B-2). Zusätzlich weist *Paraxerus cepapi* ein Nebenseptum B auf, das ventral des Nebenseptums A zu erkennen ist. Desweiteren haben alle untersuchten Taxa der Funambulini ein dorsal gelegenes Hauptseptum I ausgebildet, das mit Ausnahme von *Prasadsciurus pennanti* einen

lateralen Ansatz am Mastoid zeigt, der sich nach medial zum Petrosum fortsetzt. Bei *Prasadsciurus pennanti* ist dieses Septum als Trennwand ausgebildet. *Paraxerus cepapi* weist im dorsalen Recessus epitympanicus ein weiteres Hauptseptum II auf, das bei keinem der untersuchten Taxa der Funambulini zu finden ist. Das Cavum tympani zeigt, mit Ausnahme von *Funisciurus anerythrus*, zwei Hauptsepten. Hauptseptum II zieht bei *Prasadsciurus pennanti* deutlich weniger weit nach lateral als es bei *Paraxerus cepapi* zu erkennen ist. Desweiteren zeigt *Funisciurus anerythrus* ein deutlich kürzer ausgebildetes Nebenseptum a, das in dieser Ausprägung bei anderen Taxa der Sciuromorpha nicht zu erkennen ist (Abb. 14).

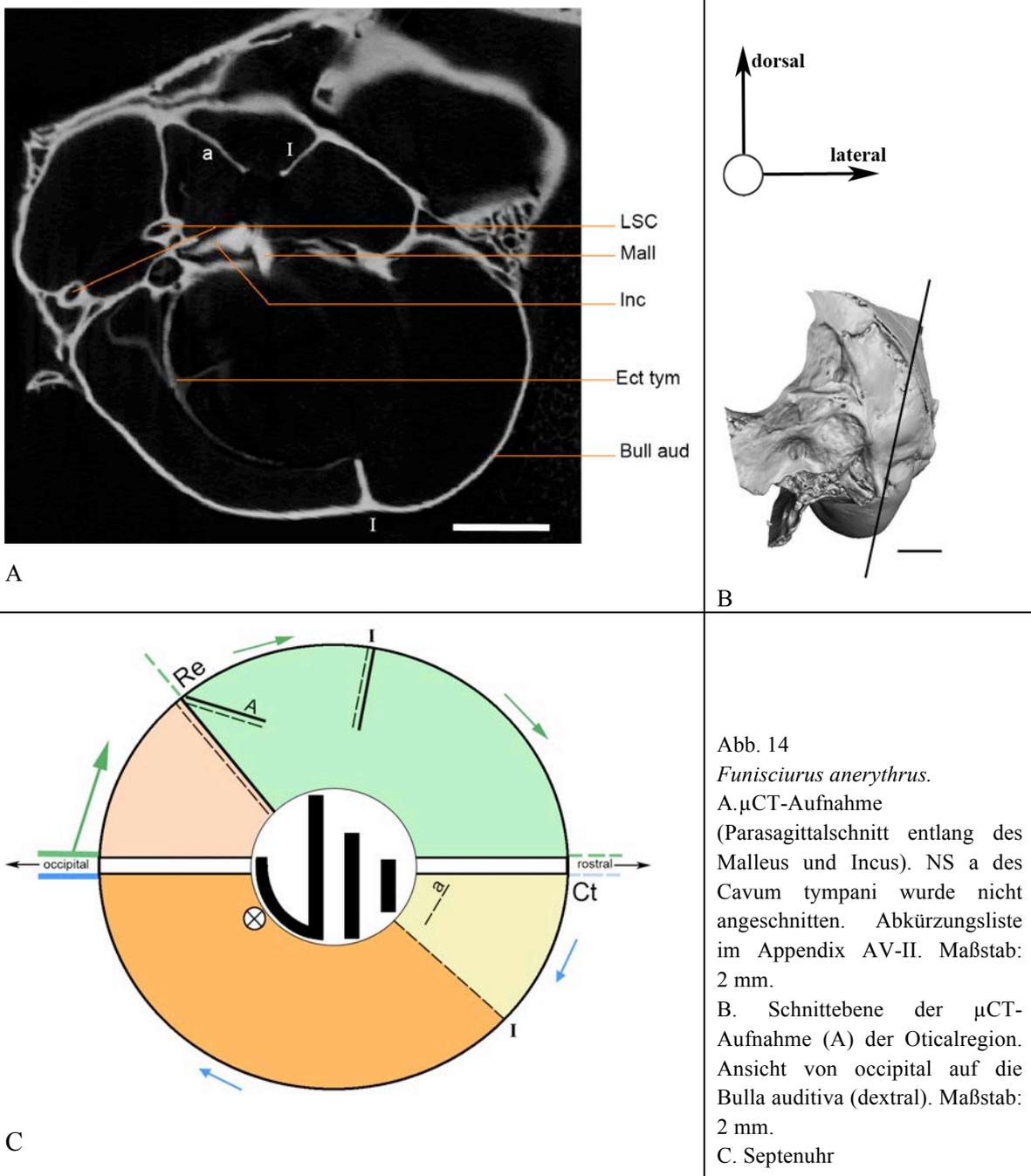
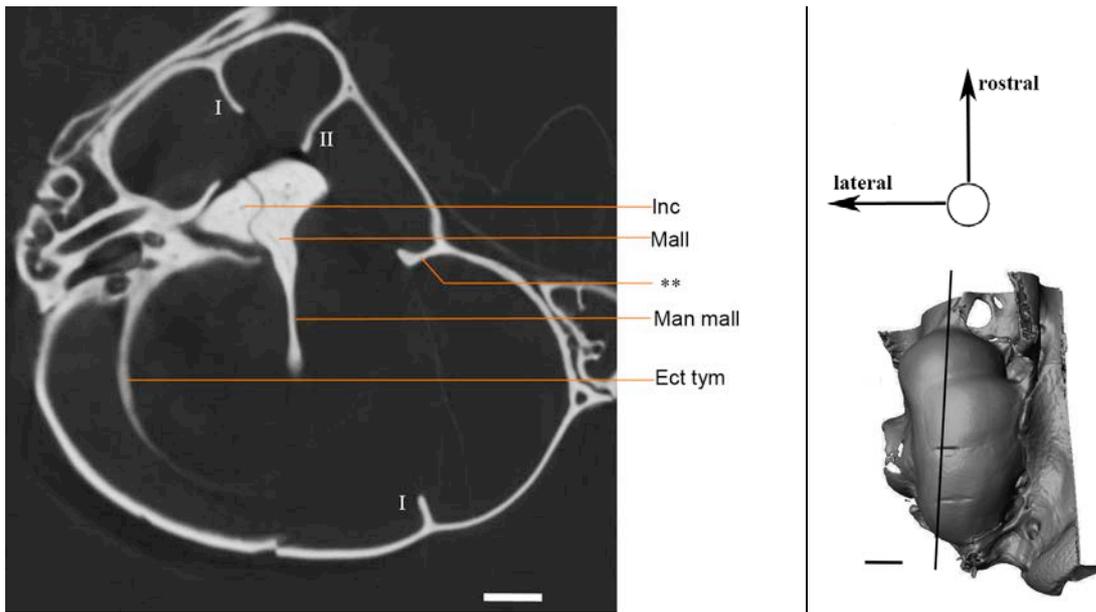


Abb. 14
Funisciurus anerythrus.
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). NS a des Cavum tympani wurde nicht angeschnitten. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.
C. Septenuhr

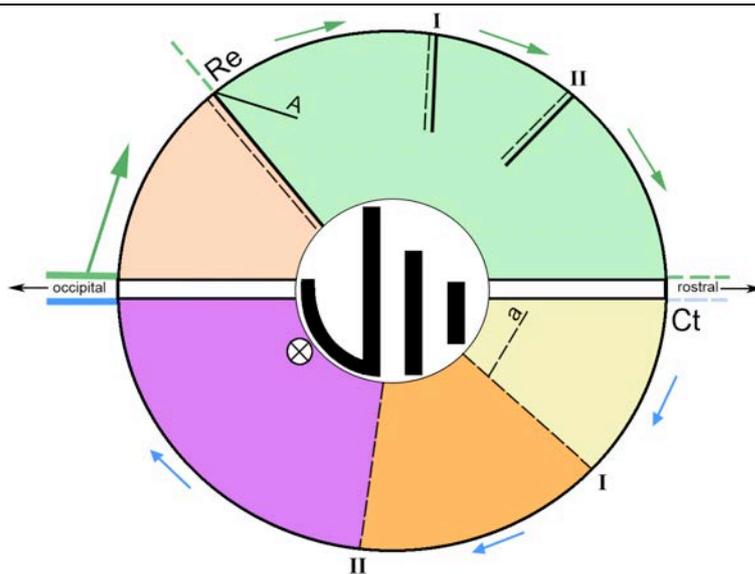
• Protoxerini

Die beiden untersuchten Taxa der Protoxerini zeigen im Recessus epitympanicus das Nebenseptum A, das am Pars canalicularis des Petrosum ansetzt und nach lateral verläuft (Appendix B-2). Die untersuchten Taxa der Funambulini weisen im dorsal gelegenen Recessus epitympanicus zwei Hauptsepten auf. Mit Ausnahme des Hauptseptum I bei *Heliosciurus rufobrachium* sind alle weiteren Hauptsepten als Trennwände ausgebildet und zeigen einen Verlauf von lateral nach medial (Abb. 15). Beide Taxa weisen innerhalb des Cavum tympani die Hauptsepten I und II sowie das Nebenseptum a auf.



A

B



C

Abb. 15
Heliosciurus rufobrachium.
A. μ CT-Aufnahme
(Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). NS A, sowie ventral HS I + II und NS a wurden nicht angeschnitten. ** - anterior Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.
C. Septenuhr

• Nannosciurini

Die untersuchten Taxa der Nannosciurini zeigen deutlich weniger Septen als die anderen untersuchten Triben der Sciuromorpha (Appendix B2 - 3). Mit Ausnahme von *Nannosciurus melanotis* zeigen alle untersuchten Taxa der Nannosciurini innerhalb des Recessus epitympanicus ein Nebenseptum B sowie ein Hauptseptum I, wobei das Hauptseptum I als Trennwand ausgebildet ist (Abb. 16). Innerhalb des Cavum tympani ist bei *Tamiops mccllellandii*, *Dremomys pernyi calidior* und *Callosciurus finlaysonii* ein Hauptseptum I mit einem medialen Ansatz sowie ein Nebenseptum a zu erkennen, wohingegen *Nannosciurus melanotis* kein Hauptseptum I zeigt.

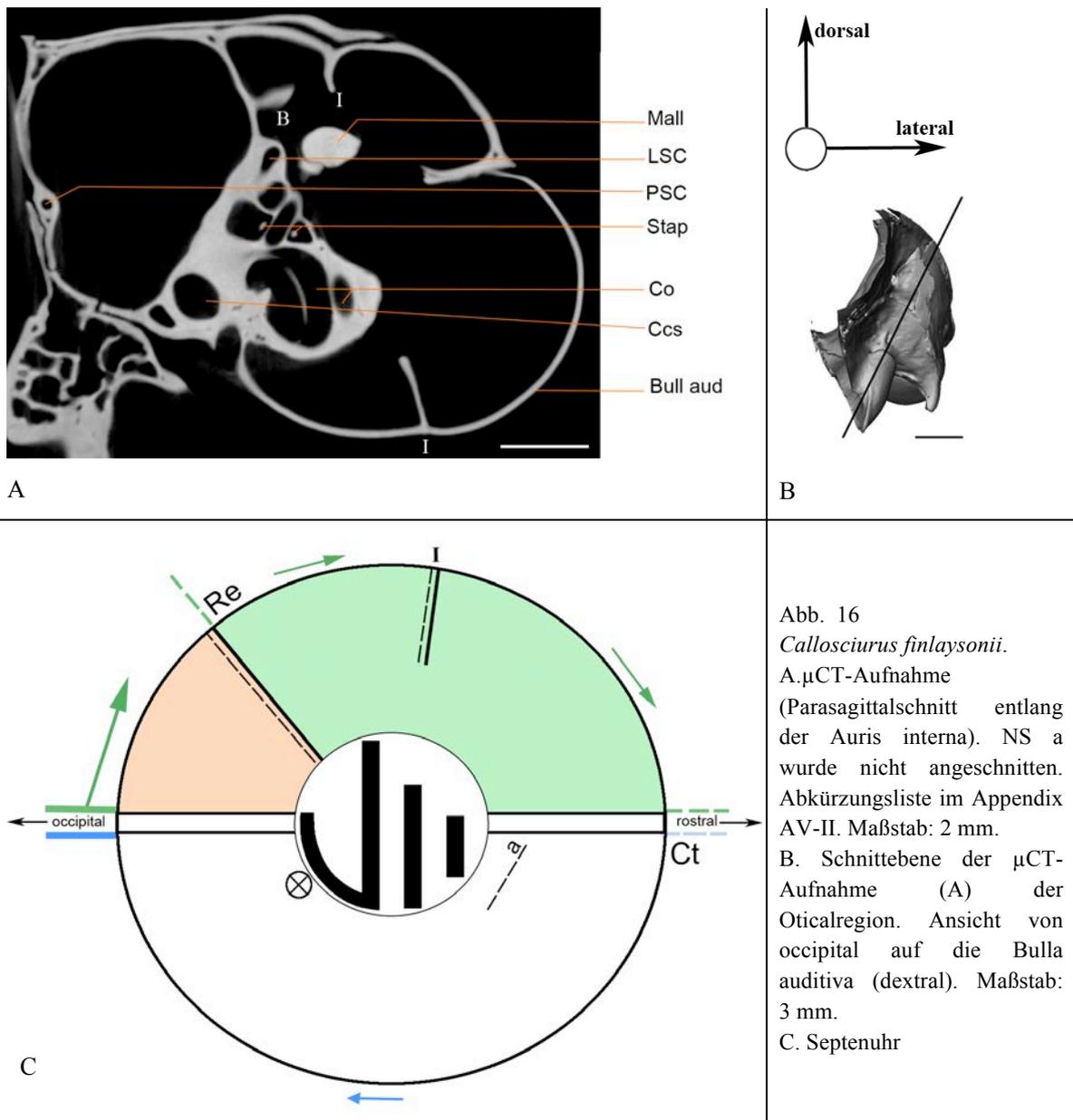


Abb. 16
Callosciurus finlaysonii.
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Auris interna). NS a wurde nicht angeschnitten. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.
C. Septenuhr

• Ratufini

Die Bulla auditiva von *Ratufa bicolor* zeigt die Ausbildung von insgesamt vier Septen (Abb. 17). Das Nebenseptum A sowie das Hauptseptum I innerhalb des Recessus epitympanicus zeigen einen lateralen Ansatz der sich nach medial fortsetzt, während das Nebenseptum a und das Hauptseptum I einen medialen Ansatz zeigen.

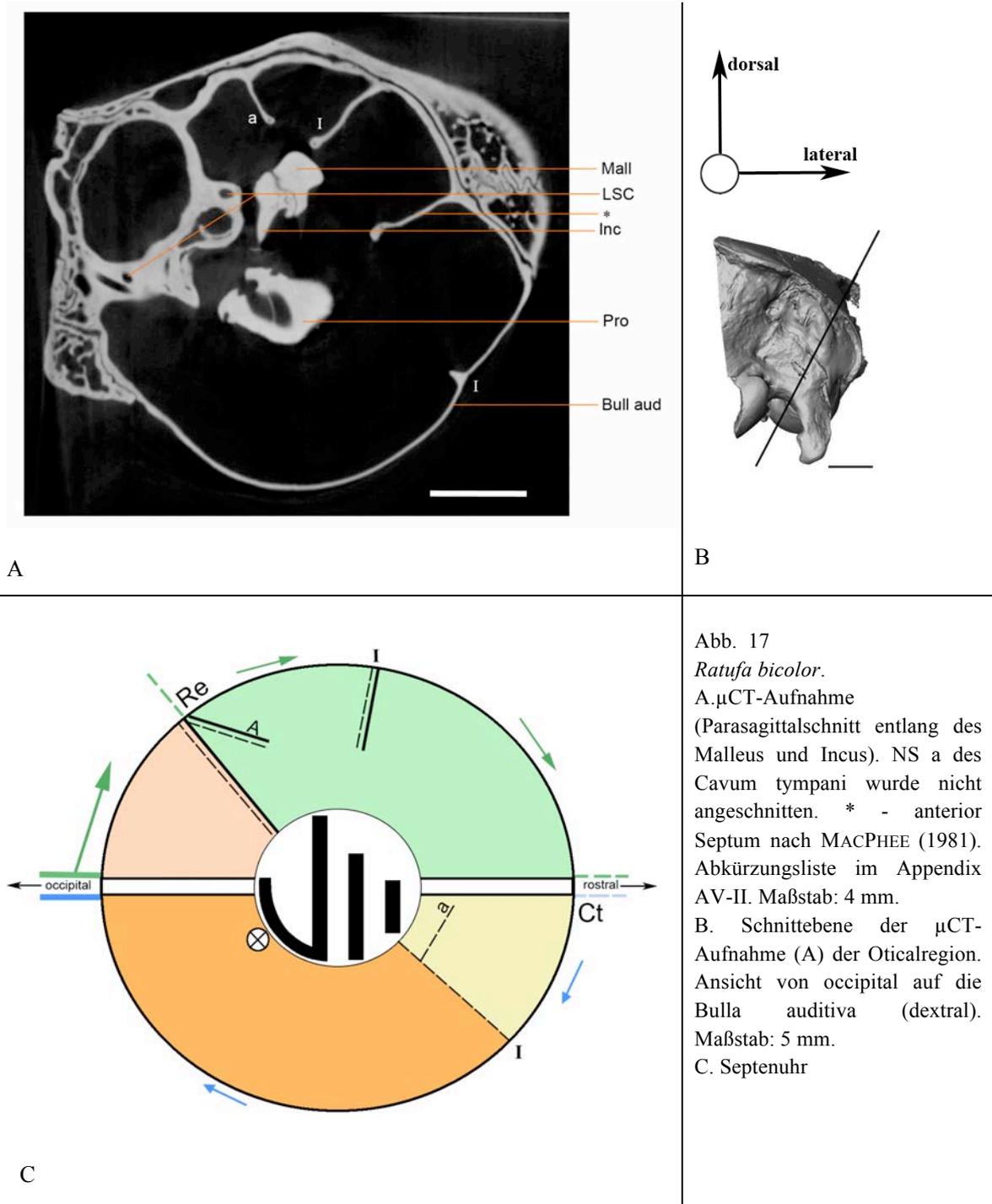
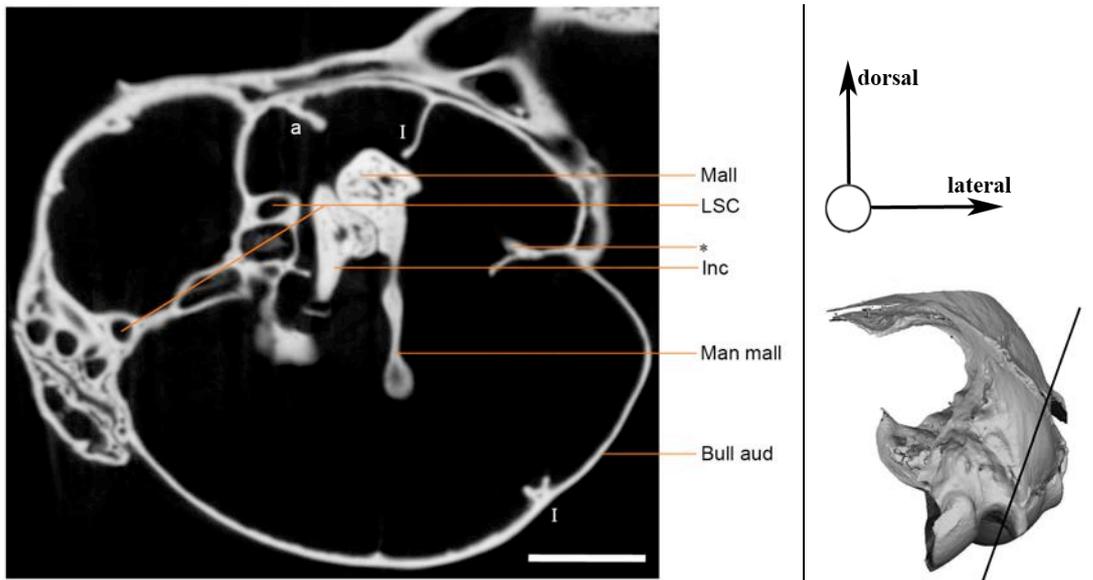


Abb. 17
Ratufa bicolor.
 A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). NS a des Cavum tympani wurde nicht angeschnitten. * - anterior Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 4 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.
 C. Septenuhr

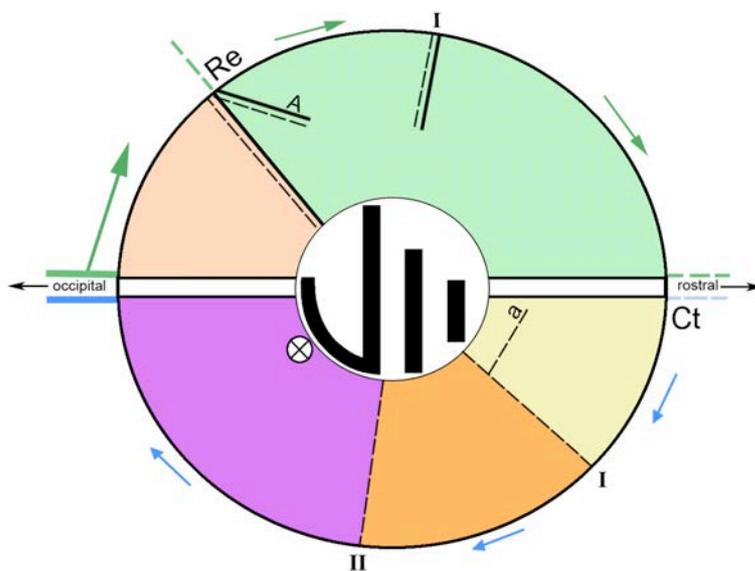
• Tamiini

Innerhalb des Recessus epitympanicus zeigen die untersuchten Taxa der Funambulini eine unterschiedliche Septenverteilung (Appendix B3-4). Alle untersuchten Taxa der Tamiini haben ein dorsales Hauptseptum I ausgebildet, das mit Ausnahme von *Neotamias townsendii* als Trennwand erscheint. *Neotamias townsendii* hat zusätzlich ein Hauptseptum II innerhalb des Recessus epitympanicus ausgebildet, sowie ein Nebenseptum A, das auch bei *Eutamias sibiricus* zu erkennen ist (Abb. 18). Innerhalb des Cavum tympani zeigen alle untersuchten Taxa der Tamiini dieselbe Verteilung an Septen. Es finden sich neben einem Nebenseptum a zusätzlich die Hauptsepten I und II, die bei allen Taxa einen medialen Ansatz zeigen.



A

B



C

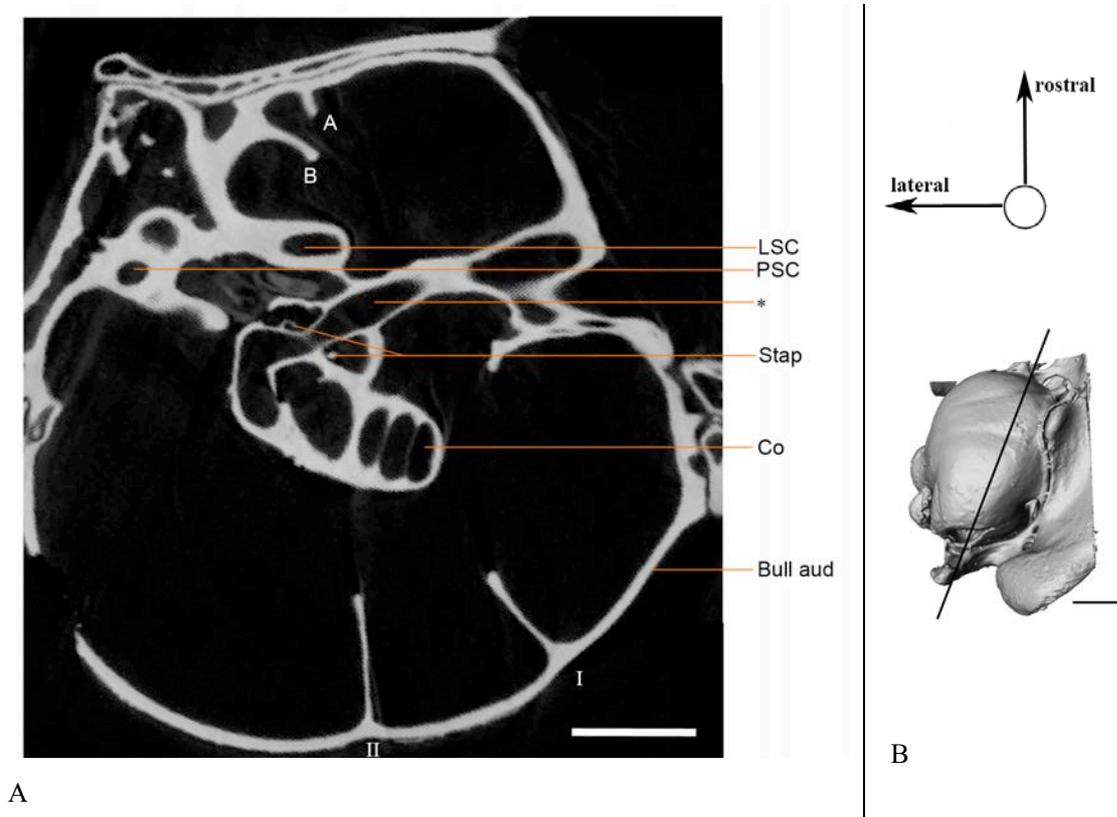
Abb. 18
Eutamias sibiricus.
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). * - anterior Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm
B: Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.
C. Septenuhr

• Marmotini

Mit Ausnahme von *Urocitellus undulatus* weisen alle untersuchten Taxa der Marmotini ein dorsales Hauptseptum I innerhalb des Recessus epitympanicus auf (Appendix B4-5). Ein dorsales Hauptseptum II zeigen desweiteren die beiden Taxa der Gattung *Cynomys*. *Notocitellus annulatus*, *Callospermophilus lateralis*, *Spermophilus citellus* und *Spermophilus erythrogenys* weisen ein Nebenseptum A auf. †*Urocitellus undulatus*, †*Palaeosciurus feignouxi* sowie *Cynomys leucurus* zeigen hingegen ein Nebenseptum B. Die Erfassung der einzelnen Septen bei *Cynomys leucurus* gestaltet sich weniger einfach als bei den anderen Taxa der Marmotini. Dieses Taxon zeigt eine Überschneidung und Fusion des Nebenseptum B mit dem Hauptseptum I, was nicht ohne Weiteres mit der Septenuhr erfasst werden kann.

Gesondert zu besprechen ist bei den Marmotini das Taxon *Cynomys ludovicianus* (Abb. 19). Er weicht von der Morphologie der anderen untersuchten Arten der Marmotini ab, indem er deutlich mehr Septen innerhalb des Recessus epitympanicus ausgebildet hat. Sowohl ein Nebenseptum A und B, wie auch die Hauptsepten I und II, sind ausgebildet. Nebenseptum A und Hauptseptum II sind als Trennwand zu erkennen, wohingegen Nebenseptum B und Hauptseptum I einen Ansatz von medial nach lateral zeigen und weniger prominent sind.

Mit Ausnahme von *Spermophilus citellus*, zeigen alle untersuchten Taxa der Marmotini innerhalb des Cavum tympani dieselbe Septenverteilung. Ventral finden sich neben einem Nebenseptum a, die beiden Hauptsepten I und II.



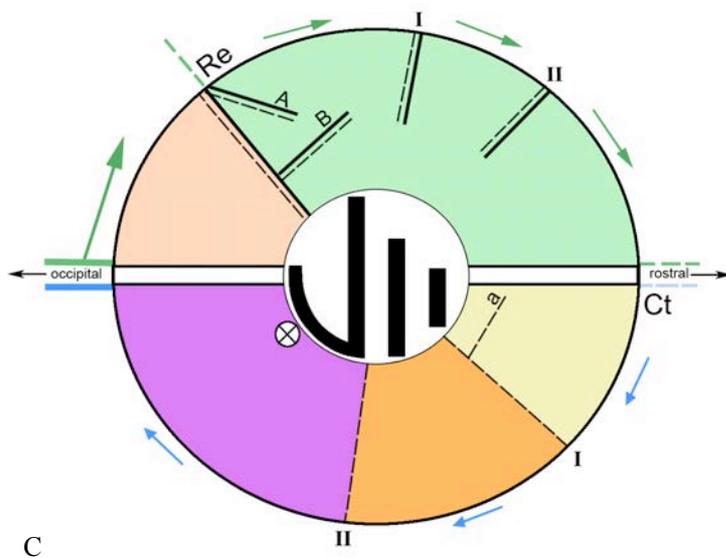
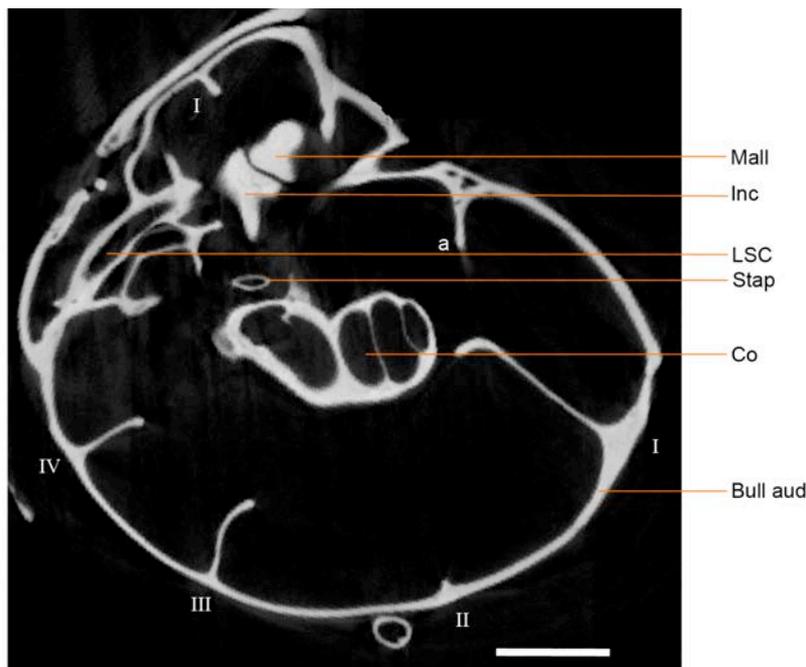


Abb. 19
Cynomys ludovicianus.
 A. μ CT-Aufnahme
 (Parasagittalschnitt entlang
 der Cochlea). * -
 Querschnitt der Art stap.
 Abkürzungsliste im
 Appendix AV-II. Maßstab:
 2 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-
 Aufnahme (A) der
 Oticalregion. Ansicht von
 ventral auf die Bulla
 auditiva (dextral). Maßstab:
 3 mm.
 C. Septenuhr

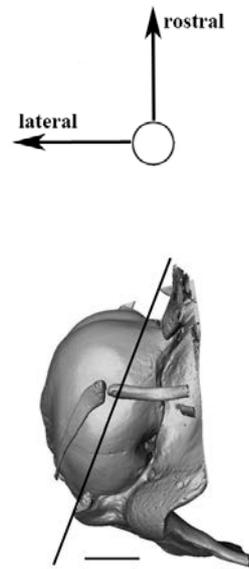
• Xerini

Der Erhaltungszustand der Bulla auditiva von †*Heteroxerus costatus* lässt keine Rückschlüsse auf die Septenverteilung innerhalb des Recessus epitympanicus zu. *Atlantoxerus getulus* und *Euxerus erythropus* zeigen innerhalb des Recessus epitympanicus dieselbe Septenverteilung (Abb. 20, Appendix B6). Neben einem Nebenseptum A, das bei *Atlantoxerus getulus* einen lateralen Ansatz zeigt und bei *Euxerus erythropus* von lateral nach medial verläuft, zeigen beide Taxa ein Hauptseptum I. Dieses verläuft bei *Euxerus erythropus* von lateral nach medial und zeigt bei *Atlantoxerus getulus* einen medialen Ansatz. *Geosciurus inauris* hat zusätzlich ein Nebenseptum B ausgebildet, wohingegen *Spermophilopsis leptodactylus* ein Hauptseptum II aufweist.

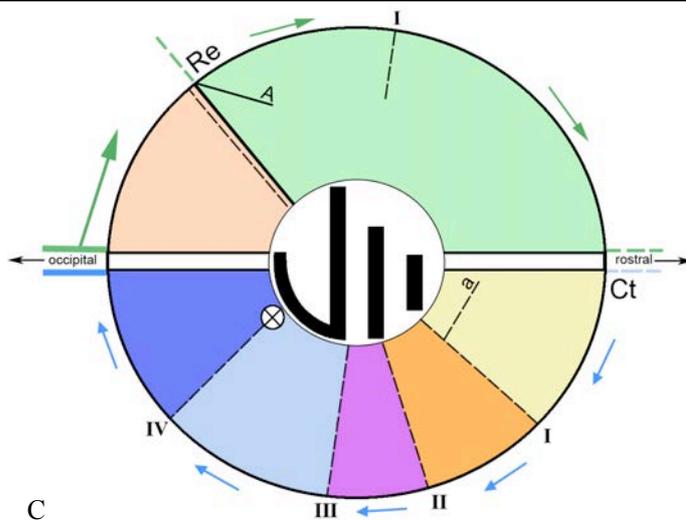
Mit Ausnahme von †*Heteroxerus costatus* zeigen alle untersuchten Taxa der Xerini die Hauptsepten I-III sowie das Nebenseptum a innerhalb des Cavum tympani. *Atlantoxerus getulus* und *Geosciurus inauris* haben zusätzlich ein viertes Hauptseptum ausgebildet, das einen medialen Ansatz am knöchernen Kanal der Arteria stapediale zeigt.



A



B



C

Abb. 20

Atlantoxerus getulus.

A. μ CT-Aufnahme

(Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B: Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Septenuhr

• Sciurini

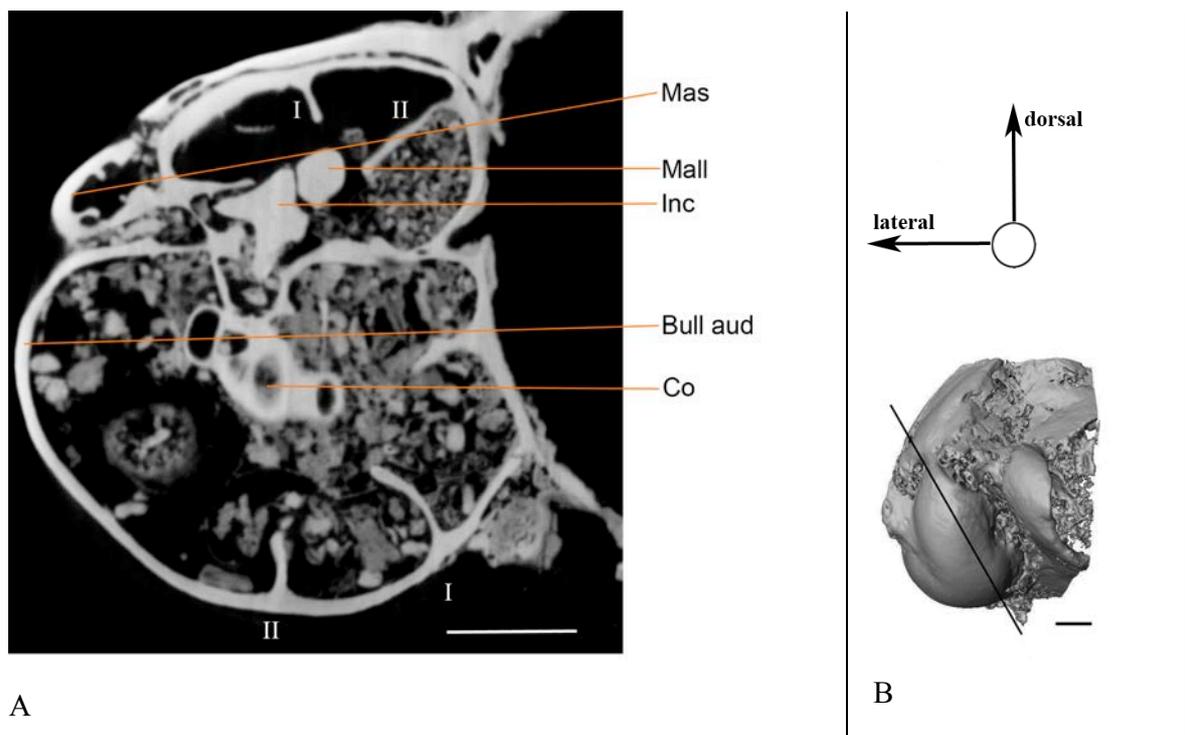
Das Auftreten knöcherner Septen innerhalb der Auris media bei *Sciurus vulgaris* wurde bereits von HYRTL (1845) sowie VAN KAMPEN (1905) besprochen und mit 3-5 innerhalb des Cavum tympani angegeben. Desweiteren beschrieb VAN KAMPEN (1905) für den Recessus epitympanicus das Auftreten von drei Ausbuchtungen bzw. Nebenhöhlen.

Alle untersuchten Taxa der Sciurini zeigen die gleiche Septierung der Ohrregion (Appendix B6-7). Sie sind durch ein Nebenseptum A sowie ein Hauptseptum I innerhalb des Recessus epitympanicus charakterisiert, wie auch durch ein ventral gelegenes Nebenseptum a und die Hauptsepten I und II. Zusätzlich zeigt †*Sciurus* sp. die Ausbildung eines Hauptseptum II (Abb. 21). Mit Ausnahme des

Deskription Septen

Nebenseptum A bei *Sciurus carolinensis* sind alle dorsal gelegenen Septen als Trennwände ausgebildet, die einen prominenten Verlauf von lateral nach medial zeigen.

Um Aussagen über die morphologische Varianz der Septenverteilung zu treffen, wurden 20 Exemplare von *Sciurus vulgaris* untersucht. Hierbei zeigte sich, dass alle untersuchten Individuen dieselbe Anzahl an Septen aufweisen. Neben einem Nebenseptum A findet sich innerhalb des Recessus epitympanicus ein Hauptseptum I (Abb. 22). Ventral finden sich innerhalb des Cavum tympani neben dem Nebenseptum a auch die beiden Hauptsepten I und II. Lediglich die Ansatzstelle des Nebenseptum A an der Pars canalicularis des Petrosus variiert bei den einzelnen untersuchten Exemplaren. Hierbei kann der Ansatz mehr oder weniger weit nach lateral oder medial verschoben sein, wodurch nicht immer eindeutig entschieden werden konnte, ob ein Nebenseptum A oder B ausgebildet ist (vgl. Abb. 22 A und B). Desweiteren zeigen sich Unterschiede in der Ausdehnung der Septen in den Recessus epitympanicus. Eine Beschädigung der Septenstrukturen und somit eine Verkürzung der Septen kann nicht ausgeschlossen werden.



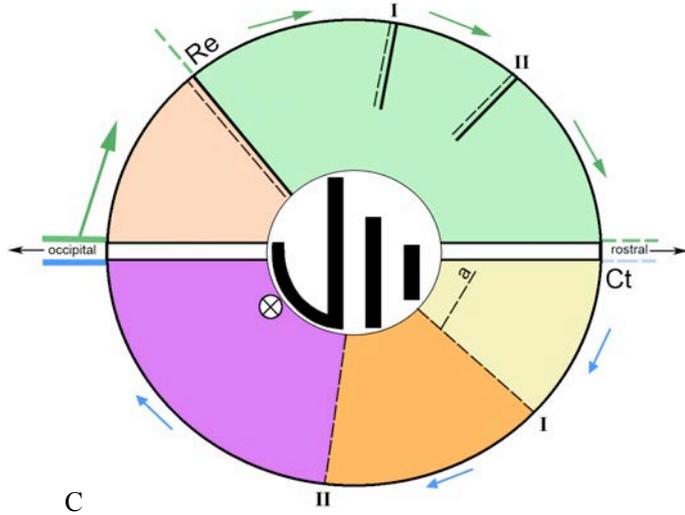
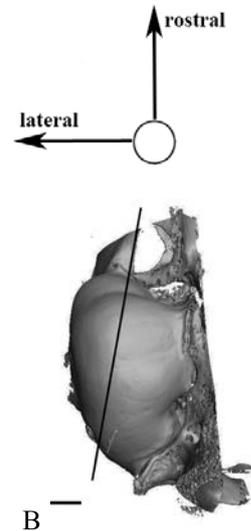
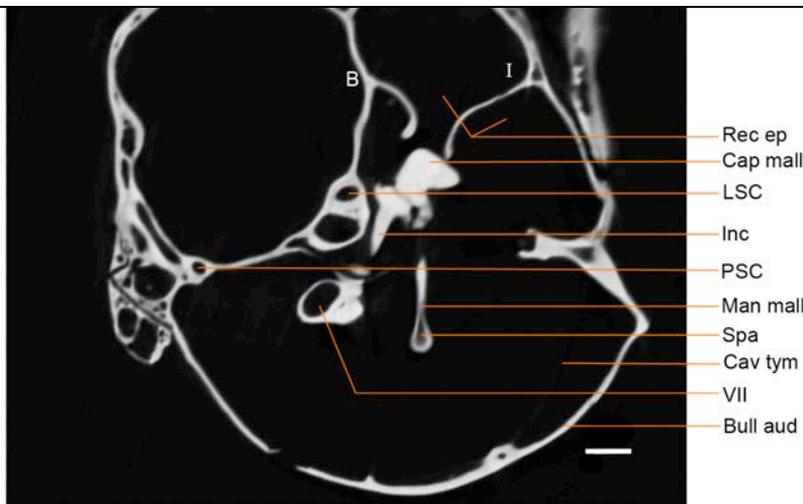
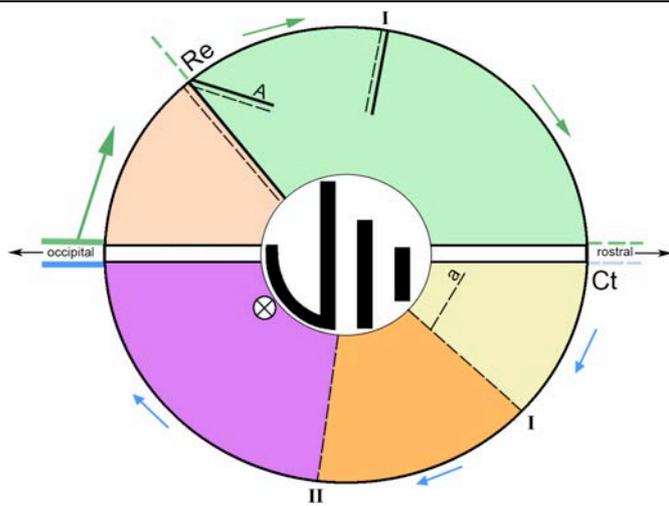


Abb. 21
 †*Sciurus* sp.
 A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 3 mm.
 C. Septenuhr



A

B



C

Abb. 22
Sciurus vulgaris
 A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 3 mm.
 C. Septenuhr. NS A und B konnten nicht eindeutig unterschieden werden.

4.1.3. Aplodontidae

Im Recessus epitympanicus sowie dem Cavum tympani weist *Aplodontia rufa* kleine Knochenbälkchen auf (Abb. 23). Aufgrund ihrer großen Zahl und diffusen Anordnung können sie nicht mit der Septenuhr erfasst werden.

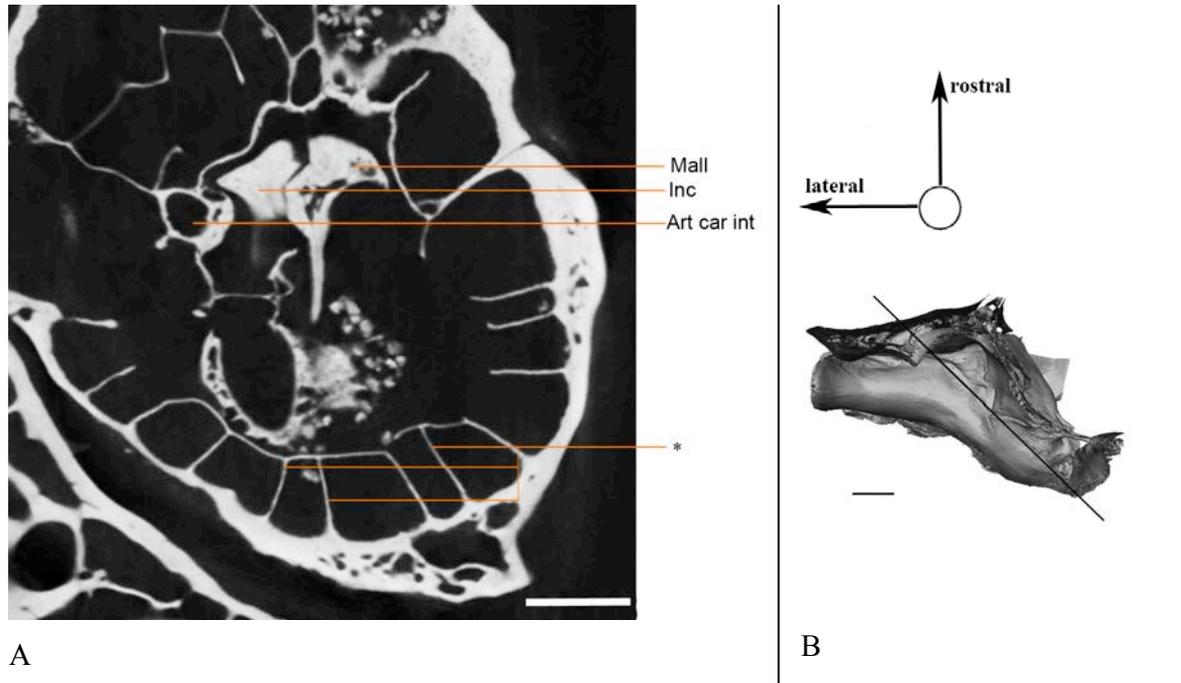


Abb. 23

Aplodontia rufa.

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). * - knöcherne Bälkchen. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

C. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

4.1.4 Gliridae

Die untersuchten Taxa der Gliridae weisen keine Septen innerhalb des Recessus epitympanicus auf, jedoch innerhalb des Cavum tympani (Appendix B7). Ventral lassen sich die Hauptsepten I, II und III sowie das Nebenseptum a nachweisen (Abb. 24). Ein viertes ventral gelegenes Hauptseptum besitzt lediglich *Muscardinus avellanarius*. Alle untersuchten Taxa der Gliridae, mit Ausnahme von *Glis glis*, besitzen ein posteromedial gelegenes Divertikulum, welches bereits von POTAPOVA (2001) beschrieben wurde. Dieses schließt sich bei *Muscardinus avellanarius* an das vierte Hauptseptum nach occipital an, bei *Dryomys nitedula intermedius*, *Eliomys quercinus* und *Graphiurus parvus* an das dritte Hauptseptum.

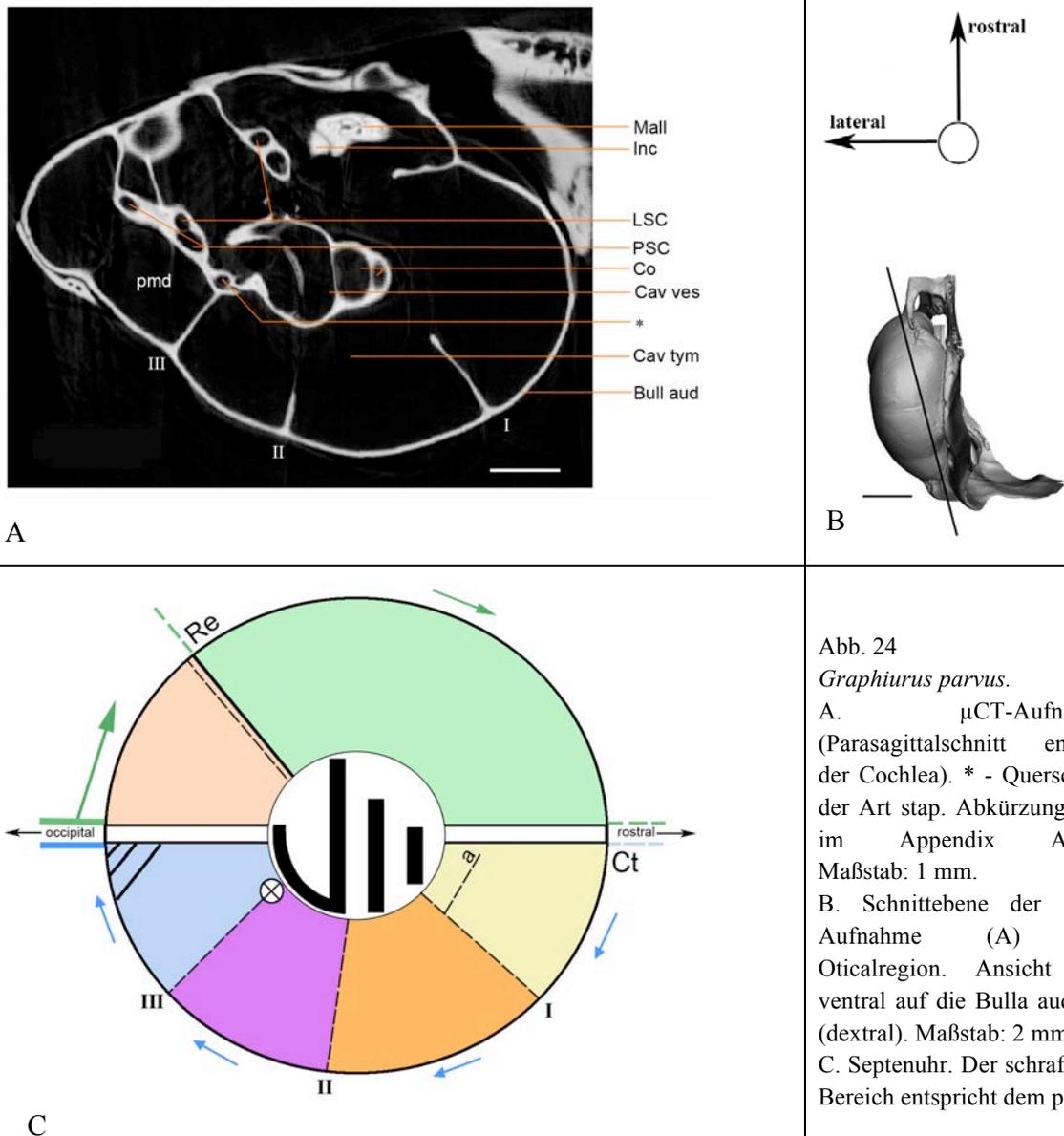


Abb. 24
Graphiurus parvus.
 A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - Querschnitt der Art stap. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.
 C. Septenuhr. Der schraffierte Bereich entspricht dem pmd.

4.1.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

Die untersuchten Taxa der †Theridomyidae sowie †*Ardynomys occidentalis* haben keine Bulla auditiva erhalten, weshalb keine Rückschlüsse auf die Verteilung der Septen innerhalb des Cavum tympani gezogen werden kann. †*Ischyromys typus* und †*Cylindrodon fontis* zeigen eine große Anzahl kleiner Knochenbälkchen innerhalb des Recessus epitympanicus und dem Cavum tympani (Abb. 25), wie sie auch bei *Aplodontia rufa* zu erkennen sind (Abb. 23). Aufgrund ihrer diffusen Anordnung und ihrer großen Anzahl kann die Septenuhr nicht zur Anwendung kommen.

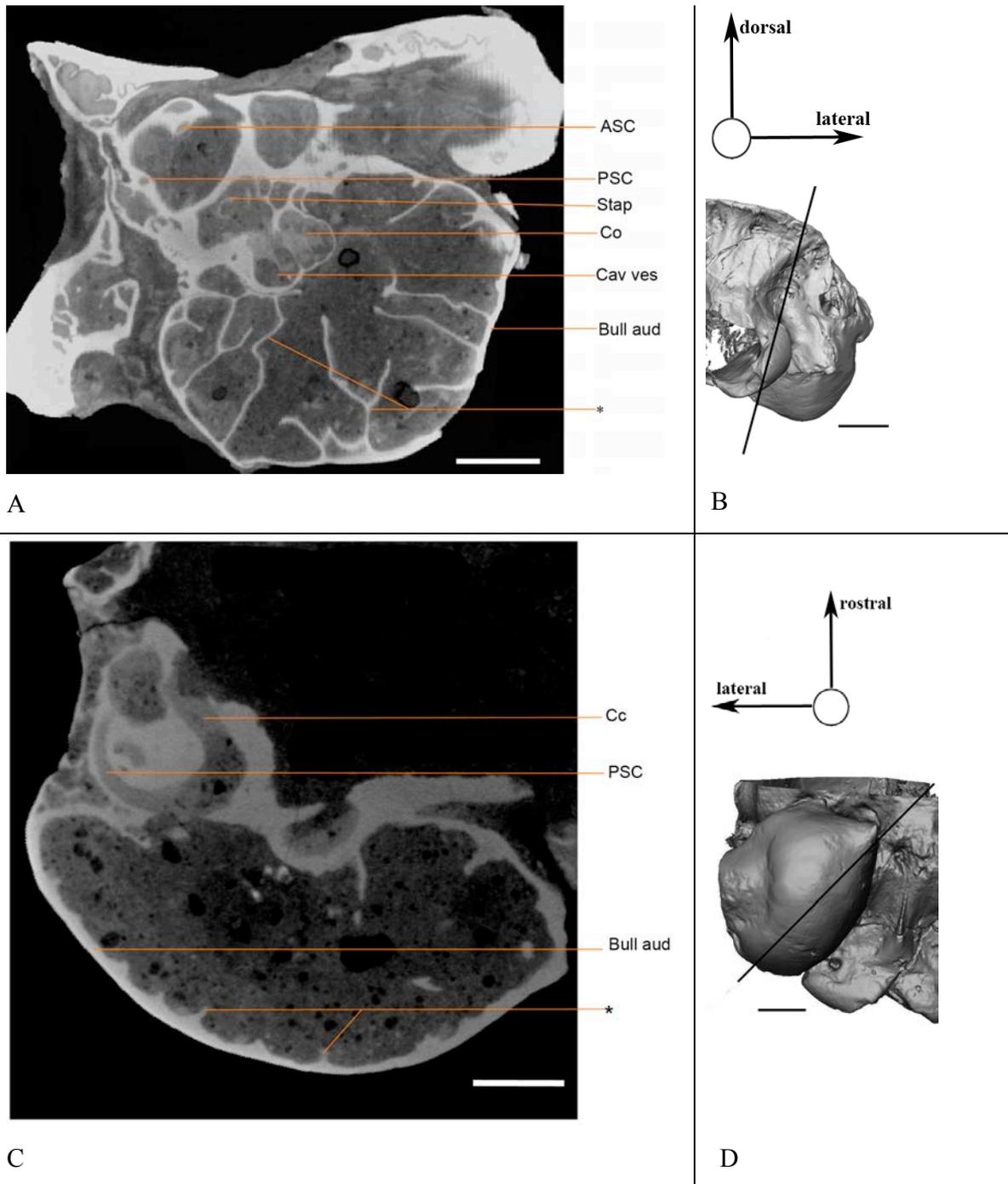


Abb. 25

A. †*Ischyromys typus*.

μCT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * knöcherne Bälkchen. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μCT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 4 mm.

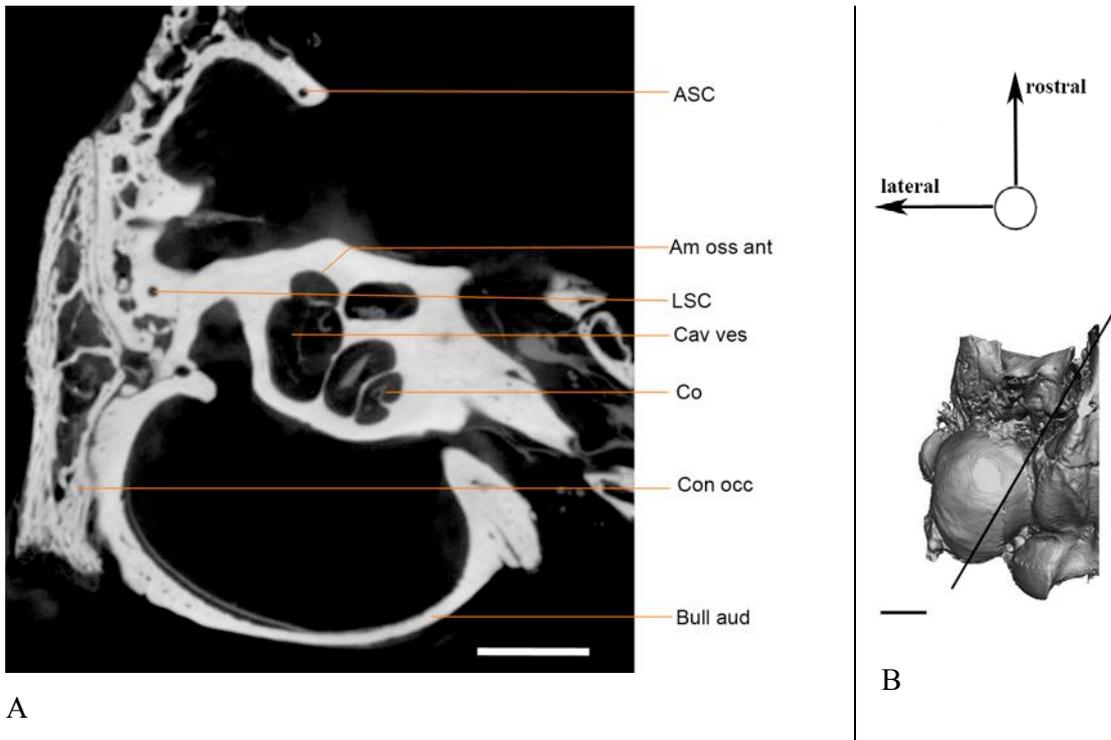
C. †*Ardynomys occidentalis*. μCT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea).

D. Schnittebene der μCT-Aufnahme (C) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral).

* - Reste knöcherner Bälkchen. Maßstab: 5 mm. Abkürzungsliste im Appendix AV-II.

4.1.6. Lagomorpha

Die interne Anatomie des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani bei *Oryctolagus cuniculus* ist deutlich von den Sciuromorpha zu unterscheiden. Der Recessus epitympanicus ist sehr klein und beherbergt das Caput mallei sowie den Corpus incudis. Es lassen sich keine Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani erkennen (Abb. 26).



A

Abb. 26
Oryctolagus cuniculus.

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 4 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 4 mm.

4.2 Malleus

Im Folgenden wird die Anatomie des Malleus bei den untersuchten Taxa der Sciuromorpha †Theridomyidae, †Ischyromyidae, †Cylindrodontidae und *Oryctolagus cuniculus* besprochen. Entsprechende Bildtafeln finden sich in Appendix B9-25. Die räumliche Lage und Ausrichtung des Malleus innerhalb des Cavum tympani werden außer Acht gelassen, da die Ossicula auditus der untersuchten fossilen Taxa meist disartikuliert vorliegen. Die Nomenklatur der einzelnen Processus stützt sich auf FLEISCHER (1973) (Abb. 27).

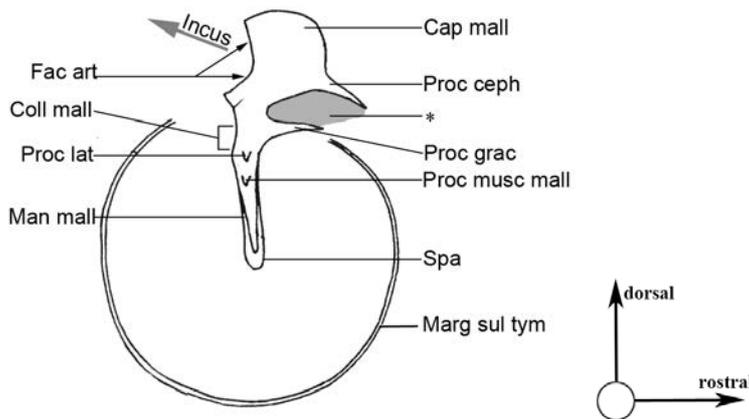


Abb. 27

Schematische Darstellung des Malleus in Beziehung mit dem Ectotympanicum und Incus bei Sciuromorpha. Verändert und ergänzt nach FLEISCHER (1973). Ansicht von lateral (dextral). * - knöcherne Lamina. Abkürzungsliste siehe Appendix AV-II.

4.2.1 Deskription des Malleus

Alle untersuchten Taxa der Sciuridae und Gliridae besitzen eine knöcherne Brücke zwischen dem Promontorium und dem äußeren Gehörgang, wodurch in Ventralansicht die Ossicula auditus nicht exponiert vorliegen sondern überdeckt werden. Dies wurde bereits von LAVOCAT & PARENT (1985) beschrieben und kann in dieser vorliegenden Studie bestätigt werden.

Das Caput mallei ist bei den untersuchten Taxa der Sciuridae sowie *Aplodontia rufa* konvex nach dorsal gewölbt, wodurch es sich mehr oder weniger weit über die Articulatio incudomallearis erstreckt (Abb. 28 A + C). Dies steht im Gegensatz zur Anatomie der Gliridae, deren Caput mallei eine flache und sichelförmige Gestalt zeigt (Appendix B21-22) und nicht über die Articulatio incudomallearis hinausragt (Abb. 28 B). Der Processus gracilis aller untersuchten Taxa der Sciuromorpha entspringt der Basis des Collum mallei und entspricht dem reduzierten Goniale (GAUPP 1908, 1911, 1913, COCKERELL 1914, FLEISCHER 1973). Da es sich bei den untersuchten Taxa um Adultstadien handelt, liegt das Goniale nicht isoliert vor. Der Processus gracilis ist meist schwach ausgebildet und schließt mit dem Processus cephalicus eine dünne knöcherne Lamina ein (Abb. 27, Stern), die mehr oder

weniger weit nach lateral gewölbt sowie in sich gedreht sein kann. Hierdurch wird eine nach dorsal gerichtete Rinne gebildet, die in ihrem Verlauf bei allen untersuchten Taxa nach rostral mit dem Ectotympanicum verschmilzt. Diese Verwachsung entspricht dem Typus von Malleus, wie er von FLEISCHER (1973) für *Sciurus vulgaris* postuliert wurde. Es handelt sich hierbei weder um den von ihm postulierten 'transitional-type' noch um den 'freely-mobile-type', sondern um einen von ihm nicht näher beschriebenen Zwischentypus dieser beiden Formen.

Malleus und Incus der Sciuromorpha sind an ihrer Gelenkung (= Facies articularis) nicht miteinander verschmolzen, sondern artikulieren frei. Bei den Sciuridae kann die Facies articularis von einer Knochenwulst umgeben sein, jedoch nicht bei den Gliridae oder *Aplodontia rufa*. Bei allen untersuchten Taxa ist die Facies articularis sattelförmig und besteht aus insgesamt vier Gelenkfacetten (Facetten I - IV). Diese können in Abhängigkeit der untersuchten Familie unterschiedlich stark an der Gelenkung beteiligt sein und verschiedene Ausrichtungen zueinander zeigen (Abb. 28 A - C).

Facette I der Sciuridae stellt die größte Gelenkfacette dar, wodurch diese am stärksten an der Artikulation beteiligt ist (Abb. 28 A). Bei Gliridae sowie *Aplodontia rufa* ist sie verkleinert und entspricht in ihrer Größe den anderen Gelenkfacetten. Facette II, die kleinste Gelenkfläche bei Sciuromorpha, findet sich bei Sciuridae zentral der Facies articularis, wohingegen sie bei Gliridae sowie *Aplodontia rufa* an deren lateralen Rand zu finden ist. Gelenkfacette III des Malleus kann unterschiedliche Ausprägungen zeigen. Bei Sciuridae sowie *Aplodontia rufa* ist sie nach ventral ausgezogen (Abb. 28, Pfeilverlauf in A + C), nicht jedoch bei den Gliridae (Abb. 28 B). Ventral des Caput mallei kann ein nach medial gerichteter Processus lateralis ausgebildet sein. Die Lage des Collum mallei am Malleus wurde in vergleichenden Studien bisher nicht einheitlich dargestellt (DORAN 1879, RUF & MAIER 2010). Aufbauend auf den Untersuchungen von RUF & MAIER (2010), geht diese Studie von einem Collum mallei zwischen dem ventralen Rand des Caput mallei zum Processus lateralis sowie zum Processus muscularis mallei aus (Abb. 28). Hierdurch kann die ventrale Grenze des Collum mallei einen schrägen Verlauf zeigen. Das Collum mallei der Sciuromorpha, ist bei *Aplodontia rufa* deutlich länger als bei den anderen untersuchten Taxa der Sciuromorpha ausgebildet. Wie bereits von COCKERELL et al. (1914) beschrieben, ist das Manubrium mallei der Sciuridae deutlich massiver als bei den anderen Familien der Rodentia. Es liegt dem Tympanum auf und wird dorsal durch den Processus muscularis mallei begrenzt. Es zeigt bei *Sciurus vulgaris* sowie den Gliridae, mit Ausnahme von *Glis glis* und *Graphiurus parvus*, eine bimarginate Form, indem es von zwei miteinander verschmolzenen Schenkeln gebildet wird, die zwischen sich eine knöcherne Lamina einschließen (COCKERELL et al. 1914). Durch den Kontakt mit der Membrana tympani ist das Manubrium mallei abgeflacht und zeigt in seinem dorso-ventralen Verlauf eine konkave Form. Am Übergang zwischen Collum mallei und Manubrium mallei kann ein nach medial gerichteter Processus muscularis mallei vorhanden sein der mehr oder weniger deutlich ausgeprägt ist. Das Manubrium mallei zeigt an seiner ventralen Spitze eine mehr oder weniger breite Spatula, die eine nach lateral

gerichtete Perforation zur Membrana tympani aufweisen kann. Das Manubrium mallei kann von einem dorso-ventral verlaufenden Kanal perforiert sein, der sich in das Caput mallei erstreckt und sich in seinem Verlauf in kleinere Kanäle auflöst. Eine Perforation der Chorda tympani durch das Manubrium mallei findet sich bei Gliridae sowie bei *Nannosciurus melanotis* und *Pteromys volans*. Deutlich zu unterscheiden ist hierbei die Lage des Foramen der Chorda tympani sowie der Verlauf des Perforationskanals. Bei Gliridae findet sich das Foramen der Chorda tympani zentral bis medio-ventral des Caput mallei, wohingegen *Nannosciurus melanotis* und *Pteromys volans* eine Perforation medio-dorsal des Processus muscularis mallei zeigen. Bei *Glis glis* und *Muscardinus avellanarius* zeigt das durch die Perforation entstandene Foramen einen geradlinigen Verlauf, während es bei *Eliomys quercinus*, *Dryomys nitedula intermedius* und *Graphiurus parvus* schräg, von ventro-occipital nach dorso-rostral am medialen Rand des Collum mallei, verläuft.

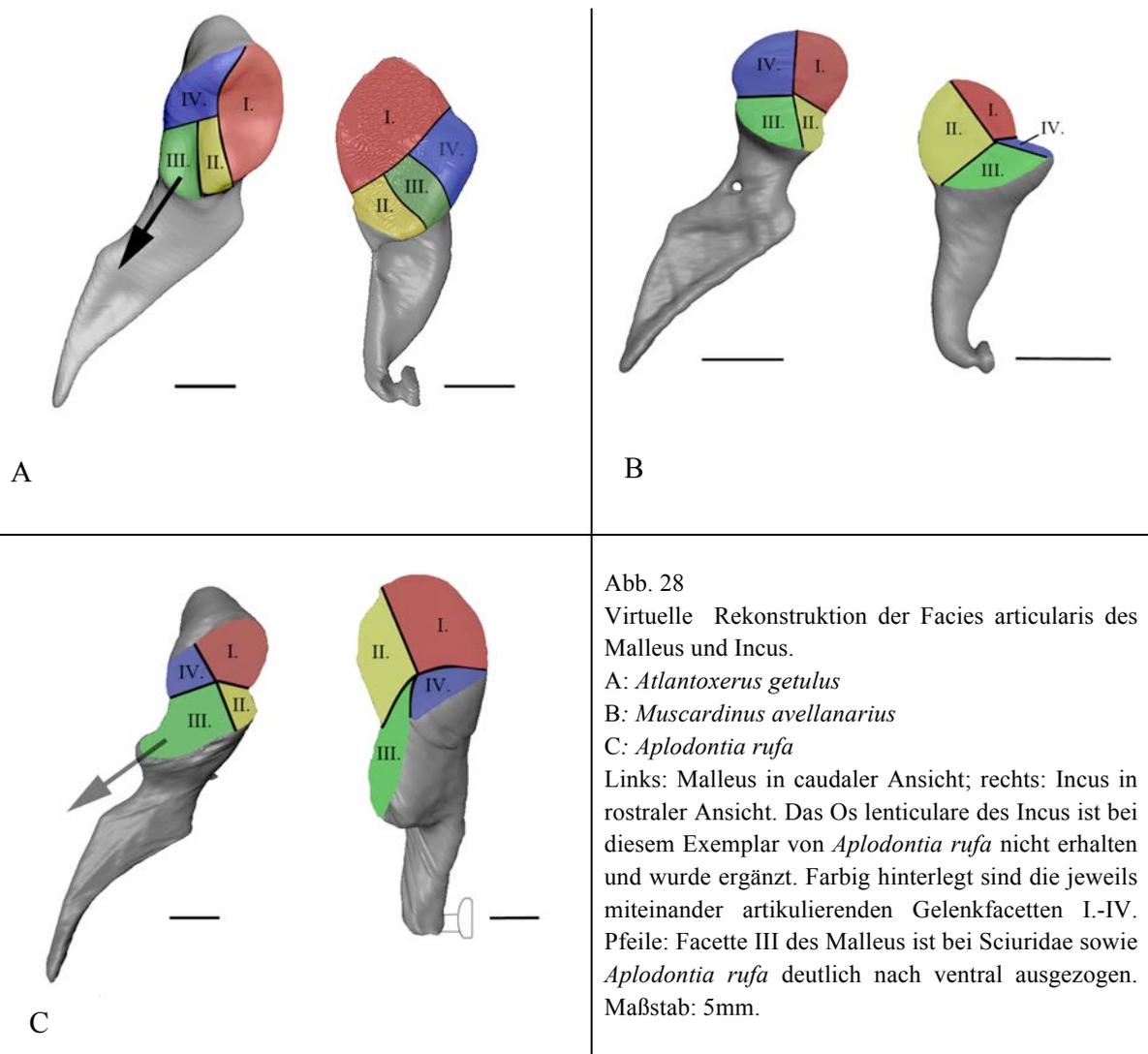
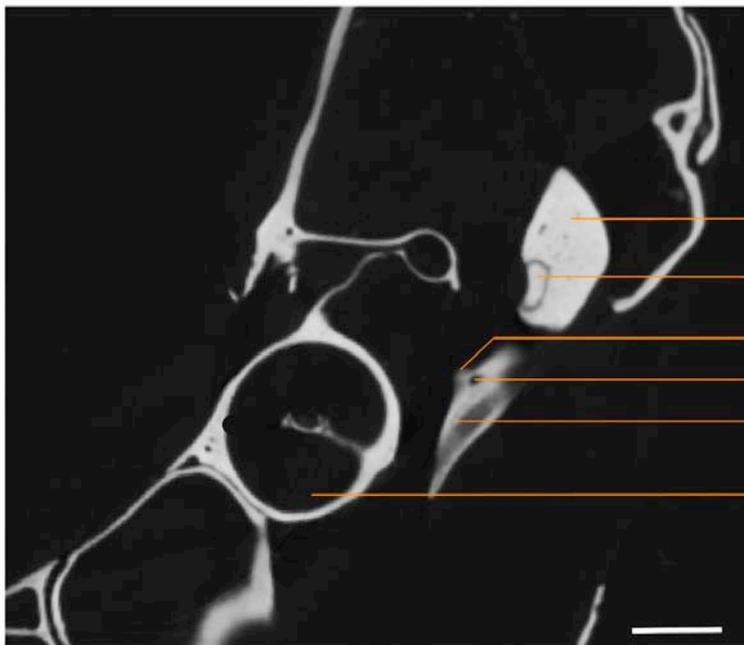


Abb. 28
 Virtuelle Rekonstruktion der Facies articularis des Malleus und Incus.
 A: *Atlantoxerus getulus*
 B: *Muscardinus avellanarius*
 C: *Aplodontia rufa*
 Links: Malleus in caudaler Ansicht; rechts: Incus in rostraler Ansicht. Das Os lenticulare des Incus ist bei diesem Exemplar von *Aplodontia rufa* nicht erhalten und wurde ergänzt. Farblich hinterlegt sind die jeweils miteinander artikulierenden Gelenkfacetten I.-IV. Pfeile: Facette III des Malleus ist bei Sciuridae sowie *Aplodontia rufa* deutlich nach ventral ausgezogen. Maßstab: 5mm.

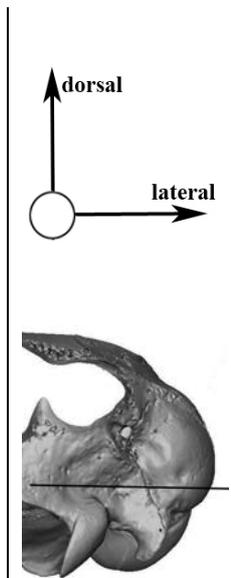
4.2.2 Sciuridae

➤ Pteromyinae

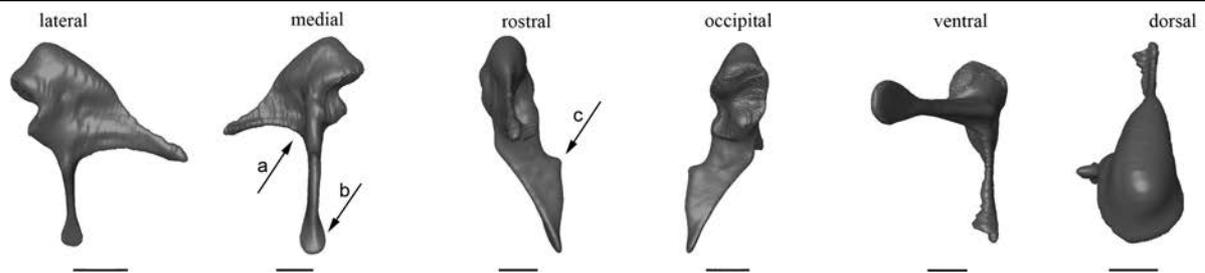
Eine schwache Ausprägung des Processus cephalicus zeigt sich bei *Iomys horsfieldii thomsoni*, *Glaucomys volans* und *Petaurista petaurista* (Appendix B10-11, Abb. 29). Ein Processus gracilis ist lediglich bei *Glaucomys volans* ausgeprägt (Appendix B9, Abb. 29) und schwach erkennbar auch bei *Hylopetes sagitta* (Abb. 29 C). Wie bereits von HYRTL (1845) beschrieben, zeigt *Petaurista petaurista* keinen Processus gracilis. Ventral des Caput mallei ist der Processus lateralis bei allen untersuchten Taxa der Pteromyinae schwach ausgebildet. Ein Foramen der Chorda tympani zeigt sich bei *Pteromys volans* (Abb. 29 A), das dorso-medial des Processus muscularis mallei zu finden ist und einen ventro-occipital nach dorso-rostralen Verlauf zeigt. Alle untersuchten Taxa der Pteromyinae weisen einen ausgeprägten Processus muscularis mallei auf (Appendix B10-11, Abb. 29 A + C). Die Spatula am ventralen Rand des Manubrium ist bei Pteromyinae deutlich ausgebildet (Abb. 29 C b). Sie ist bei *Glaucomys volans*, *Petaurista petaurista* und *Pteromys volans* medial perforiert (Appendix B 9-10, Abb. 29) und zeigt einen nach dorsal in das Caput mallei verlaufenden Kanal, der sich in kleinere Kanäle aufspaltet.



A



B



C

Abb. 29

A. *Pteromys volans*. μ CT Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

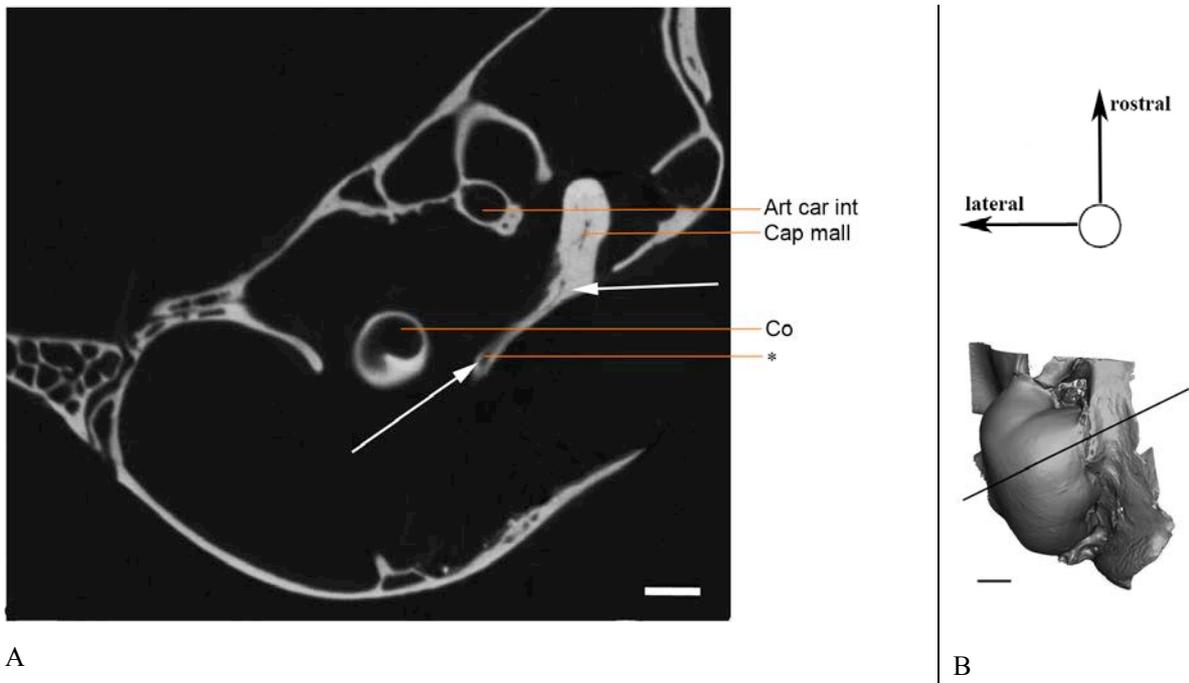
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. *Hylopetes sagitta*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus gracilis ist schwach ausgebildet. b: Spatula am ventralen Ende des Manubrium mallei ist deutlich ausgeprägt. c: Processus muscularis mallei ist zu erkennen. Maßstab: 0.5 mm.

➤ Sciurinae

- Tamiasciurini

Weder ein Processus cephalicus noch ein Processus gracilis lassen sich bei *Tamiasciurus hudsonicus* nachweisen. Ein Processus lateralis sowie Processus muscularis mallei sind deutlich sichtbar (Abb. 30 C b + c). Desweiteren ist ein Kanal, der sich durch das Manubrium mallei nach dorsal erstreckt, erkennbar (Abb. 30 A Pfeil).



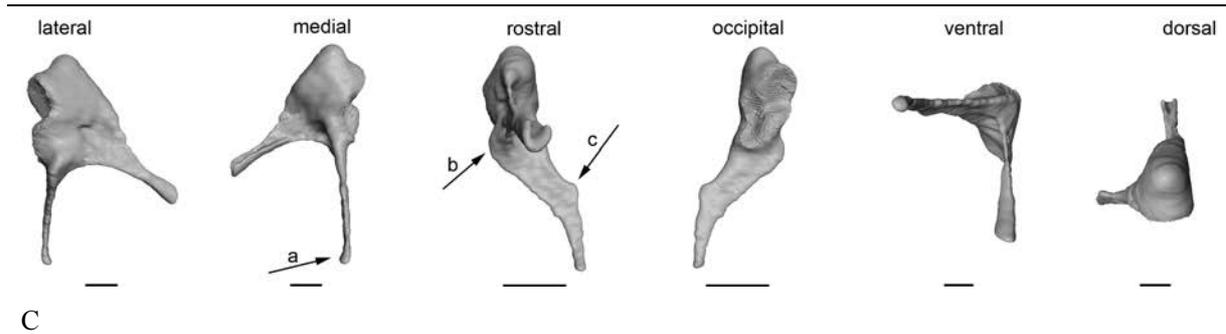


Abb. 30

Tamiasciurus hudsonicus

A. μ CT-Aufnahme (Paratransversalschnitt durch Apex der Cochlea). * - Spatula zeigt laterale Perforation. Manubrium mallei weist Kanal auf, der sich bis in das Caput mallei erstreckt (Pfeil). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Spatula ist kleiner als bei Pteromyinae. b: Processus lateralis ist ausgebildet. c: Processus muscularis mallei ist deutlich ausgeprägt. Maßstab: 0.5 mm.

• Funambulini

Ein Processus cephalicus ist bei *Paraxerus cephalicus* nicht ausgebildet und nur schwach bei *Prasadsциurus pennanti* (Appendix B11, Abb. 31) und *Funisciurus anerythrus* zu erkennen (Abb. 31 C c + a). Ein Processus gracilis findet sich bei *Paraxerus cepapi* (Appendix B11, Abb. 31), jedoch nicht bei den anderen untersuchten Taxa der Funambulini. *Prasadsциurus pennanti* zeichnet sich durch einen deutlich ausgeprägten Processus lateralis sowie Processus muscularis mallei aus (Appendix B11, Abb. 31). Alle untersuchten Taxa der Funambulini besitzen eine Spatula am ventralen Ende des Manubrium mallei, welche bei *Paraxerus cepapi* kleiner ist als bei den anderen Taxa (Appendix B11, Abb. 31 C b). Mit Ausnahme von *Prasadsциurus pennanti*, ist weder eine Perforation der Spatula noch ein Kanal innerhalb des Manubrium mallei nachzuweisen (Abb. 31 A).

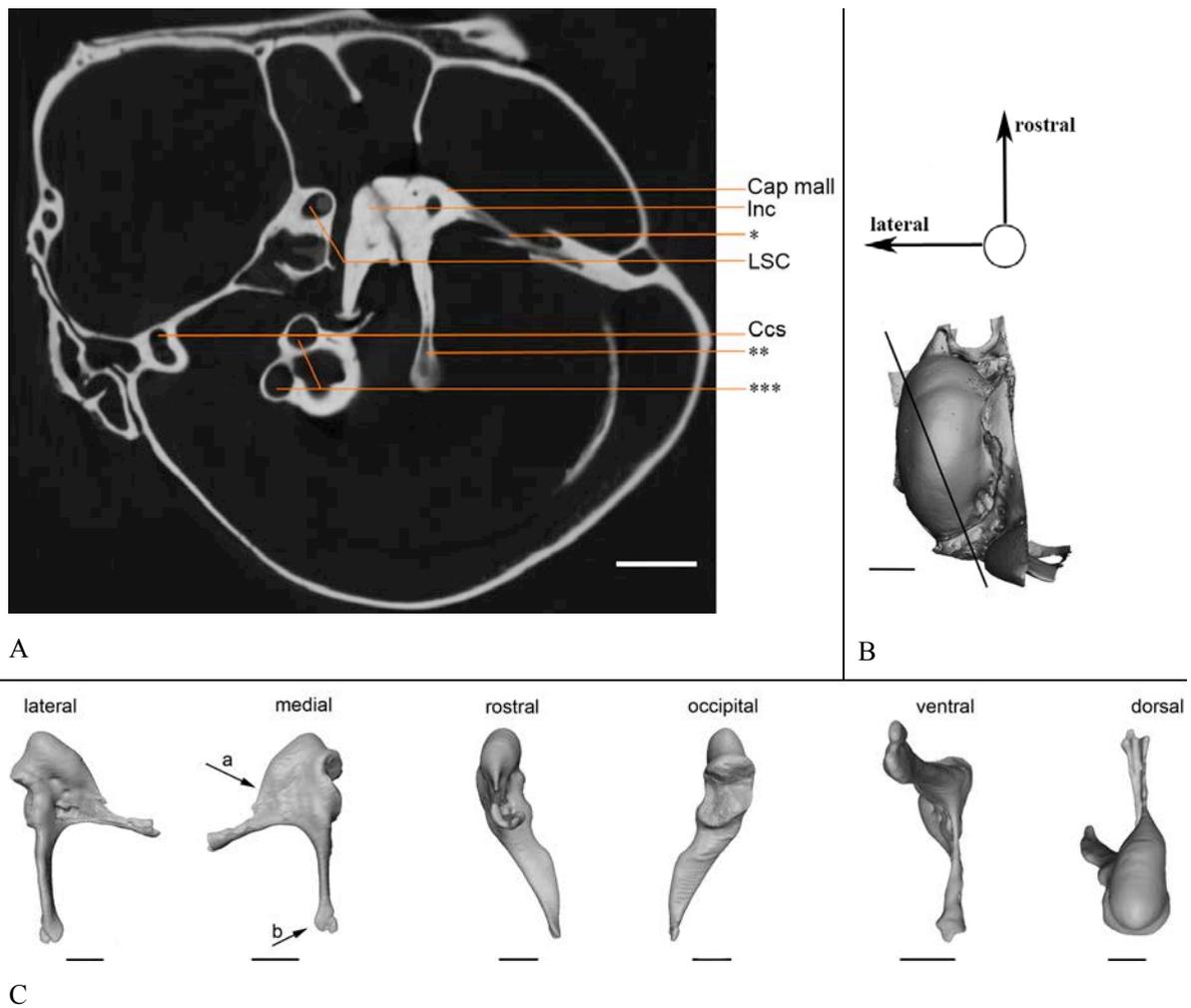


Abb. 31

A. *Prasadsciurus pennanti*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt). * - Verwachsung des Malleus mit Tympanicum; ** - deutlich ausgeprägte Spatula am ventralen Rand des Manubrium mit Perforation und dorso-ventral verlaufenden Kanal. *** - Querschnitt der Art stap. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. *Funisciurus anerythrus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a. Processus cephalicus ist schwach ausgebildet. b: Spatula ist deutlich ausgeprägt. Maßstab: 0.5 mm.

• Protoxerini

Das Caput mallei von *Heliosciurus rufobrachium* zeigt einen Processus cephalicus (Abb. 32, C a), der bei *Protoxerus stangeri* nicht zu finden ist (Appendix B12). Weder ein Processus gracilis noch ein Processus lateralis lassen sich bei den untersuchten Taxa der Protoxerini nachweisen. Ein schwach ausgeprägter Processus muscularis mallei ist bei *Protoxerus stangeri* erkennbar (Appendix B12), jedoch nicht bei *Heliosciurus rufobrachium* (Abb. 32 C). Beide Taxa zeigen eine Spatula (Appendix

B12, Abb. 32), die keine Perforation aufweist. Im Manubrium mallei von *Protoxerus stangeri* lässt sich ein kleiner Kanal nachweisen, jedoch nicht bei *Heliosciurus rufobrachium*.

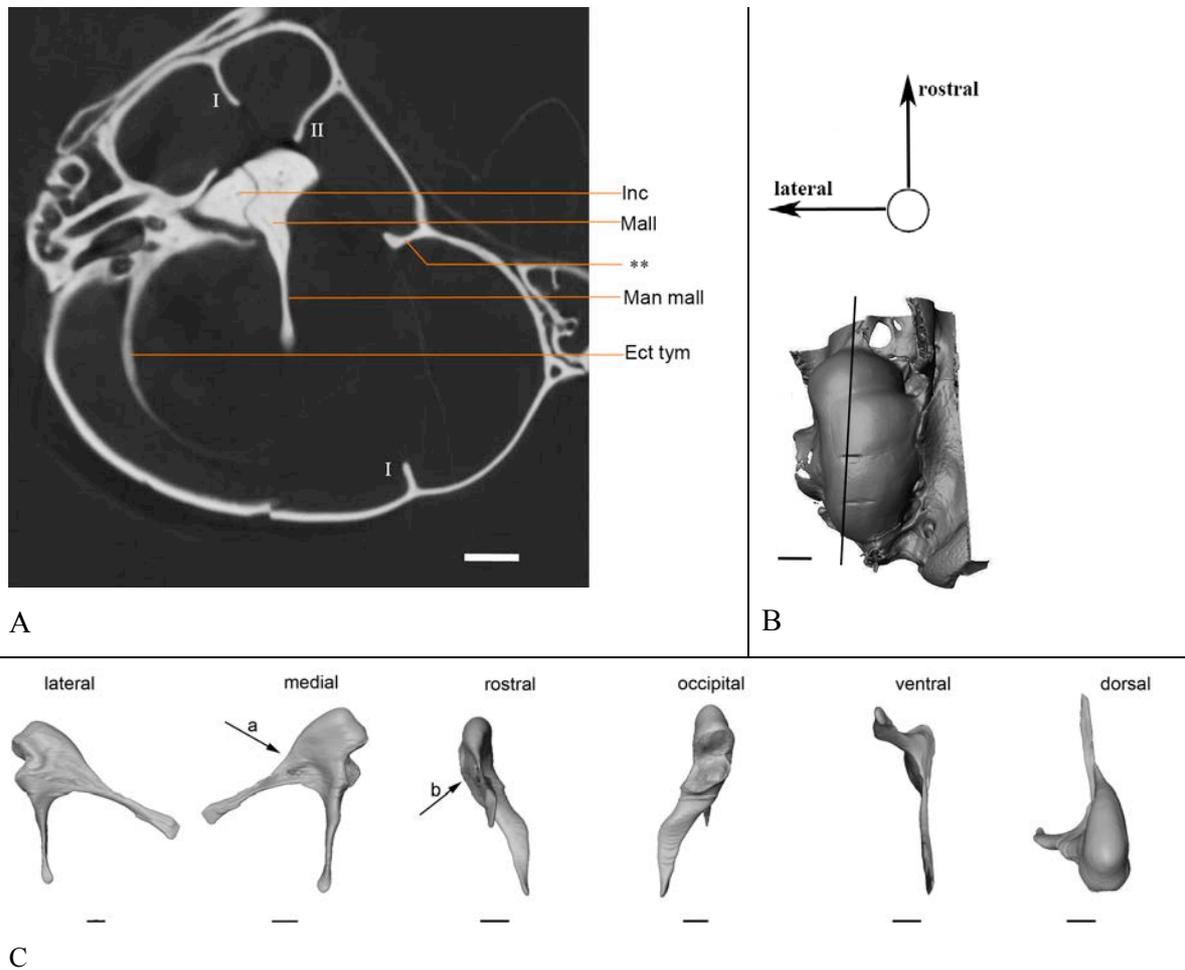


Abb. 32

Heliosciurus rufobrachium

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus) ** - anteriores Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

A. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist ausgeprägt, b: kein Processus lateralis ist nachzuweisen. Maßstab: 1 mm.

• Nannosciurini

Ein schwach ausgebildeter Processus cephalicus kann bei *Nannosciurus melanotis* (Appendix B12, Abb. 33), *Callosciurus finlaysonii* (Abb. 33 C a) sowie *Dremomys pernyi calidior* nachgewiesen werden (Appendix B13). Die untersuchten Taxa der Nannosciurini lassen keinen Processus gracilis sowie Processus lateralis erkennen. Der Processus muscularis mallei ist besonders deutlich bei *Nannosciurus melanotis* und *Tamiops mccllellandii* ausgeprägt (Appendix B12-13; Abb. 33 A), jedoch nur schwach bei *Callosciurus finlaysonii* (Abb. 33 C b) und *Dremomys pernyi calidior* (Appendix

B13). Als einziges untersuchtes Taxon der Nannosciurini zeigt *Nannosciurus melanotis* eine Perforation des Manubrium mallei durch die Chorda tympani dorso-medial des Processus muscularis mallei mit einem occipito-rostralen Verlauf (Appendix B12; Abb. 33 A). Am ventralen Ende des Manubrium mallei findet sich eine Spatula, die bei *Tamiops maclellandii* breiter erscheint als bei den anderen untersuchten Taxa der Nannosciurini (Appendix B13, Abb. 33). Eine Perforation der Spatula kann lediglich bei *Dremomys pernyi calidior* nachgewiesen werden (Appendix B13). Ein ventro-dorsal verlaufender Kanal im Manubrium mallei findet sich bei *Tamiops maclellandii*, *Callosciurus finlaysonii* sowie *Dremomys pernyi calidior*.

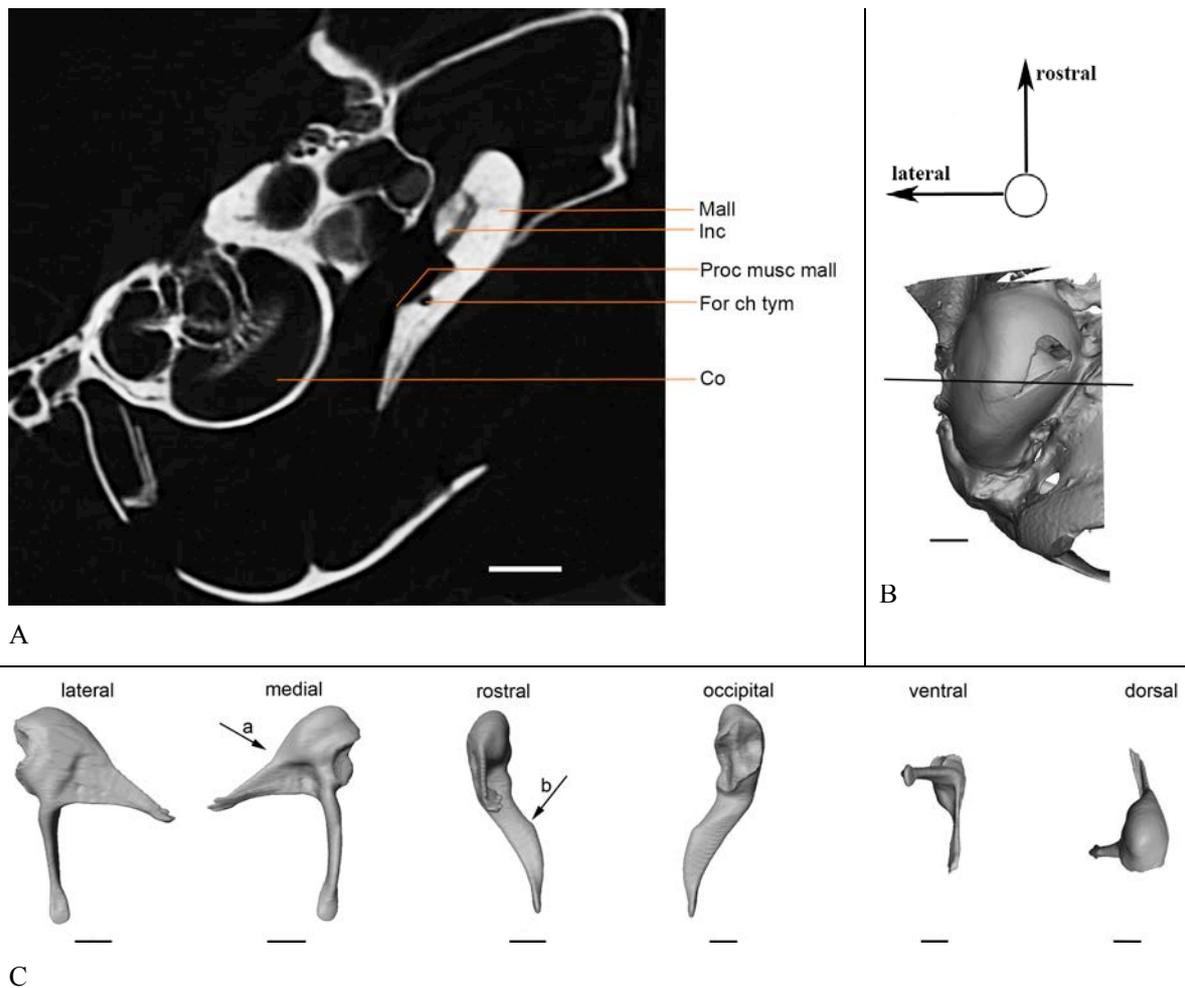


Abb. 33

A. *Nannosciurus melanotis*. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Diese ist beschädigt. Maßstab: 2 mm.

C. *Callosciurus finlaysonii*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist schwach ausgebildet. b: schwach ausgeprägter Processus muscularis mallei. Maßstab: 1 mm.

• Ratufini

Ein Processus cephalicus ist lediglich schwach ausgebildet (Abb. 34 C a). Weder ein Processus gracilis noch ein Processus lateralis können bei *Ratufa bicolor* nachgewiesen werden, hingegen aber ein deutlich ausgeprägter Processus muscularis mallei (Abb. 34 C c). Die Spatula am ventralen Rand des Manubrium mallei ist klein und zeigt keine laterale Perforation (Abb. 34 C b). Ein Kanal im dorso-ventralen Verlauf des Malleus ist im CT-Bild nicht zu erkennen (Abb. 34 A).

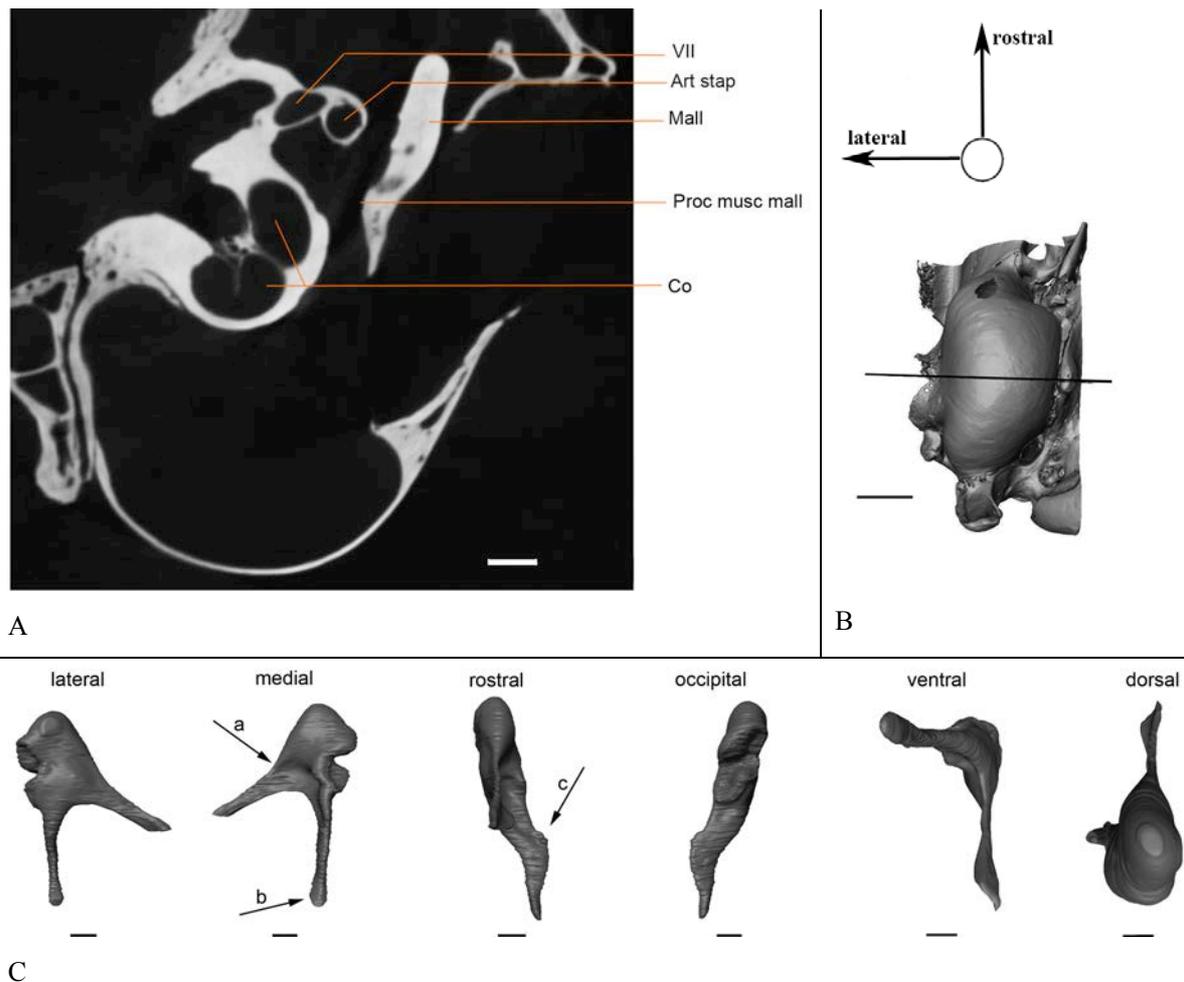


Abb. 34

Ratufa bicolor

A. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Diese ist beschädigt. Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist schwach ausgebildet. b: Spatula ist klein ausgeprägt. c: Processus muscularis mallei ist deutlich zu erkennen. Maßstab: 0.5 mm.

• Tamiini

Eutamias sp. sowie *Eutamias sibiricus* zeigen einen schwach ausgebildeten Processus cephalicus (Appendix B14-15, Abb. 35 C a + b), der bei *Neotamias townsendii* nicht nachzuweisen ist (Appendix B16). Bei keinem der untersuchten Taxa ist ein Processus gracilis erkennbar. Ein Processus lateralis findet sich lediglich bei *Eutamias* sp. sowie *Neotamias townsendii* (Appendix B14-15), jedoch nicht bei *Eutamias sibiricus*, während ein Processus muscularis mallei bei allen drei Taxa zu finden ist und bei *Eutamias sibiricus* am deutlichsten in Erscheinung tritt (Abb. 35 C c). Die Spatula ist insbesondere bei den beiden Taxa der Gattung *Eutamias* ausgeprägt (Appendix B14, Abb. 35 A, C b), wohingegen sie bei *Neotamias townsendii* kleiner ausgebildet ist (Appendix B15). Es kann bei diesen untersuchten Vertretern der Tamiini weder eine Perforation der Spatula noch ein Kanal im Manubrium nachgewiesen werden.

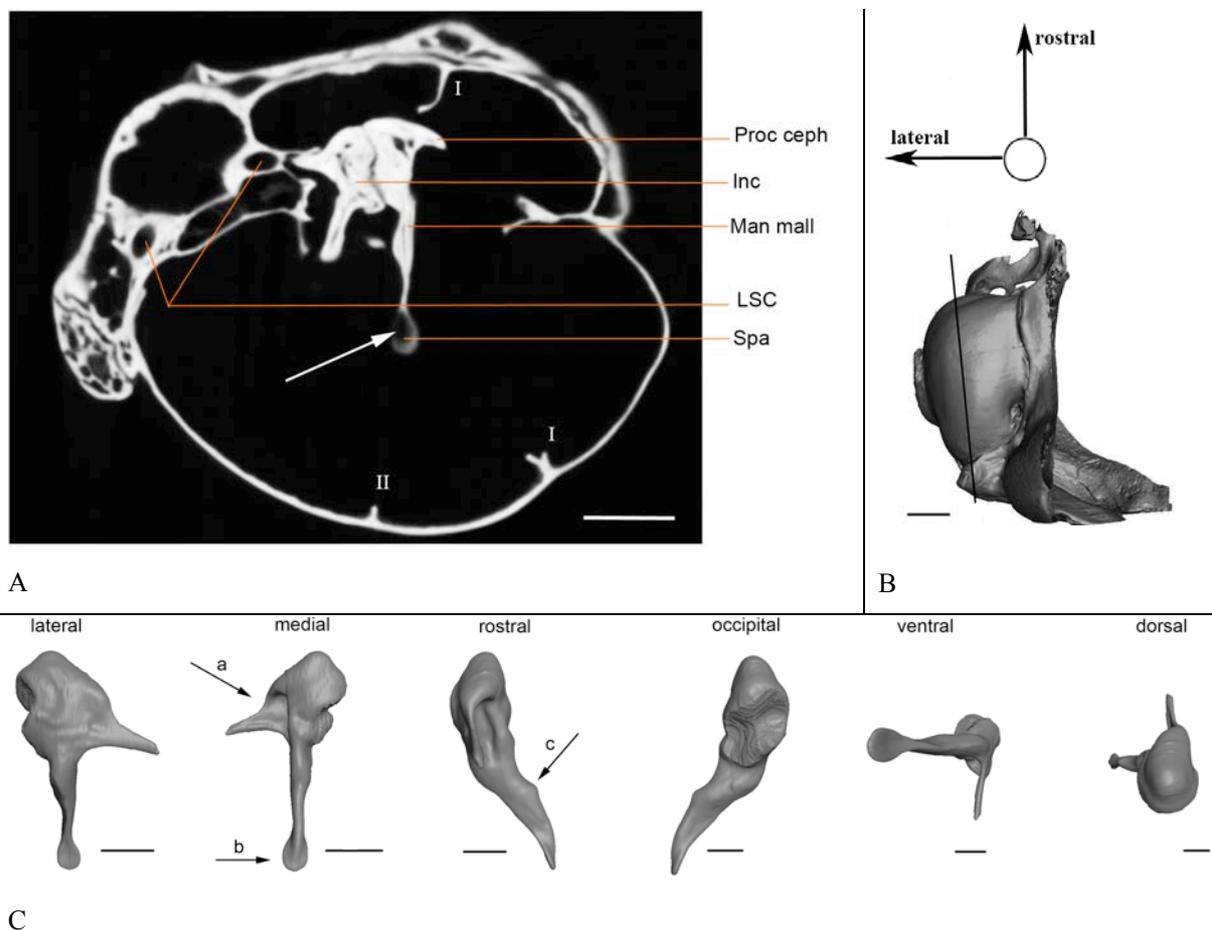


Abb. 35

Eutamias sibiricus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus). Pfeil: Spatula ist prominent ausgebildet. Abkürzungsliste im Appendix. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT -Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: ein Processus cephalicus ist schwach ausgebildet. b: Spatula ist ausgeprägt. c: Processus muscularis mallei ist sichtbar. Maßstab: 0.5 mm.

• Marmotini

Ein Processus cephalicus lässt sich bei *Spermophilus citellus* und *Spermophilus erythrogegnys* nachweisen, jedoch nicht bei *Cynomys ludovicianus* und dem rezenten Vertreter von *Urocitellus undulatus* (Appendix B15-18). Bei den anderen untersuchten Taxa der Marmotini ist dieser Processus lediglich schwach ausgebildet (Appendix B15-18, Abb. 36 C a). *Cynomys ludovicianus* sowie die beiden fossilen Vertreter †*Urocitellus undulatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* zeigen einen Processus gracilis, der bei *Spermophilus citellus* und *Spermophilus erythrogegnys* undeutlich ist und bei den anderen untersuchten Taxa fehlt (Appendix B15-18, Abb. 36 C). Bei †*Palaeosciurus feignouxi* ist kein Manubrium mallei erhalten, weshalb keine Aussagen über dessen anatomische Ausprägung getroffen werden kann. Ein Processus muscularis mallei ist bei allen untersuchten Taxa der Marmotini nachweisbar (Appendix B15-18). Dieser Processus ist am besten ausgeprägt bei *Callospermophilus lateralis* (Abb. 36 C b), jedoch kaum bei dem fossilen Vertreter von †*Urocitellus undulatus* und bei *Spermophilus erythrogegnys* (Appendix B16-17). Alle untersuchten Taxa der Marmotini zeigen eine Spatula, die bei *Callospermophilus lateralis* und *Spermophilus suslicus* deutlich ausgeprägt ist (Appendix B18). Eine Perforation der Spatula lässt sich lediglich bei *Notocitellus annulatus* nachweisen. Dieses Taxon, sowie *Spermophilus citellus*, zeigen ebenfalls einen schwach ausgeprägten Kanal im Manubrium mallei (Appendix B16).

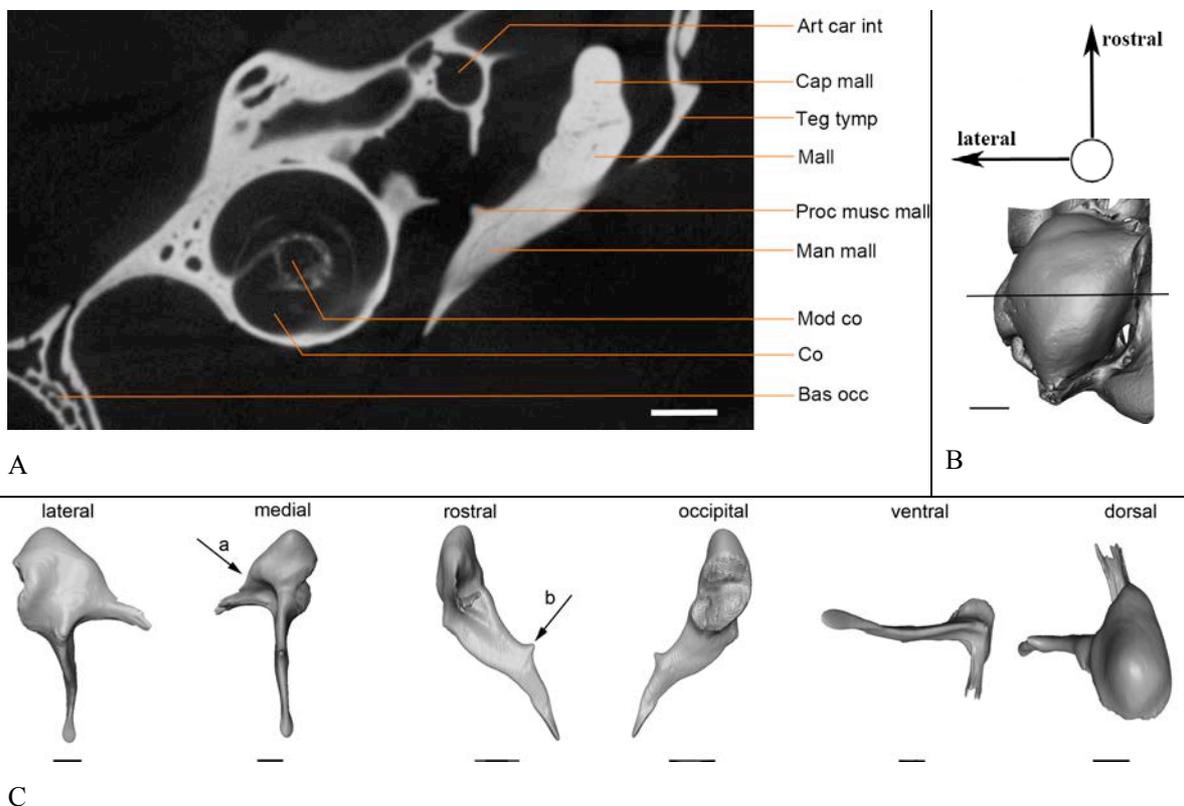


Abb. 36

Cynomys leucurus

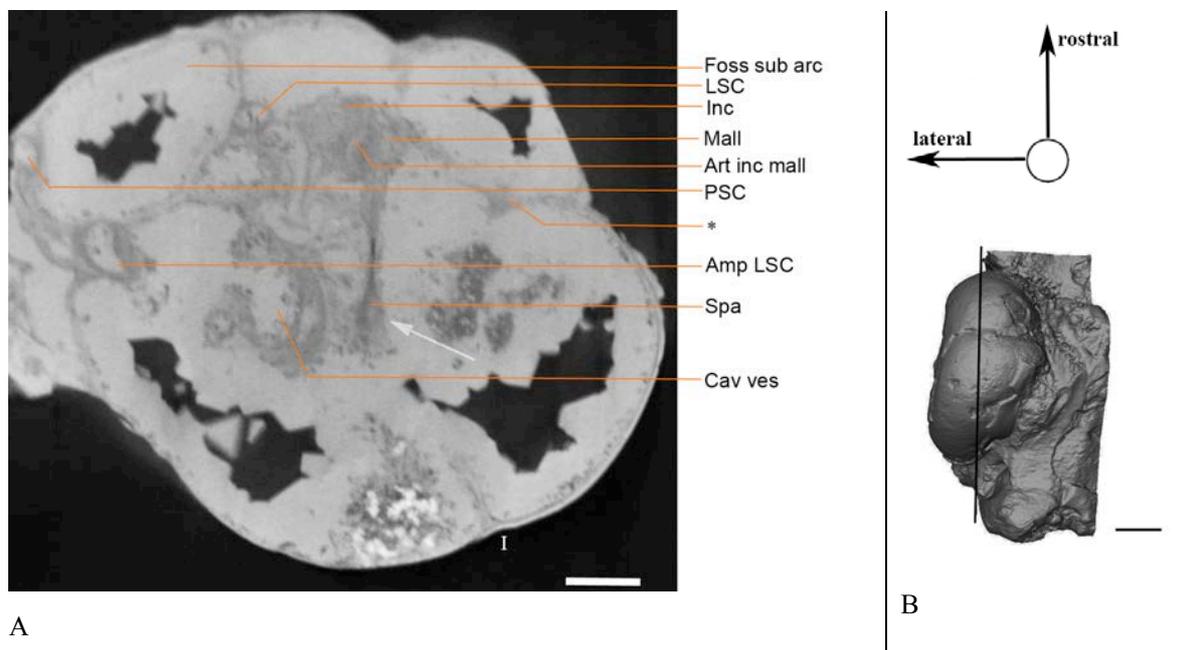
A. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist schwach ausgebildet. b: Processus muscularis mallei ist deutlich zu erkennen. Maßstab: 0.5 mm.

• Xerini

Einen schwach ausgebildeten Processus cephalicus sowie Processus gracilis findet sich bei *Spermophilopsis leptodactylus* und *Euxerus erythropus*, jedoch ist dieser bei keinem weiteren untersuchten Taxon der Xerini ausgebildet (Appendix B18-20, Abb. 37 C a). Einen Processus lateralis findet sich bei allen untersuchten Taxa (Appendix B18-20, Abb. 37 B b, D a), jedoch am wenigsten ausgeprägt bei *Euxerus erythropus* (Appendix B19). Mit Ausnahme von †*Heteroxerus costatus* (Abb. 37 C c), zeigen alle untersuchten Taxa der Xerini einen schwach ausgeprägten Processus muscularis mallei (Appendix B18-20, Abb. 37 D b). Eine Spatula kann bei allen untersuchten Taxa der Xerini nachgewiesen werden (Appendix B18-20, Abb. 37), jedoch zeigt diese keine Perforation. Ein Kanal im Manubrium mallei ist nur bei *Atlantoxerus getulus* zu erkennen.



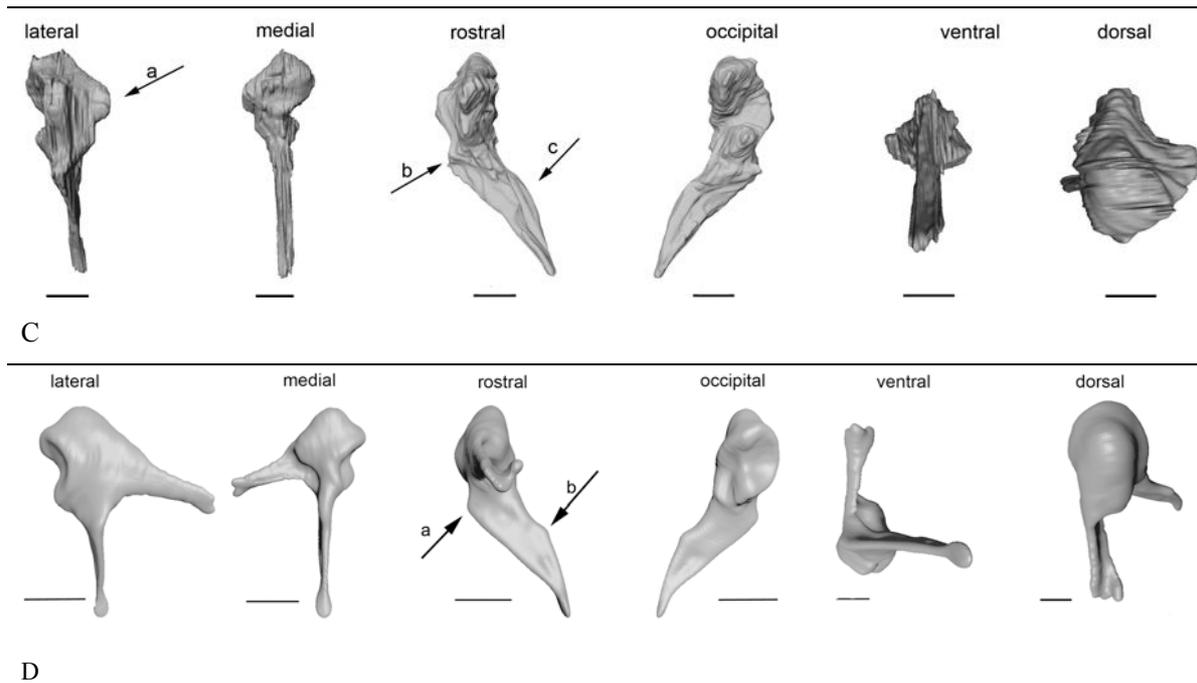


Abb. 37

A. †*Heteroxerus costatus*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Incus und Malleus). Pfeil: Ventral des Manubrium mallei ist eine prominente Spatula ausgebildet. * - entspricht dem anterioren Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 0.5 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. †*Heteroxerus costatus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist nicht zu erkennen. b: Processus lateralis ist ausgebildet. c: Processus muscularis mallei ist nicht zu erkennen. Maßstab: 0.5 mm.

D. *Atlantoxerus getulus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus lateralis ist ausgebildet. b: Processus muscularis mallei ist schwach ausgeprägt. Maßstab: 0.5 mm.

- Sciurini

Das untersuchte Exemplar von *Sciurus carolinensis* hat keinen Malleus erhalten. *Sciurus vulgaris* zeigt als einziges Taxon der untersuchten Sciurini einen Processus cephalicus sowie einen Processus gracilis (Abb. 38 C a + b). Bei †*Sciurus* sp. können keine Processus des Caput mallei nachgewiesen werden. Da dennoch eine knöcherne Lamina nachgewiesen werden kann (Appendix B20), ist das Fehlen der Processus nicht auf den Erhaltungszustand des Malleus zurückzuführen. Alle untersuchten Taxa der Sciurini haben einen Processus muscularis mallei ausgebildet, der bei *Sciurus vulgaris* eine große morphologische Variabilität zeigt. Die Hälfte der untersuchten Exemplare von *Sciurus vulgaris* weist eine Fossa ventral des Processus muscularis mallei auf (Abb. 38 A Pfeil), während diese bei den anderen Exemplaren dieses Taxon nicht zu erkennen ist. Die ventral am Manubrium gelegene Spatula ist bei †*Sciurus* sp. deutlich prominenter ausgebildet als bei *Sciurus vulgaris* (Appendix B21).

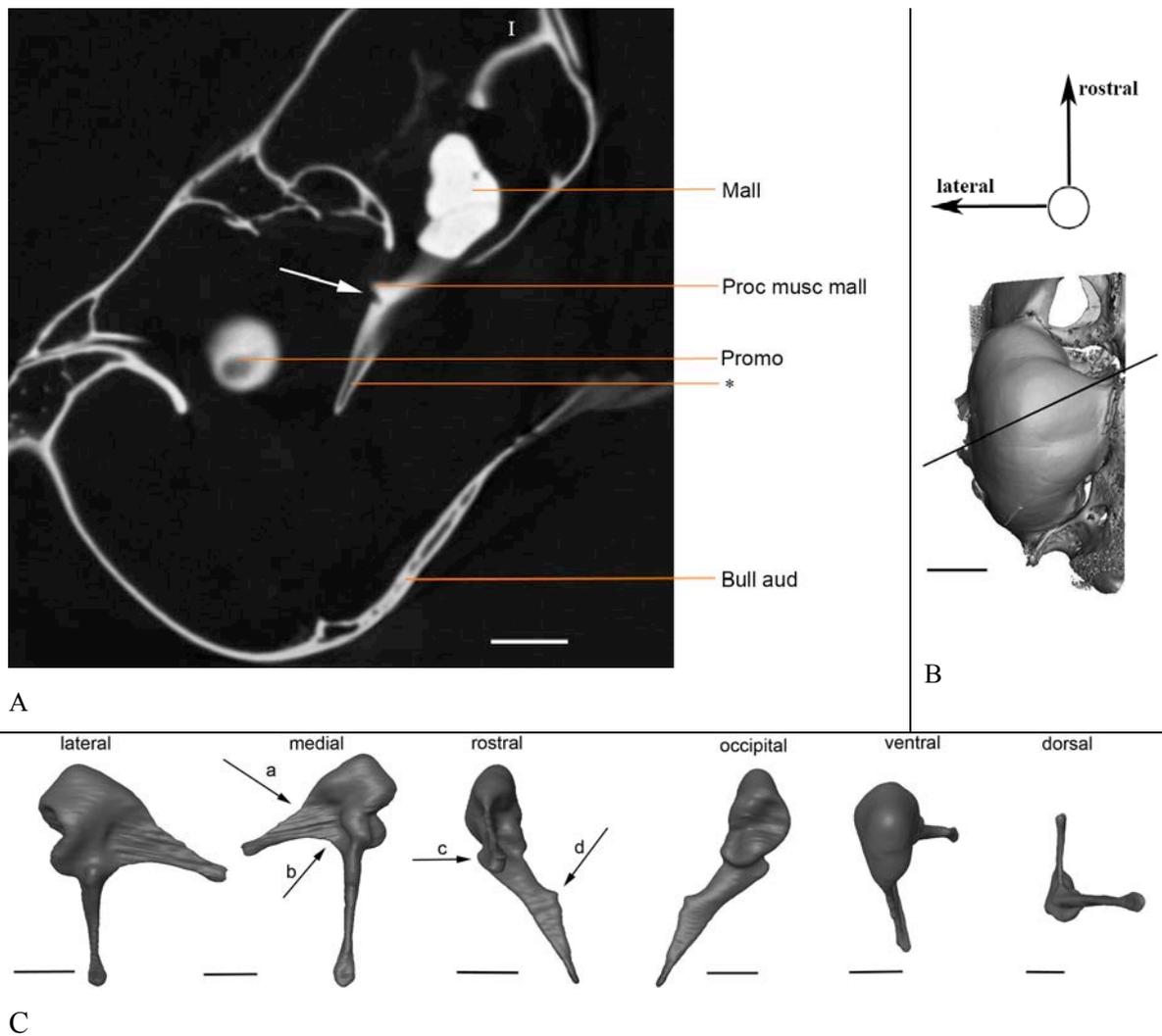


Abb. 38

Sciurus vulgaris

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Manubrium mallei). Pfeil: ventral des Processus muscularis mallei ist eine Fossa. * - Manubrium mallei zeigt Kanal. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist ausgebildet. b: Processus gracilis ist schwach ausgeprägt. c: Processus lateralis ist deutlich zu erkennen. d: Processus muscularis mallei ist ausgebildet. Maßstab: 1 mm.

4.2.3 Aplodontidae

Der Malleus von *Aplodontia rufa* wurde bereits von COCKERELL (1866) beschrieben. *Aplodontia rufa* weist einen Processus cephalicus auf, der nach lateral orientiert ist (Abb. 39 C b + c). Weder können ein Processus gracilis noch eine knöcherne Lamina nachgewiesen werden (Abb. 39, A Pfeil, C Stern). Die lateral gelegene Seite des Caput mallei weist eine Furche auf, die von der Facies articularis nach

Deskription Malleus

rostral verläuft (Abb. 39 C a). Der Processus lateralis ist deutlich nach ventral verschoben, wodurch das Collum mallei verlängert ist (Abb. 39 C d).

Ein Processus muscularis mallei ist lediglich schwach ausgebildet. Eine Spatula findet sich am ventralen Ende des Manubrium mallei, dass keine Perforation aufweist. Ebenso kann kein Kanal im Manubrium mallei nachgewiesen werden.

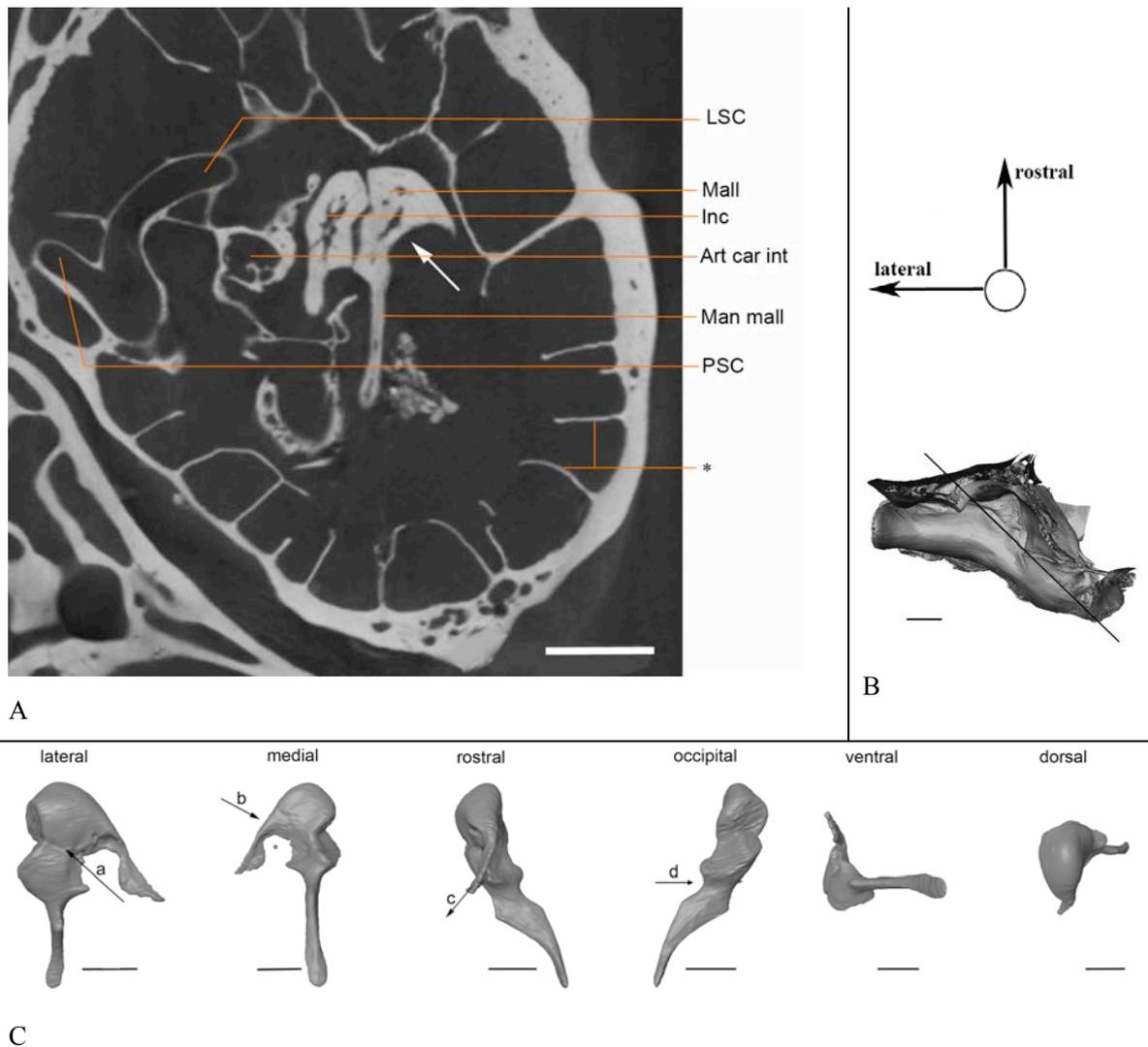


Abb. 39

Aplodontia rufa

A. μ CT-Aufnahme (Transverso-Sagittalschnitt). Pfeil: keine knöcherne Lamina am Caput mallei ausgebildet. * - Recessus epitympanicus und Bulla auditiva mit zahlreichen Knochenbälkchen. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 4 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Caput mallei weist eine lateral gelegene Furche auf. b: ein Processus cephalicus ist deutlich ausgebildet. c: Processus cephalicus ist nach lateral gedreht. d: Bereich zwischen Caput mallei und Processus lateralis ist deutlich verlängert. Maßstab: 1 mm.

4.2.4 Gliridae

Der Malleus der Gliridae wurde bereits von FARR & MASON (2008) beschrieben. Alle untersuchten Taxa der Gliridae zeigen einen sichelförmig gestaltetes Caput mallei mit einem konvex nach ventral verlaufenden Processus cephalicus (Abb. 40 C a), der nicht die Facies articularis überragt (Appendix B21-22). Ein Processus cephalicus ist bei allen Taxa nachzuweisen (Abb. 40 C b). Dieser ist jedoch bei *Eliomys quercinus* nur schwach ausgebildet. Mit Ausnahme von *Graphiurus parvus* zeigt kein Taxon der Gliridae einen Processus gracilis (Appendix B22). Eine knöchernen Lamina zwischen den beiden Processus des Caput mallei kann bei keinem Taxon nachgewiesen werden.

Mit Ausnahme von *Glis glis* und *Graphiurus parvus* zeigt das Manubrium mallei eine bimarginate Form, indem es von zwei Schenkeln gebildet wird, die zwischen sich eine knöchernen Lamina aufgespannt haben (Appendix B21-22). Der Processus muscularis mallei ist bei den untersuchten Taxa unterschiedlich ausgeprägt. Bei *Eliomys quercinus* ist dieser Processus deutlich, während er bei *Glis glis* und *Muscardinus avellanarius* schwach ausgebildet ist (Appendix B21, Abb. 40 C b). Eine Spatula ist bei allen untersuchten Taxa nachzuweisen. Diese ist bei *Eliomys quercinus* am deutlichsten und bei *Dryomys nitedula intermedius* am kleinsten ausgebildet. Diese Spatula ist bei den Gliridae weder perforiert noch weist das Manubrium mallei einen Kanal auf. Alle untersuchten Taxa der Gliridae zeigen eine Perforation des Collum mallei durch die Chorda tympani (Appendix B2-22, Abb. 40 A). Bei *Glis glis* und *Muscardinus avellanarius* ist ein geradliniger occipito-rostraler Durchtritt ventro-medial des Caput mallei zu beobachten, wohingegen bei *Graphiurus parvus* und *Dryomys nitedula intermedius* ein schräger Verlauf der Chorda tympani beobachtet werden kann, der von ventro-occipital nach dorso-rostral am medialen Rand des Collum mallei zu erkennen ist (Appendix B21-22, Abb. 40 A). *Eliomys quercinus* unterscheidet sich von den untersuchten Taxa der Gliridae, indem der Verlauf der Perforation der Chorda tympani schräg von dorso-occipital nach ventro-rostral verläuft und zentral unterhalb des Caput mallei zu finden ist.

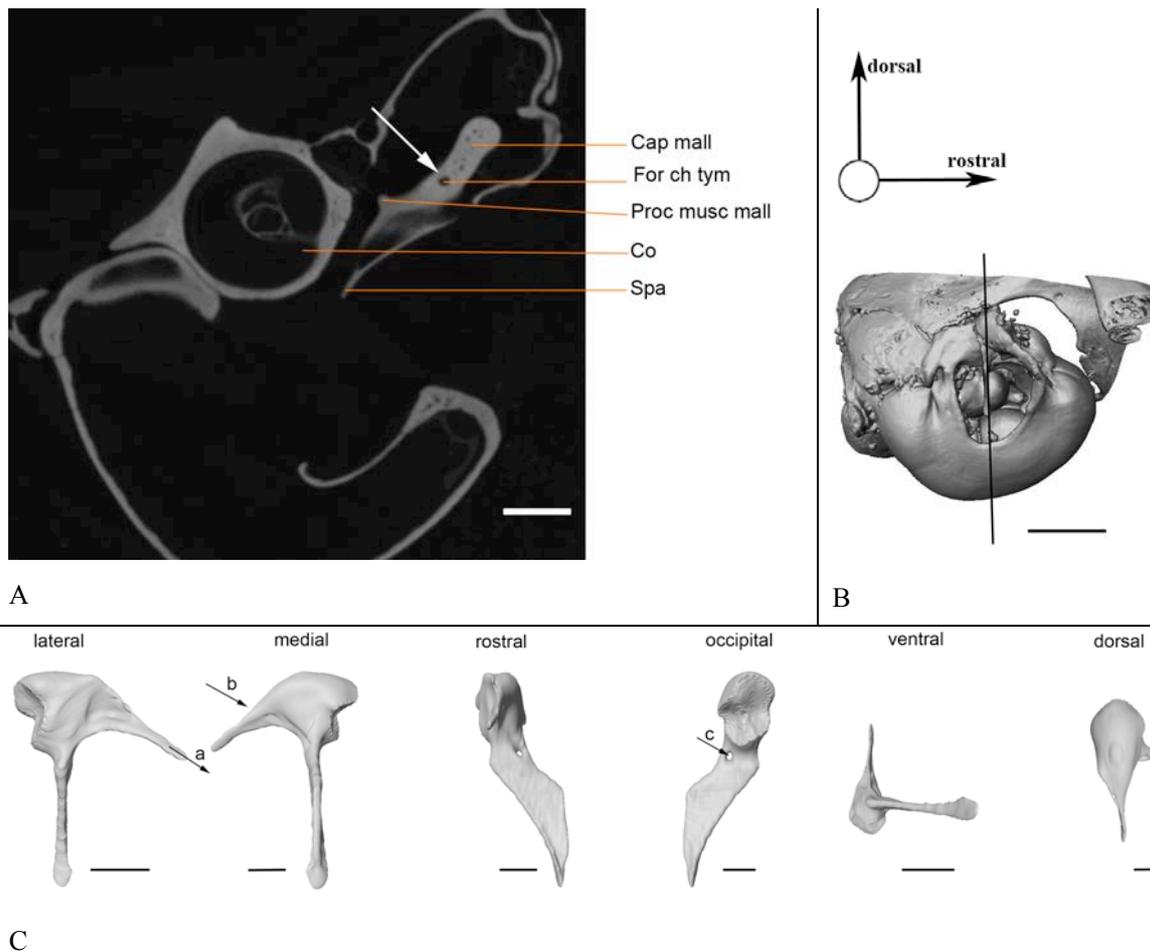


Abb. 40

A. *Eliomys quercinus*. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Pfeil: Foramen der Chorda tympani. Abkürzungsliste im Appendix. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. *Glis glis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: das Caput mallei verläuft konvex nach ventral. b: Processus cephalicus ist ausgeprägt. c: alle untersuchten Taxa der Gliridae zeigen ein Foramen der Chorda tympani dorsal des Processus muscularis mallei. Maßstab: 1 mm.

4.2.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

➤ †Theridomyidae

Der rechte Malleus von †*Sciuroides* sp. liegt im sinistralen Bereich des Schädels. †*Sciuroides franzi* und †*Adelomys* sp. haben keinen Malleus erhalten. Der Malleus von †*Sciuroides* sp. ist deutlich von den Mallei der Sciuromorpha zu unterscheiden, da dieses Gehörknöchelchen dem 'transitional-type' entspricht, das als Übergangsform zum 'freely-mobile-type' von FLEISCHER (1978) postuliert wurde. Eine knöcherne Lamina ist entlang des Collum mallei bis zum Processus lateralis ausgebildet (Abb. 41 C a), wobei dieser Abschnitt des Malleus von FLEISCHER (1978) als 'transversal part' bezeichnet

Deskription Malleus

wird (Abb. 41 C e). Es kann aufgrund des Erhaltungszustandes keine Aussage getroffen werden, ob eine Verbindung der knöchernen Lamina zum Ectotympanicum vorliegt. In ventro-lateraler Richtung schließt sich an das Caput mallei ein Manubrium mallei an, das nicht vollständig erhalten ist, jedoch in den μ CT-Bildern eine Perforation aufweist (Abb. 41 B Pfeil). Das Caput mallei zeigt eine Drehung nach lateral sowie eine einfache und symmetrische Gestaltung der Facies articularis (Abb. 41 C d). Nach cranial schließt sich an das Caput mallei ein Processus cephalicus an. Ein Processus lateralis ist nicht zu erkennen. Das Manubrium mallei zeigt einen geradlinigen Verlauf nach ventral (Abb. 41 C c) und keine Wölbung, wie sie bei Sciuromorpha zu beobachten ist. Auf der lateral gelegenen Seite des Manubrium mallei lässt sich ein Processus muscularis mallei nachweisen, der prominent ist und in seiner Form spitz erscheint (Abb. 41 C a). Die Spatula des Manubrium mallei zeigt eine deutliche Perforation (Abb. 41 A).

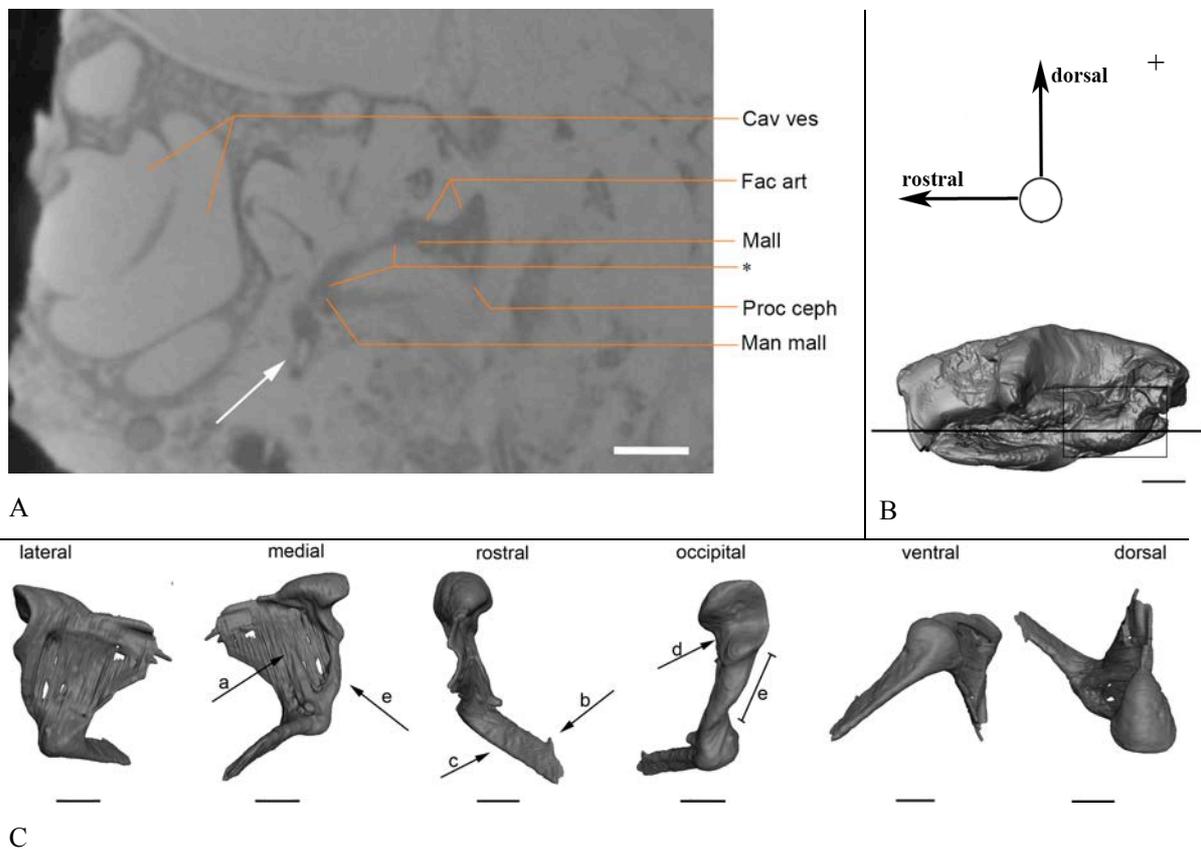


Abb. 41

†*Sciuroides* sp.

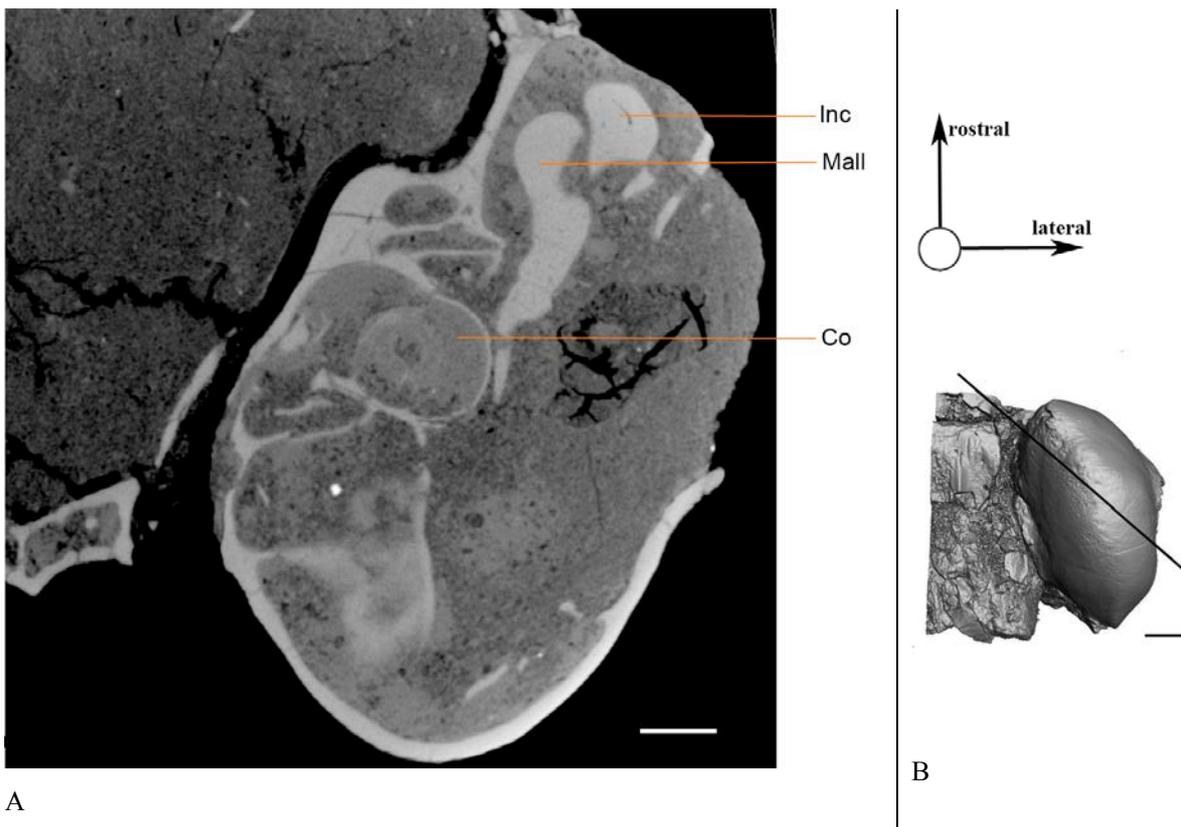
A. μ CT-Aufnahme (Parafrontalschnitt). Pfeil: Perforation des Manubrium mallei. * - 'transversal part'. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Lateralansicht des Schädels (Kasten zeigt untersuchte Ohrregion). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: deutliche knöchernen Lamina ausgebildet. b: Processus muscularis mallei ist ausgebildet. c: medialer Rand des Manubrium mallei zeigt glatten Verlauf. d: Facies articularis nach lateral geneigt. e: 'transversal part' nach FLEISCHER (1978). Maßstab: 1mm.

➤ †Cylindrodontidae

Der Malleus von †*Cylindrodon fontis* ist, mit Ausnahme des cranial verlaufenden Processus cephalicus, vollständig erhalten, zeigt jedoch eine Fraktur des Manubrium mallei. Anatomische Aussagen über den Malleus von †*Ardynomys occidentalis* können nur auf das Caput mallei beschränkt bleiben, da das Manubrium mallei bei dem untersuchten Exemplar nicht erhalten ist. Das Caput mallei ist bei †Cylindrodontidae nach dorsal aufgewölbt (Abb. 42 C a). Die Facies articularis zeigt eine einfache Gestalt. Hierbei zeigt Facette IV eine Verlängerung nach ventral, wodurch die Facies articularis eine ovale Form erhält (Abb. 42 C d). †*Cylindrodon fontis* hat einen prominent ausgebildeten Processus cephalicus, der bei †*Ardynomys occidentalis* nicht zu erkennen ist. Keines der beiden Taxa der †Cylindrodontidae zeigt einen Processus gracilis oder eine knöcherne Lamina. Es kann keine Aussage getroffen werden, ob diese Strukturen nicht ausgebildet sind oder aufgrund des Erhaltungszustandes fehlen. Zwischen Caput mallei und dem Processus lateralis, der lediglich schwach ausgebildet ist, findet sich ein Übergangsbereich, der auch bei *Aplodontia rufa* und †*Ischyromyidae* ausgebildet ist (Abb. 42 C c). Ein Processus muscularis mallei ist nicht nachzuweisen.



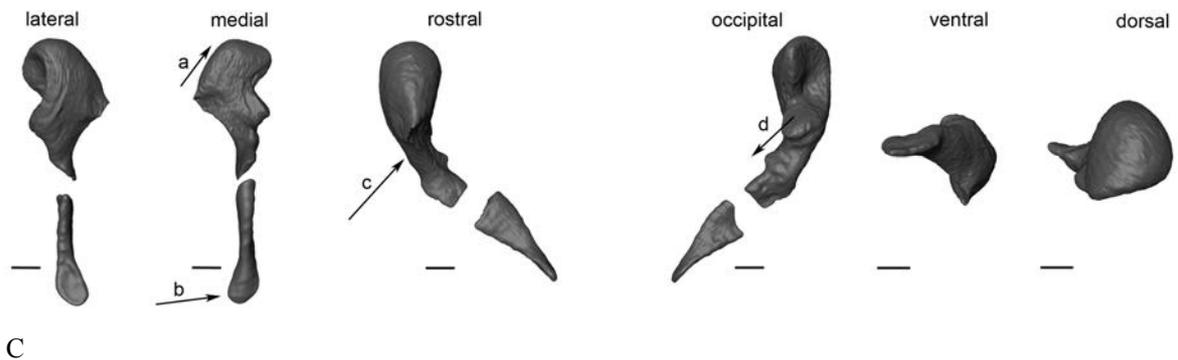


Abb. 42

†*Cylindrodon fontis*

A. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (sinistral). a: Caput mallei ist weit nach dorsal erhöht. b: Spatula ist prominent ausgebildet. c: Übergangsbereich zwischen Caput mallei und Processus lateralis ist ausgebildet. d: Facette IV ist nach ventral ausgezogen. Maßstab: 1 mm.

➤ †Ischyromyidae

Der Malleus von †*Ischyromys typus* ähnelt in seiner Gestalt der Anatomie des Malleus der Sciuromorpha. Ventral des Caput mallei ist ein deutlich verlängertes Collum mallei ausgebildet (Abb. 43 A Pfeil, C b). Die Facies articularis ist einfach gestaltet, wobei die Facette leicht nach ventral ausgezogen ist (Abb. 43 C d). An ein ovales Caput mallei schließt sich nach ventral ein Manubrium mallei an, das eine leichte konvexe Wölbung nach medial zeigt. Es ist kein Processus muscularis mallei nachzuweisen (Abb. 43 C a).

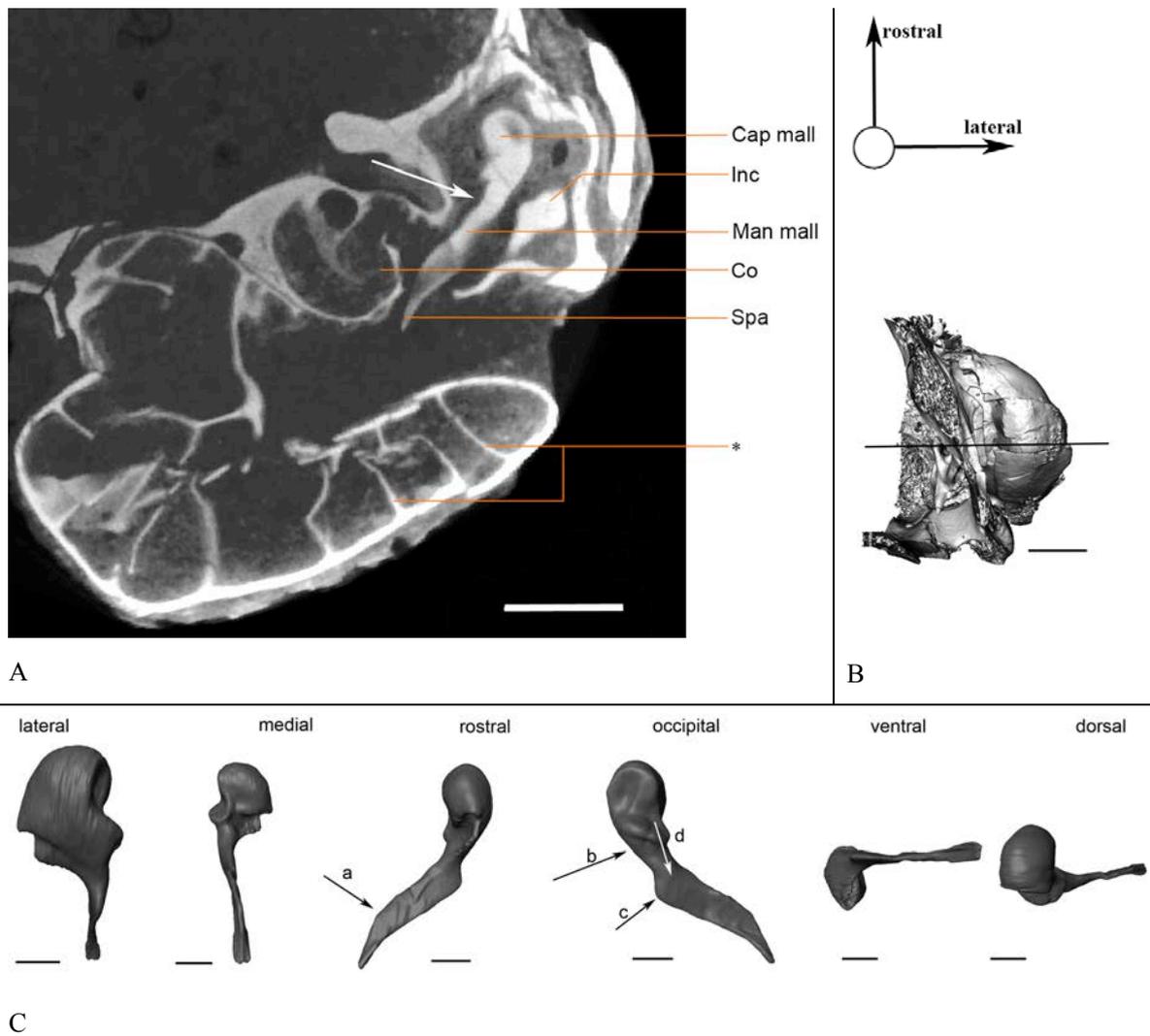


Abb. 43

†*Ischyromys typus*

A. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Malleus). Pfeil: Ein Collum mallei ist ausgebildet.

* - Knochenbälkchen. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von ventral auf Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (sinistral). a: kein Processus muscularis mallei nachzuweisen. b: Übergangsbereich zwischen Caput mallei und Processus lateralis. c: Processus lateralis ist zu erkennen. d: Facette IV ist nach ventral ausgezogen Maßstab: 1 mm.

4.2.6 Lagomorpha

Der Malleus von *Oryctolagus cuniculus* entspricht in seiner Gesamtgestalt dem Malleus der Sciuromorpha. Deutlich zu unterscheiden ist jedoch die Ausbildung der einzelnen Processus. Der Processus cephalicus ist prominent (Abb. 44 C a), schließt jedoch keine knöcherne Lamina mit dem Processus gracilis ein. Die Facies articularis ist in caudaler Ansicht oval und entspricht in ihrer Form

dem Zustand bei den Gliridae (Abb. 44 C e). Ein Processus lateralis ist vorhanden und deutlich prominenter als bei den untersuchten Taxa der Sciuromorpha (Abb. 44 C c). Es ist keine Spatula am ventralen Rand des Manubrium mallei zu erkennen (Abb. 44 C b).

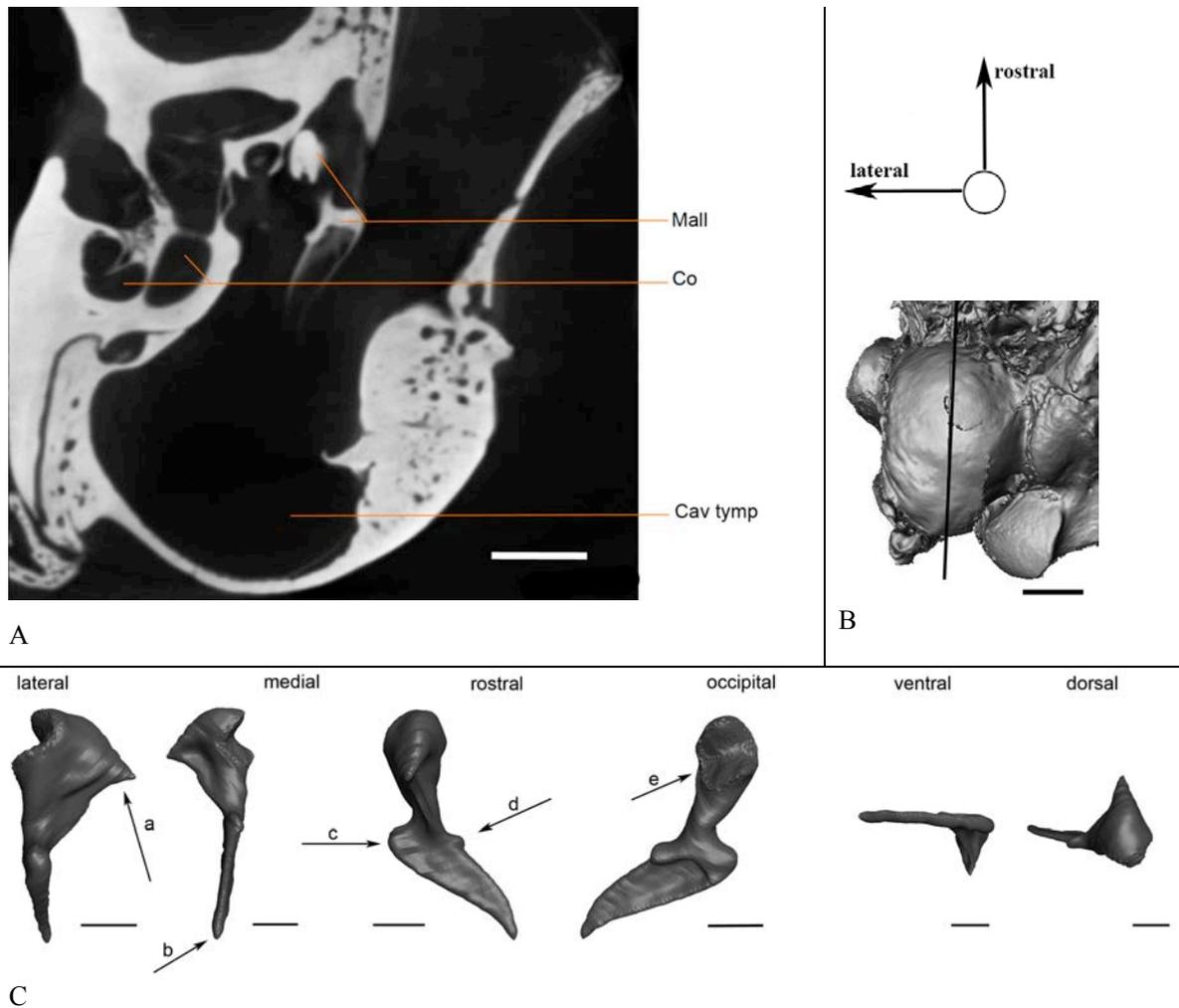


Abb. 44

Oryctolagus cuniculus

A. μ CT-Aufnahme von (Transversalschnitt entlang des Malleus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Malleus (dextral). a: Processus cephalicus ist ausgebildet. b: Spatula ist nicht zu erkennen. c: Processus lateralis ist ausgebildet. d: Facies articularis ist oval gestaltet. Maßstab: 1 mm.

4.3 Incus

4.3.1 Deskription des Incus

Die Anatomie des Incus der Sciuromorpha ist sehr konservativ (HYRTL 1845). Bei allen untersuchten Taxa ist ein Crus breve incudis von einem Crus longum incudis zu unterscheiden (Abb. 45). Letzteres besteht aus einem verlängerten Processus lenticularis incudis, an dessen ventralem Ende bei allen untersuchten Taxa ein Os lenticulare (= Os orbiculare) zu finden ist. Dieses artikuliert in einem rechten Winkel nach medial mit dem Capitulum stapedis des Stapes. Der eingeschlossene Winkel zwischen Crus breve incudis und Crus longum incudis unterscheidet sich in seinem Gradmaß zwischen den einzelnen Familien der Sciuromorpha. Mit Ausnahme von *Tamiasciurus hudsonicus* und *Callosciurus finlaysoni*, handelt es sich bei allen untersuchten Taxa der Sciuridae, †Cylindrodontidae sowie †Ischyromyidae um einen rechten Winkel, während dieser bei Gliridae und †Theridomyidae stumpf (Abb. 58) und bei *Aplodontia rufa* spitz (Abb. 56) ausgeprägt ist.

Der umgebende Rand der Facies articularis des Incus hat, entsprechend der Anatomie des mit ihm artikulierenden Malleus, bei den untersuchten Taxa der Sciuromorpha eine medial gelegene knöcherne Wulst ausgebildet, die bereits von HYRTL (1845) als erhabener Saum beschrieben wird. Wie bereits im Kapitel 4.2 erläutert kann die Facies articularis in mehrere Gelenkfacetten unterteilt werden (Abb. 28). Facette IV der Facies articularis des Incus ist bei allen untersuchten Taxa der Sciuridae sowie im besonderen Maße bei *Aplodontia rufa* nach ventral ausgezogen und verläuft von ventro-lateral nach dorso-medial, wobei sie mehr oder weniger weit nach dorsal auf das Caput incudis verlagert sein kann. Dies steht im Gegensatz zur Anatomie der Facies articularis der Gliridae, die keine ventrale Vergrößerung der Facette IV aufweisen und wodurch die Gelenkfläche für den Malleus eine ovale Form erhält.

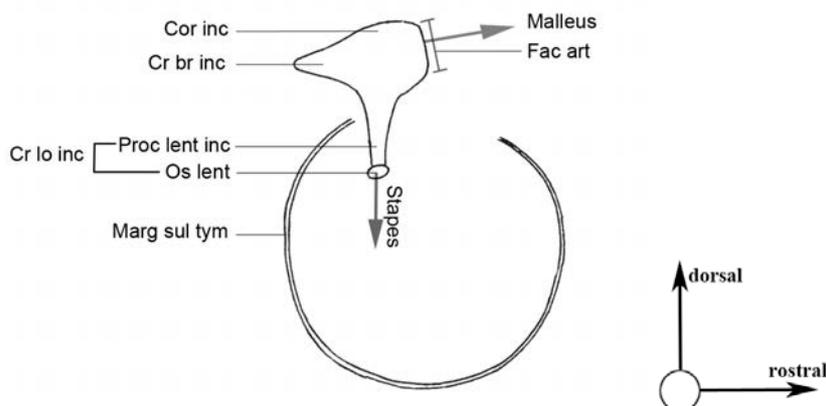


Abb. 45

Schematische Darstellung des Incus in Kontakt mit dem Malleus bei Sciuromorpha (verändert und ergänzt nach FLEISCHER (1973)). Ansicht von lateral (dextral). Abkürzungsliste siehe Appendix AV-II.

4.3.2 Sciuridae

➤ Pteromyinae

Der Incus aller untersuchten Taxa der Pteromyinae ist identisch ausgeprägt (Appendix B26-27). Crus breve incudis und Crus longum incudis schließen einen rechten Winkel ein (Abb. 46 A C). Das Crus longum incudis von *Pteromys volans* unterscheidet sich anatomisch von dem der anderen Taxa der Pteromyinae, indem es einen deutlich geringeren Durchmesser aufweist und keine bimarginate Form zeigt (Abb. 46 C a). Die Facies articularis des Incus der Pteromyinae ist deutlich größer als bei Sciurinae (Abb. 46 C c). Pteromyinae besitzen nicht nur eine Verlängerung der Facette IV nach ventral, sondern es zeigt sich bei *Glaucomyus volans*, *Petaurista petaurista* sowie *Hylopetes sagitta* eine tiefe Einbuchtung in das Corpus incudis (Appendix B26-27). Desweiteren ist die Facies articularis bei *Glaucomyus volans*, *Iomys horsfieldii thompsoni* und *Hylopetes sagitta* weit nach dorsal auf das Corpus verlagert, was bei *Pteromys volans* und *Petaurista petaurista* weniger deutlich ist.

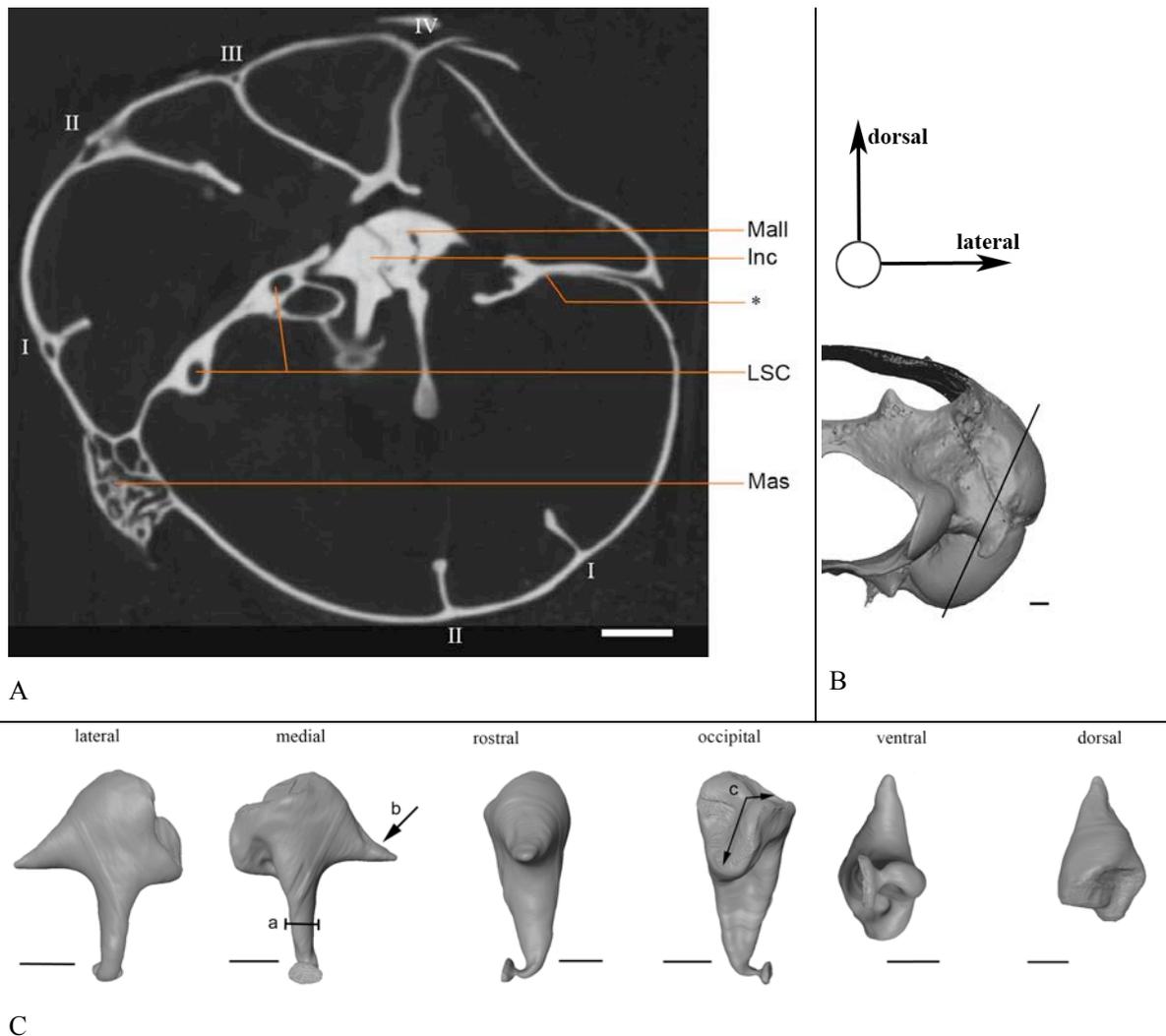


Abb. 46

A. *Hylopetes sagitta*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt auf Höhe des quer geschnittenen lateralen Bogenganges). Crus breve incudis und Crus longum incudis schließen einen rechten Winkel ein (Pfeil). ** - anteriores Septum von MACPHEE (1981). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

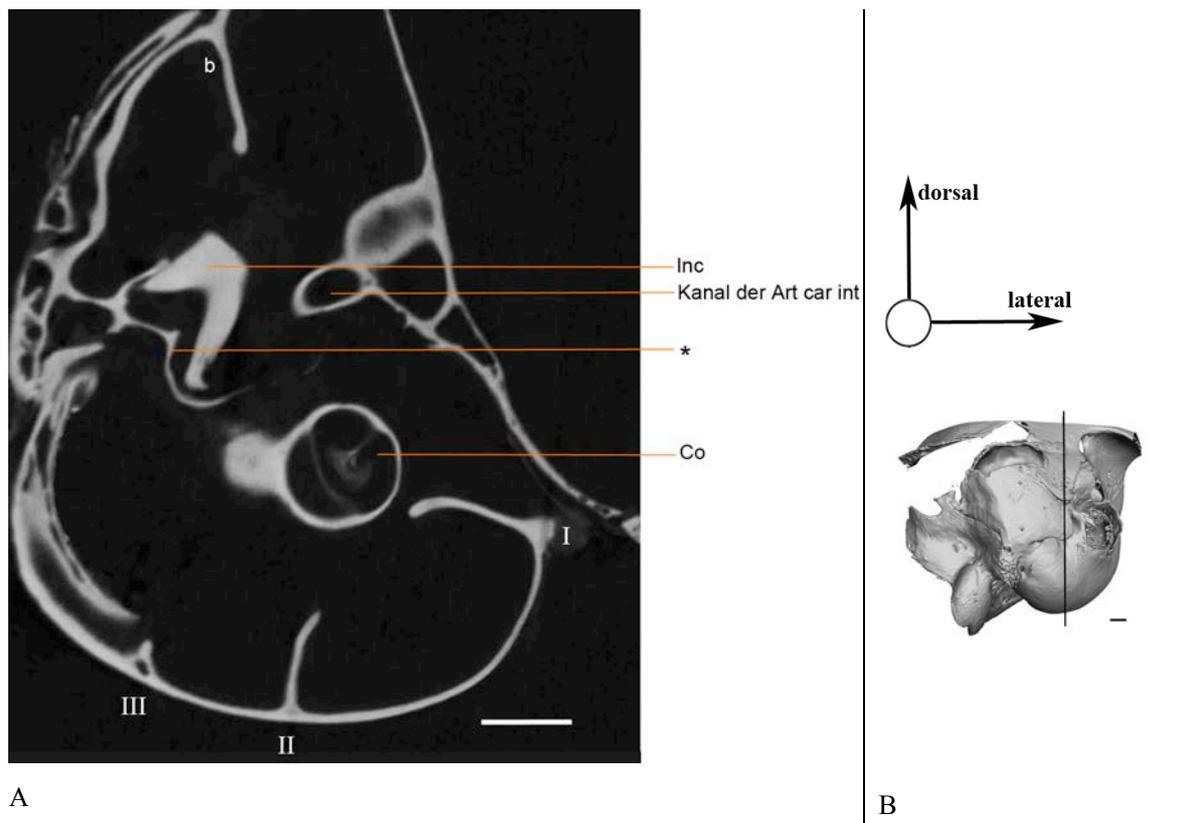
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

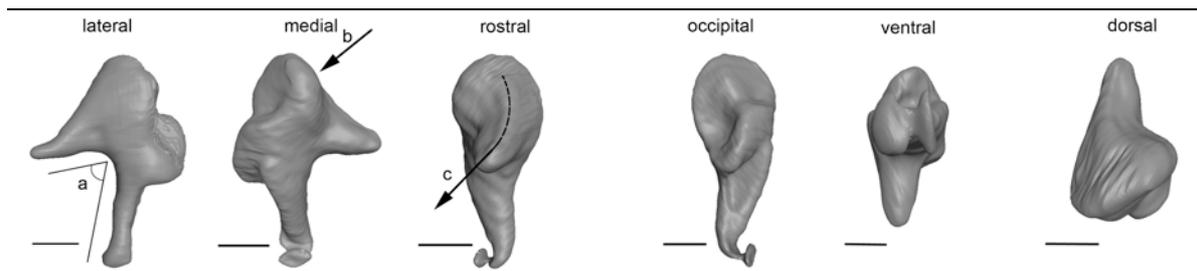
C. *Pteromys volans*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral) a: Crus longum ist dünner ausgeprägt als bei anderen Taxa der Pteromyinae. b: Crus breve ist spitz zulaufend. c: Facies articularis ist größer als bei Sciurinae. Maßstab: 0.5 mm.

➤ Sciurinae

• Tamiasciurini

Der Incus von *Tamiasciurus hudsonicus* zeichnet sich durch ein nach medial gedrehtes Crus breve incudis aus (Abb. 47 C c). Desweiteren ist zwischen Crus breve incudis und Crus longum incudis ein spitzer Winkel ausgebildet (Abb. 47 C a). Das Crus longum incudis zeigt eine bimarginate Form sowie eine Auswölbung nach medial. Der medial gelegene Rand der Facies articularis ist prominent aufgewölbt (Abb. 47 C b).





C

Abb. 47

Tamiasciurus hudsonicus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt im Bereich des Apex der Cochlea). * - knöchernen Brücke. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis und Crus longum incudis stehen im spitzen Winkel zueinander. b: medialer Rand der Facies articularis ist aufgewölbt. c: Crus breve incudis zeigt Drehung nach medial. Maßstab: 0.5 mm.

• Funambulini

Der dorsale gelegene Rand des Corpus incudis ist bei den untersuchten Taxa der Funambulini unterschiedlich geformt (Appendix B28). Bei *Prasadsciurus pennanti*, *Funisciurus anerythrus* und *Heliosciurus rufobrachium* verläuft dieser geradlinig, während er bei *Paraxerus cepapi* konvex nach dorsal gewölbt (Abb. 48 A, C a) und bei *Protoxerus stangeri* konkav eingebuchtet ist. Der Incus von *Prasadsciurus pennanti* unterscheidet sich von der Anatomie anderer untersuchter Taxa der Funambulini. Eine medial gelegene Leiste findet sich zwischen dem Übergang des Crus longum incudis zum Processus lenticularis incudis (Abb. 48 C b). Desweiteren zeigt die Facies articularis eine prominente dorsale Aufwölbung.

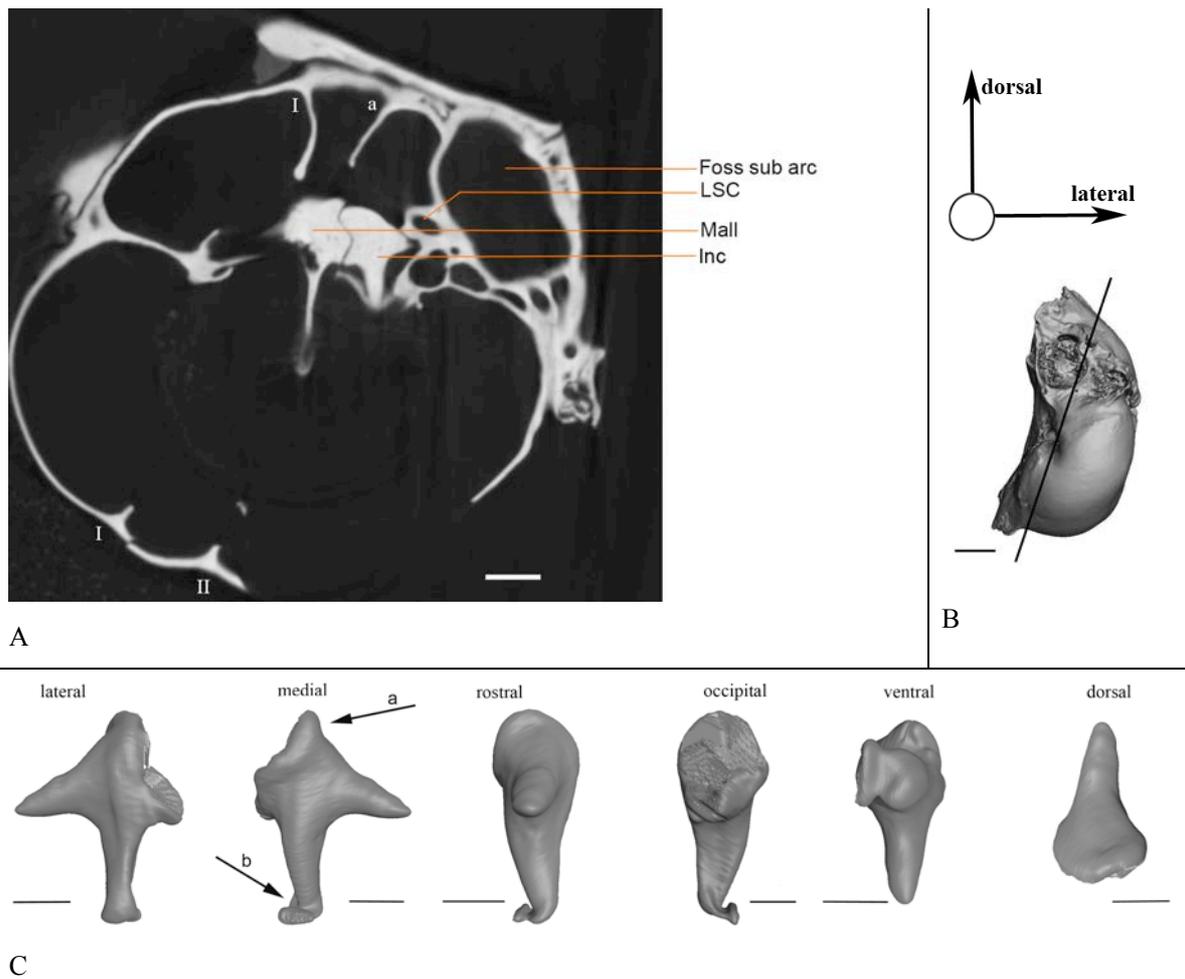


Abb. 48

A. *Paraxerus cepapi*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt lateral der Ampulle des LSC). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. *Prasadsciurus pennanti*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: dorsaler Rand des Crus breve incudis weist eine Aufwölbung auf. b: Übergang zwischen Processus lenticularis incudis und Os lenticularis incudis zeigt eine Leiste. Maßstab: 0.5 mm.

• Protoxerini

Der Incus der untersuchten Taxa der Protoxerini zeigt unterschiedliche Ausprägungen. Der Corpus incudis von *Protoxerus stangeri* zeigt einen steileren Anstieg (Abb. 49 C a), als es bei *Heliosciurus rufobrachium* zu beobachten ist (Abb. 49 A, Appendix B29). Das Crus longum incudis ist bei *Protoxerus stangeri* bimarginat mit einem geraden Verlauf nach ventral (Abb. 49 C b + c), während es sich bei *Heliosciurus rufobrachium* nach medial auswölbt und keine Zweischenkligkeit erkennbar ist (Abb. 49, Appendix B30). Die Facies articularis des Incus ist bei beiden Taxa identisch, unterscheidet sich jedoch im Verlauf ihres lateral gelegenen Randes. Bei *Protoxerus stangeri* zeigt diese einen

konvex eingebuchteten Verlauf (Abb. 49 C b), wohingegen er bei *Heliosciurus rufobrachium* eine trianguläre Form hat (Appendix B29).

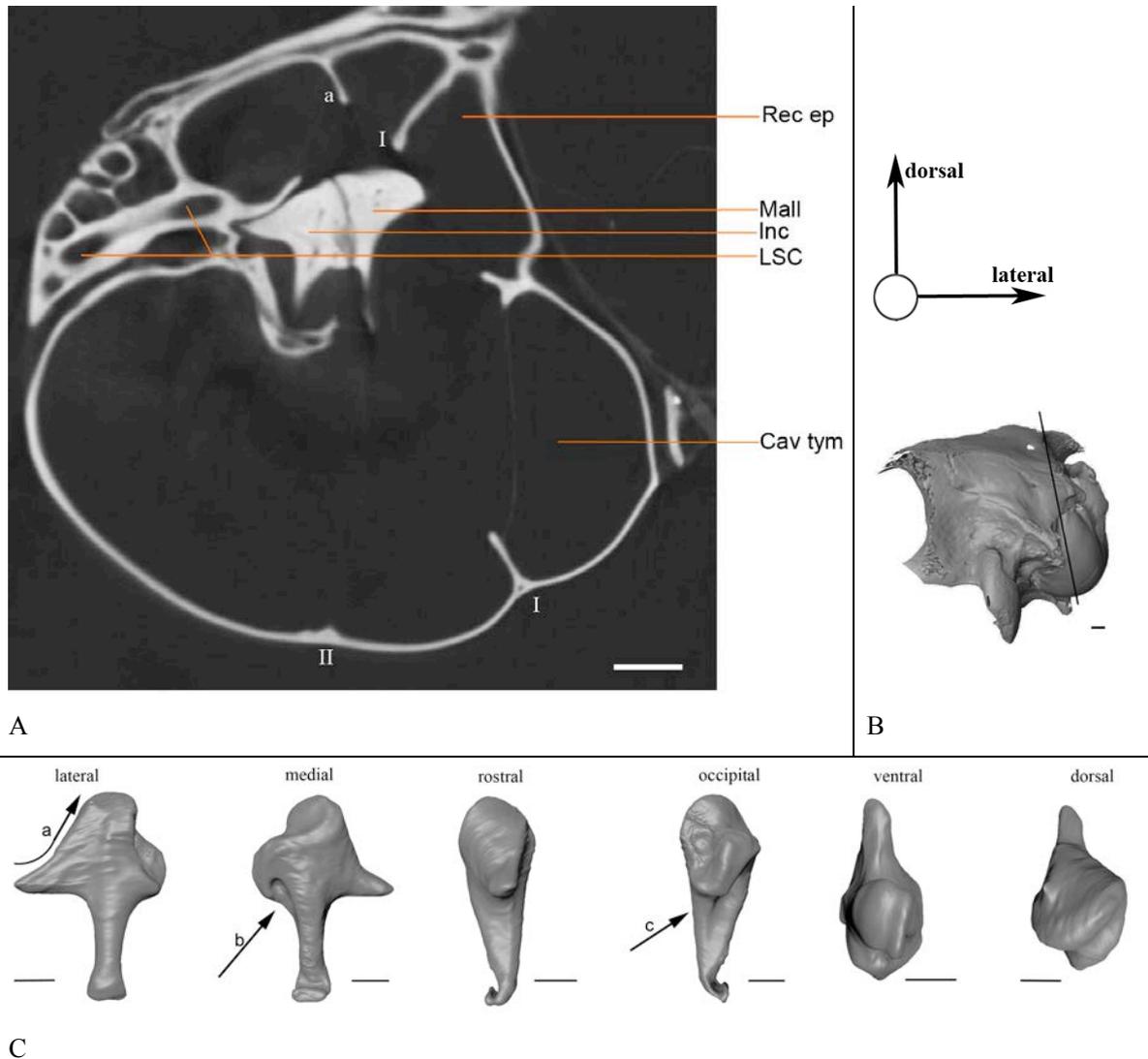


Abb. 49

A. *Heliosciurus rufobrachium*. μCT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des lateralen Bogenganges). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 0.5 mm.

B. Schnittebene der μCT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 0.5 mm.

C. *Protoxerus stangeri*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Corpus incudis hat höheren Steigungswinkel als *Heliosciurus rufobrachium*. b: bimarignate Einbuchtung ventral der Facies articularis. d: Crus longum incudis ist bimarginat. Maßstab: 0.5 mm.

• Nannosciurini

Alle untersuchten Taxa der Nannosciurini zeichnen sich durch ein spitzes und dorso-ventral abgeflachtes Crus breve incudis aus. Desweiteren ist das Crus breve incudis im Verhältnis zur

Deskription Incus

Gesamtgröße des Incus in seiner Gesamtlänge kürzer als die Incus anderer Triben der Sciuridae (Appendix B29). Das Caput incudis sowie das Crus longum incudis sind bei *Nannosciurus melanotis*, *Tamiops mccllellandii* und *Dremomys pernyi calidior* massiv. Insbesondere unterscheiden sich *Nannosciurus melanotis* sowie *Tamiops mccllellandii* mit einem deutlich ausgeprägten Crus longum incudis von den anderen untersuchten Taxa der Nannosciurini (Abb. 50 C b). Anatomisch nicht zu unterscheiden sind das Crus breve incudis sowie das Crus longum incudis bei *Tamiops mccllellandii* und *Dremomys pernyi calidior* (Appendix B29). Ein bimarginates Crus longum incudis findet sich bei *Dremomys pernyi calidior* sowie *Callosciurus finlaysonii*. Bei *Callosciurus finlaysonii* zeigt das Crus longum incudis zusätzlich eine Ausbeulung nach medial (Appendix B29). Deutlich verschieden stellt sich der eingeschlossene Winkel zwischen Crus longum incudis und Crus breve incudis dar. *Callosciurus finlaysonii* und *Dremomys pernyi calidior* haben zwischen diesen beiden Crura einen spitzen Winkel eingeschlossen (Abb. 50 A), wohingegen *Tamiops mccllellandii* und *Nannosciurus finlaysonii* einen rechten Winkel aufweisen. Die Facies articularis des Incus bei *Tamiops mccllellandii* und *Callosciurus finlaysonii* ist deutlich kleiner als bei *Dremomys pernyi calidior*, dessen Facette IV nach ventral ausgezogen ist (Appendix B29). Ein weiterer Unterschied stellt der lateral gelegene Rand der Facies articularis des Incus dar. Dieser ist bei *Nannosciurus melanotis* weit nach cranial verlagert und vergrößert (Abb. 50 C a), während bei anderen untersuchten Taxa der Sciuridae der ventrale Rand eine konvexe oder auch konkave Form zeigt.

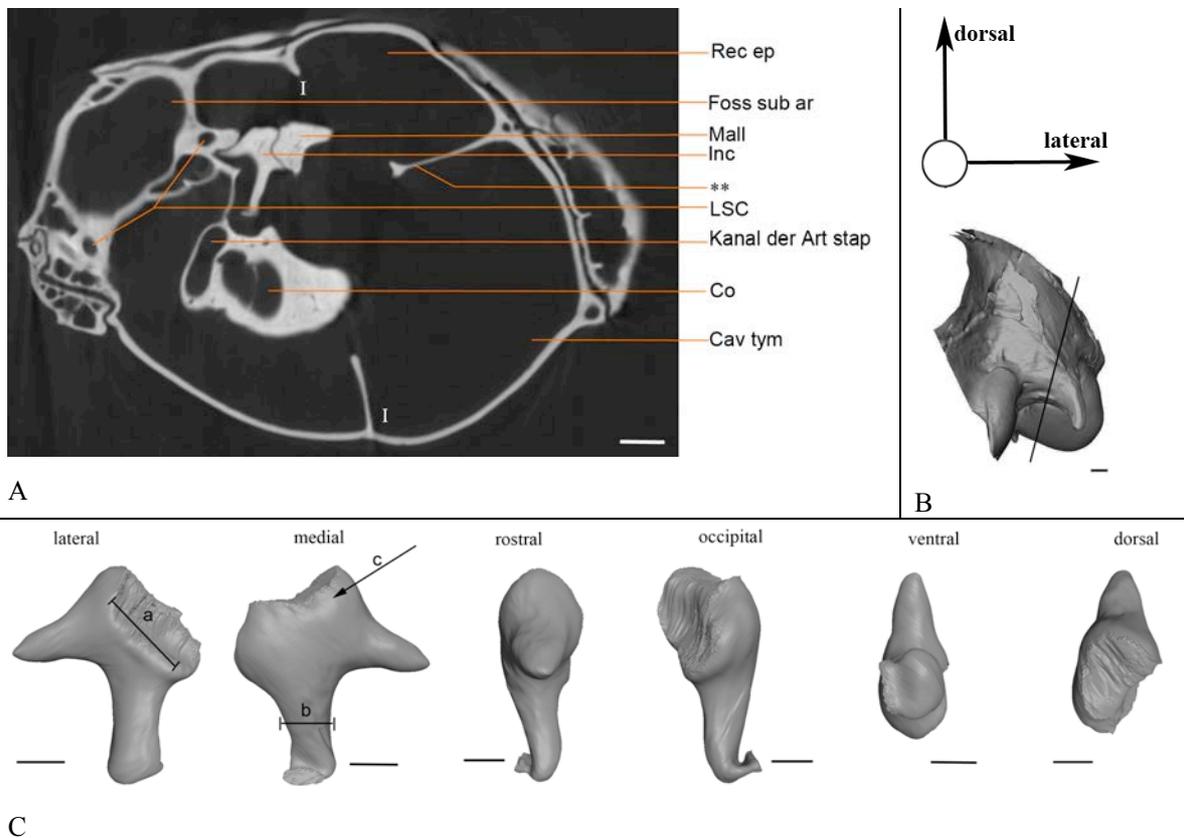


Abb. 50

A. *Callosciurus finlaysonii*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt durch lateral gelegenen Anteil der Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (C). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. *Nannosciurus melanotis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Der lateral gelegene Rand der Facies articularis zeigt einen langen Verlauf entlang des Corpus incudis. b: Crus longum incudis ist massiv. c: Es ist keine dorsale Aufwölbung entlang der Facies articularis zu erkennen. Maßstab: 0.5 mm.

• Ratufini

Das Crus breve incudis von *Ratufa bicolor* ist massiv ausgebildet sowie konvex nach dorsal gewölbt (Abb. 51 C). Das Crus longum incudis ist bimarginat und zeigt eine leichte Wölbung nach lateral (Abb. 51 C c). Die Facies articularis ist in caudaler Ansicht oval gestaltet und verläuft nach latero-medial, wodurch die Gelenkfacette IV der Facies articularis in Lateralansicht sichtbar ist (Abb. 51 C b).

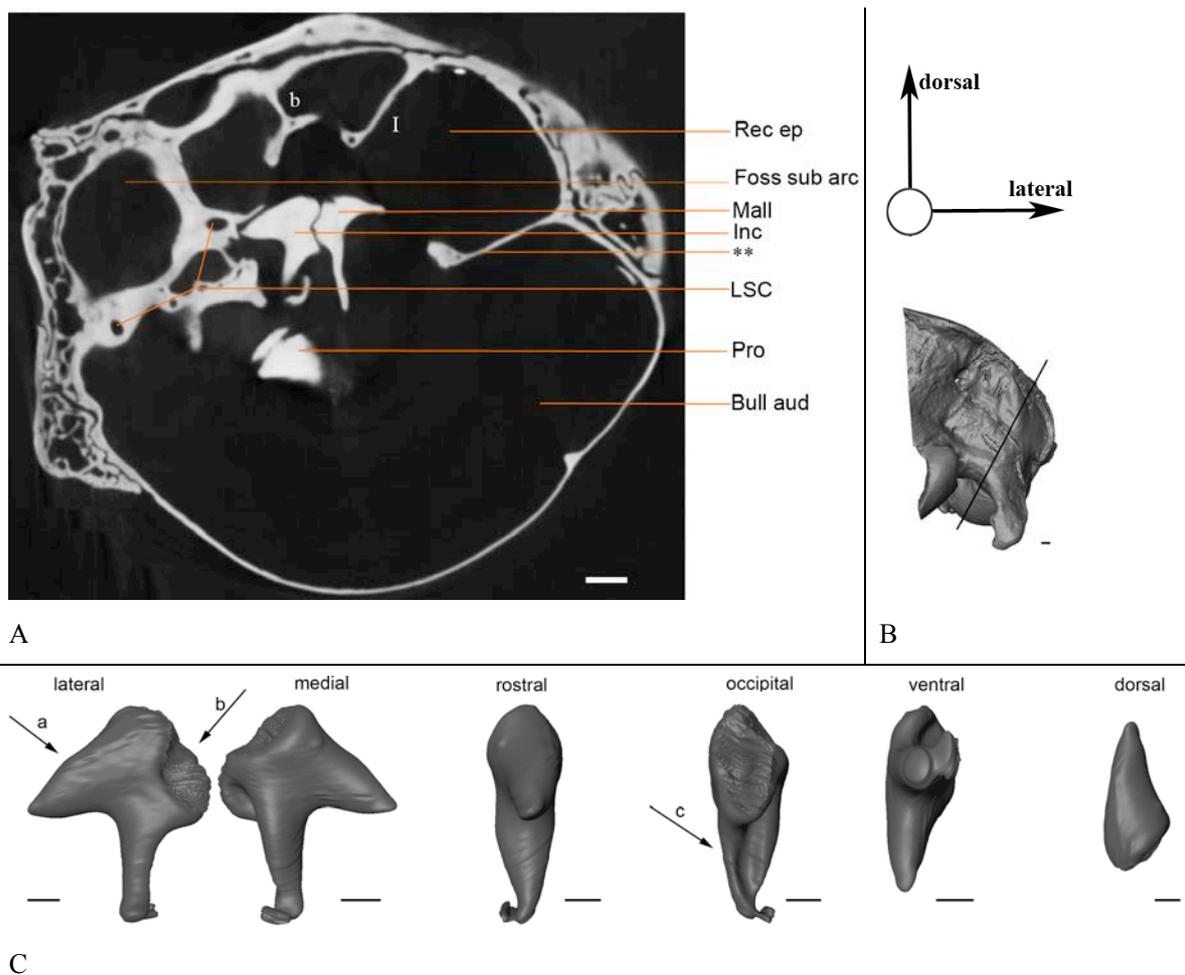


Abb. 51

Ratufa bicolor

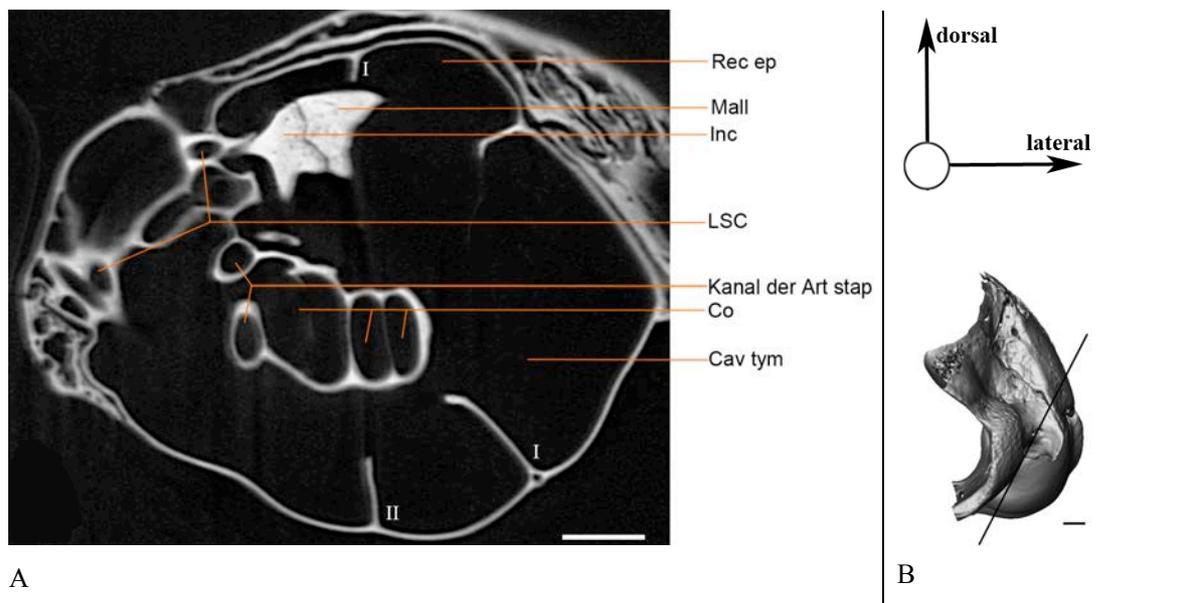
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt durch Promontorium). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

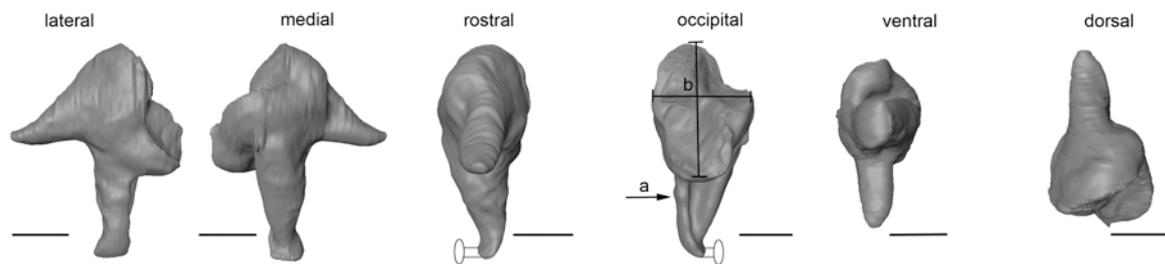
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

A. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis ist massiv. b: Gelenkfacetten IV ist von lateral sichtbar. c: Crus longum incudis ist bimarginat. Maßstab: 0.5 mm.

• Tamiini

Das Crus breve incudis ist bei allen untersuchten Taxa der Tamiini spitz und dorso-ventral abgeflacht (Appendix B30-31). Deutlich unterschiedlich zeigt sich die Ansatzstelle des Crus breve incudis zum Corpus incudis. Bei *Eutamias sibiricus* und *Neotamias townsendii* kann eine klare Abgrenzung zwischen diesen beiden Strukturen beobachtet werden, was bei *Eutamias* sp. nicht zu erkennen ist (Appendix B30). Alle untersuchten Taxa haben ein bimarginates Crus longum incudis ausgebildet. Bei *Eutamias* sp. zeigt dieses am lateralen Rand des Crus longum einen breiten Falz, wodurch der laterale Schenkel über dem medialen Schenkel liegt (Abb. 52 C a). Dies zeigt sich ebenso bei *Ratufa bicolor* sowie *Cynomys leucurus*, jedoch ist bei diesen Taxa diese Falz weniger deutlich ausgeprägt (Appendix B30-31). Desweiteren zeigt die Facies articularis bei den untersuchten Taxa unterschiedliche Ausprägungen. Am deutlichsten und größten ist diese bei *Eutamias* sp. (Abb. 52 C b), während sie bei den anderen Taxa kleiner ist. Der lateral gelegene Rand der Facies articularis zeigt bei der Gattung *Eutamias* eine trianguläre Form, wohingegen diese bei Marmotini (Appendix B30) konvex ist.





C

Abb. 52

A. *Eutamias townsendii*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt durch Cochlea). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. *Eutamias* sp. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). Os lenticulare wurde ergänzt. a: lateral gelegener Schenkel des Crus longum incudis liegt erhöht zu medial gelegenem Schenkel. b: Facies articularis des Incus ist bei *Eutamias* sp. größer als bei anderen Taxa der Tamiini. Maßstab: 0.5 mm.

• Marmotini

Bei den Marmotini zeigt der Incus die größte morphologische Vielfalt (Appendix B31-34). Sowohl das Crus breve incudis als auch das Crus longum incudis zeigen unterschiedliche Ausprägungen. *Cynomys ludovicianus*, *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogegens*, *Notocitellus annulatus* sowie *Urocitellus undulatus* zeigen ein spitz ausgeprägtes Crus breve incudis (Abb. 53 A a), wohingegen es bei *Callospermophilus lateralis*, *Spermophilus suslicus* und †*Palaeosciurus feignouxi* eine stumpfe Form aufweist (Abb. 53 D a). Desweiteren ist eine dorso-ventrale Abflachung des Crus breve incudis bei *Callospermophilus lateralis*, *Notocitellus annulatus* und *Spermophilus suslicus* nachzuweisen, was sich bei den anderen untersuchten Taxa der Marmotini nicht zeigt (Appendix B31-34). Bei †*Palaeosciurus feignouxi* zeigt das Crus breve incudis einen Verlauf nach medial (Abb. 53 D b). Deutlich zu unterscheiden ist die Kippung des Caput incudis, das bei *Spermophilus erythrogegens* nach medial geneigt ist, während es bei †*Palaeosciurus feignouxi* nach lateral gekippt ist (Abb. 53 D d). Das Caput incudis zeigt ebenfalls unterschiedliche Ausprägungen und ist bei *Callospermophilus lateralis* und *Notocitellus annulatus* am massivsten ausgeprägt. Desweiteren zeigen sich Unterschiede im Verlauf des Crus longum incudis. *Cynomys leucurus*, *Cynomys ludovicianus*, *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogegens* (Abb. 53 C) und *Urocitellus undulatus* zeigen ein Crus longum incudis mit einem geradlinigen Verlauf (Appendix B31-34), während *Callospermophilus lateralis*, *Notocitellus annulatus* und *Spermophilus suslicus* Ausbuchtungen nach medial erkennen lassen. Alle untersuchten Taxa der Marmotini, mit Ausnahme von *Urocitellus undulatus* sowie *Spermophilus suslicus* zeigen ein bimarginates Crus longum, das bei *Callospermophilus lateralis* und *Notocitellus annulatus* am breitesten erscheint und bei *Urocitellus undulatus* ventral spitz zuläuft. Der Abstand

Deskription Incus

zwischen dem lateral gelegenen Rand der Facies articularis zu der Basis des Crus breve incudis ist bei *Spermophilus citellus* sowie *Spermophilus suslicus* deutlich kleiner als bei den anderen untersuchten Taxa der Marmotini. Der Incus von †*Urocitellus undulatus* ist nicht erhalten.

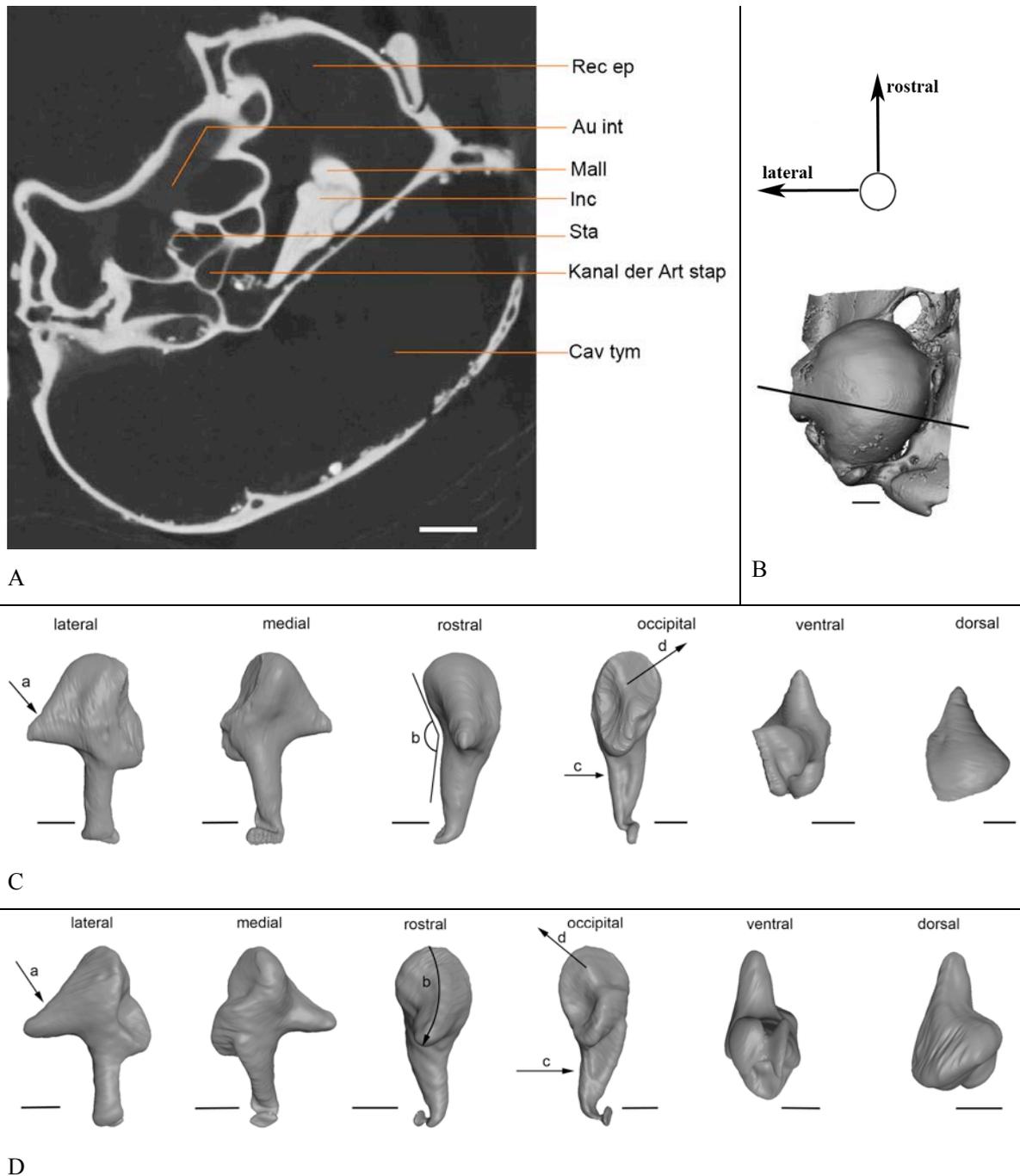


Abb. 53

A. *Urocitellus undulatus*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

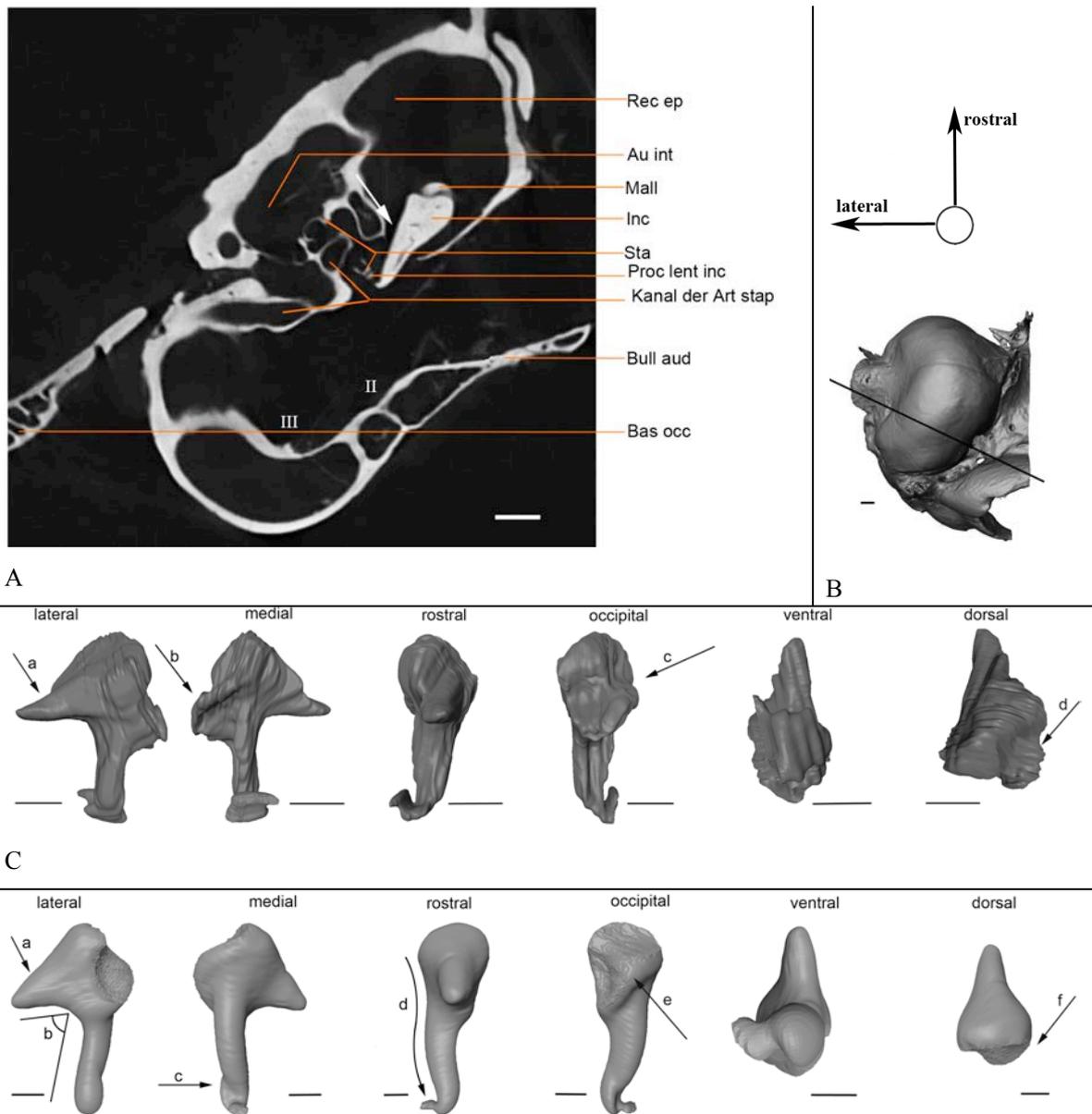
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. *Spermophilus erythrogenys*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis ist spitz. b: Corpus incudis neigt sich nach medial. c: Crus longum incudis ist bimarginat. Maßstab: 0.5 mm.

D. †*Palaeosciurus feignouxi*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis ist stumpf. b: Crus breve incudis zeigt Wölbung nach medial. c: Crus longum incudis ist bimarginat. c: Facies articularis ist nach lateral geneigt. Maßstab: 0.5 mm.

• Xerini

Der Incus von *Spermophilopsis leptodactylus* kann durch seine geschwungene Form deutlich von den Incus aller untersuchten Taxa der Sciuridae unterschieden werden (Abb. 54 B d, Appendix B34-36). Das Crus breve incudis ist bei *Euxerus erythropus*, *Atlantoxerus getulus* sowie *Spermophilopsis leptodactylus* kurz (Abb. 54 B a), wohingegen es bei *Xerus inauris* sowie †*Heteroxerus costatus* verlängert ist (Abb. 54 A a). *Atlantoxerus getulus* und *Euxerus erythropus* zeigen eine mediale Ausbuchtung des Crus longum incudis, wohingegen die anderen Taxa der Xerini einen geradlinigen Verlauf zeigen (Abb. 54 B a). Zwischen dem Crus breve incudis und Crus longum incudis ist ein rechter Winkel eingeschlossen, während bei *Spermophilopsis leptodactylus* ein spitzer Winkel ausgeprägt ist (Abb. 54 B b). Mit Ausnahme von *Euxerus erythropus* sowie *Spermophilus suslicus* zeigt das Crus longum eine bimarginate Form, die am deutlichsten bei *Atlantoxerus getulus* in Erscheinung tritt. Das Crus longum von *Atlantoxerus getulus* hat auf seinem lateral gelegenen Rand eine Leiste ausgebildet, die auch bei *Spermophilus suslicus*, *Cynomys leucurus* und schwach auch bei *Spermophilopsis leptodactylus* (Abb. 54 B c) zu erkennen ist (Appendix B34). Der dorsale Rand des Crus breve ist bei allen untersuchten Taxa der Xerini geradlinig, wohingegen dieses Merkmal bei den anderen untersuchten Tribus der Sciuridae heterogen verteilt ist und im Gegensatz zur Morphologie der Sciurini steht, deren dorsaler Rand konkav eingebuchtet ist (Abb. 54 A a). Die Facies articularis ist verschiedenartig gestaltet. Sie zeigt einen eingeklappten medio-ventral gelegenen Bereich bei *Xerus inauris*, *Euxerus erythropus* und *Spermophilopsis leptodactylus* (Abb. 54 B e), wohingegen sie bei *Atlantoxerus getulus* und †*Heteroxerus costatus* (Abb. 54 A c) eine ovale Form auf der caudalen Seite des Incus ausgebildet hat. Die Facies articularis bei *Spermophilopsis leptodactylus* verläuft über das Caput incudis von lateral nach medial (Abb. 54 B f), findet sich bei *Euxerus erythropus* sowie *Xerus inauris* weiter nach caudal gedreht und verläuft bei †*Heteroxerus costatus* über den caudalen Anteil des Caput incudis nach dorso-medial (Abb. 54 A c + d). Eine medial gelegene knöchernen Wulst um die Facies articularis findet sich bei *Atlantoxerus getulus* sowie †*Heteroxerus costatus* (Abb. 54 A b), während die anderen untersuchten Taxa diese nicht zeigen. Facette IV der Facies articularis ist mit Ausnahme von †*Heteroxerus costatus* sowie *Xerus inauris* nicht von lateral einzusehen. *Euxerus erythropus* zeigt lateral eine Grube, wie sie auch bei *Ratufa bicolor* ausgebildet ist, die sich von der Basis des Crus breve incudis zum Rand der Facies articularis erstreckt.



D

Abb. 54

A. *Xerus inauris*. μ CT-Aufnahme (mit Schnitt durch Artikulation zwischen Incus und Stapes). Medial gelegene Seite des Crus longum incudis zeigt einen geraden Verlauf (Pfeil). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 0.5 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. †*Heteroxerus costatus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis ist spitz. b: Medialer Rand der Facies articularis zeigt knöcherne Aufwölbung. c: Facies articularis ist groß. d: Facies articularis ist nach dorso-medial vergrößert. Maßstab: 0.5 mm.

D. *Spermophilopsis leptodactylus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve ist stumpf. Caput incudis verläuft geradlinig. b: Crus breve incudis und Crus longum incudis schließen spitzen Winkel ein. c: Übergang zwischen Processus lenticularis incudis und Os orbiculare zeigt Leiste. d: Crus longum incudis ist geschwungen. e: caudo-ventraler Rand der Facies articularis ist nach dorsal gekippt. f: Facies articularis ist nicht nach dorsal vergrößert. Maßstab: 0.5 mm.

- Sciurini

Das Crus breve incudis ist bei allen untersuchten Taxa der Sciurini weitgehend identisch, wobei es bei Nannosciurini und Tamiini weniger spitz ist (Appendix B36-37). Alle untersuchten Taxa zeigen ein bimarginates Crus longum incudis (Abb. 55 C c), dessen lateral gelegener Schenkel lediglich bei †*Sciurus* sp. eine Erhöhung zeigt. *Sciurus carolinensis* zeichnet sich durch ein schmales Crus longum incudis aus, das in dieser Form bei anderen Taxa der Sciurini nicht ausgebildet ist (Appendix B36-37). Die Facies articularis verläuft bei †*Sciurus* sp. sowie *Sciurus carolinensis* von der lateral gelegenen Seite des Caput incudis nach dorso-medial, wohingegen bei *Sciurus vulgaris* die Gelenkfläche nicht lateral des Caput incudis zu finden ist, sondern vollständig auf der caudal gelegenen Seite liegt (Abb. 55 C d). Diese Merkmalsausprägung der Facies articularis tritt ebenso bei †*Heteroxerus costatus* auf (Abb. 55 C c). Desweiteren zeigt der medial gelegene Rand der Facies articularis eine deutliche Aufwölbung bei †*Sciurus* sp. sowie *Sciurus vulgaris* (Abb. 55 C b), was bei †*Heteroxerus costatus* ebenfalls vorkommt (Abb. 55 C b). Der Abstand der Facies articularis ist medial zur Basis des Crus breve incudis bei *Sciurus carolinensis* kurz, wohingegen er bei den anderen untersuchten Taxa der Sciurini deutlich größer ist (Appendix B36-37).

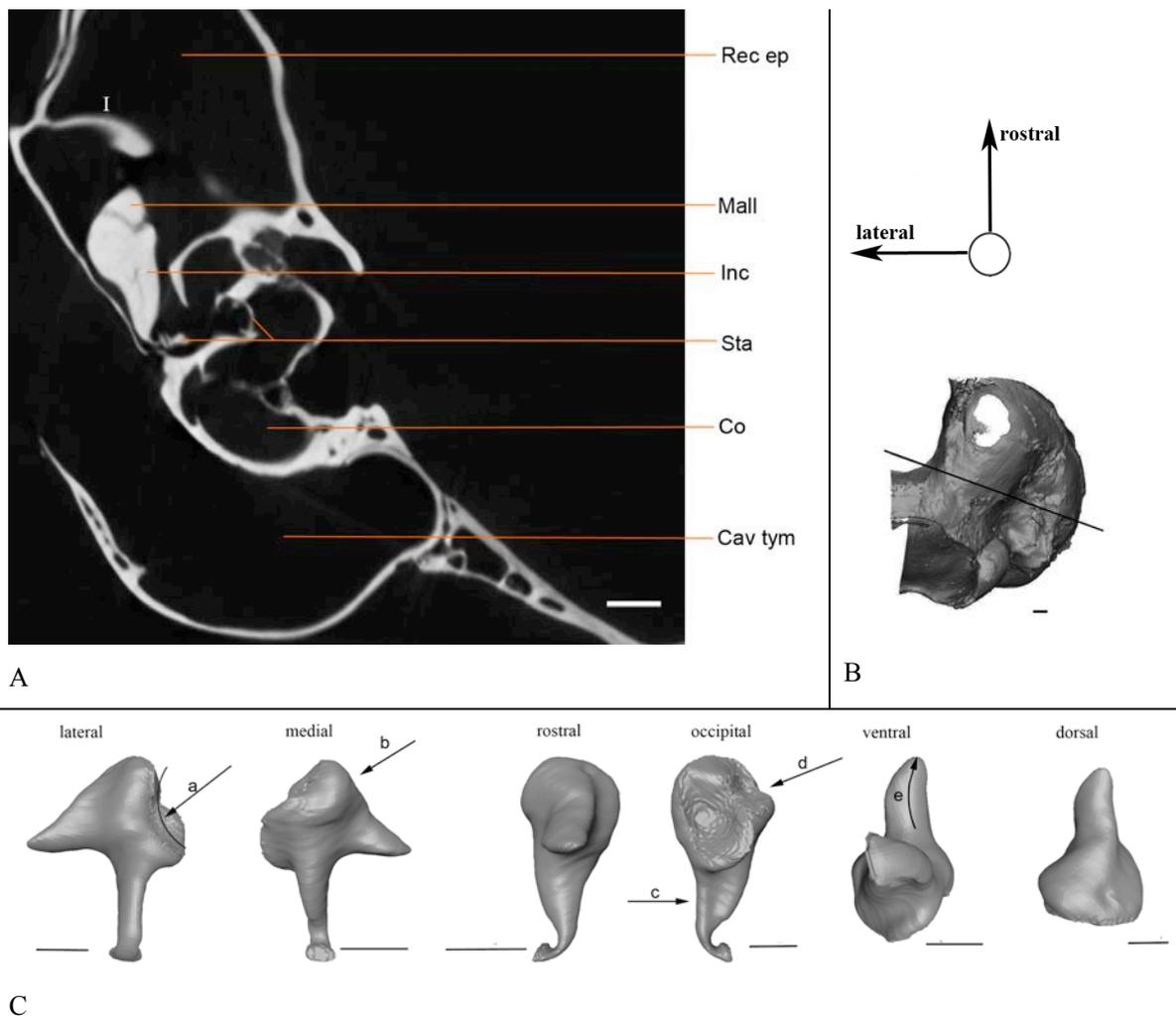


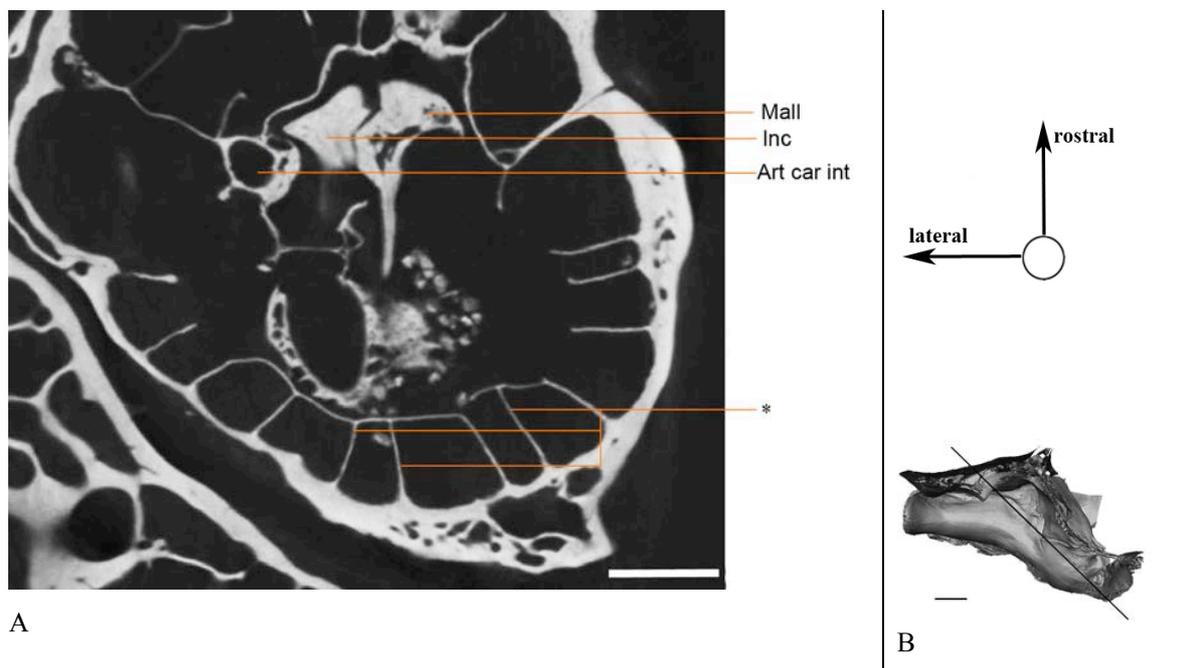
Abb. 55

Sciurus vulgaris

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Incus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.
 B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.
 C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: lateraler Rand der Facies articularis verläuft konvex. b: dorso-medial gelegener Rand der Facies articularis zeigt Erhöhung. c: Crus longum incudis ist bimarginat. d: Facies articularis ist groß. e: Crus breve incudis ist nach lateral gedreht. Maßstab: 0.5 mm.

4.3.3 Aplodontidae

Der Incus von *Aplodontia rufa* unterscheidet sich deutlich von dem der Sciuridae und Gliridae. Die Form des Corpus incudis ist in lateraler Ansicht triangular, indem das Crus breve einen steileren Anstieg zeigt und sich weit nach dorsal erstreckt (Abb. 56 C a), während bei den Schwesterfamilien ein flacher Verlauf zu beobachten ist. Das Crus breve incudis ist in seiner Länge kürzer als bei Gliridae und Sciuridae. Es bildet mit dem Crus longum einen stumpfen Winkel (Abb. 56 C b), was auch bei *Eliomys quercinus* und *Muscardinus avellanarius* zu erkennen ist. Die Facies articularis, insbesondere Facette IV, wird nach ventro-lateral ausgezogen (Abb. 56 C c), wodurch die Gelenkfläche kaum auf das Caput incudis verlagert ist.



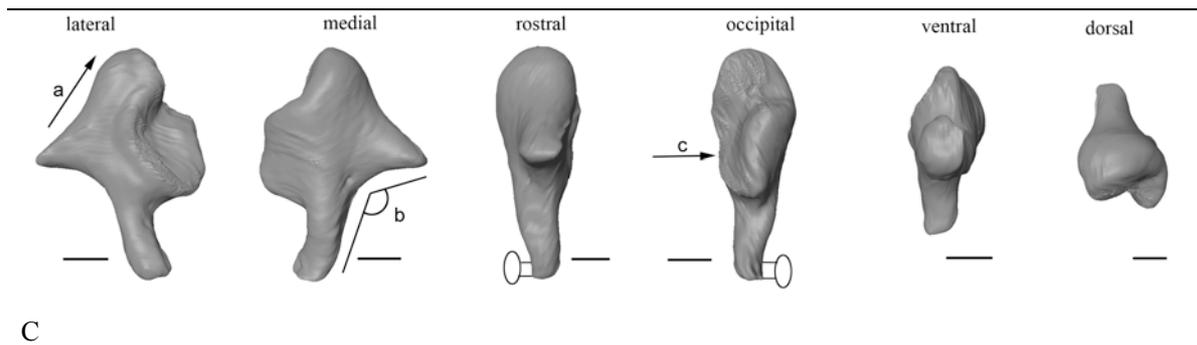


Abb. 56

Aplodontia rufa

A. μ CT-Aufnahme (Frontosagittalschnitt). Crus breve incudis und Crus longum incudis schließen stumpfen Winkel ein (Pfeil). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). Os lenticulare wurde ergänzt. a: Caput incudis ist konvex aufgewölbt. b: Winkel zwischen Crus breve incudis und Crus longum incudis ist stumpf. c: Facette IV der Facies articularis ist nach ventral ausgezogen. Maßstab: 0.5 mm.

4.3.4 Gliridae

Der Incus der Gliridae kann deutlich vom Incus der Sciuridae unterschieden werden (Appendix B37-38). Das Crus breve incudis der Gliridae ist sehr massiv, indem es kein spitzes Ende aufweist, wie es bei den Sciuridae zu finden ist (Abb. 54 A) sondern konvex nach dorsal aufgewölbt ist. Desweiteren ist der eingeschlossene Winkel zwischen dem Crus breve incudis und Crus longum incudis deutlich zu unterscheiden, indem er bei *Glis glis* wie bei den untersuchten Taxa der Sciuridae einen rechter Winkel bildet (Appendix B37-38), bei *Muscardinus avellanarius* und *Eliomys quercinus* ein stumpfer (Abb. 57 C b) und bei *Dryomys nitedula intermedius* und *Graphiurus parvus* ein spitzer Winkel ist (Appendix B40). Das Crus longum incudis ist bei *Dryomys nitedula intermedius* und *Eliomys quercinus* massiver als bei *Muscardinus avellanarius* und *Graphiurus parvus* und ist bei *Glis glis* am dünnsten (Appendix B37-38). Die Facies articularis ist bei allen untersuchten Taxa der Gliridae in ihrer Ausrichtung auf dem Caput incudis sehr ähnlich, indem sie von caudo-lateral nach dorso-medial verläuft (Abb. 57 C c).

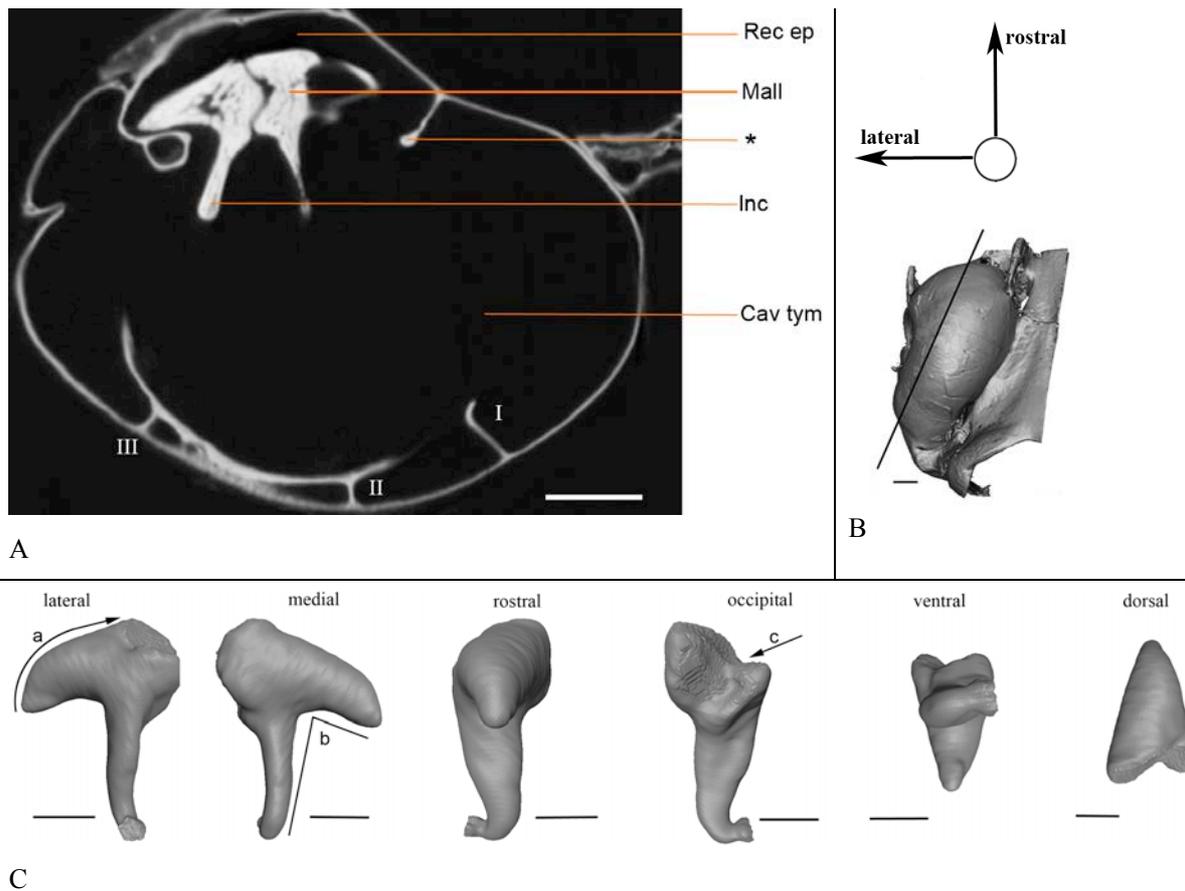


Abb. 57

A. *Dryomys nitedula intermedius*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus und Incus). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

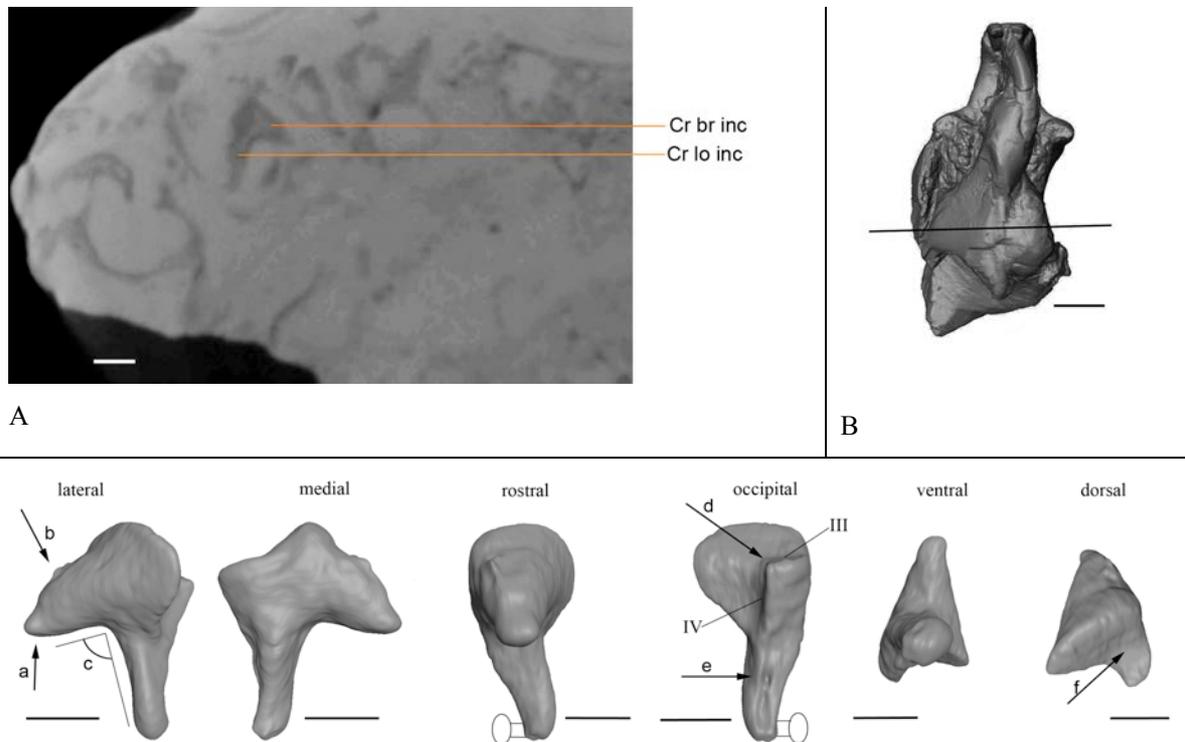
C. *Eliomys quercinus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Crus breve incudis ist konvex nach dorsal gewölbt und massiv ausgebildet. b: Winkel zwischen Crus breve incudis und Crus longum incudis ist stumpf. c: Facies articularis ist weit nach dorsal und cranial vergrößert. Maßstab: 0.5 mm.

4.3.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

➤ †Theridomyidae

Der Incus von †*Sciuroides fransi* und †*Adelomys* sp. sind nicht erhalten. Die Ossicula auditus von †*Sciuroides* sp. liegen disartikuliert innerhalb des Hirnschädels. Das Crus breve incudis ist bei †*Sciuroides* sp. sehr massiv und zeigt wie auch bei den Gliridae eine konvexe Aufwölbung nach dorsal (Abb. 58 C b). Trotz seiner massiven Gestalt ist eine Spitze ausgebildet (Abb. 58 C a), die in dieser Form bei den untersuchten Taxa der Gliridae nicht auftritt. Das Crus longum incudis ist nach caudal abgewinkelt, wodurch es mit dem Crus breve incudis einen stumpfen Winkel einschließt (Abb. 58 C c). Das Crus longum incudis zeigt eine bimarginate Form und ist nach lateral geneigt (Abb. 58 C e). Die Facies articularis ist breit und verläuft von ventro-lateral über das Caput incudis nach dorso-

medial (Abb. 58 C f). Die Facies articularis zeichnet sich durch eine trianguläre ventrale Einbuchtung aus (Abb. 58 C d), die bei keinem anderen Taxon der Sciuromorpha zu erkennen ist. Hierbei stehen die beiden Facetten III und IV fast im rechten Winkel zueinander.



C

Abb. 58

†*Sciurooides* sp

A. μ CT-Aufnahme (Transversalschnitt entlang des Incus). Petrosium ist nicht erhalten. Ossicula auditus liegen disartikuliert innerhalb des Hirnschädels. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf den Schädel. Maßstab: 5mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (sinistral). Os lenticulare wurde ergänzt. a: Crus longum incudis ist bimarginat. b: Facies articularis zeigt trianguläre Einfaltung. Maßstab: 1 mm.

➤ †Cylindrodontidae

Das Crus breve incudis und das Crus longum incudis der †Cylindrodontidae schließen zwischen sich einen Winkel von 90° ein (Abb. 59 C b). Der dorsale Rand des Crus breve incudis verläuft bei den untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae geradlinig und zeigt eine Aufwölbung nach dorsal (Abb. 59 C a), die deutlich prominenter ist als bei †*Ischyromys typus* (Abb. 60). Das Crus breve incudis ist leicht nach medial geneigt (Abb. 59 C c). Das Crus longum incudis zeigt keine bimarginate Form, jedoch zeichnet sich bei †*Cylindrodon fontis* ein lateraler Schenkel ab, weshalb von einer bimarginaten Ausprägung des Crus longum incudis bei diesem Taxon ausgegangen werden kann. Das

Crus longum incudis ist bei †*Ardynomys occidentalis* massiver ausgebildet als bei †*Cylindrodon fontis*. Die Facies articularis von †*Cylindrodon fontis* ist nach ventral ausgezogen (Abb. 59 A d) und ähnelt der Gelenkfläche bei *Aplodontia rufa* (Abb. 56 C c). Die Facies articularis ist bei †*Ardynomys occidentalis* nicht erhalten, weshalb keine Aussage über die Form der Facetten getroffen werden kann.

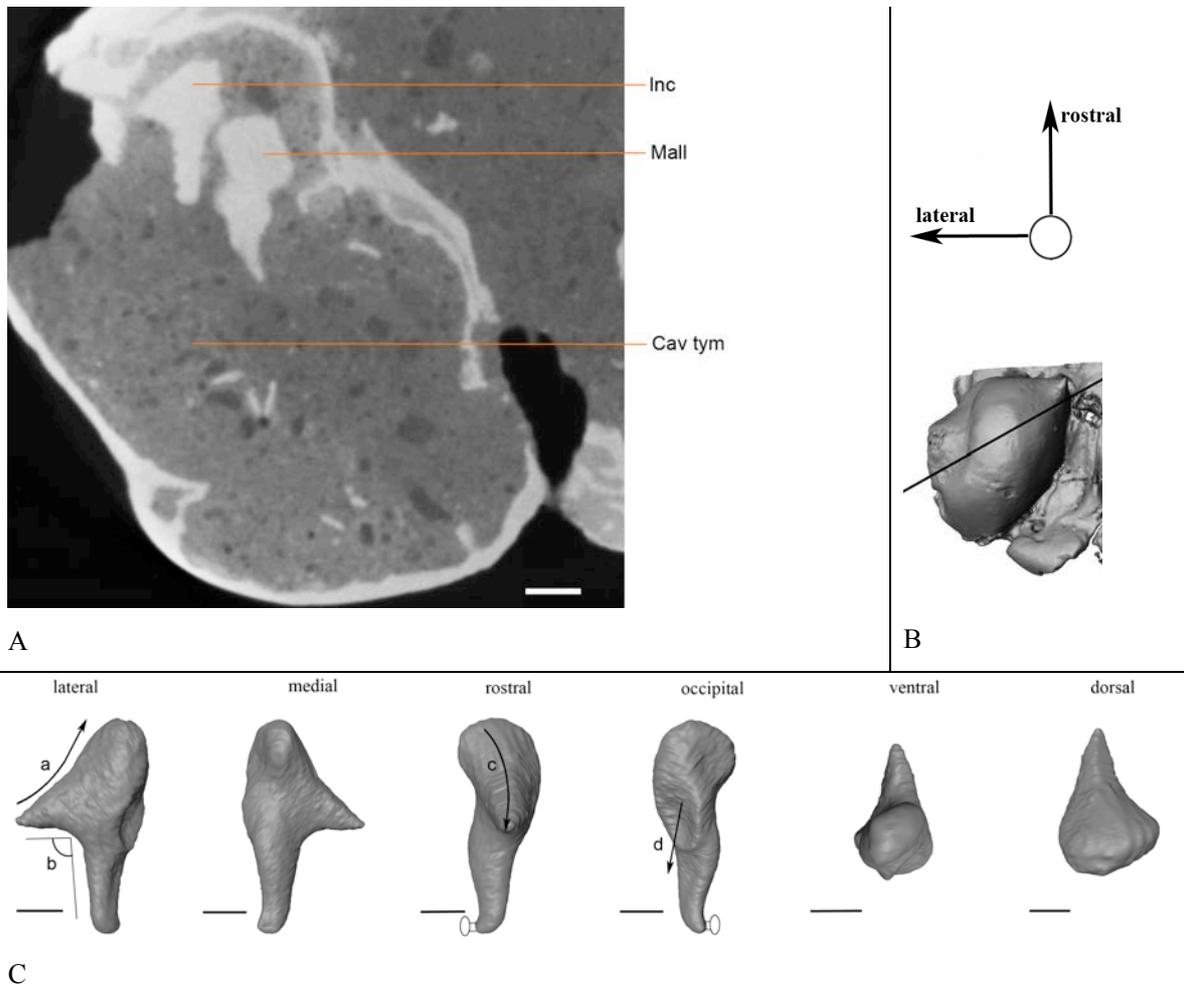


Abb. 59

A. †*Ardynomys occidentalis*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Malleus). Incus liegt disartikuliert in Hirnschädel. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. †*Cylindrodon fontis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). Os lenticulare wurde ergänzt. a: Corpus incudis ist nach dorsal aufgewölbt. b: Crus breve incudis neigt sich nach medial. c: Facette IV ist nach ventral ausgezogen. Maßstab: 0.5 mm.

➤ †Ischyromyidae

Der Steigungswinkel des Corpus incudis von †*Ischyromys typus* ist stark erhöht (Abb. 60 C a). Ein Crus longum incudis ist ausgebildet, zeigt jedoch keine bimarginate Form. Die Ausprägung der Facies

articularis entspricht der Anatomie von †*Sciurooides* sp, indem eine triangulare Einfaltung von ventral die Gestalt der Facies articularis beeinflusst und die Gelenkfacette IV weit nach ventral verlagert (Abb. 60 C b).

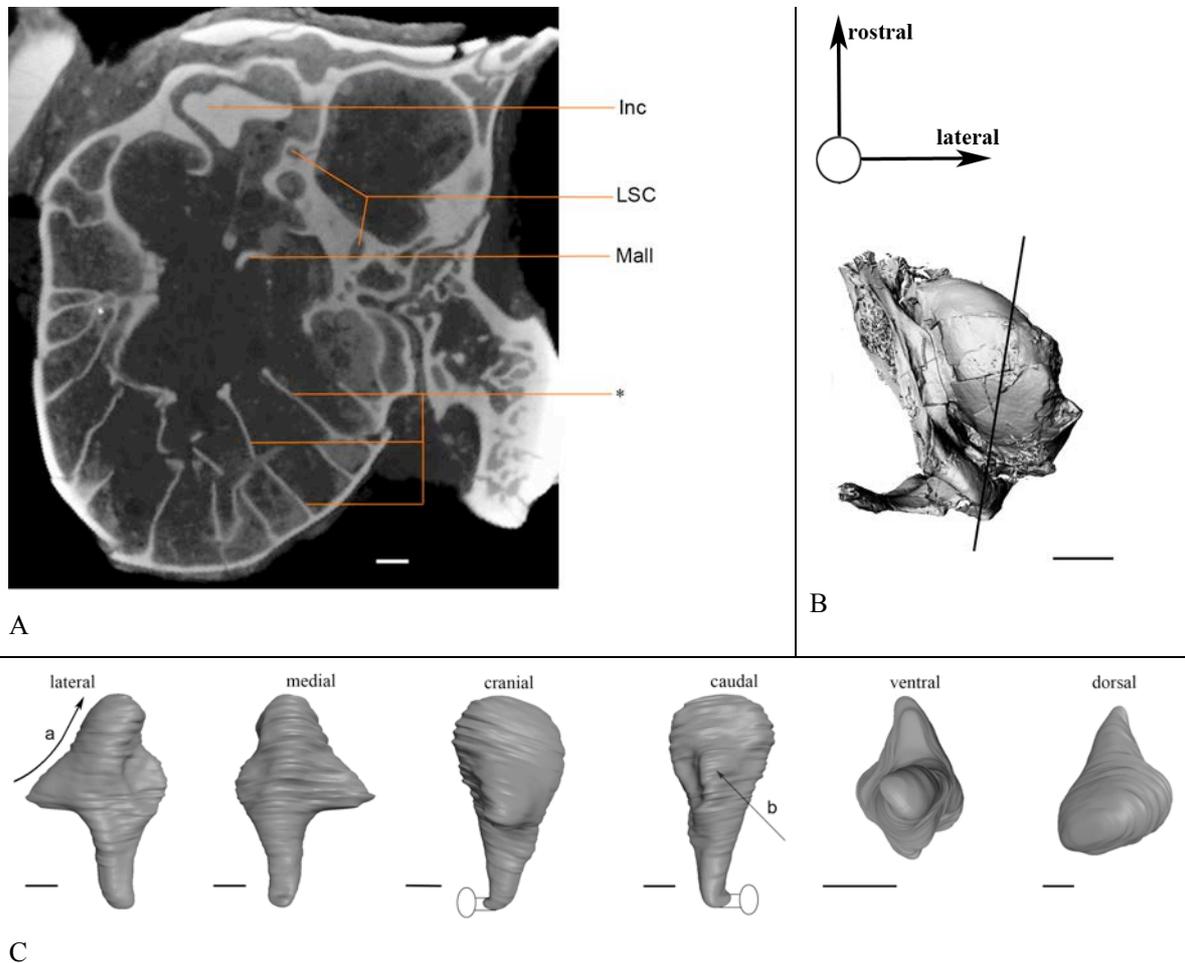


Abb. 60

†*Ischyromys typus*

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Incus). Incus liegt disartikuliert in Hirnschädel. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

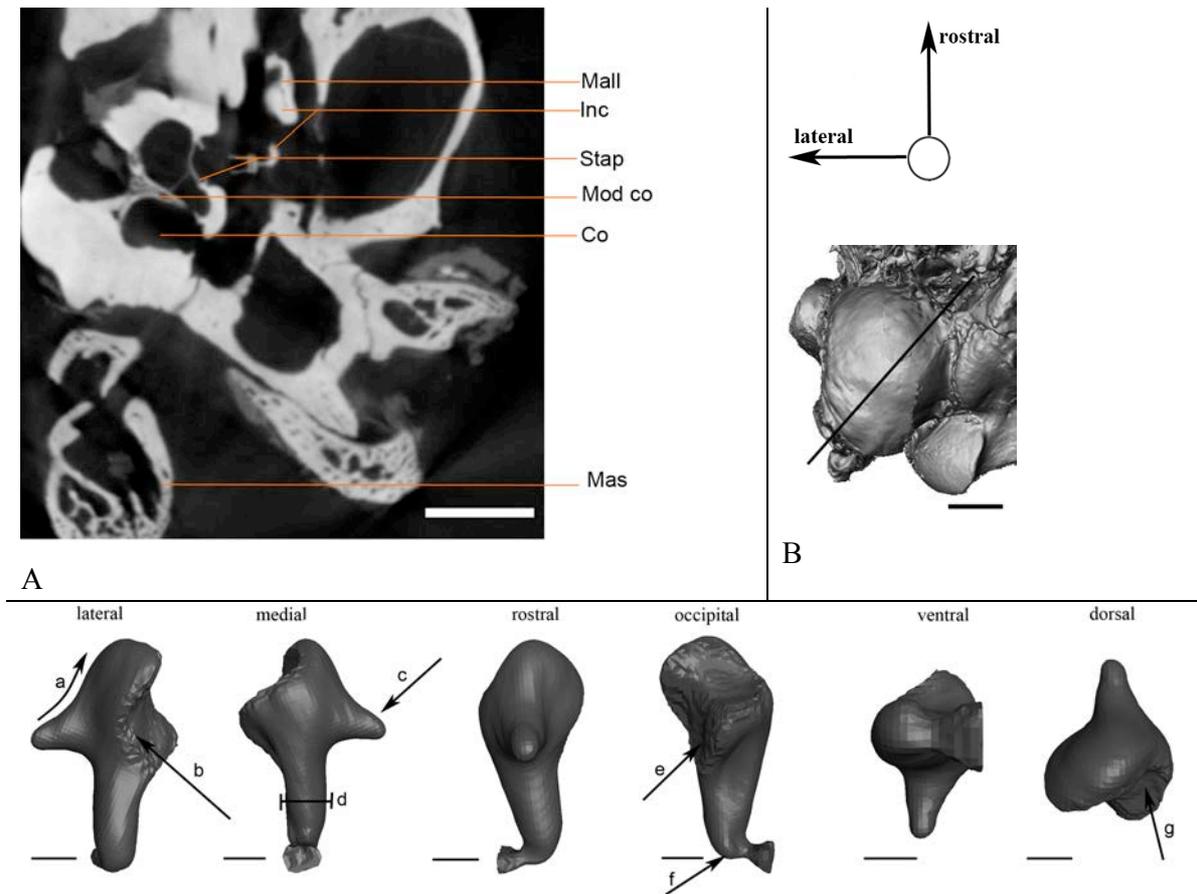
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 5 mm.

A. †*Ischyromys typus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). Os lenticulare wurde ergänzt. a: Caput incudis ist aufgewölbt. b: triangulare ventrale Einfaltung der Facies articularis. Maßstab: 0.5 mm.

4.3.6. Lagomorpha

Der Incus von *Oryctolagus cuniculus* ist ähnlich zu dem der Sciuromorpha. Das Crus breve incudis ist gedrungen und kurz, mit einem steilen Anstieg nach dorsal (Abb. 61 C a + c). In caudaler Ansicht ist

die Facies articularis oval, indem sie entsprechend der Sciuridae eine Verlängerung der Facette IV nach ventral zeigt (Abb. 61 C e). Das Crus longum incudis ist massiv und zeigt in caudaler Ansicht eine kleine Falz (Abb. 61 C f), wie er auch bei *Tamiini* zu erkennen ist. Desweiteren ist der ventrale Rand der Facies articularis in lateraler Ansicht konkav sowie in dorsaler Ansicht nach dorso-rostral vergrößert (Abb. 61 C g).



C

Abb. 61

Oryctolagus cuniculus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Incus liegt disartikuliert in Hirnschädel. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ventralansicht auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Incus (dextral). a: Corpus incudis ist nach dorsal aufgewölbt. b: Facies articularis zeigt konkaven Rand. c: Crus breve incudis ist kurz und gedrungen. d: Crus longum incudis ist massiv. e: Facette IV ist nach ventral ausgezogen. f: Falz in Übergang zwischen Crus longum incudis und Os lenticulare. g: Facies articularis nach dorso-rostral vergrößert. Maßstab: 0.5 mm.

4.4 Stapes

4.4.1 Deskription des Stapes

Der Stapes der Sciuromorpha ist gleichförmig gestaltet (Abb. 62, Appendix B42-58). Er wird aus zwei Schenkeln gebildet (= bicurrate), wobei zwischen einem Crus rostrale und einem Crus caudale unterschieden werden kann. Das Crus rostrale kann bei den Sciuridae eine konvexe Aufwölbung aufweisen, die bei den Gliridae nicht zu erkennen ist. Da der Stapes von *Aplodontia rufa* sehr kurz ist, kann hier keine Aussage über dieses Merkmal getroffen werden. Das Crus rostrale kann einen Processus muscularis stapedis ventral des Capitulum stapedis aufweisen. Das Foramen intracurale befindet sich zwischen den beiden Schenkeln des Stapes und schließt den knöchernen Kanal der Arteria stapediale ein. Dieser Kanal ist bei allen untersuchten Taxa der Sciuridae sowie *Graphiurus parvus* nachzuweisen, nicht jedoch bei *Glis glis*, *Muscardinus avellanarius*, *Aplodontia rufa*, †*Ischyromys typus*, †*Sciuroides* sp., †*Adelomys* sp. und †*Ardynomys occidentalis*. Bei *Eliomys quercinus*, *Dryomys nitedula intermedius* sowie der Hälfte der untersuchten Exemplare von *Sciurus vulgaris* ist die Arteria stapediale von einer offenen knöchernen Rinne umgeben. Nach lateral artikuliert der Stapes mit dem Incus, wobei die Gelenkung als Articulatio incudostapedialis zu bezeichnen ist. Hierbei grenzt der Processus lenticularis incudis an das Caput stapediale. Diese Gelenkfläche ist bei allen untersuchten Taxa der Sciuromorpha glatt. Nach medial greift der Stapes mit der Basis stapedis in das Foramen ovale ein und überträgt den von außen kommenden Schall an die Endolymphe der Auris interna. Die Basis stapedis kann aus medialer Ansicht nierenförmig gestaltet sein (= reniform) und eine konvexe Wölbung in das Foramen ovale zeigen.

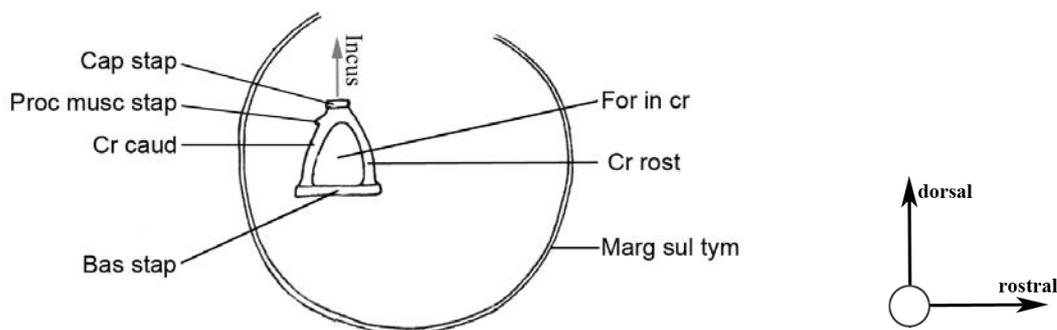


Abb. 62

Schematische Darstellung des Stapes in Kontakt mit dem Incus bei Sciuromorpha. Verändert und ergänzt nach FLEISCHER (1973) und NAV (2005). Ansicht von lateral (dextral). Abkürzungsliste siehe Appendix AV-II.

4.4.2 Sciuridae

➤ Pteromyinae

Mit Ausnahme von *Glaucomys volans* und *Pteromys volans* zeigen alle untersuchten Taxa der Pteromyinae gleichförmig gestaltete Crura (Appendix B42-43). Diese sind bei *Iomys horsfieldii thompsoni* deutlich dünner als bei den anderen untersuchten Taxa der Pteromyinae. Bei *Glaucomys volans* zeigen diese in ventraler und dorsaler Ansicht unterschiedliche Dicken (Abb. 63 C d). Bei *Petaurista petaurista*, *Hylopetes sagitta* und *Pteromys volans* zeigt das Crus rostrale eine konvexe Wölbung, die nicht bei den anderen Taxa zu erkennen ist. Keines der Taxa hat einen Processus muscularis stapedis ausgeprägt. Der knöcherne Kanal der Arteria stapediales verläuft durch das Foramen intracurale des Stapes (Abb. 63 A). Eine Wölbung der Basis stapedis ist bei *Glaucomys volans* (Abb. 63 C) und *Pteromys volans* (Appendix B43) zu erkennen. Diese ist bei *Petaurista petaurista*, *Hylopetes sagitta* und *Pteromys volans* nierenförmig, während sie bei *Iomys horsfieldii thompsoni* und *Glaucomys volans* oval ist (Appendix B42).

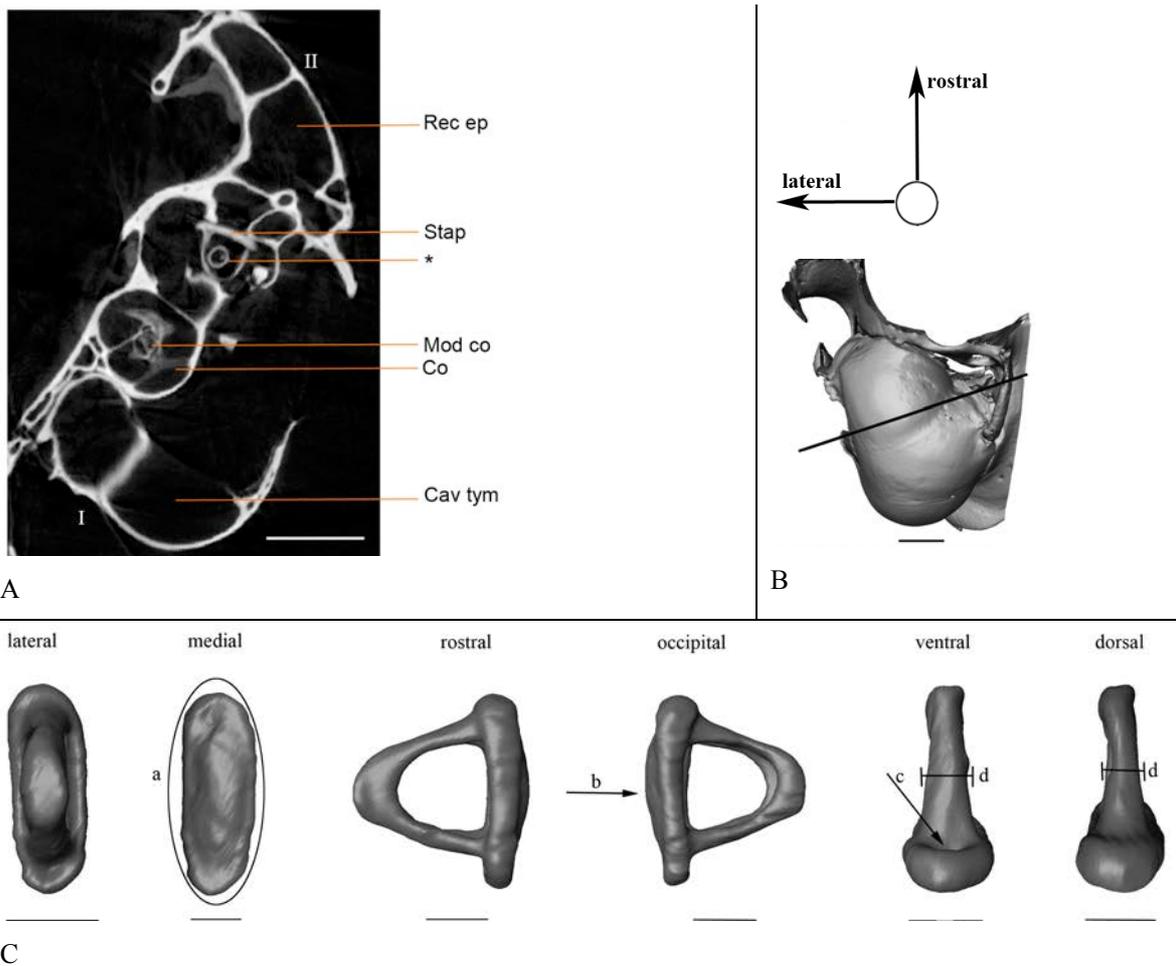


Abb. 63

Glaucomys volans

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherner Kanal der Arteria stapediale. Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

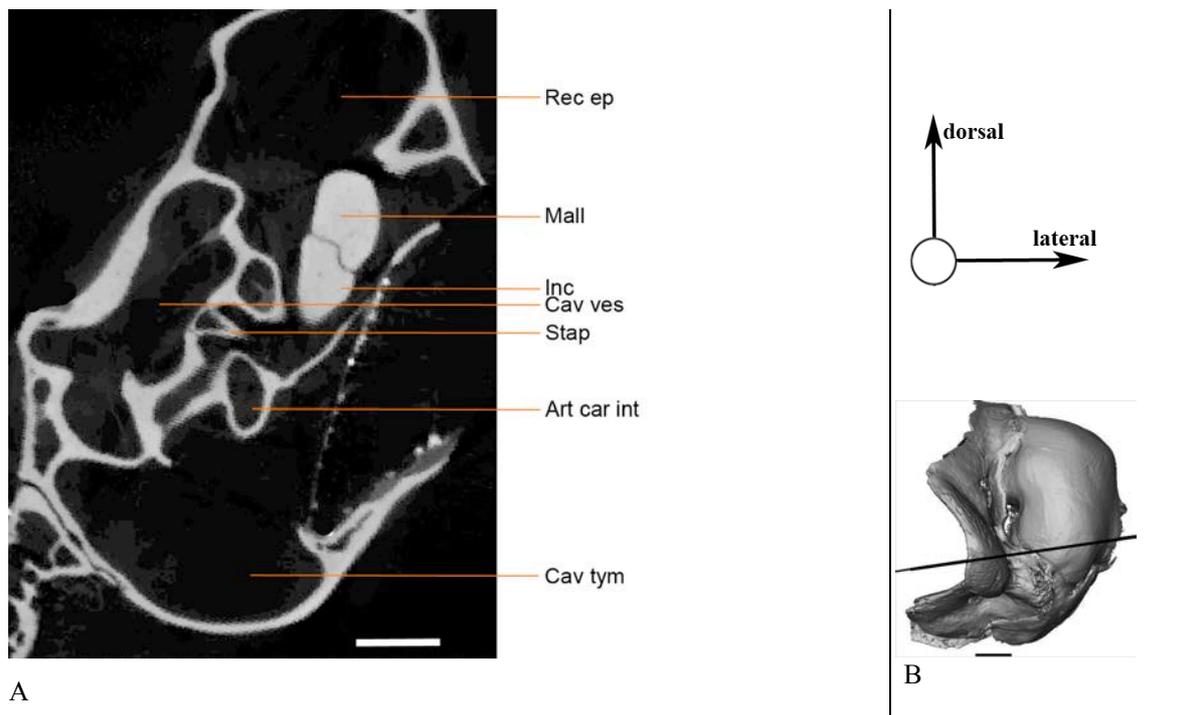
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

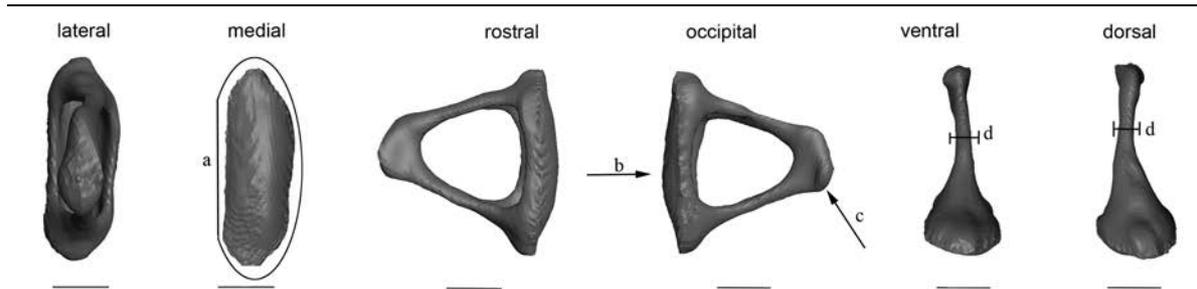
C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis ist konvex ausgewölbt. c: Grube an der Basis des Crus rostrale. d: Crus rostrale und Crus caudale zeigen unterschiedliche Dicken. Maßstab: 0.5 mm.

➤ Sciurinae

• Tamiasciurini

Das Crus rostrale und Crus caudale sind bei *Tamiasciurus hudsonicus* in ihrer Form gleichförmig, wobei die Schenkel dünn sind (Abb. 64 C d). Ein Processus muscularis stapedis ist zu erkennen (Abb. 64 C b). Die Basis stapedis zeigt eine leichte Wölbung nach medial (Abb. 64 C b) und ist in ihrer Gestalt oval (Abb. 64 C a). Zwischen den Schenkeln des Stapes ist der knöcherne Kanal der Arteria stapediale ausgebildet.





C

Abb. 64

Tamiasciurus hudsonicus

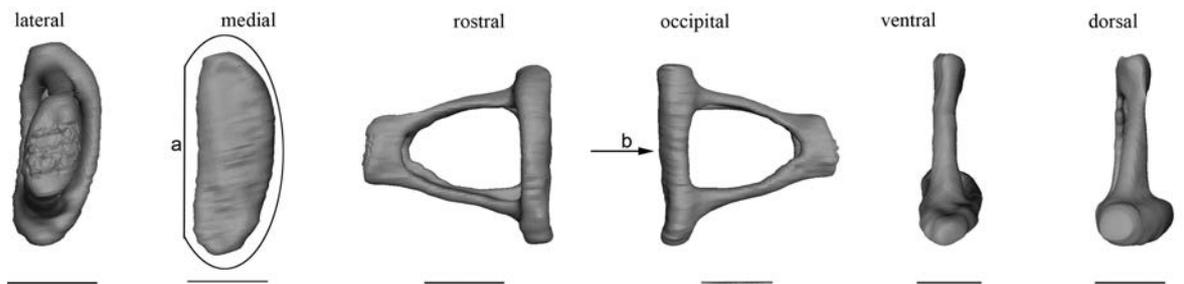
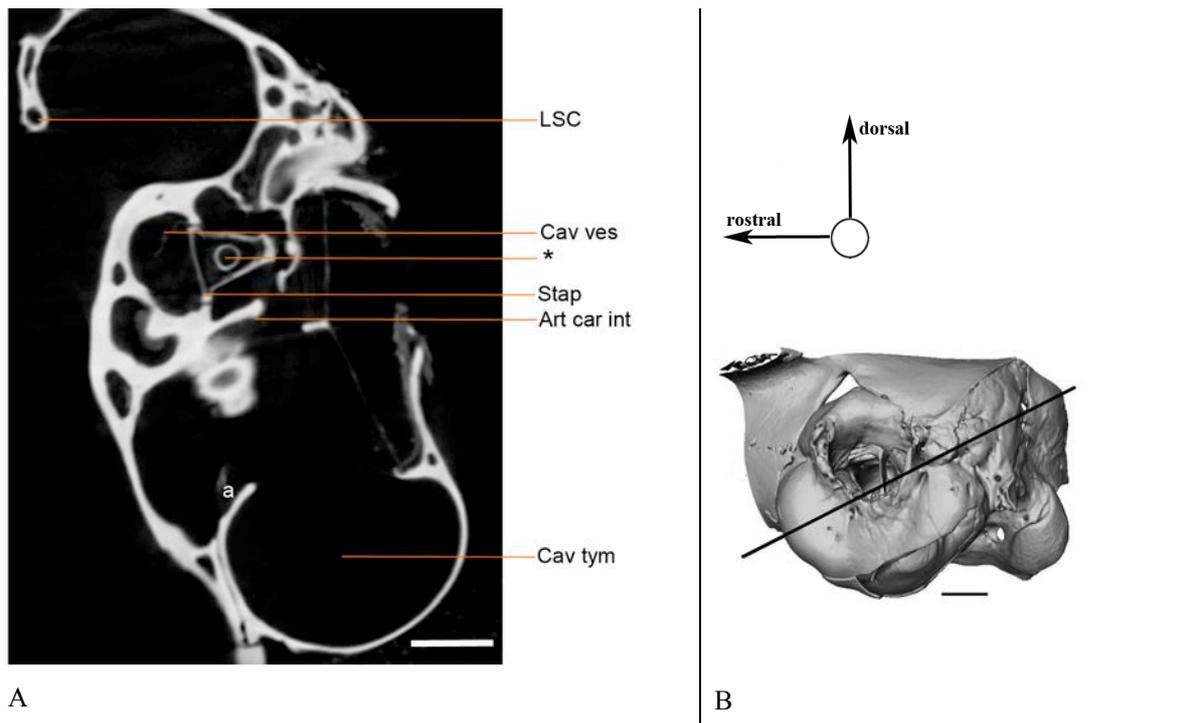
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des rechten Stapes. a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis ist konvex gewölbt. c: Processus muscularis stapedis ist ausgebildet. d: Crus rostrale und Crus caudale sind dünn. Maßstab: 0.5 mm.

• Funambulini

Der Stapes der Funambulini zeigt gleichförmige dünne Crura (Appendix B44). Das Crus rostrale von *Funisciurus anerythrus* zeigt eine konvexe Wölbung (Appendix B44), die bei den anderen untersuchten Taxa der Funambulini nicht zu erkennen ist (Abb. 65 C). Ein Processus muscularis stapedis ist nicht ausgebildet. Eine Ausbeulung der Basis stapedis zeigt sich bei *Funisciurus anerythrus*, nicht jedoch bei *Prasadsociurus pennanti* und *Paraxerus cepapi* (Abb. 65 C b). Die Basis stapedis ist bei *Paraxerus cepapi* reniform (Abb. 65 C a), während sie bei den anderen Taxa oval ist (Appendix B44). Der knöcherne Kanal der Arteria stapedialis verläuft bei allen untersuchten Taxa der Funambulini zwischen den Crura des Stapes (Abb. 65 A).



C

Abb. 65

Paraxerus cepapi

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des rechten Stapes. a: Basis stapedis ist reniform. b: Basis stapedis ist nicht gewölbt. Maßstab: 0.5 mm.

• Protoxerini

Die Crura des Stapes sind bei beiden Taxa der Protoxerini gleichförmig (Abb. 66 C d) und massiv (Appendix B45). Das Foramen intracurale ist in caudaler Ansicht bei *Heliosciurus rufobrachium* kleiner als bei *Protoxerus stangeri*. *Heliosciurus rufobrachium* besitzt einen Processus muscularis stapedis, der sich bei *Protoxerus stangeri* nicht nachweisen lässt. Die Basis stapedis zeigt bei *Protoxerus stangeri* eine konvexe Wölbung (Abb. 66 C b), nicht jedoch bei *Heliosciurus*

rufobranchium. Ein knöcherner Kanal der Arteria stapediale kann zwischen den Crura des Stapes nachgewiesen werden (Abb. 66 A).

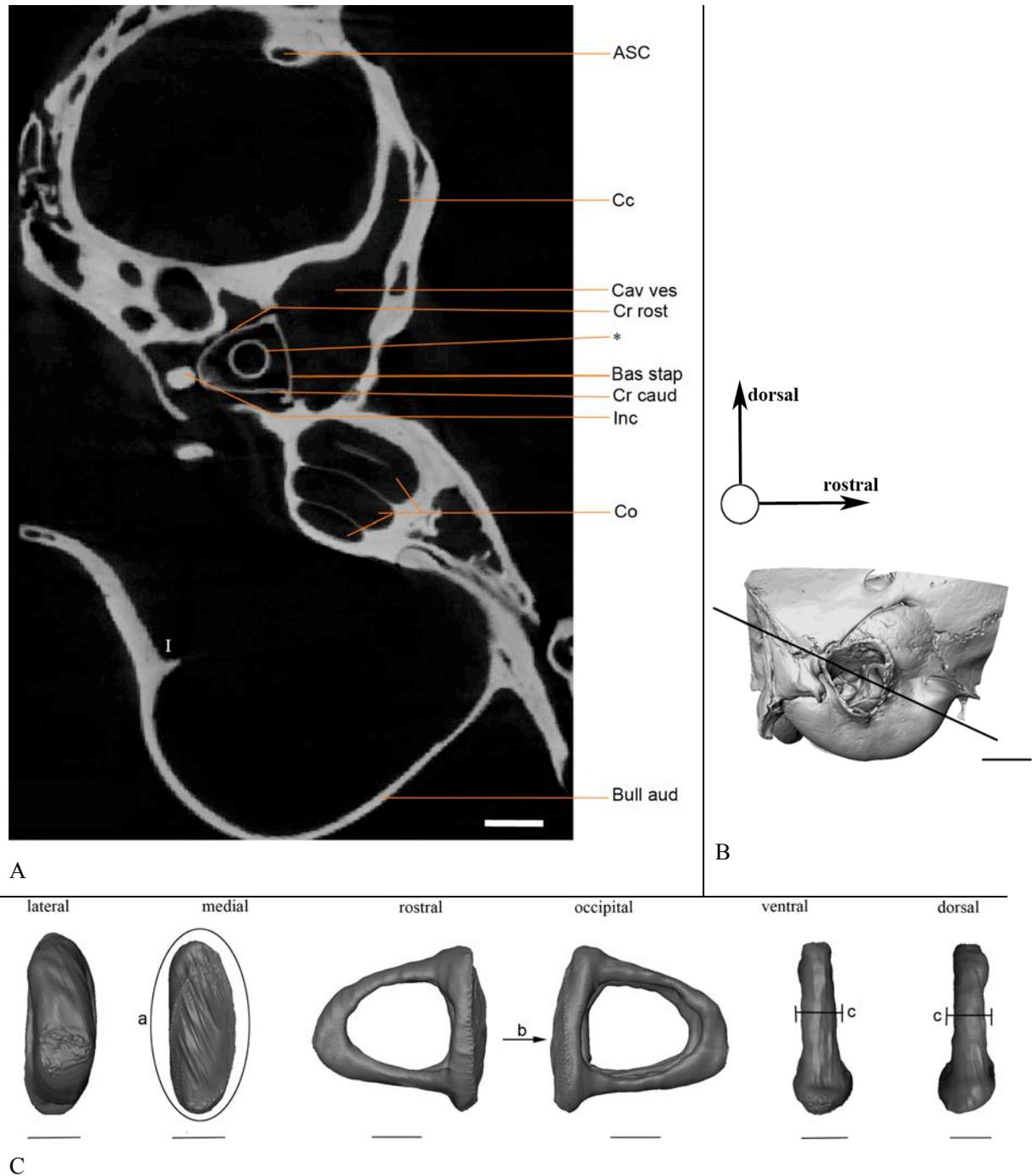


Abb. 66

Protoxerus stangeri

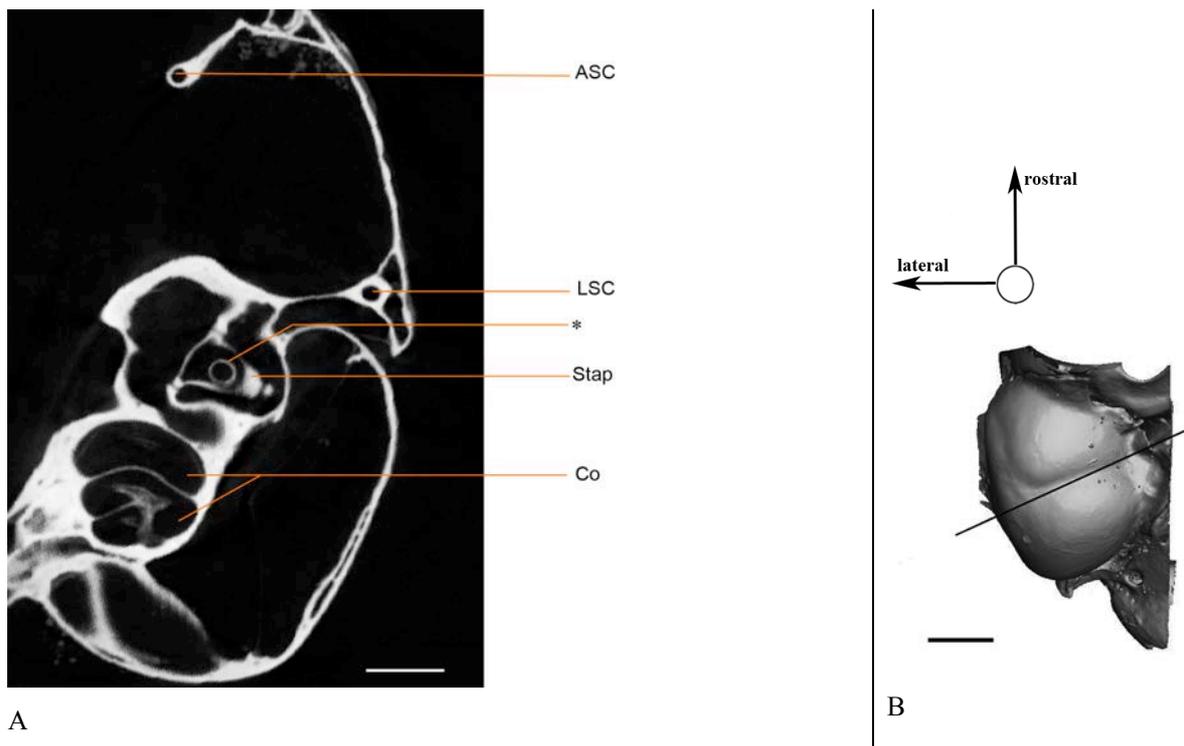
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis zeigt ovale Form. b: Basis stapedis ist konvex gewölbt. c: Grube an Basis des Crus rostrale. d: Crus rostrale und Crus caudale sind gleichförmig. Maßstab: 0.5mm.

- Nannosciurini

Mit Ausnahme von *Tamiops mccllellandii* (Abb. 67 C e) sind die Crura des Stapes der untersuchten Taxa der Nannosciurini gleichförmig (Appendix Bildtafeln B45-46). Ein Processus muscularis stapedis ist, mit Ausnahme von *Nannosciurus melanotis* und *Dremomys pernyi calidior*, prominent (Abb. 67 C d). Die Basis stapedis wölbt sich bei *Callosciurus finlaysonii* und *Dremomys pernyi calidior* nach medial, nicht jedoch bei den anderen untersuchten Taxa der Nannosciurini. Die Basis stapedis ist bei *Tamiops mccllellandii* nach dorsal verlängert (Abb. 67 C b), jedoch nicht bei den anderen Taxa der Nannosciurini. Die Basis stapedis ist bei *Nannosciurus melanotis* reniform (Abb. 67 C a), nicht jedoch bei den anderen Taxa. Zwischen den Crura des Stapes kann ein knöcherner Kanal der Arteria stapedialis nachgewiesen werden (Abb. 67 A).



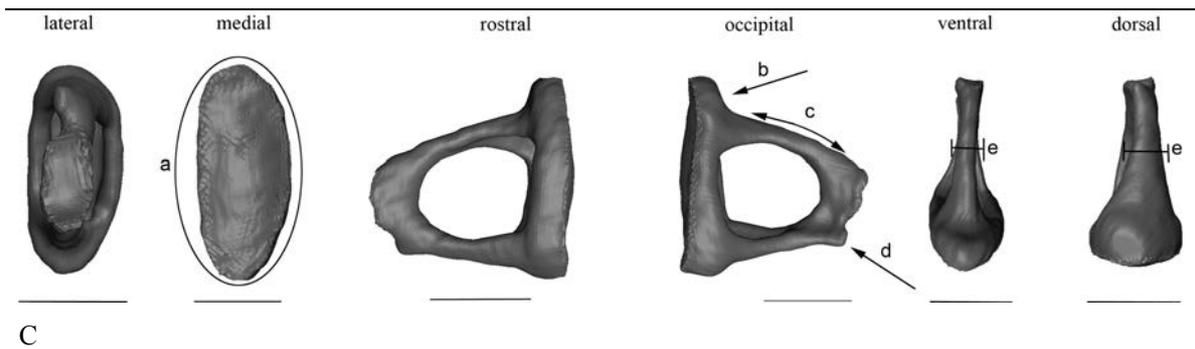


Abb. 67

Tamiops mccllellandii

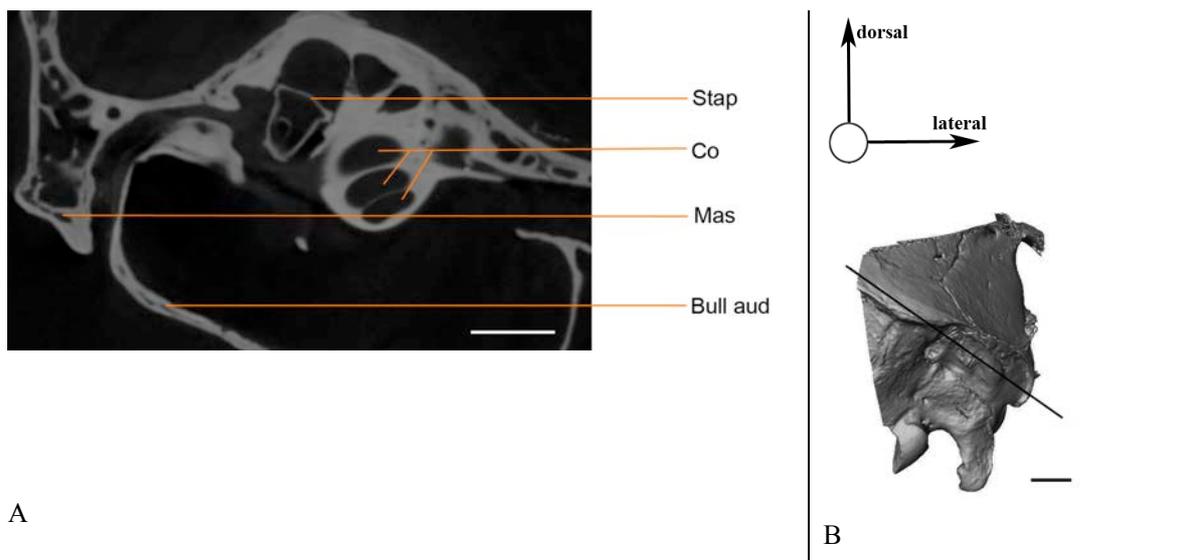
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis nach dorsal vergrößert. c: Crus caudale ist konvex. d: Processus muscularis stapedis vorhanden. e: Crura sind unterschiedlich ausgebildet. Maßstab: 0.5 mm.

• Ratufini

Der Stapes von *Ratufa bicolor* ist gleichförmig, wobei das Crus rostrale eine leichte konvexe Wölbung aufweist (Abb. 68). Das Crus rostrale ist kräftiger gestaltet als das Crus caudale. Ein Processus muscularis stapedis ist nicht zu erkennen (Abb. 68). Die Basis stapedis wölbt sich nach medial (Abb. 68 C b). Ein Kanal der Arteria stapediale kann zwischen den Crura des Stapes nachgewiesen werden (Abb. 68 A: angeschnitten).



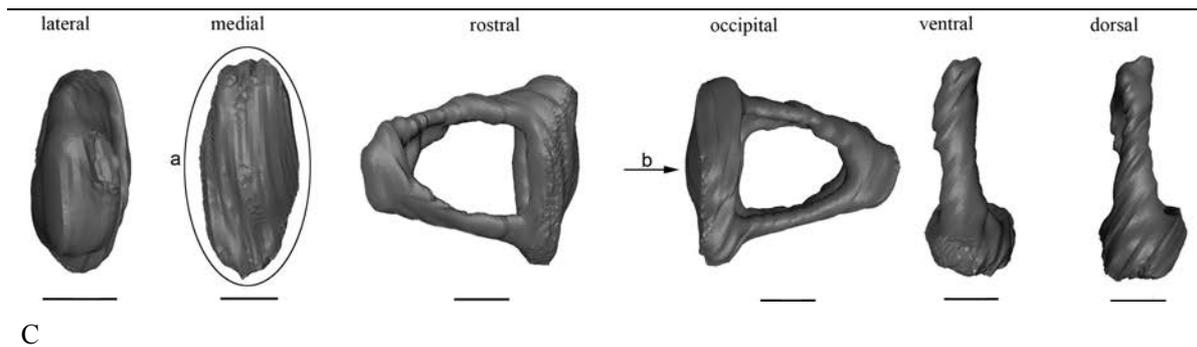


Abb. 68

Ratus bicolor

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des rechten Malleus. a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis ist konvex gewölbt. Maßstab: 0.5mm.

- Tamiini

Der Stapes von *Neotamias townsendii* ist nicht erhalten. Die Schenkel des Stapes der untersuchten Taxa der Tamiini sind in ihrer Gestalt gleichförmig und dünn (Appendix B47-48). Sie zeigen jedoch unterschiedliche Längen, indem das Crus caudale kürzer ist als das Crus rostrale (Abb. 69 C b). Das Crus rostrale zeigt bei *Eutamias sibiricus* eine Neigung nach rostral, nicht jedoch bei den anderen untersuchten Taxa der Tamiini. Ein Processus muscularis stapedis lässt sich bei allen Taxa der Tamiini nachweisen (Abb. 69 C c). Eine Wölbung der Basis stapedis zeigt sich bei *Eutamias* sp., jedoch nicht bei den anderen untersuchten Taxa der Tamiini. Die Basis stapedis zeigt bei *Eutamias sibiricus* eine ovale Form (Abb. 69 C a). Ein knöcherner Kanal der Arteria stapediale kann zwischen den Crura des Stapes nachgewiesen werden.

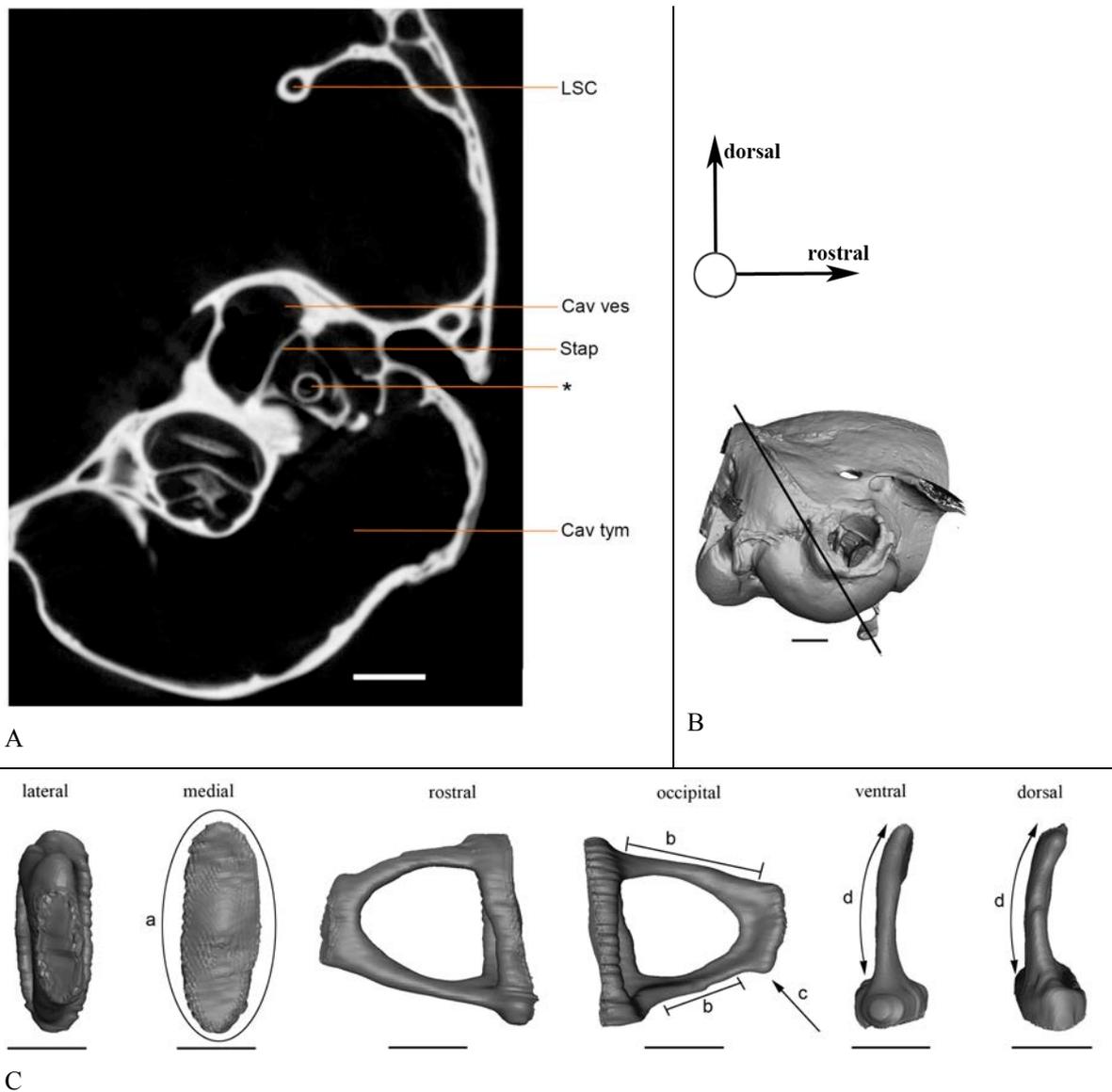


Abb. 69

Eutamias sibiricus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist oval. b: Crura zeigen unterschiedliche Längen. c: Processus muscularis stapedis ist ausgebildet. d: Crura zeigen Neigung nach occipital. Maßstab: 0.5mm.

- Marmotini

Mit Ausnahme von *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogenys* und den beiden Arten der Gattung *Cynomys*, zeigen alle untersuchten Arten der Marmotini gleichförmig gestaltete Crura des Stapes (Appendix B48-51). Mit Ausnahme von †*Palaeosciurus feignouxi* und *Notocitellus annulatus*

sind die Crura der Marmotini dünn. Das Crus rostrale zeigt eine konvexe Wölbung, nicht jedoch bei *Spermophilus erythrognys*, †*Urocitellus undulatus* und †*Palaeosciurus feignouxi*. Bei *Cynomys leucurus*, *Spermophilus erythrognys*, *Notocitellus annulatus*, den beiden Taxa der Gattung *Urocitellus* sowie *Spermophilus suslicus* ist ein Processus muscularis stapedis ausgebildet. Eine Ausbeulung der Basis stapedis zeigt sich bei *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrognys*, *Callospermophilus lateralis* und †*Palaeosciurus feignouxi* (Abb. 70). Eine reniform gestaltete Basis stapedis findet sich bei *Cynomys ludovicianus*, *Callospermophilus lateralis*, *Notocitellus annulatus*, *Spermophilus suslicus* sowie bei den beiden Taxa der Gattung *Urocitellus*, wohingegen die anderen untersuchten Arten der Marmotini eine ovale Basis stapedis zeigen. Ein Kanal der Arteria stapediales zwischen den Crura des Stapes kann bei allen untersuchten Taxa der Marmotini nachgewiesen werden.

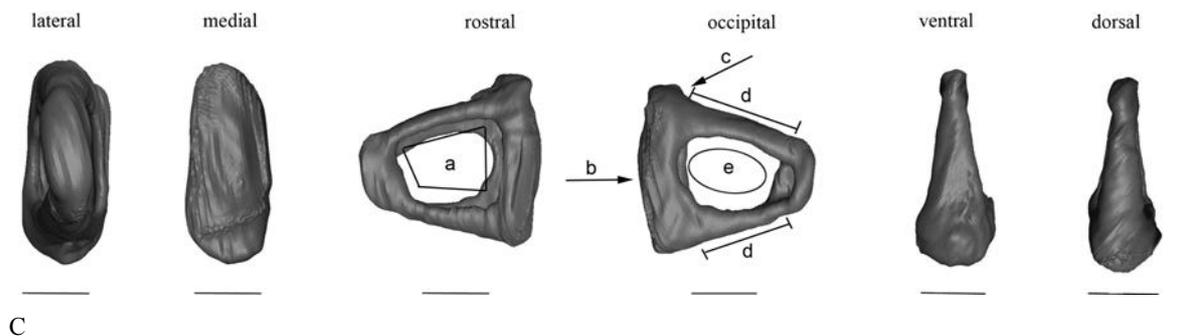
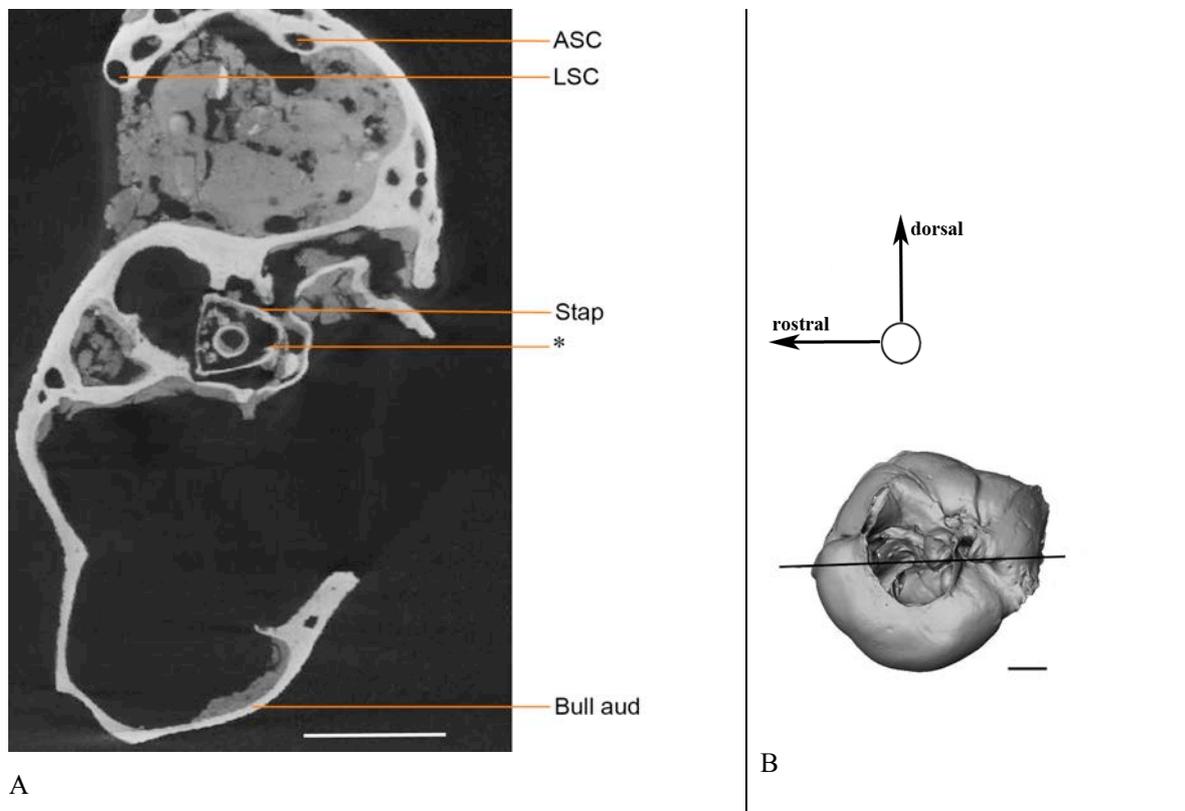


Abb. 70

†*Palaeosciurus feignouxi*

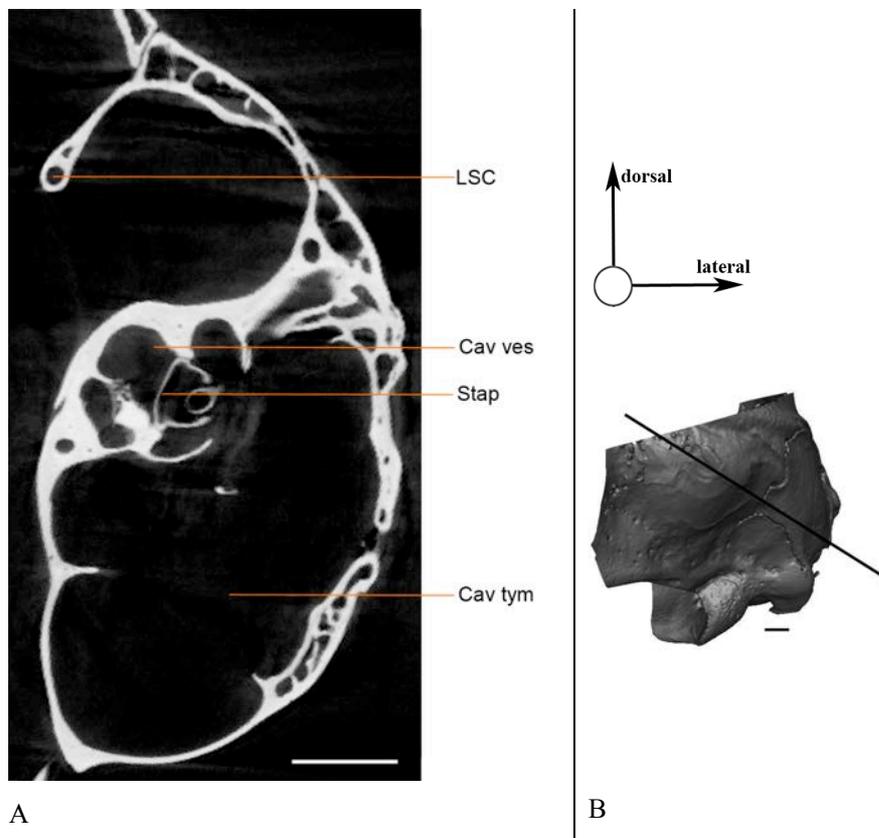
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

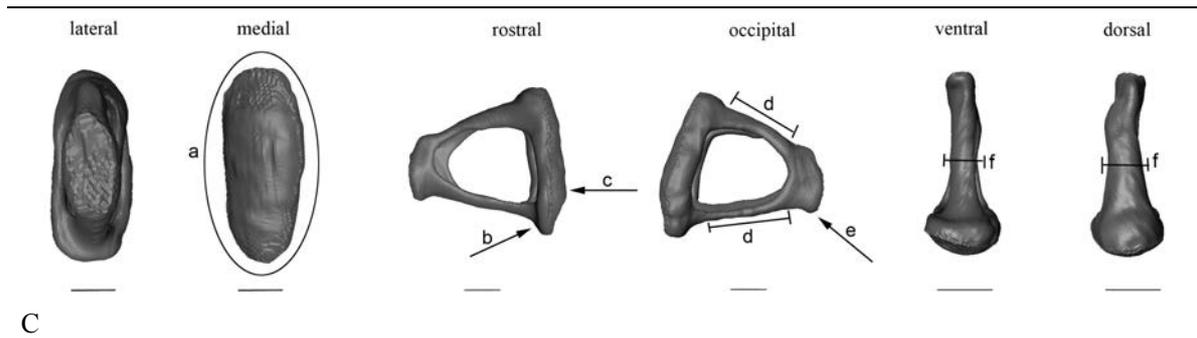
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (C). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a + e: Foramen intracurale ist unterschiedlich geformt. b: Basis stapedis ist konvex gewölbt. c: Basis stapedis nach dorsal verlängert. d: Crura zeigen unterschiedliche Längen. Maßstab: 0.5mm.

• Xerini

Der Stapes von †*Heteroxerus costatus* ist erhalten, jedoch können aufgrund des Erhaltungszustandes keine Aussagen über die Ausprägung der Crura, des Processus stapedis sowie der Basis stapedis getroffen werden. Bei *Spermophilopsis leptodactylus*, *Euxerus erythropus* und *Geosciurus inauris* sind die *Crura* des Stapes gleichförmig gestaltet (Appendix B51-53), nicht jedoch bei *Atlantoxerus getulus* (Abb. 71 A f) und †*Heteroxerus costatus*. Mit Ausnahme von *Euxerus erythropus* ist ein schwach ausgebildeter Processus muscularis stapedis zu erkennen (Abb. 71 Ae), sowie eine Wölbung der Basis stapedis (Abb. 71 A c). Die untersuchten Taxa der Xerini zeigen eine reniform gestaltet Basis stapedis der, während sie bei *Atlantoxerus getulus* oval geformt ist. Ein knöcherner Kanal der Arteria stapedialis kann zwischen den Crura des Stapes nachgewiesen werden. Für †*Heteroxerus costatus* bezüglich dieses Merkmals ist keine Aussage möglich.





C

Abb. 71

Atlantoxerus getulus

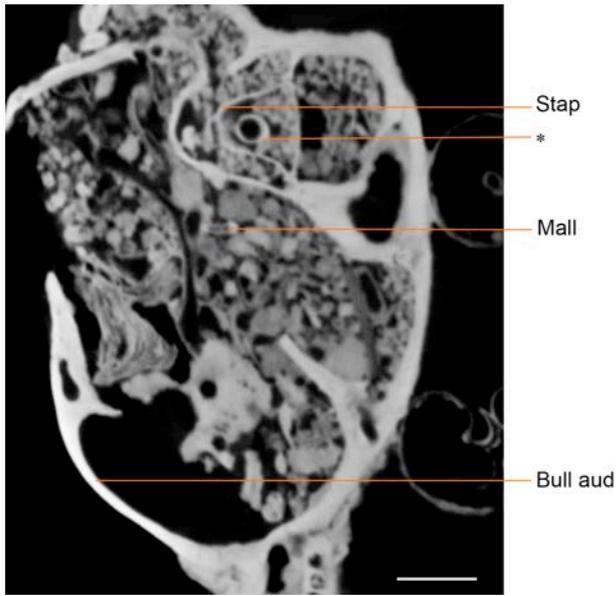
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

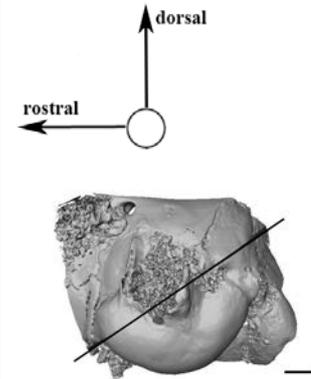
C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis nach ventral von Crus caudale abgesetzt. c: Basis stapedis konvex gewölbt. d: Crura zeigen unterschiedliche Längen. e: Processus muscularis stapedis ist ausgebildet. f: Crura zeigen unterschiedliche Dicken. Maßstab: 0.5 mm.

- Sciurini

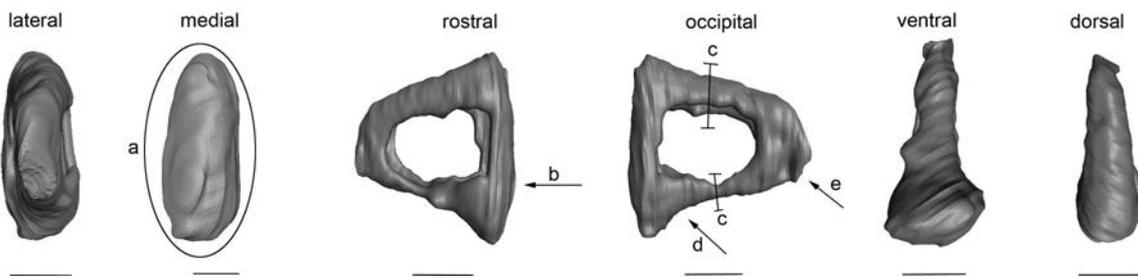
Mit Ausnahme von *Sciurus vulgaris* sind die Crura des Stapes bei den untersuchten Taxa der Sciurini nicht gleichförmig gestaltet (Appendix B53-54). Bei †*Sciurus* sp. und *Sciurus carolinensis* ist das Crus rostrale dünner ausgebildet als das Crus caudale (Abb. 72 B c). Bei *Sciurus vulgaris* zeigen beide Schenkel des Stapes eine dünne Gestalt (Abb. 72 F). Ein Processus muscularis stapedis lässt sich bei keinem Taxon nachweisen (Appendix B55-56). Die Basis stapedis ist bei *Sciurus vulgaris* konvex gewölbt, nicht jedoch bei den anderen beiden Taxa der Sciurini (Abb. 72 F). Die Basis stapedis ist oval (Abb. 72 F a). Ein Kanal der Arteria stapediale zwischen den Crura des Stapes kann bei †*Sciurus* sp. (Abb. 72 A, Sternchen) und *Sciurus carolinensis* (Appendix B53) nachgewiesen werden. Bei *Sciurus vulgaris* hingegen ist ein knöcherner Kanal der Arteria stapediale nicht bei allen untersuchten Exemplaren ausgeprägt. Sieben Exemplare von *Sciurus vulgaris* zeigen einen knöchernen Kanal, während zehn Individuen eine Rinne zwischen den Schenkeln aufweisen. Bei drei Exemplaren kann aufgrund des Erhaltungszustandes der Ohrregion keine Aussage gemacht werden.



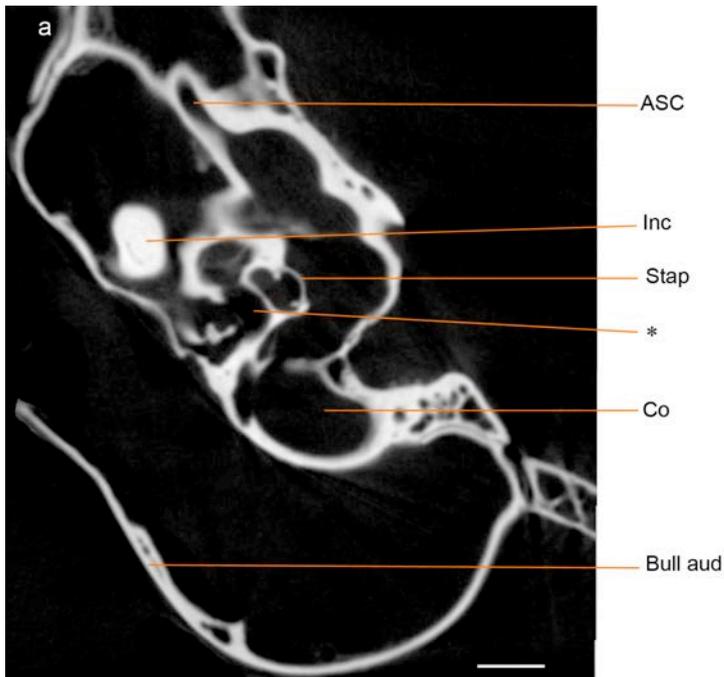
A



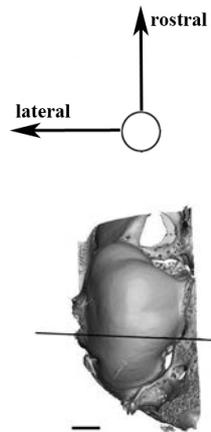
B



C



D



E

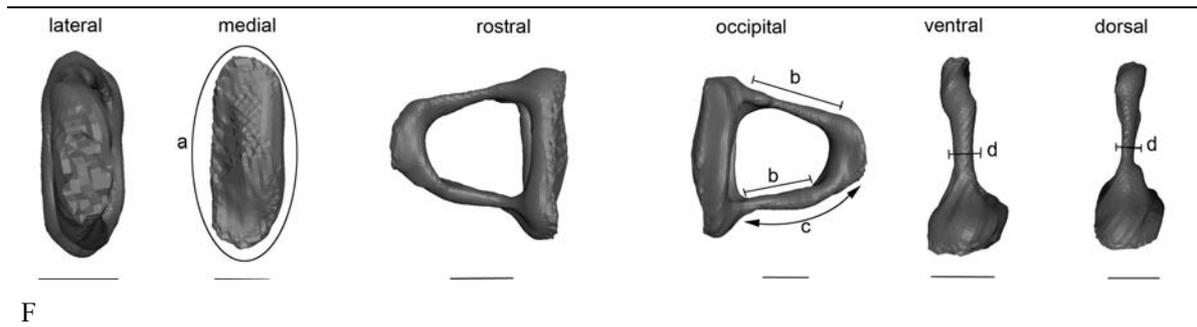


Abb. 72

A. †*Sciurus* sp. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes von †*Sciurus* sp. (dextral). a: Basis stapedis ist oval. b: Basis stapedis ist konvex gewölbt. c: Crura zeigen unterschiedliche Dicken. d: Basis stapedis nach ventral vergrößert. e: Processus muscularis stapedis ist ausgebildet. Maßstab: 0.5 mm.

D. *Sciurus vulgaris*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

E. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (D). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

F. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral) von *Sciurus vulgaris*. a: Basis stapedis ist oval. b: Crura zeigen unterschiedliche Längen. c: Crus rostrale ist konvex. d: Crura sind dünn ausgebildet. Maßstab: 0.5 mm.

4.4.3 Aplodontidae

Der Stapes von *Aplodontia rufa* ist gedrungener als bei den Sciuridae und den Gliridae (Abb. 73 C). Die Crura sind gleichförmig, jedoch kurz und breit (Abb. 73 C c). Sie schließen zwischen sich ein deutlich kleineres Foramen intracurale ein, als es bei den Sciuridae und den Gliridae ausgeprägt ist. Es ist kein Processus muscularis stapedis ausgebildet. Das Crus caudale zeigt an seiner Basis ein Foramen, das bei keinem anderen untersuchten Taxon der Sciuromorpha zu erkennen ist (Abb. 73 A a) und bereits von COCKERELL (1914) beschrieben wurde. Die Basis stapedis ist in ihrer Form langgestreckt und oval. Innerhalb des Foramen intracurale lässt sich kein knöcherner Kanal der Arteria stapedialis erkennen.

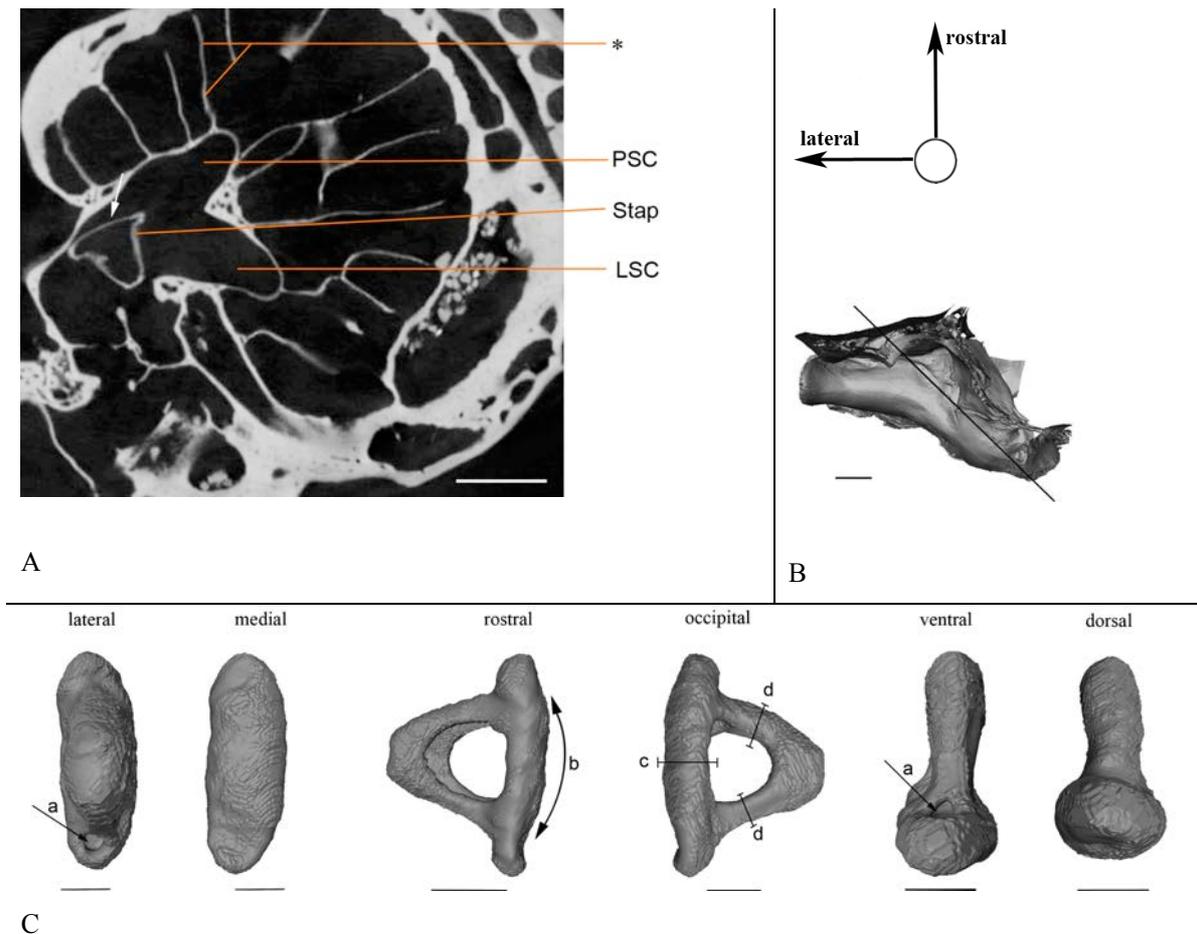


Abb. 73

A. *Aplodontia rufa*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Auris interna). * - knöchernen Septen innerhalb des Recessus epitympanicus. Abkürzungsliste im Appendix. Maßstab: 1 mm

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. *Aplodontia rufa*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis des Crus caudale zeigt Grube. b: Basis stapedis ist gekrümmt. c: Basis stapedis ist massiv. d: Crura sind gleichförmig gestaltet. Maßstab: 0.5 mm.

4.4.4 Gliridae

Die Crura des Stapes sind bei den Gliridae in ihrer Gestalt dünn und deutlich länger als bei den untersuchten Taxa der Sciuridae (Appendix B54-55, Abb. 74 C b). Mit Ausnahme von *Muscardinus avellanarius* und *Glis glis* besitzen die untersuchten Taxa der Gliridae einen Processus muscularis stapedis. Eine Ausbeulung der Basis stapedis zeigt sich bei *Muscardinus avellanarius* und *Graphiurus parvus*, nicht jedoch bei *Glis glis*, *Dryomys nitedula intermedius* und *Eliomys quercinus* (Appendix B54-55). Die Basis stapedis ist mit Ausnahme von *Graphiurus parvus* reniform (Appendix B55). Die Ausprägung des knöchernen Kanals der Arteria stapediale ist bei den einzelnen Taxa der Gliridae

unterschiedlich. Bei *Eliomys quercinus* und *Dryomys nitedula intermedius* liegt die Arteria stapediale in einer offenen Rinne zwischen den Crura des Stapes, während sie bei *Muscardinus avellanarius* und *Glis glis* nicht zu erkennen ist (Abb. 74 A). Bei *Graphiurus parvus* verläuft ein verknöchertes Kanal der Arteria stapediale durch das Foramen intracurale, wie es auch bei den untersuchten Taxa der Sciuridae ausgeprägt ist.

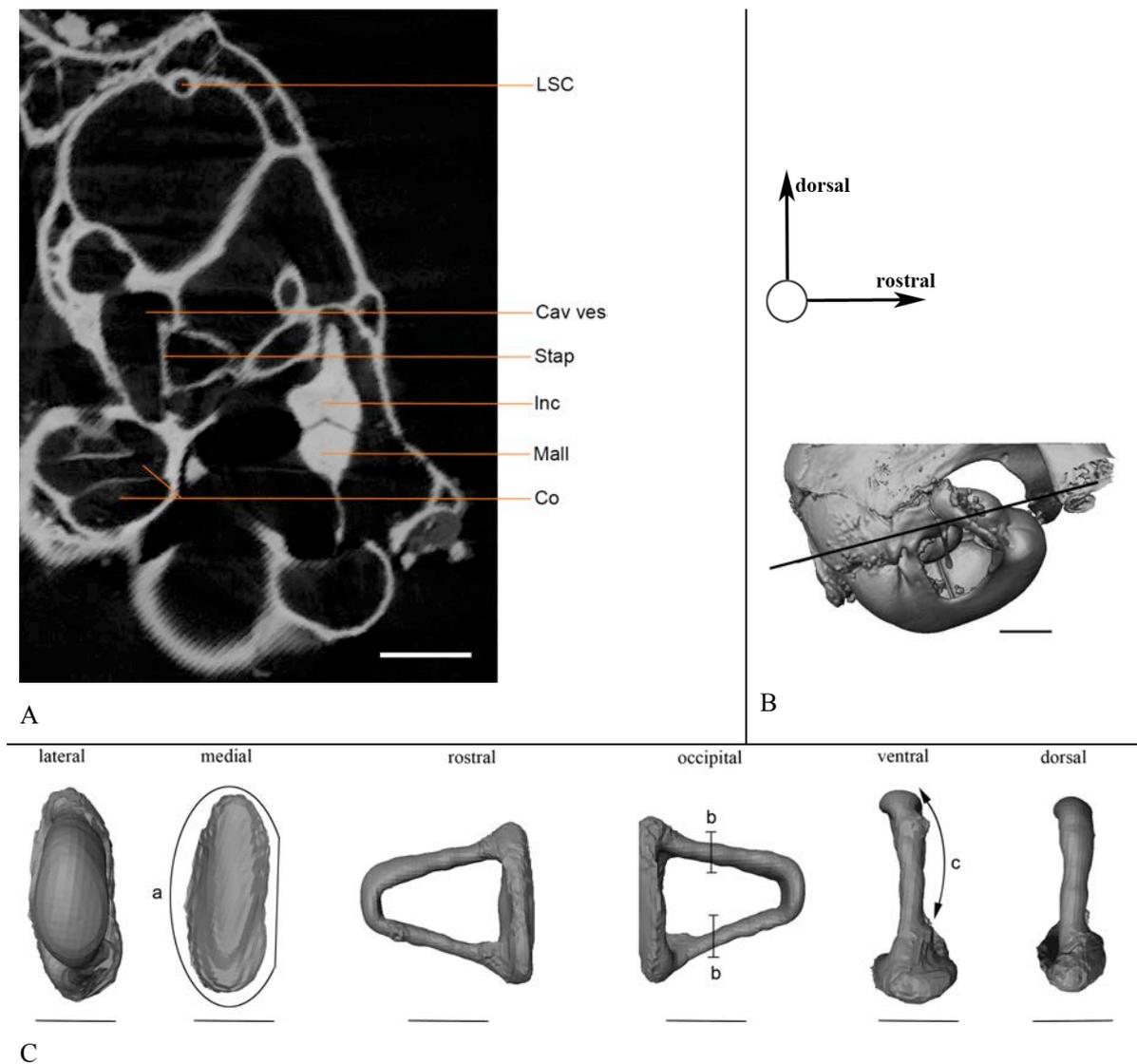


Abb. 74

A. *Glis glis*. A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 1mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (C). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5mm.

C. *Glis glis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist reniform. b: Crura zeigen gleiche Dicke. c: Crus caudale ist convex gewölbt. Maßstab: 1 mm.

4.4.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

➤ †Theridomyidae

Die Stapes von †*Sciuroides fransi* und †*Adelomys* sp. sind nicht erhalten. Das Crus rostrale und das Crus caudale sind bei †*Sciuroides* sp. gleichförmig (Abb. 75). Aufgrund des Erhaltungszustandes kann keine Aussage über die Existenz eines Processus muscularis stapedis gemacht werden. Die Basis stapedis ist oval (Abb. 75 A a). Es ist kein knöcherner Kanal innerhalb des Foramen intracurale nachzuweisen. Aufgrund des Erhaltungszustandes der Ohrregion kann keine Aussage über den Verlauf der Arteria stapediales gemacht werden.

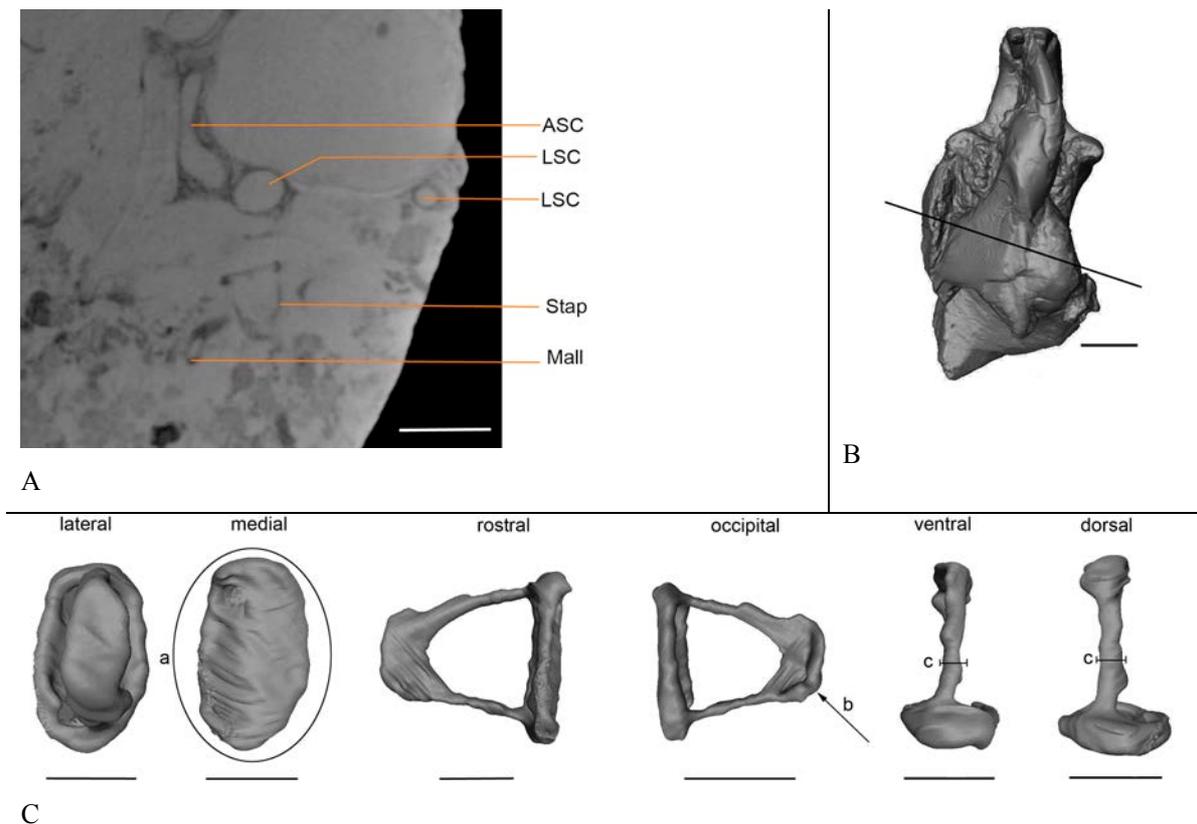


Abb. 75

A. †*Sciuroides* sp. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf den Schädel. Maßstab: 5 mm.

C. †*Sciuroides* sp. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis ovalis ist oval. b: Processus muscularis stapedis ist ausgebildet. c: Crura sind dünn ausgebildet. Maßstab: 0.5 mm.

➤ †Cylindrodontidae

Der Stapes von †*Ardynomys occidentalis* ist nicht erhalten. Die Schenkel des Stapes von †*Cylindrodont fontis* sind gleichförmig (Abb. 76). Ein Processus muscularis stapedis ist nicht zu erkennen. Die Basis stapedis ist nach medial gewölbt (Abb. 76 A c), reniform gestaltet (Abb. 76 A a) und am Crus rostrale

nach medial geklappt (Abb. 76 A d). Es lässt sich kein knöcherner Kanal innerhalb des Foramen intracurale erkennen, das ungleichförmig ist (Abb. 76 A b).

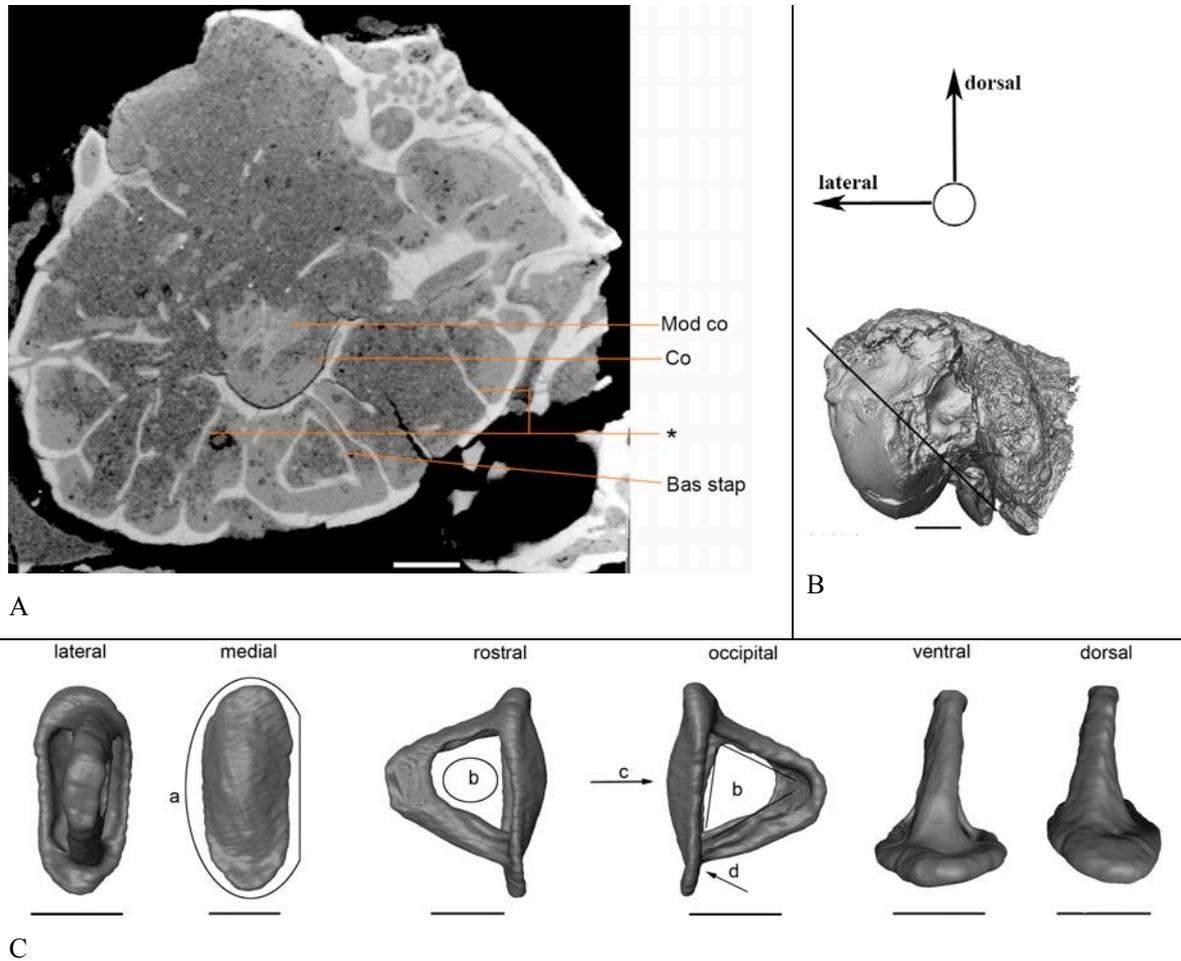


Abb. 76

†*Cylindrodon fontis*

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (sinistral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (sinistral). a: Basis stapedis ist reniform. b: Foramen intracurale ist ungleichförmig gestaltet. c: Basis stapedis ist konvex gewölbt. d: Basis stapedis ist ventral nach medial geklappt. Maßstab: 0.5 mm.

➤ †*Ischyromyidae*

Bei dem Stapes von †*Ischyromys typus* sind das Crus rostrale und das Crus caudale gleichförmig. Das Foramen intracurale ist nach rostral kleiner, wodurch es eine unterschiedliche Gestalt zeigt (Abb. 77 C b). Ein Processus muscularis stapedis ist nicht zu erkennen. Die Basis stapedis ist reniform (Abb.

77 C a) und ventral nach medial geklappt (Abb. 77 C c). Es ist kein knöcherner Kanal innerhalb des Foramen intracurale nachzuweisen.

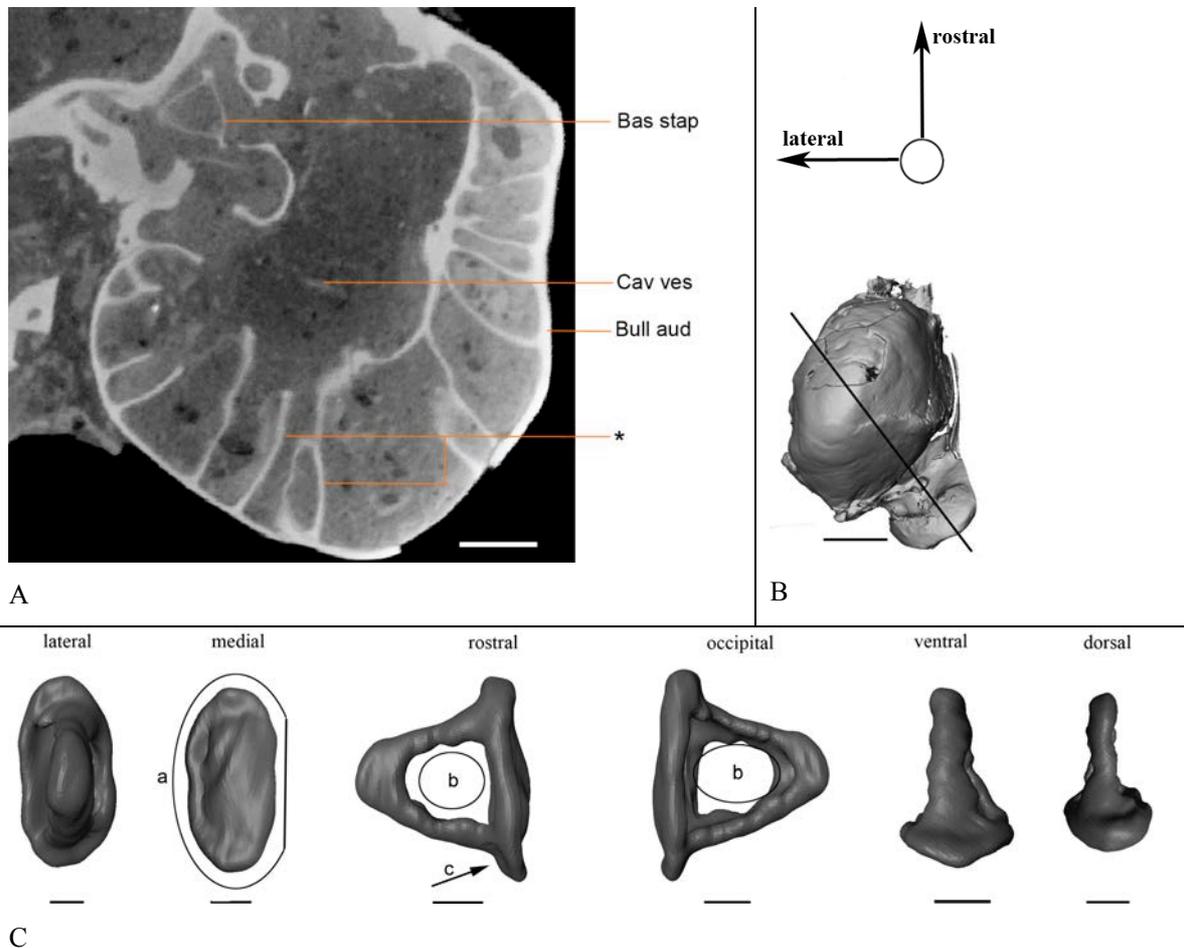


Abb. 76

†*Ischyromys typus*

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Stapes). Abkürzungsliste im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des rechten Stapes. a: Basis stapedis ist reniform. b: Foramen intracurale ist unterschiedlich gestaltet. C: Basis stapedis ventral eingeschlagen. Maßstab: 0.5 mm.

4.4.6 Lagomorpha

Die Crura des Stapes von *Oryctolagus cuniculus* sind gleichförmig (Abb. 78 C c). Es ist kein Processus muscularis stapedis ausgebildet. Das Foramen intracurale zeigt eine ungleichmäßige Gestalt, wobei es in rostrale Sicht kleiner ausgebildet ist als von occipital (Abb. 78 C b). Die Basis stapedis ist massiv, jedoch nicht konvex gewölbt. Sie ist in ihrer Gestalt deutlich runder ausgeprägt als

Deskription Stapes

bei den untersuchten Taxa der Sciuromorpha (Abb. 78 C a). Ein knöcherner Kanal der Arteria stapediale kann zwischen den Crura des Stapes nicht nachgewiesen werden (Abb. 78 A).

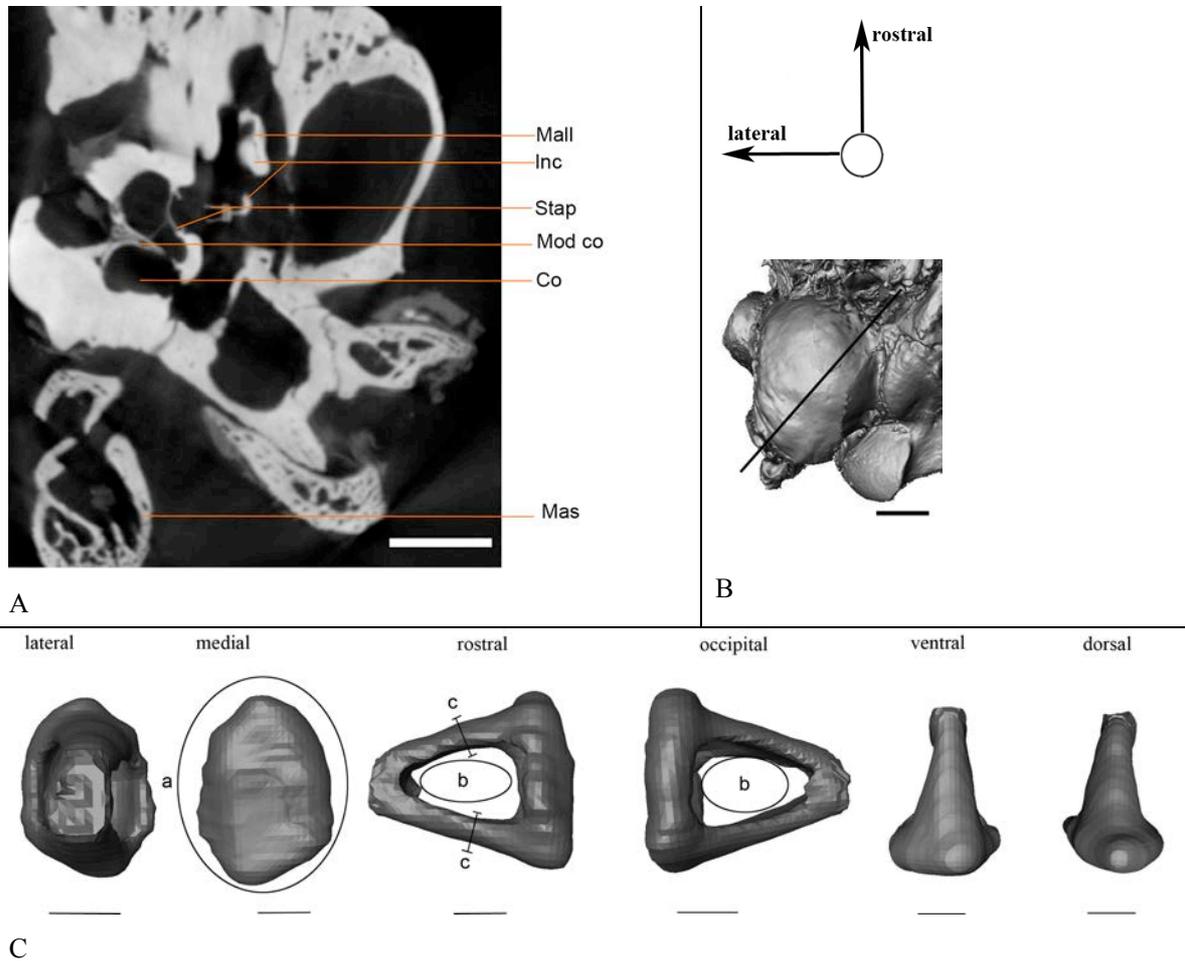


Abb. 78

Oryctolagus cuniculus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang des Incus). Abkürzungsliste im Appendix. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion des Stapes (dextral). a: Basis stapedis ist oval bis rund. b: Foramen intracurale ist ungleichförmig. c: Crura zeigen gleiche Dicke. Maßstab: 0.5 mm.

4.5 Auris interna

4.5.1 Deskription

Im Folgenden wird die Auris interna der Sciuromorpha (Abb. 79 Appendix B59-75), der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* anatomisch vergleichend untersucht. Hierbei wird die Form eines Bogenganges seiner Krümmungslinie gleichgesetzt (HYRTL 1845). Angewandt wird die Nomenklatur von SPOOR et al. (2004), SCHALLER (2007) und EKDALE & ROWE (2011).

Die Form sowie die räumliche Ausrichtung der Canales semicirculares ossei sind zwischen den untersuchten Taxa der Sciuromorpha sowie der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* unterschiedlich.

Der Canalis semicirculares anterior (ASC = anteriorer Bogengang) ist in seiner Höhe und Breite der größte der drei Bogengänge. Dieser Bogengang kann eine runde Krümmungslinie oder ovale Gestalt zeigen. Desweiteren kann er in rostraler Ansicht eine Kippung nach medial oder lateral aufweisen.

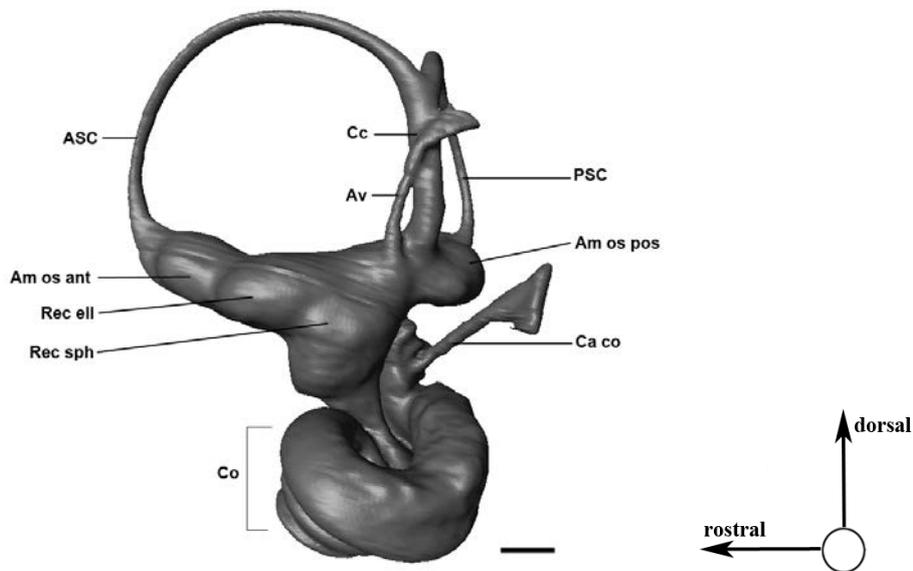
Der Canalis semicirculares posterior (PSC = posteriorer Bogengang) kann eine Stauchung nach ventro-medial aufweisen, sowie nach rostral gekippt sein. Dieser Kanal ist in seiner Höhe und Breite kleiner als der anteriore Bogengang.

Der Canalis semicirculares lateralis (LSC = lateraler Bogengang) kann in Dorsalansicht unterschiedlich gestaltet sein. Dieser Bogengang kann eine runde Form zeigen oder geradlinig aus der Ampulla ossea lateralis (Am os lat = Ampulle des lateralen Bogenganges) nach latero-occipital austreten und ab der Hälfte seiner Gesamtlänge bogenförmig in die Ampulla ossea posterior (Am os pos = Ampulle des posterioren Bogenganges) eintreten.

Mit Ausnahme von *Ratufa bicolor*, *Eutamias sibiricus*, den untersuchten Taxa der Gliridae und †*Cylindrodon fontis* zeigen alle untersuchten Taxa der Sciuromorpha ein Crus osseum commune secundarium (Ccs = sekundäres Crus commune) zwischen der Ampulle des posterioren Bogenganges und dem lateralen Bogengang.

Das Cavum vestibuli (Cav ves) ist bei allen untersuchten Taxa der Sciuromorpha ähnlich gestaltet. In Medialansicht lassen sich mehr oder weniger deutlich ausgeprägt der dorsal gelegene Recessus ellipticus (Rec ell) des Utriculus erkennen sowie der ventral davon gelegenen Recessus sphaericus (Rec sph) des Sacculus.

Bei allen untersuchten Taxa dieser Studie tritt der Aquaeductus vestibuli (Av = Aqueductus vestibule, Ductus endolymphaticus) zwischen dem Recessus ellipticus und dem Crus commune aus. In seinem dorso-lateralen Verlauf kreuzt der Aquaeductus vestibuli das Crus commune, wobei dies in unterschiedlichen Höhen geschehen kann. Bei *Aplodontia rufa* ist der Aquaeductus vestibuli deutlich kleiner als bei den anderen untersuchten Taxa der Sciuromorpha, wobei das Crus commune nicht überkreuzt wird.



B

Abb. 79

Schematische Darstellung der Auris interna bei Sciuromorpha (exemplarisch bei *Petaurista petaurista*). Dextrale Seite. Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

A. Ansicht von lateral (dextral)

B. Ansicht von medial (dextral)

4.5.2 Sciuridae

➤ Pteromyinae

Die Bogengänge der untersuchten Arten der Pteromyinae sind deutlich dünner als bei den anderen untersuchten Arten der Sciuridae (Appendix B59-60). Der anteriore Bogengang von *Pteromys volans*, *Petaurista petaurista* und *Hylopetes sagitta* zeigt in lateraler Ansicht eine runde Form (Abb. 80 C a), wohingegen bei *Glaucomys volans* und *Iomys horsfieldii thompsoni* eine ovale Gestalt vorliegt (Appendix B59). Der posteriore Bogengang ist bei *Iomys horsfieldii thompsoni*, *Petaurista petaurista* sowie *Hylopetes sagitta* leicht nach ventro-medial gestaucht, während *Pteromys volans* einen nach dorso-occipital ausgezogenen Bogengang aufweist (Abb. 80 C d). Bei allen untersuchten Taxa der Pteromyinae zeigt der laterale Bogengang in Lateralansicht einen geradlinigen Verlauf, wohingegen in Dorsalansicht ein deutlicher Unterschied zwischen den Taxa zu erkennen ist. *Iomys horsfieldii thompsoni* und *Pteromys volans* zeigen eine ovale Form des lateralen Bogenganges (Abb. 80 C f), während bei *Glaucomys volans*, *Petaurista petaurista* und *Hylopetes sagitta* die anterior gelegene Hälfte aus der lateralen Ampulle austritt, geradlinig nach latero-occipital verläuft und in einem Bogen in das sekundäre Crus commune eintritt (Appendix B59-60). Alle untersuchten Taxa der Pteromyinae haben ein sekundäres Crus commune zwischen posteriorem und lateralem Bogengang (Abb. 80 C e).

Die Anzahl der Cochleawindungen unterscheidet sich zwischen den Taxa. Die geringste Drehung mit 2,5 Windungen zeigt *Pteromys volans*. *Glaucomys volans* zeigt 2,75 Drehungen, wohingegen *Iomys horsfieldii thompsoni* drei Cochleawindungen aufweist. *Petaurista petaurista* und *Hylopetes sagitta* weisen 3,25 Windungen auf. Das Promontorium ist bei *Glaucomys volans* sowie *Pteromys volans* (Abb. 80 C b) deutlich in das Cavum tympani gewölbt, was bei den anderen untersuchten Taxa der Pteromyinae nicht zu erkennen ist.

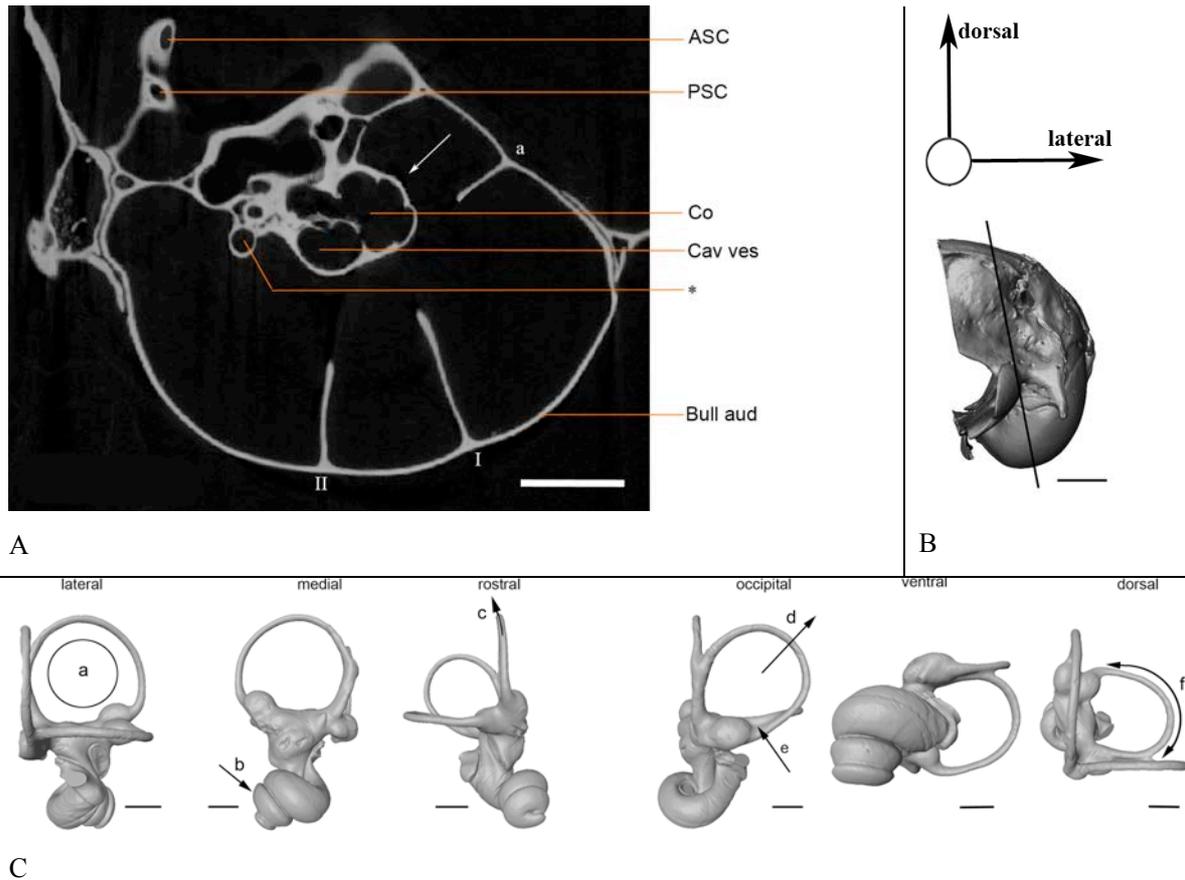


Abb. 80

Pteromys volans

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Pfeil: Promontorium ist gewölbt. * - knöcherner Kanal der Arteria stapediale. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC zeigt eine runde Form. b: Cochlea ist prominent. c: ASC zeigt leichte Neigung nach lateral. d: PSC ist leicht nach dorso-lateral ausgezogen. e: Ccs ist ausgebildet. Maßstab: 1 mm.

➤ Sciurinae

• Tamiasciurini

Der anteriore Bogengang von *Tamiasciurus hudsonicus* zeigt eine ovale Krümmungslinie, die in lateraler Ansicht in ihrem Verlauf über die anteriore Ampulle nach rostral hinausragt (Abb. 81 C a). In dorsaler Ansicht lässt dieser Bogengang eine leichte Auslenkung nach medial erkennen (Abb. 81 C b). Der posteriore Bogengang zeigt in caudaler Ansicht eine leichte Stauchung in ventro-medialer Richtung (Abb. 81 C c), sowie in Dorsalansicht einen geradlinigen Verlauf (Abb. 81 C e). Der laterale Bogengang verläuft linear und schließt mit der posterioren Ampulle ein sekundäres Crus commune ein (Abb. 81 C d). Die Cochlea von *Tamiasciurus hudsonicus* zeigt drei Windungen (Abb. 81 A).

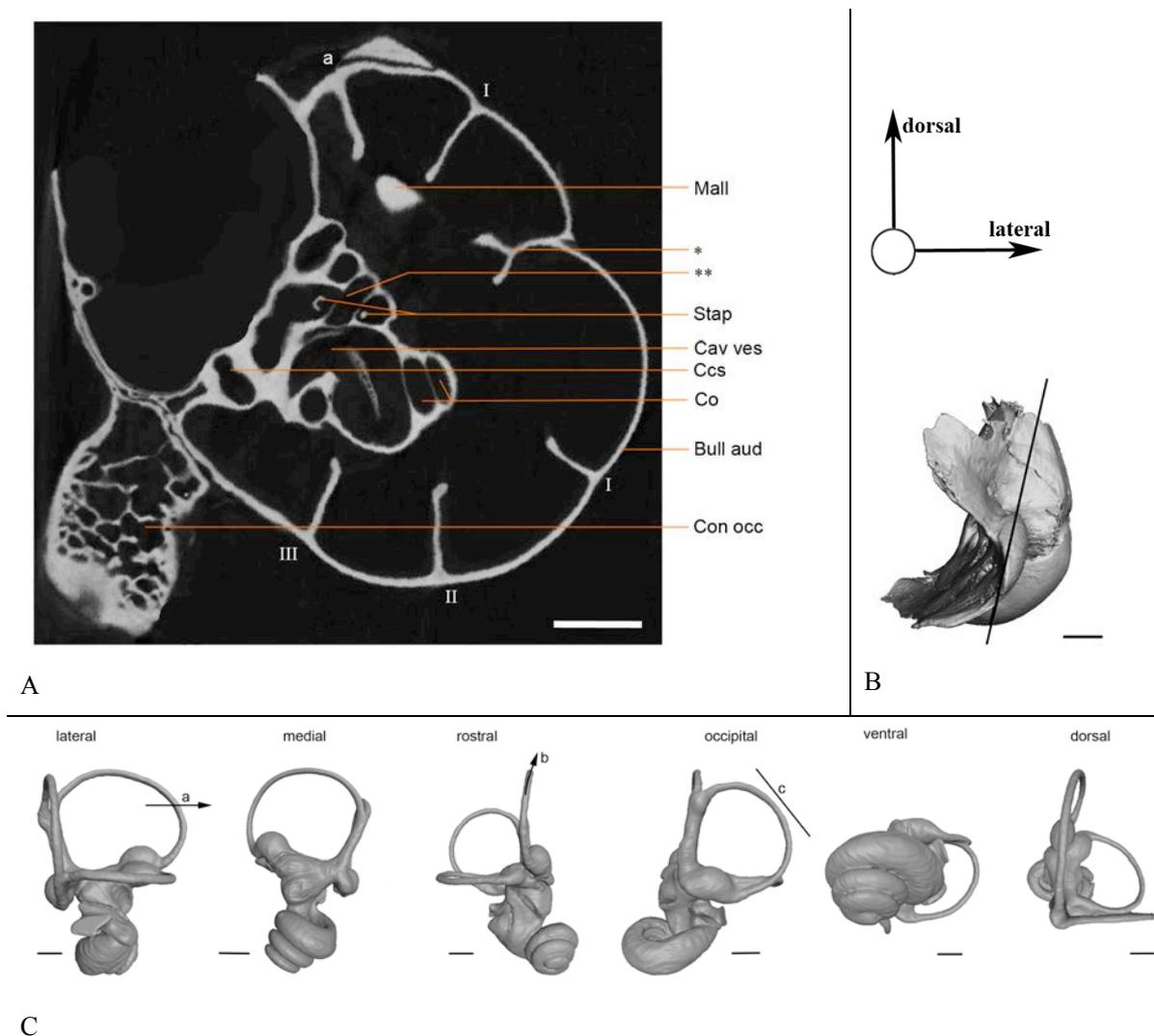


Abb. 81

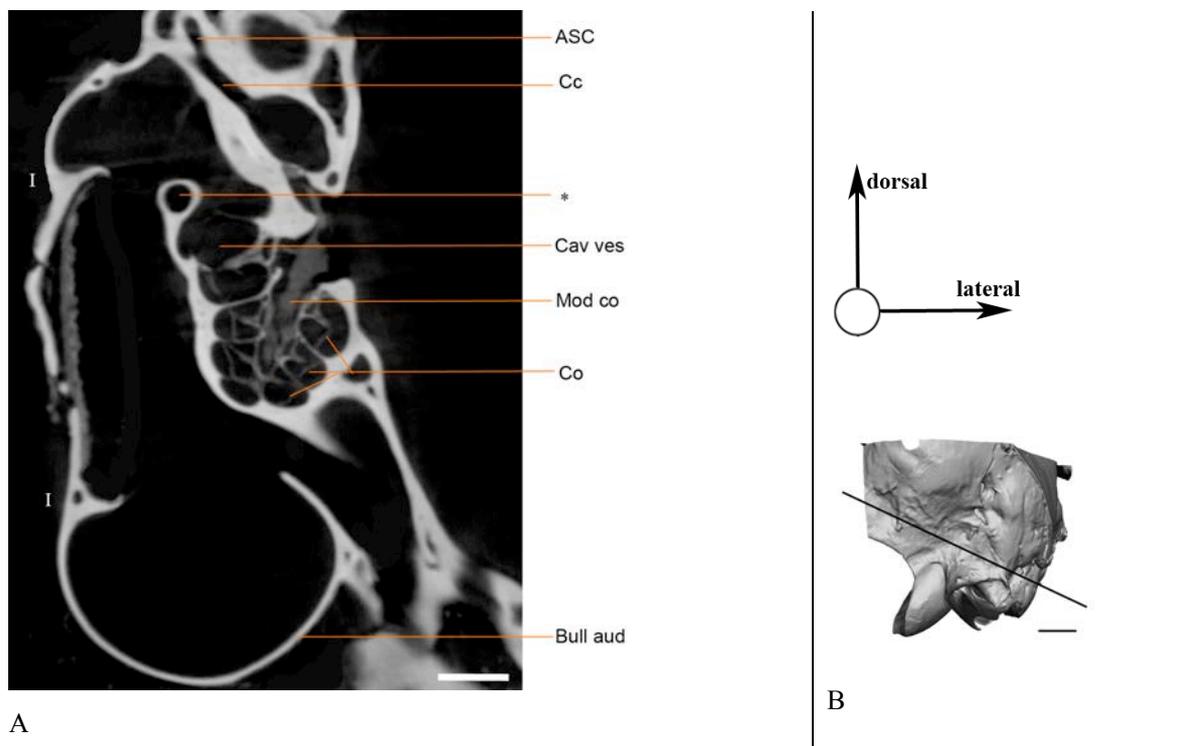
Tamiasciurus hudsonicus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - anteriores Septum nach MACPHEE (1981). ** - knöcherner Kanal der Art stap. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.
 C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC ist nach rostral ausgezogen. b: ASC ist nach medial geneigt. c: PSC ist leicht gestaucht. d: Ccs ist ausgebildet. e: PSC verläuft geradlinig. Maßstab: 1 mm.

• Funambulini

Die Krümmungslinie des anterioren Bogenganges von *Prasadsciurus pennanti* und *Funisciurus anerythrus* ist oval (Appendix B61), während sie bei *Paraxerus cepapi* gerundet ist (Abb. 82 C c). In cranialer Ansicht ist bei allen Taxa eine Neigung nach medial zu erkennen (Abb. 82 C b). Der posteriore Bogengang ist bei den einzelnen Taxa der Funambulini unterschiedlich ausgeprägt. Bei *Prasadsciurus pennanti* ist der posteriore Bogengang in caudaler Ansicht oval (Appendix B61), während dieser bei *Funisciurus anerythrus* und *Paraxerus cepapi* eine runde Krümmungslinie zeigt (Abb. 82 C c). Bei allen untersuchten Taxa der Funambulini zeigt der laterale Bogengang in Lateralansicht einen linearen Verlauf sowie in dorsaler Ansicht eine ovale Gestalt (Abb. 82 C d). Alle Taxa haben ein sekundäres Crus commune ausgebildet (Appendix B61). *Prasadsciurus pennanti* und *Funisciurus anerythrus* weisen drei Windungen der Cochlea auf, wohingegen *Paraxerus cepapi* 3,5 Drehungen besitzt.



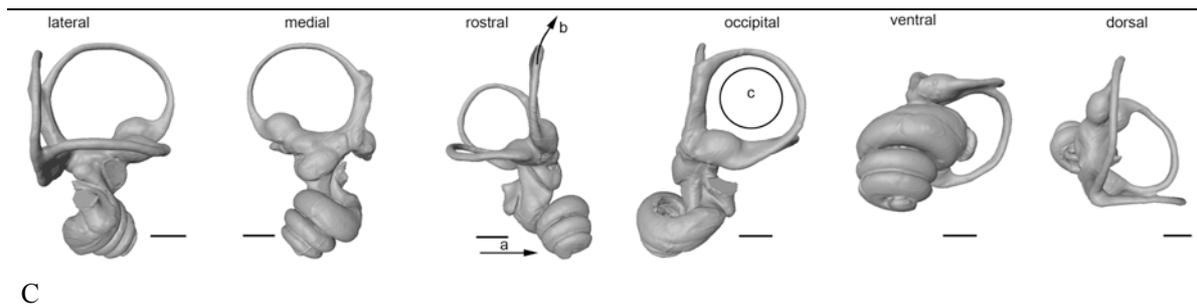


Abb. 82

Paraxerus cepapi

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. *Paraxerus cepapi*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: Cochlea zeigt 3,5 Windungen. b: ASC ist nach medial geneigt. c: PSC zeigt eine runde Form. Maßstab: 1 mm.

• Protoxerini

Die Auris interna der Protoxerini ist recht unterschiedlich gestaltet (Appendix B62). Der anteriore Bogengang von *Protoxerus stangeri* ist in seinem Verlauf rund (Abb. 83 C a), während er bei *Heliosciurus rufobrachium* oval ist. Dieser Bogengang neigt sich bei *Protoxerus stangeri* in cranialer Ansicht nach lateral (Abb. 83 C b), wohingegen er bei *Heliosciurus rufobrachium* nach medial gekippt ist. Der posteriore Bogengang zeigt bei *Protoxerus stangeri* eine leichte Stauchung in ventro-medialer Richtung (Abb. 83 C c) und ist in dorsaler Ansicht deutlich nach rostral geneigt (Abb. 83 C d). Ein sekundäres Crus commune ist bei *Protoxerus stangeri* und *Heliosciurus rufobrachium* zu erkennen (Appendix B64). Beide untersuchte Arten der Funambulini zeigen 3,25 Windungen der Cochlea.

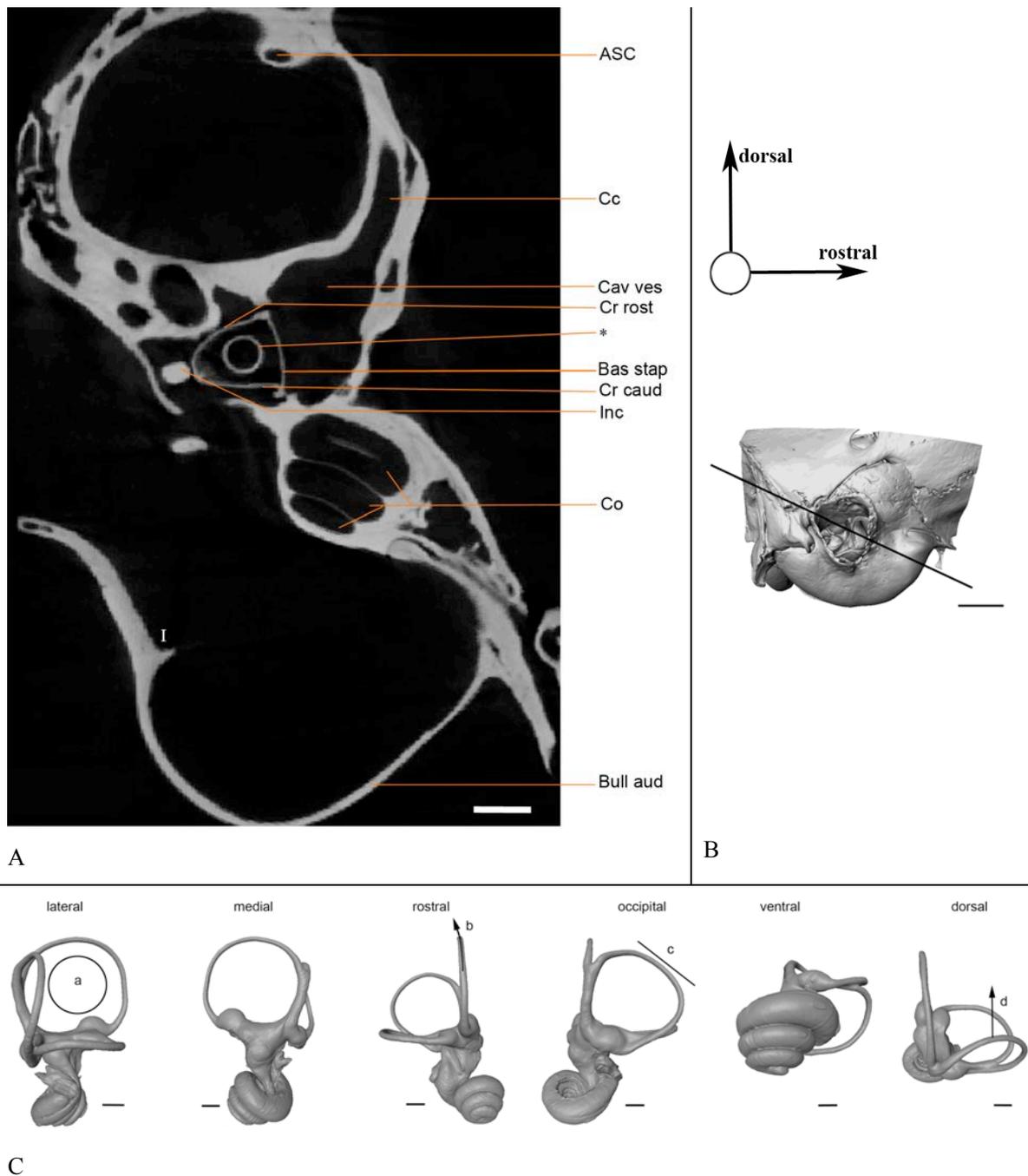


Abb. 83

Protoxerus stangeri

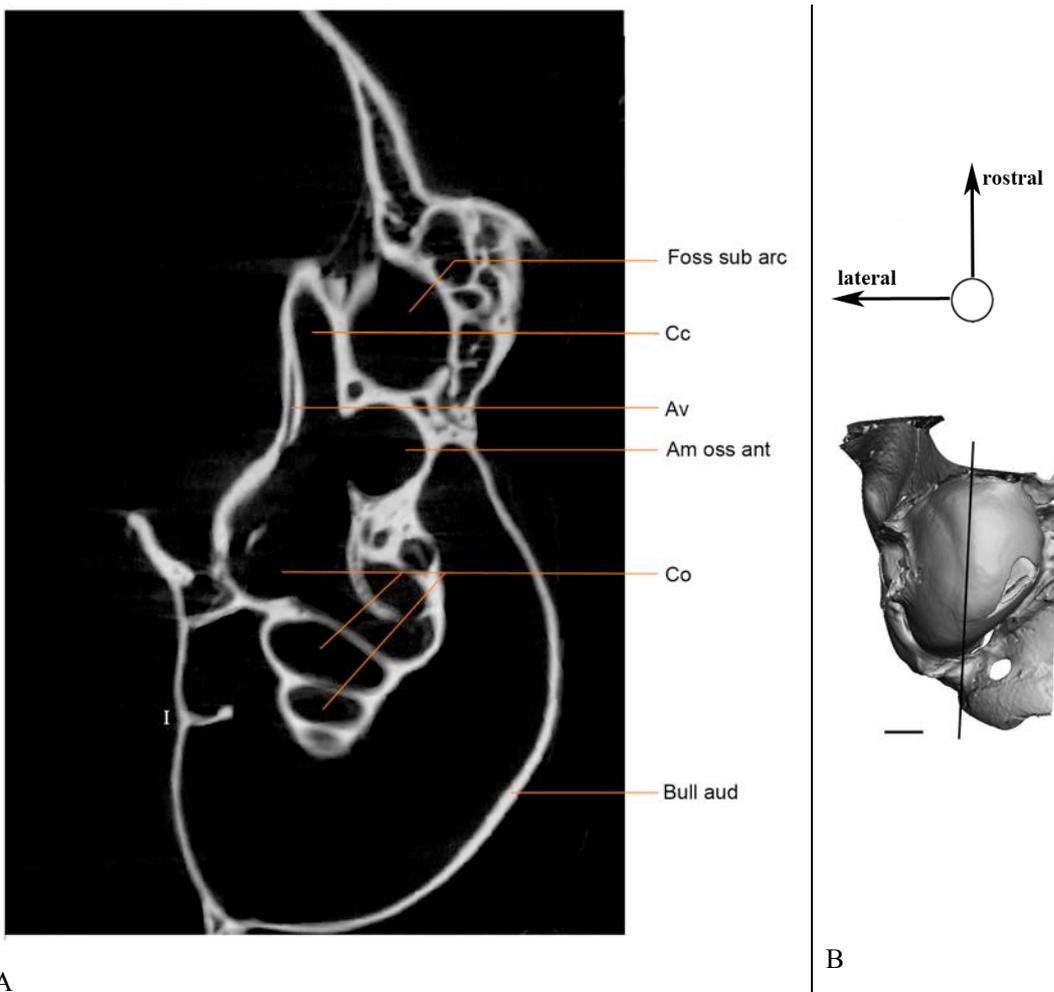
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherner Kanal der Arteria stapediais. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC zeigt runde Form. b: ASC ist leicht nach lateral geneigt. c: PSC ist leicht gestauch. d: PSC ist nach rostral gekippt. Maßstab: 1mm.

• Nannosciurini

Die Krümmungslinie des anterioren Bogenganges unterscheidet sich bei den untersuchten Taxa der Nannosciurini. *Dremomys pernyi calidior*, *Nannosciurus melanotis* und *Tamiops mccllellandii* zeigen einen ovalen anterioren Bogengang (Appendix B63), der bei *Callosciurus finlaysonii* zusätzlich eine leichte Stauchung nach ventral zeigt und bei *Nannosciurus melanotis* leicht nach medial gekippt ist (Abb. 84 C c). Der posteriore Bogengang verläuft bei allen untersuchten Taxa in Lateralansicht geradlinig (Abb. 84 C a) und weist bei *Callosciurus finlaysonii* und *Nannosciurus melanotis* (Abb. 84 C d) eine Stauchung in ventro-medialer Richtung auf. Bei allen untersuchten Taxa der Nannosciurini zeigt in Lateralansicht der laterale Bogengang einen geradlinigen Verlauf und in Dorsalansicht eine ovale Krümmungslinie, die bei *Nannosciurus melanotis* am schwächsten ausgeprägt ist (Abb. 84 C e). Ein sekundäres Crus commune kann bei allen untersuchten Taxa der Nannosciurini nachgewiesen werden. *Tamiops mccllellandii*, *Callosciurus finlaysonii* und *Dremomys pernyi calidior* zeigen 3,25 Drehungen der Cochlea, wohingegen *Nannosciurus finlaysonii* 3,5 Windungen zeigt.



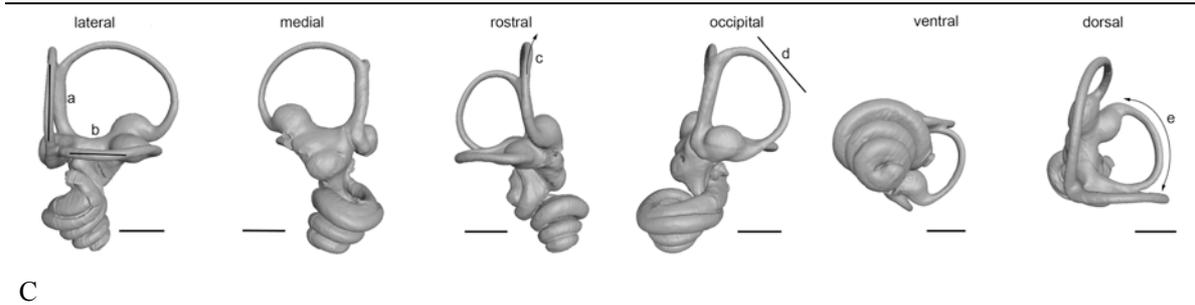


Abb. 84

Nannosciurus melanotis

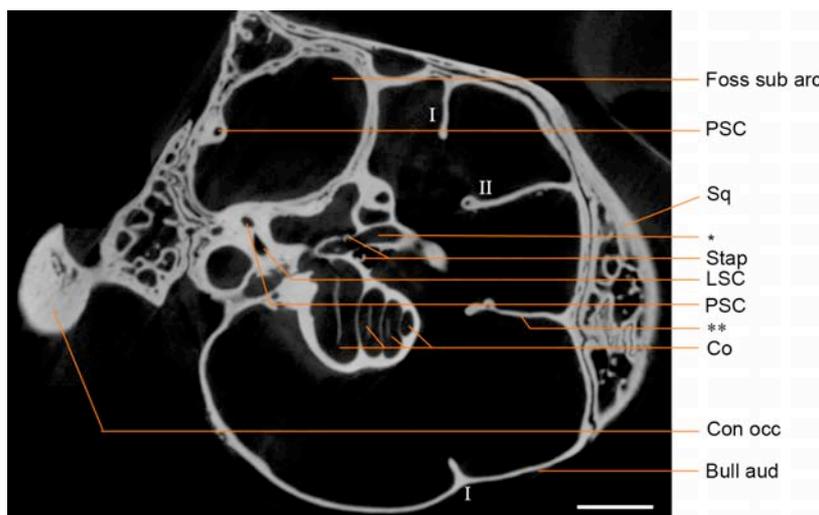
A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

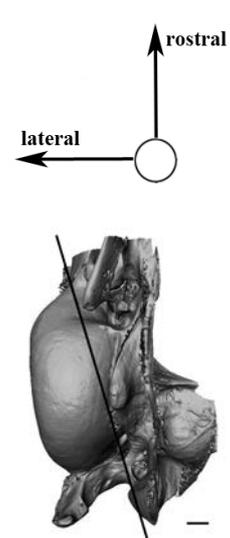
C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC zeigt geradlinigen Verlauf. b: PSC zeigt geradlinigen Verlauf. c: ASC ist nach medial gekippt. d: PSC ist gestaucht. Maßstab: 1 mm.

• Ratufini

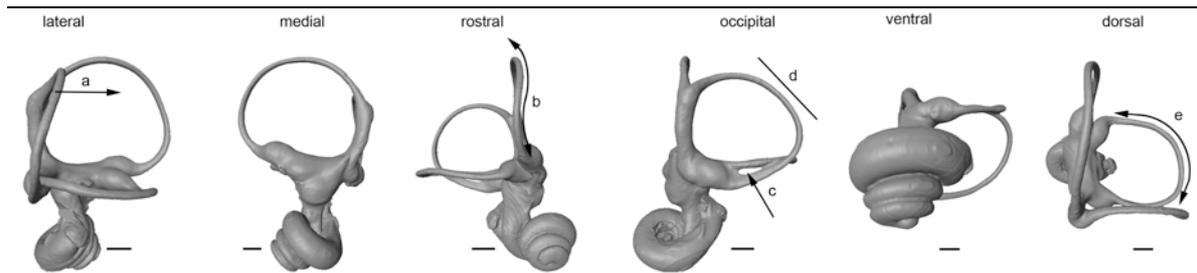
Der anteriore Bogengang von *Ratufa bicolor* ist oval und zeigt in cranialer Ansicht eine wellenförmige Krümmungslinie (Abb. 85 C b). Der posteriore Bogengang ist gerundet und zeigt in lateraler Ansicht eine Kippung nach rostral (Abb. 85 C a) sowie eine leichte Stauchung in ventro-medialer Richtung (Abb. 85 C d). Der laterale Bogengang zeigt in lateraler Ansicht einen linearen Verlauf. In dorsaler Ansicht tritt dieser Bogengang im rechten Winkel aus der lateralen Ampulle aus und verläuft dann in einem ausladenden Bogen in die posteriore Ampulle (Abb. 85 C e), wodurch die Krümmungslinie eine runde Form zeigt. Ein sekundäres Crus commune ist nicht ausgebildet (Abb. 85 C c), jedoch berühren sich der laterale und posteriore Bogengang. *Ratufa bicolor* zeigt 3,25 Windungen der Cochlea.



A



B



C

Abb. 85

Ratus bicolor

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherner Kanal der Arteria stapediales.

** - anteriores Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventro-lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 3 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC ist nach rostral gekippt. b: ASC zeigt wellenförmigen Verlauf. c: kein Ccs ausgebildet. d: PSC ist gestaucht. Maßstab: 1 mm.

• Tamiini

Alle untersuchten Taxa der Tamiini zeigen eine leichte dorso-ventrale Stauchung des anterioren Bogenganges (Appendix B64-65), wodurch dieser eine quadratische Form zeigt (Abb. 86 C b). Mit Ausnahme von *Eutamias sibiricus* ist dieser Bogengang nach medial gekippt (Abb. 86 C a). In caudaler Ansicht zeigt der posteriore Bogengang bei *Eutamias sibiricus* und *Neotamias townsendii* eine leichte Stauchung in ventro-medialer Richtung, die bei *Eutamias* sp. nicht zu erkennen ist. In dorsaler Ansicht zeigt der laterale Bogengang bei allen untersuchten Taxa der Tamiini dieselbe Krümmungslinie, indem diese in einem spitzen Winkel aus der lateralen Ampulle austritt, nach einem Drittel der Gesamtlänge einen kleinen Knick beschreibt und dann bogenförmig in das sekundäre Crus commune eintritt (Abb. 86 C e). Alle untersuchten Taxa der Tamiini zeigen 3,25 Windungen der Cochlea.

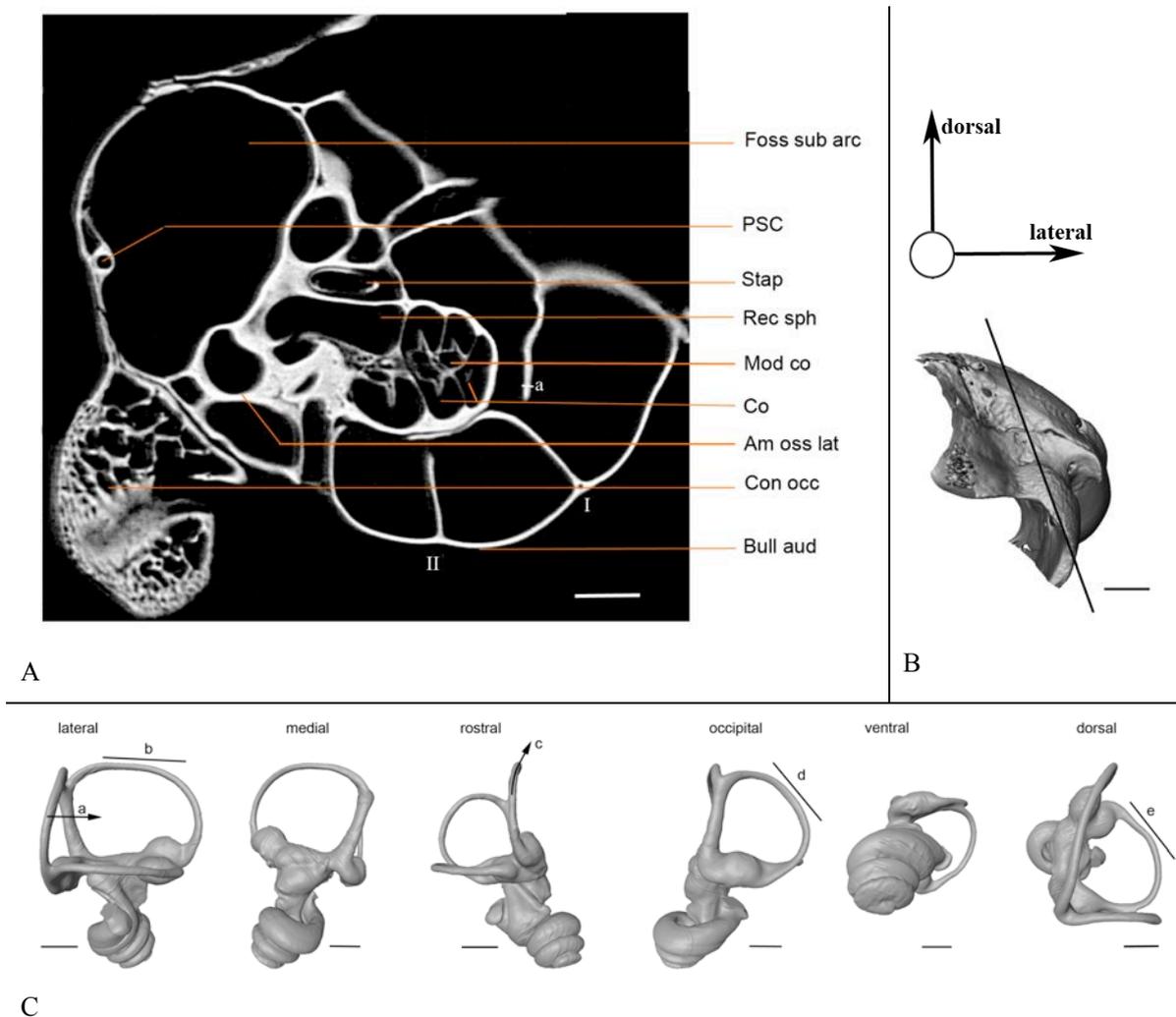


Abb. 86

Neotamias townsendii

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

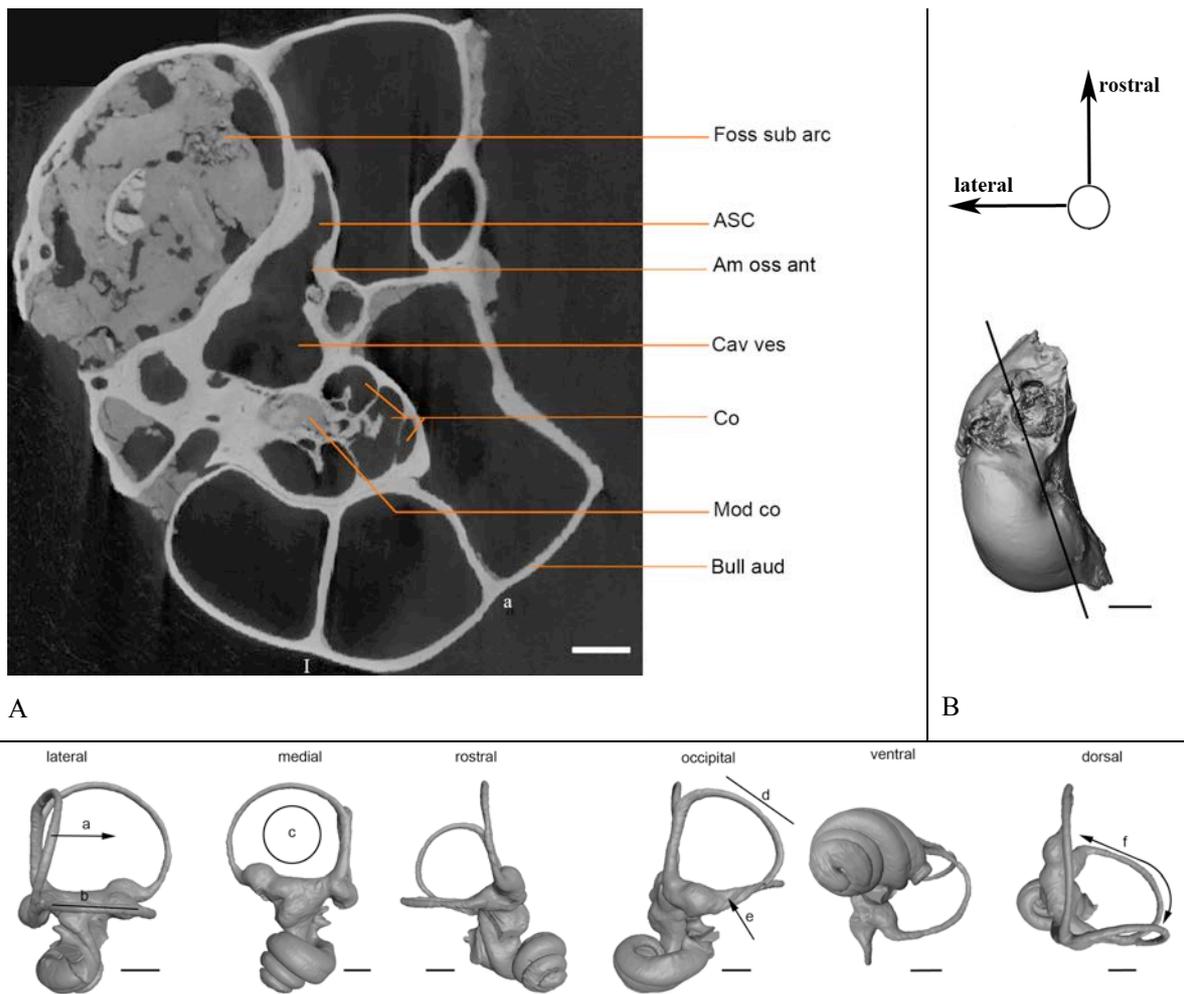
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC ist nach rostral gekippt. b: ASC zeigt Stauchung. c: ASC ist nach medial gekippt. d: PSC ist gestaucht. e: LSC tritt im spitzen Winkel aus lateraler Ampulle aus. Maßstab: 1 mm.

• Marmotini

Der anteriore Bogengang zeigt bei den untersuchten Taxa der Marmotini unterschiedlich geformte Krümmungslinien (Appendix B65-68). Ein runder Verlauf dieses Bogenganges ist bei †*Palaeosciurus feignouxii* zu erkennen (Abb. 87 C c), wohingegen *Cynomys leucurus*, *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogenys*, *Callospermophilus lateralis*, *Urocitellus undulatus* und *Notocitellus annulatus* eine ovale Form aufweisen. Eine quadratische Gestalt des anterioren Bogenganges durch

eine leichte Stauchung in dorso-ventraler Richtung findet sich bei *Cynomys ludovicianus*, †*Urocitellus undulatus* und *Spermophilus suslicus*. In cranialer Ansicht zeigen †*Palaeosciurus feignouxii*, *Notocitellus annulatus*, *Callospermophilus lateralis* und *Spermophilus suslicus* einen linearen Verlauf des anterioren Bogenganges, während *Spermophilus erythrogenys*, *Spermophilus citellus* sowie beide untersuchten Arten der Gattung *Urocitellus* eine Auslenkung nach medial zeigen. Der posteriore Bogengang zeigt bei Marmotini zwei Merkmalsausprägungen. Eine ovale Krümmungslinie zeigt sich bei *Cynomys ludovicianus*, *Callospermophilus lateralis*, *Spermophilus erythrogenys*, *Notocitellus annulatus* und †*Urocitellus undulatus*, wohingegen bei *Cynomys leucurus*, *Spermophilus citellus*, *Notocitellus annulatus*, *Urocitellus undulatus*, *Spermophilus suslicus* und †*Palaeosciurus feignouxii* (Abb. 87 C d) eine leicht quadratische Form aufgrund einer Stauchung in dorso-medialer Richtung ausgebildet ist. Auch der laterale Bogengang der Marmotini zeigt unterschiedliche Krümmungslinien. Mit Ausnahme von *Cynomys ludovicianus* und der Gattung *Urocitellus* zeigen alle Taxa der Marmotini in dorsaler Ansicht einen oval geformten lateralen Bogengang. †*Urocitellus undulatus* zeigt, wie die anderen Arten der Marmotini, ebenfalls einen oval geformten Bogengang, jedoch ist dieser deutlich nach rostral ausgezogen. Anders dagegen verhält sich der laterale Bogengang bei dem rezenten Vertreter dieses Taxon sowie bei *Cynomys ludovicianus*, indem er in Dorsalansicht eine quadratische Form zeigt. Der laterale Bogengang tritt in einem rechten Winkel aus der lateralen Ampulle aus, biegt nach einem Drittel seiner Gesamtlänge nach occipital und tritt dann bogenförmig in das sekundäre Crus commune ein (Appendix B65-68). In lateraler Ansicht zeigt der laterale Bogengang bei *Callospermophilus lateralis*, *Urocitellus undulatus*, *Spermophilus suslicus* und †*Palaeosciurus feignouxii* (Abb. 87 C b) einen geradlinigen Verlauf. Bei beiden Taxa der Gattung *Cynomys* sowie *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogenys*, *Notocitellus annulatus* und †*Urocitellus undulatus* zeigt der laterale Bogengang hingegen eine wellenförmige Krümmungslinie (Appendix B65-68). Die Zahl der Cochleawindungen unterscheidet sich zwischen den einzelnen Arten der Marmotini. Bei †*Palaeosciurus feignouxii* lassen sich drei Windungen nachweisen, bei *Spermophilus citellus*, *Spermophilus erythrogenys*, *Notocitellus annulatus* und *Spermophilus suslicus* 3,25 Drehungen und beide Taxa der Gattungen *Cynomys* und *Urocitellus* sowie *Callospermophilus lateralis* weisen 3,5 Drehungen der Cochlea auf.



C

Abb. 87

†*Palaeosciurus feignouxi*

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

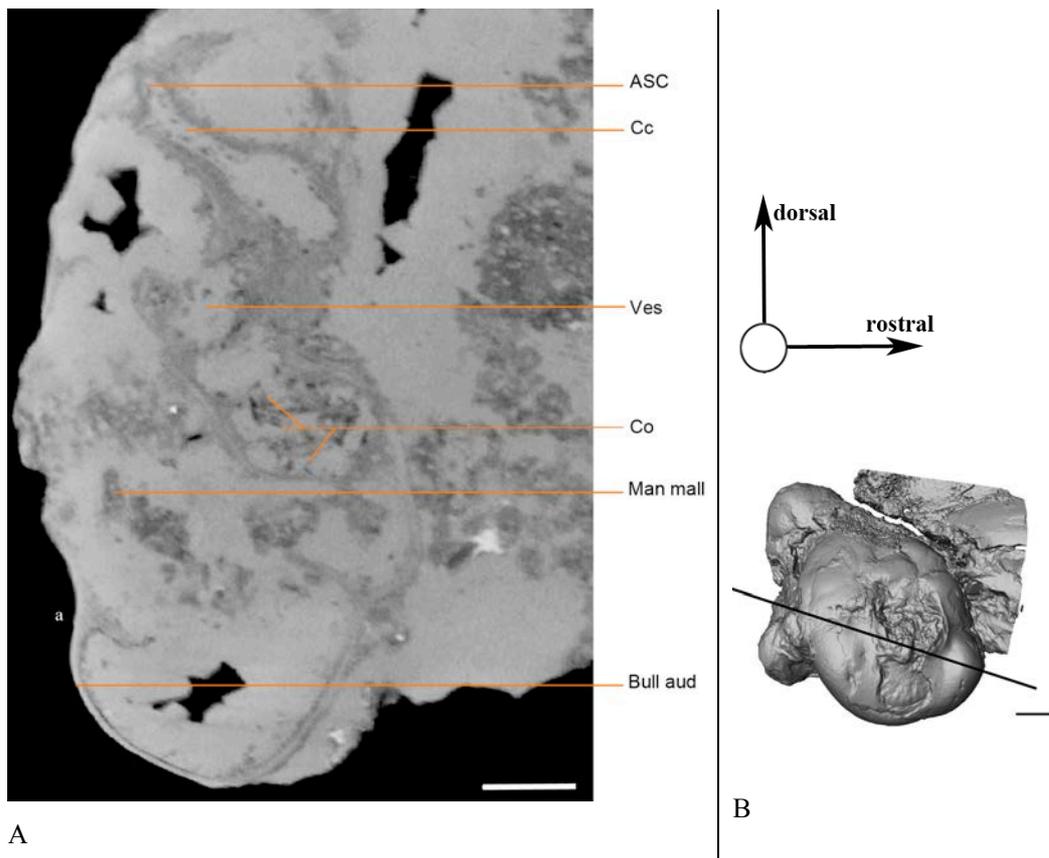
C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC ist nach rostral gekippt. b: LSC zeigt geradlinigen Verlauf. c: ASC ist rund ausgebildet. d: PSC ist gestaucht. e: Ccs ist ausgeprägt. f: LSC tritt im spitzen Winkel aus lateraler Ampulle aus. Maßstab: 1 mm.

• Xerini

Die Bogengänge der untersuchten Taxa der Xerini sind deutlich dicker als bei den anderen untersuchten Arten der Sciuridae. Der anteriore Bogengang zeigt bei *Atlantoxerus getulus*, *Euxerus erythropus*, *Geosciurus inauris* und †*Heteroxerus costatus* eine runde Krümmungslinie (Appendix B68-70), wohingegen er bei *Spermophilopsis leptodactylus* eine deutliche Stauchung in dorso-ventraler Richtung aufweist und dadurch oval erscheint (Abb. 88 D). Mit Ausnahme von †*Heteroxerus costatus* (Abb. 88 B b) neigt sich dieser Bogengang nach medial. Bei *Spermophilopsis leptodactylus*

Deskription Auris interna

(Abb. 88 D), *Geosciurus inauris* und †*Heteroxerus costatus* (Abb. 88 C c) weist der posteriore Bogengang eine leichte Stauchung auf, die nicht bei den anderen untersuchten Taxa der Xerini zu erkennen ist. In dorsaler Ansicht zeigt der laterale Bogengang von *Euxerus erythropus*, *Geosciurus inauris* und *Spermophilopsis leptodactylus* eine ovale Form. Bei †*Heteroxerus costatus* und *Atlantoxerus getulus* ist die Krümmungslinie des lateralen Bogenganges ebenfalls oval (Abb. 88 C), verläuft jedoch in einem spitzeren Winkel als bei den anderen Taxa aus der lateralen Ampulle, wodurch seine ovale Form nach caudal verschoben ist (Abb. 88 C e). Mit Ausnahme von *Euxerus erythropus* und *Atlantoxerus getulus* haben alle untersuchten Taxa der Xerini ein sekundäres Crus commune ausgebildet (Abb. 88C d), jedoch berührend sich in ihrem Verlauf bei diesen beiden Taxa der laterale und posteriore Bogengang. Die Anzahl der Cochleawindungen unterscheidet sich zwischen den einzelnen untersuchten Taxa der Xerini. Die wenigsten Windungen zeigt †*Heteroxerus costatus* mit 2,5, *Spermophilopsis leptodactylus* weist 3 Drehungen auf, *Geosciurus inauris* und *Atlantoxerus getulus* zeigen 3,25 Windungen und *Euxerus erythropus* 3,5 Drehungen.



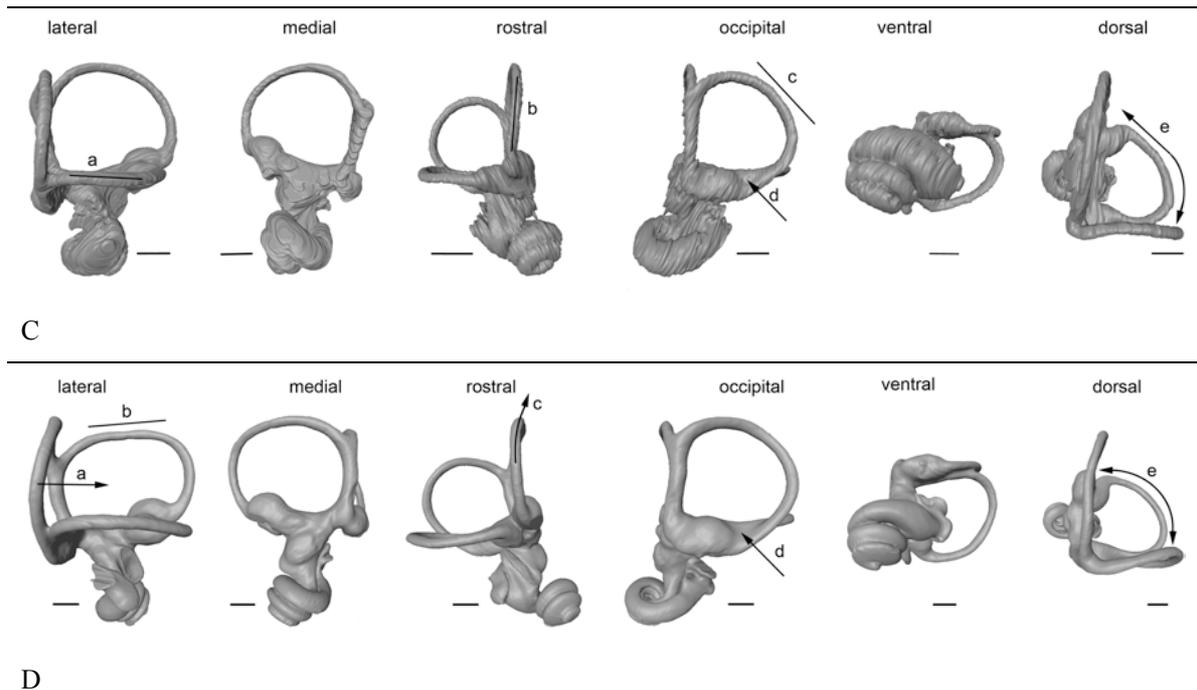


Abb. 88

A. †*Heteroxerus costatus*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 0.5 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von lateral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 0.5 mm.

C. †*Heteroxerus costatus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: LSC zeigt geradlinigen Verlauf. b: ASC zeigt geradlinigen Verlauf. c: PSC zeigt leichte Stauchung. d: Ccs ist ausgeprägt. e: LSC tritt im spitzen Winkel aus lateraler Ampulle aus. Maßstab: 0.5 mm.

D. *Spermophilopsis leptodactylus*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC ist nach rostral gekippt. b: ASC zeigt eine dorsale Stauchung. c: ASC ist nach medial geneigt. d: Ccs ist ausgeprägt. e: LSC zeigt ovale Krümmungslinie. Maßstab: 0.5 mm.

• Sciurini

Der anteriore Bogengang zeigt bei allen untersuchten Taxa eine ovale Krümmungslinie, die zusätzlich bei †*Sciurus* sp. rostro-dorsal ausgezogen ist (Appendix B70-71, Abb. 89 C d). Alle untersuchten Taxa der Sciurini weisen eine mediale Auslenkung des anterioren Bogenganges auf, der insbesondere bei †*Sciurus* sp. ausgeprägt ist (Abb. 89 C c). Der posteriore Bogengang verläuft bei *Sciurus carolinensis* und *Sciurus vulgaris* rund, während er bei †*Sciurus* sp. eine deutliche Stauchung zeigt (Abb. 89 C d). In dorsaler Ansicht zeigt der laterale Bogengang bei allen untersuchten Taxa der Sciurini eine ovale Form (Appendix B70-71, Abb. 89 C f). Alle Taxa weisen ein sekundäres Crus commune auf (Appendix B70-71, Abb. 89 C e). Die beiden rezenten Taxa *Sciurus carolinensis* und *Sciurus vulgaris* zeigen 2,5 Cochleawindungen, wohingegen †*Sciurus* sp. 2,75 Drehungen der Cochlea aufweist (Abb. 89 A).

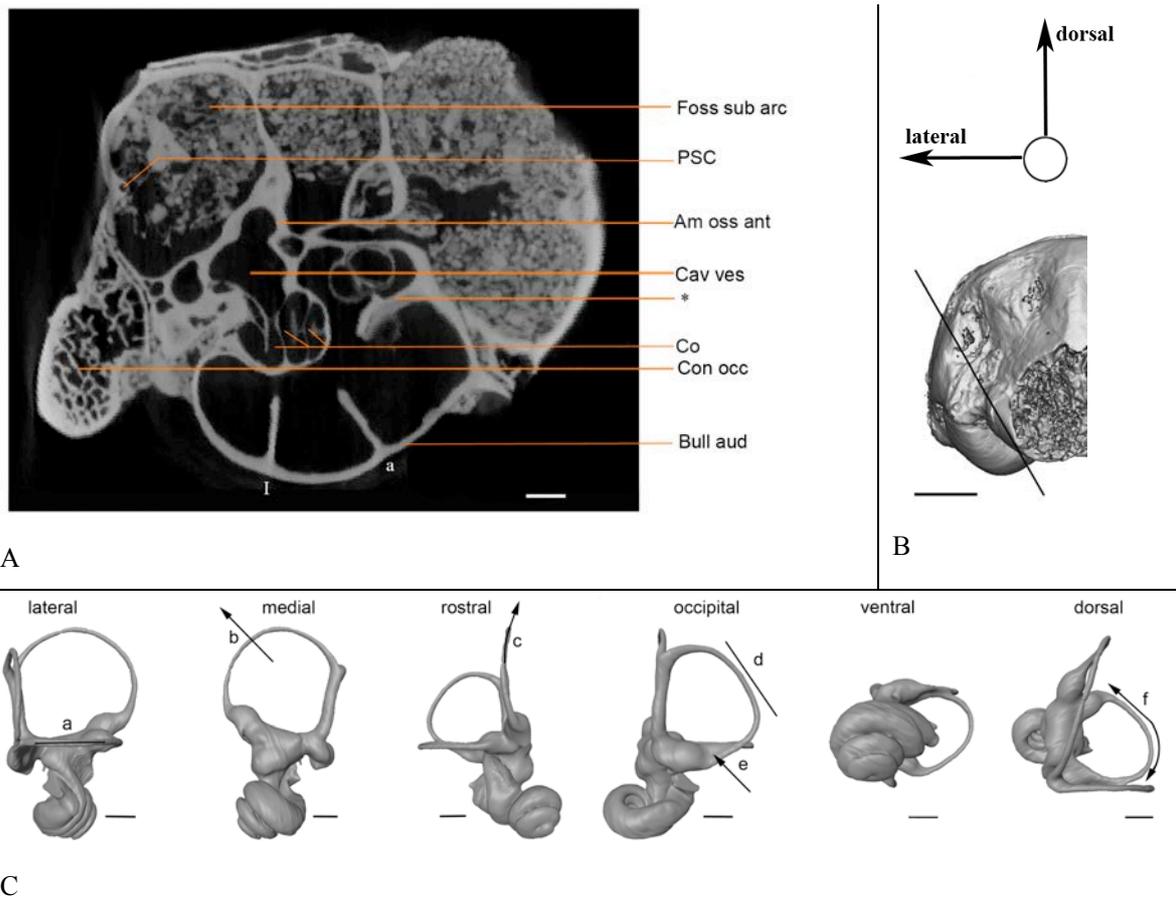


Abb. 89

†*Sciurus* sp.

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - anteriores Septum nach MACPHEE (1981). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

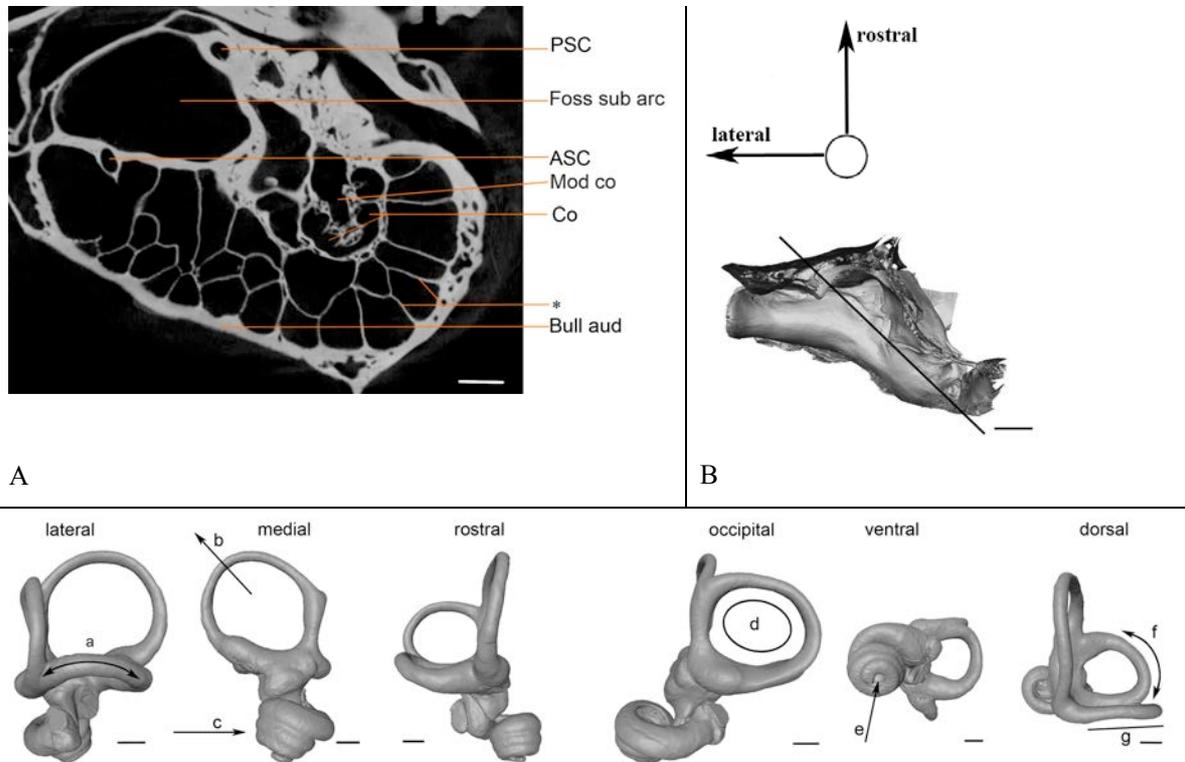
B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 5 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: LSC zeigt einen geradlinigen Verlauf. b: ASC ist nach rostro-dorsal ausgezogen. c: ASC ist nach medial gekippt. d: PSC ist leicht gestaucht. e: Ccs ist ausgebildet. f: LSC zeigt ovale Krümmungslinie die im spitzen Winkel aus lateralen Ampulle austritt. Maßstab: 1 mm.

4.5.3 Aplodontidae

Der anteriore Bogengang von *Aplodontia rufa* ist nach dorso-rostral ausgezogen, wodurch dieser Bogengang eine ovale Form erhält (Abb. 90 C b). Der posteriore Bogengang zeigt in caudaler Ansicht eine ovale Gestalt (Abb. 90 C d), sowie in dorsale Ansicht einen geradlinigen Verlauf (Abb. 90 C g). Der laterale Bogengang zeigt in lateraler Ansicht eine Auslenkung nach dorsal (Abb. 90 C a), sowie in dorsaler Ansicht eine runde Krümmungslinie (Abb. 90 C f). Die Cochlea zeigt 3,5 Windungen, die

jedoch schwach ausgebildet sind. Der Apex der Cochlea ist durch die letzte Windung nicht verschlossen, wodurch ein Foramen entsteht (Abb. 90 C e).



A

B

C

Abb. 90

Aplodontia rufa

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöchernen Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 1 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: LSC zeigt eine Krümmung nach dorsal. b: ASC ist nach rostro-dorsal ausgezogen. c: Die Windungen der Cochlea sind kaum ausgeprägt. d: PSC zeigt eine ovale Form. e: Apex schließt Cochlea nicht vollständig ab. f: LSC zeigt runde Krümmungslinie. g: PSC zeigt geradlinigen Verlauf. Maßstab: 1 mm.

4.5.4. Gliridae

Der anteriore Bogengang der Gliridae ist oval geformt (Appendix B71-72) und zeigt bei *Dryomys nitedula intermedius* eine Stauchung in dorso-ventraler Richtung (Abb. 91 C a). Bei allen untersuchten Taxa der Gliridae zeigt dieser Bogengang einen geradlinigen Verlauf. Der posteriore Bogengang weist unterschiedliche Ausprägungen auf (Appendix B71-72). Mit Ausnahme von *Eliomys quercinus* zeigen alle untersuchten Taxa der Gliridae eine Stauchung des posterioren Bogenganges in ventro-medialer Richtung (Abb. 91 C e, B d). Bei *Muscardinus avellanarius*, *Dryomys nitedula intermedius* und

Eliomys quercinus tritt der laterale Bogengang in einem spitzen Winkel aus der lateralen Ampulle aus und verläuft bogenförmig in das sekundäre Crus commune (Abb. 91 B f). Hierdurch zeigt er in dorsaler Ansicht eine ovale Form, wohingegen dieser Bogengang bei *Glis glis* und *Graphiurus parvus* (Abb. 91 A g) gerundet verläuft. Bei keinem untersuchten Taxon der Gliridae lässt sich ein sekundäres Crus commune nachweisen (Abb. 91 A f, D d). Die Windungen der Cochlea sind bei den Gliridae sehr prominent ausgeprägt, indem sich das Promontorium in das Cavum tympani wölbt, wie es bei *Pteromys volans* sowie *Glaucomys volans* ausgeprägt ist (Appendix B71-72). Mit Ausnahme von *Glis glis* mit 2,75 Drehungen der Cochlea, weisen die untersuchten Taxa der Gliridae drei Cochleawindungen auf.

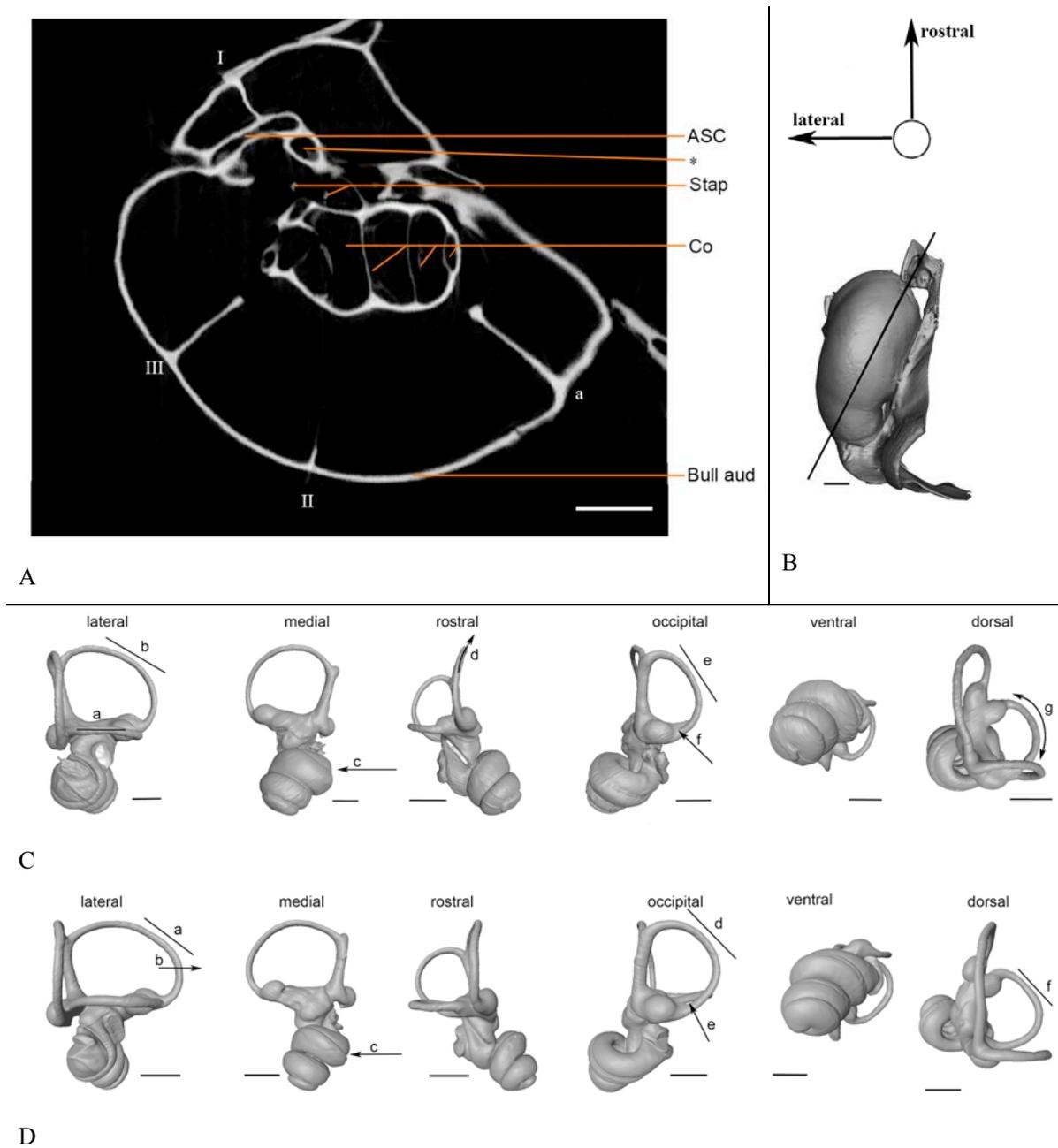


Abb. 91

A. *Graphiurus parvus*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 1mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (B). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 1 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: LSC zeigt geradlinigen Verlauf. b: ASC zeigt Stauchung. c: Secundaria der Cochlea sind sichtbar. d: ASC ist nach medial gekrümmt. e: PSC zeigt Stauchung. f: kein Ccs ausgebildet. g: LSC zeigt runde Form. Maßstab: 1 mm.

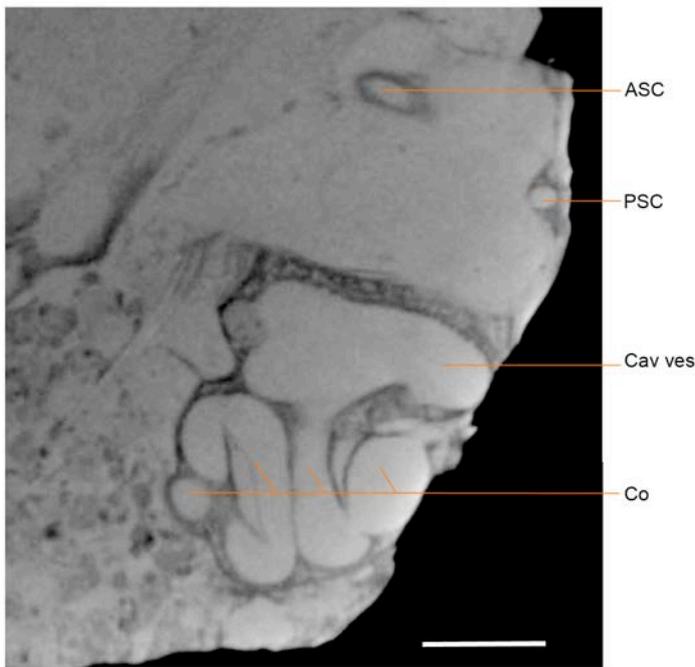
D. *Dryomys nitedula intermedius*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC zeigt eine Stauchung. b: ASC ist nach rostral ausgezogen. c: PSC zeigt Stauchung. d: kein Ccs ausgebildet. e: LSC verläuft in einem spitzen Winkel aus der lateralen Ampulle. Maßstab: 1 mm.

4.5.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

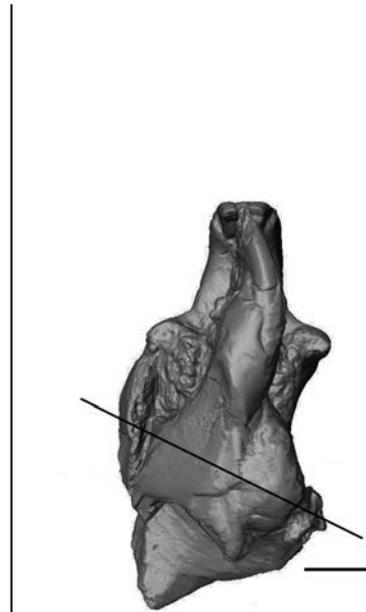
➤ †Theridomyidae

Der Krümmungslinie des anterioren Bogenganges ist bei den untersuchten Taxa der †Theridomyidae unterschiedlich. Bei †*Adelomys* sp. ist dieser Bogengang weit nach dorso-rostral ausgezogen (Abb. 92 G c), wohingegen er bei †*Sciuroides* sp. (Abb. 92 C a) sowie †*Sciuroides fransi* eine ovale Krümmungslinie aufweist (Abb. 92 F c). In cranialer Ansicht verläuft der anteriore Bogengang bei †*Adelomys* sp. geradlinig (Abb. 92 G e), bei †*Sciuroides* sp. wellenförmig (Abb. 92 C c), und zeigt bei †*Sciuroides fransi* eine mediale Auslenkung (Abb. 92 F d). Der posteriore Bogengang verläuft bei allen untersuchten Taxa der †Theridomyidae gerundet (Abb. 92 C, F, G) und zeigt in dorsaler Ansicht einen geradlinigen Verlauf (Abb. 92 G h, C h). Der laterale Bogengang zeigt bei allen untersuchten Taxa der †Theridomyidae einen geradlinigen Verlauf (Abb. 92 C b, F b, G b) sowie in dorsaler Ansicht eine runde Gestalt (Abb. 92 C g, F g, G g). Ein sekundäres Crus commune ist bei allen untersuchten Taxa der †Theridomyidae ausgebildet (Abb. 92 C e, F f). Das Promontorium ist deutlich in das Cavum tympani gewölbt (Abb. 92 C, F), was ebenso bei den untersuchten Taxa der Gliridae sowie *Glaucomys volans* (Appendix B59) und *Pteromys volans* (Abb. 80 C b) zu erkennen ist. Die Cochlea weist bei †*Sciuroides* sp. zwei Drehungen der Cochlea auf, wohingegen †*Sciuroides fransi* und †*Adelomys* sp. 2,25 Windungen ausgebildet haben. Bei den Taxa der Gattung †*Sciuroides* schließt die apikal gelegene Windung der Cochlea diese nicht ab, wodurch eine Öffnung ausgebildet ist (Abb. 93 C f, F). Bei †*Adelomys* sp. kann aufgrund des Erhaltungszustandes keine Aussage getroffen werden (Abb. 93 G).

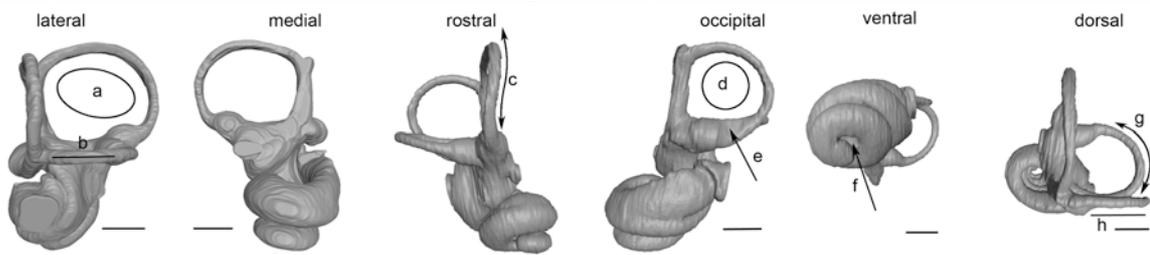
Deskription Auris interna



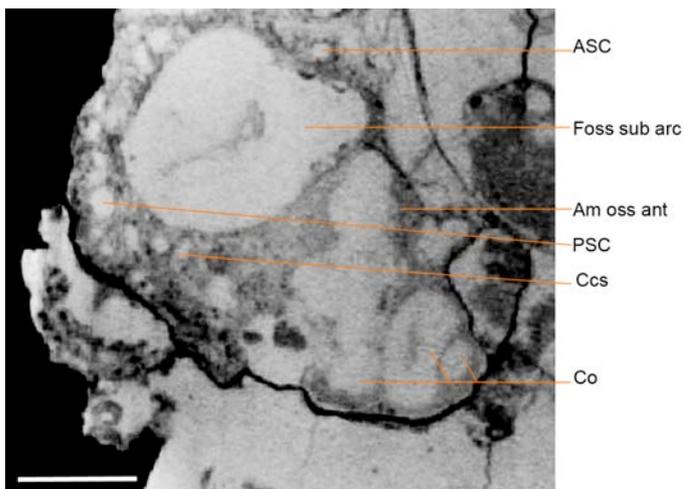
A



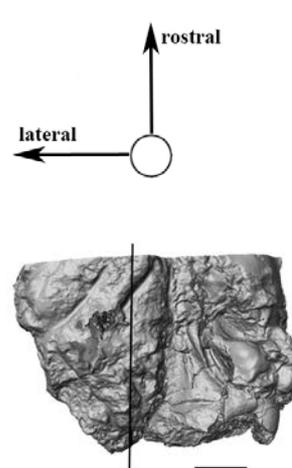
B



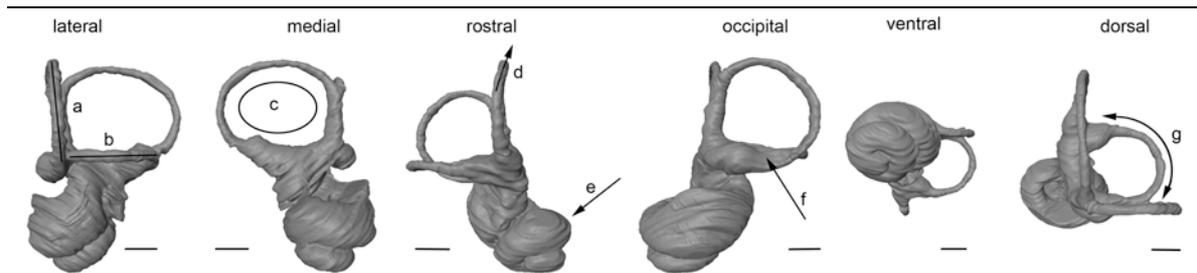
C



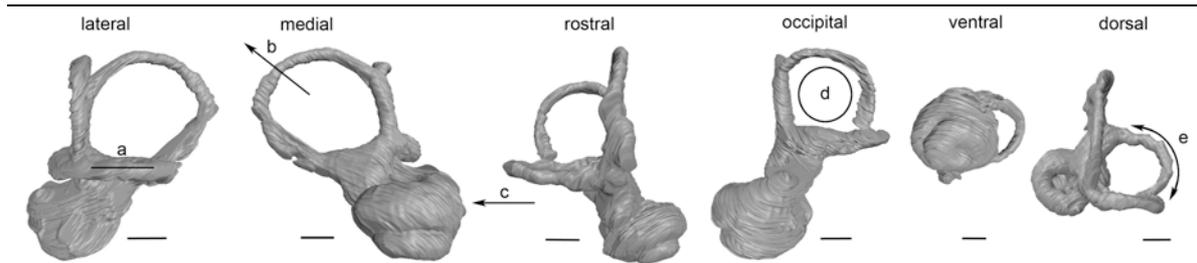
D



E



F



G

Abb. 92.

A. †*Sciurooides* sp. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöchernen Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 1mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Schädelbasis. Maßstab: 5mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: ASC zeigt eine ovale Form. b: LSC zeigt geradlinigen Verlauf. c: ASC verläuft wellenförmig. d: PSC zeigt runde Form. e: kein Ccs zu erkennen. f: Apex der Cochlea verschließt diese nicht. g: LSC zeigt runde Form. h: PSC verläuft geradlinig. Maßstab: 1mm.

D. †*Sciurooides fransi*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöchernen Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix. Maßstab: 1mm.

E. †*Sciurooides fransi*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC zeigt einen geradlinigen Verlauf. b: LSC zeigt einen geradlinigen Verlauf. c: ASC zeigt eine ovale Form. d: ASC ist nach medial gekippt. e: Cochlea ist aufgewölbt. f: Ccs ist ausgebildet. g: LSC zeigt runde Form. Maßstab: 1mm.

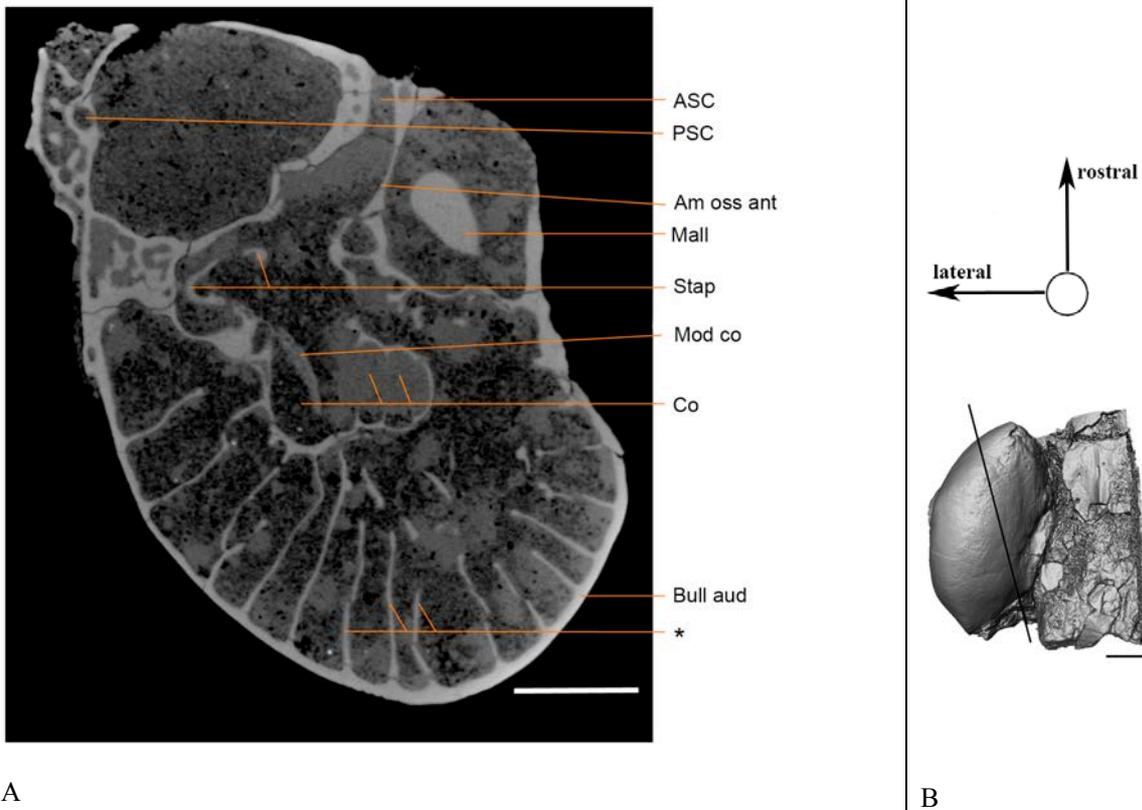
F. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (E). Ansicht von ventral auf die Schädelbasis. Maßstab: 2mm.

G. †*Adelomys* sp. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextrale Seite). a: PSC zeigt einen geradlinigen Verlauf. b: LSC zeigt einen geradlinigen Verlauf. c: ASC ist nach rostro-dorsal ausgezogen. d: erste Windung der Cochlea ist sehr prominent ausgebildet. e: ASC ist geradlinig. f: PSC zeigte eine runde Form. g: LSC zeigt eine runde Form. Maßstab: 1mm.

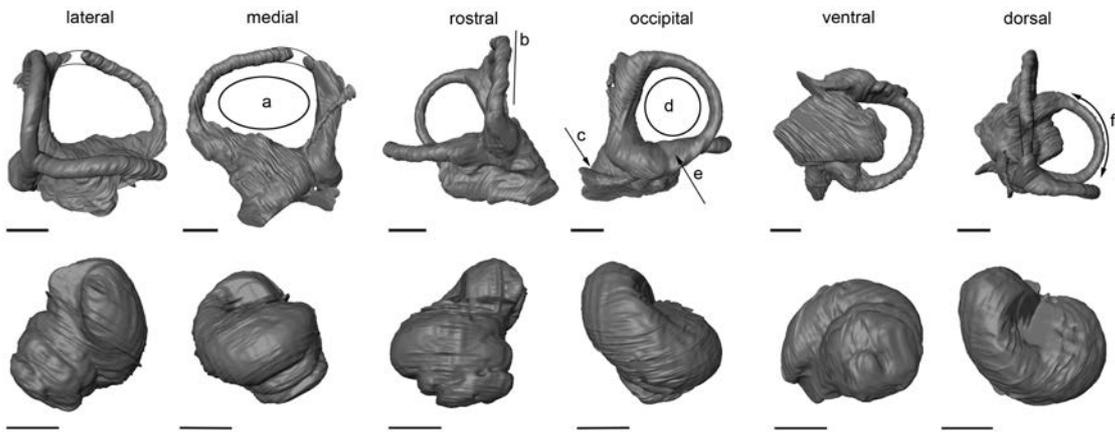
➤ †Cylindrodontidae

Bei †*Ardynomys occidentalis* sind die Canales semicirculares ossei der rechten Ohrregion sowie die Cochlea der linken Ohrregion erhalten. Der anteriore Bogengang weist bei beiden untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae eine Fraktur auf, jedoch kann in Medialansicht eine ovale Krümmungslinie erkannt werden (Abb. 94 C a, F b) sowie in Dorsalansicht ein geradliniger Verlauf. In Rostralansicht zeigt der anteriore Bogengang bei †*Cylindrodon fontis* eine leichte Kippung nach medial (Abb. 94 C b), wohingegen bei †*Ardynomys occidentalis* dies nicht zu erkennen ist (Abb. 94 E). Der posteriore

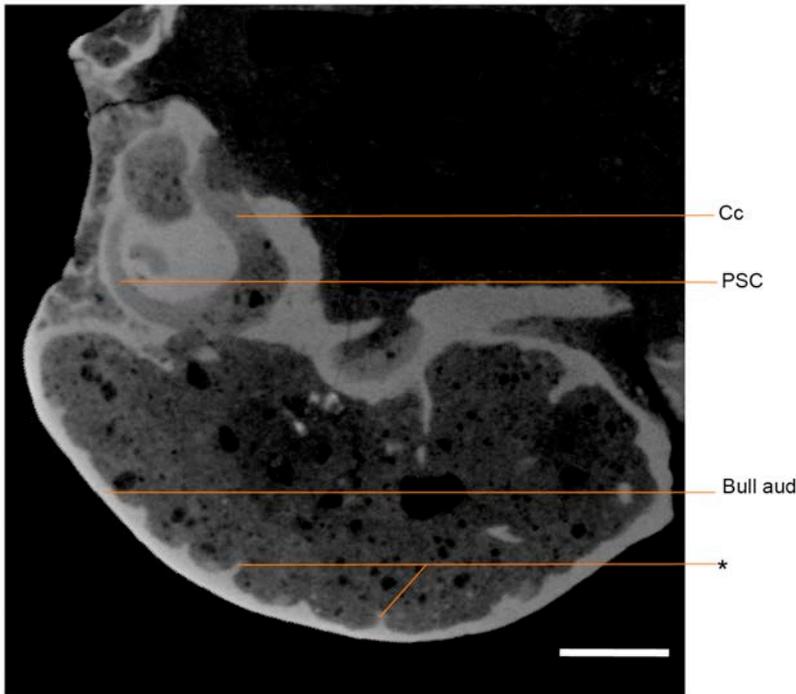
Bogengang ist bei †*Cylindrodon fontis* leicht nach rostral gekippt (Abb. 94 C a) und zeigt eine leichte Stauchung in dorso-medialer Richtung (Abb. 94 C e). Bei †*Ardynomys occidentalis* zeigt der posteriore Bogengang in Lateralansicht einen geradlinigen Verlauf und erscheint in Occipitalansicht mit einer runde Krümmungslinie (Abb. 94 E d). Die Ampulle des posterioren Bogenganges weist einen Kanal mit einem medialen Verlauf auf, der die nervale Innervation der Ampulle führt (Abb. 94 C c). Solch ein Kanal ist bei keinem weiteren untersuchten Taxon dieser Studie zu erkennen. In Dorsalansicht zeigt der laterale Bogengang einen runden Verlauf (Abb. 94 C f, F f) sowie in Lateralansicht eine geradlinige Krümmungslinie. Ein sekundäres Crus commune zwischen der Ampulle des posterioren Bogenganges und dem lateralen Bogengang findet sich bei †*Ardynomys occidentalis* (Abb. 94 E e), jedoch nicht bei †*Cylindrodon fontis* (Abb. 94 C e). Ein Canaliculus cochleae ist bei †*Cylindrodon fontis* zu erkennen und zeigt einen medio-occipitalen Verlauf, wie er bei den untersuchten Taxa der Sciuromorpha zu erkennen ist. Es können keine Aussagen über den Verlauf des Canaliculus cochleae bei †*Ardynomys occidentalis* gemacht werden, da dieser nicht erhalten ist. Das Promontorium wölbt sich bei den untersuchten Taxa der †*Theridomyidae* nicht in das Cavum tympani, wie es bei Taxa der †*Theridomyidae* zu erkennen ist (Abb. 92 D F). Bei †*Cylindrodon fontis* lassen sich 3,5 Drehungen der Cochlea nachweisen, wohingegen †*Ardynomys occidentalis* 3,25 Windungen ausgeprägt hat.



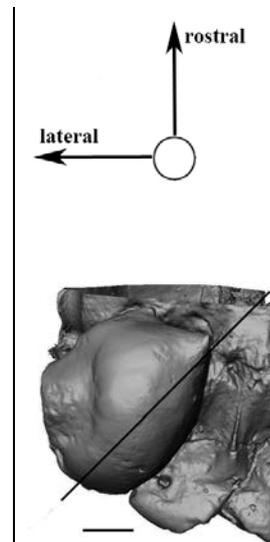
Deskription Auris interna



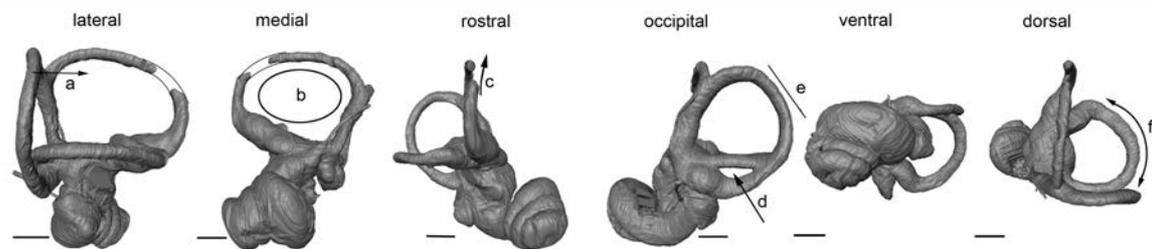
C



D



E



F

Abb. 93

A. †*Cylindrodon fontis*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherner Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

C. †*Cylindrodon fontis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der rechten Auris interna. a: PSC ist nach rostral gekippt. b: ASC zeigt eine ovale Form. c: ASC ist nach medial gekippt. d: kein Ccs ausgebildet. e: PSC zeigt Stauchung. f: LSC zeigt runde Form. Maßstab: 1 mm.

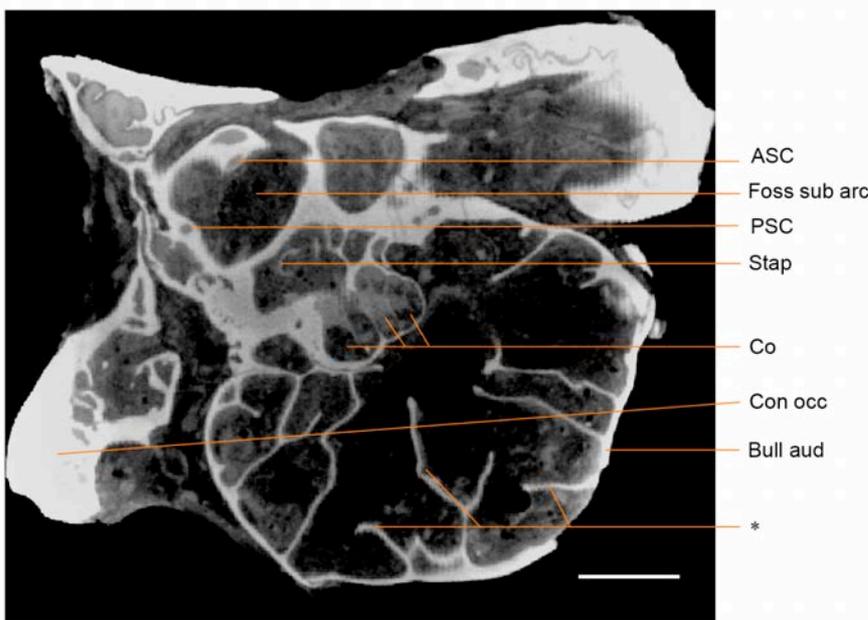
D. †*Ardynomys occidentalis*. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherner Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 2 mm.

E. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (D) der Oticalregion. Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 2 mm.

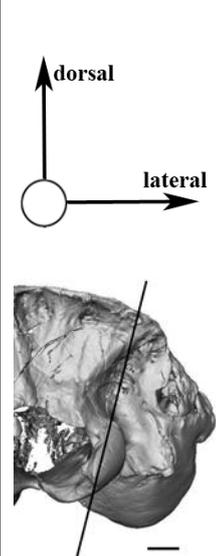
F. †*Ardynomys occidentalis*. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der rechten Auris interna (obere Reihe) sowie Cochlea der linken Ohrregion (untere Reihe). a: ASC zeigt ovale Form. b: ASC zeigt geraden Verlauf. c: deutlicher Kanal für nervale Innervation. d: PSC ist rund gestaltet. e: Ccs ist ausgebildet. f: LSC ist rund. Maßstab: 1mm.

➤ †Ischyromyidae

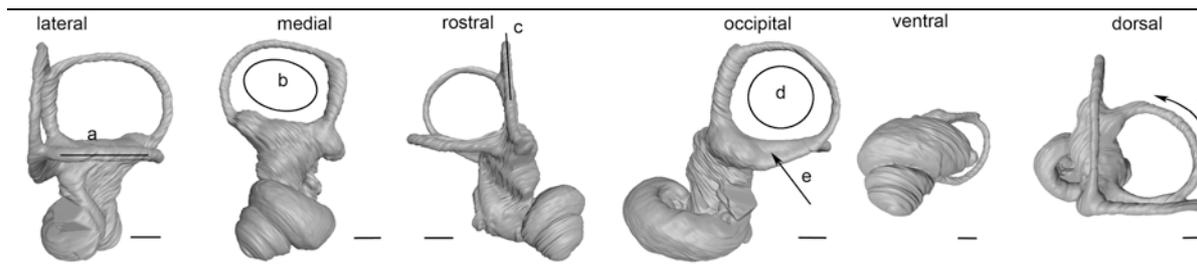
Der anteriore Bogengang von †*Ischyromys typus* zeigt eine ovale Krümmungslinie (Abb. 94 C b) sowie in cranialer Ansicht einen geradlinigen Verlauf (Abb. 94 C c). Der posteriore Bogengang verläuft gerundet (Abb. 94 C d) und zeigt keine weiteren Auslenkungen. Der laterale Bogengang verläuft in lateraler Ansicht gerade (Abb. 94 C a) und zeigt in dorsaler Ansicht eine runde Krümmungslinie (Abb. 92 C f). Die Cochlea von †*Ischyromys typus* weist 3,75 Windungen auf.



A



B



C

Abb. 94

†*Ischyromys typus*

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). * - knöcherne Septen innerhalb des Cavum tympani. Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 4 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von occipital auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 4 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: LSC zeigt geradlinigen Verlauf. b: ASC hat ovale Form. c: ASC verläuft geradlinig. d: PSC zeigt runde Form. e: kein Ccs ausgeprägt. f: LSC zeigt runde Form. Maßstab: 1mm.

4.5.6 Lagomorpha

Der anteriore Bogengang von *Oryctolagus cuniculus* ist nach rostro-dorsal ausgezogen (Abb. 95 C b) und zeigt in cranialer Ansicht einen geradlinigen Verlauf (Abb. 95 C c). Der posteriore Bogengang ist nach rostral gekippt (Abb. 95 C a) und zeigt in caudaler Ansicht eine runde Krümmungslinie (Abb. 95 C). Der laterale Bogengang verläuft in lateraler Ansicht geradlinig und zeigt in dorsaler Ansicht einen ovalen Verlauf. Bei *Oryctolagus cuniculus* ist kein sekundäres Crus commune ausgebildet, jedoch weisen der posteriore und laterale Bogengang eine deutliche Überkreuzung auf, indem der laterale Bogengang auf Höhe eines überspannten Drittels der Länge des anterioren Bogang diesen schneidet (Abb. 95 C d). Die Cochlea zeigt 3,5 Drehungen (Abb. 95 C e).

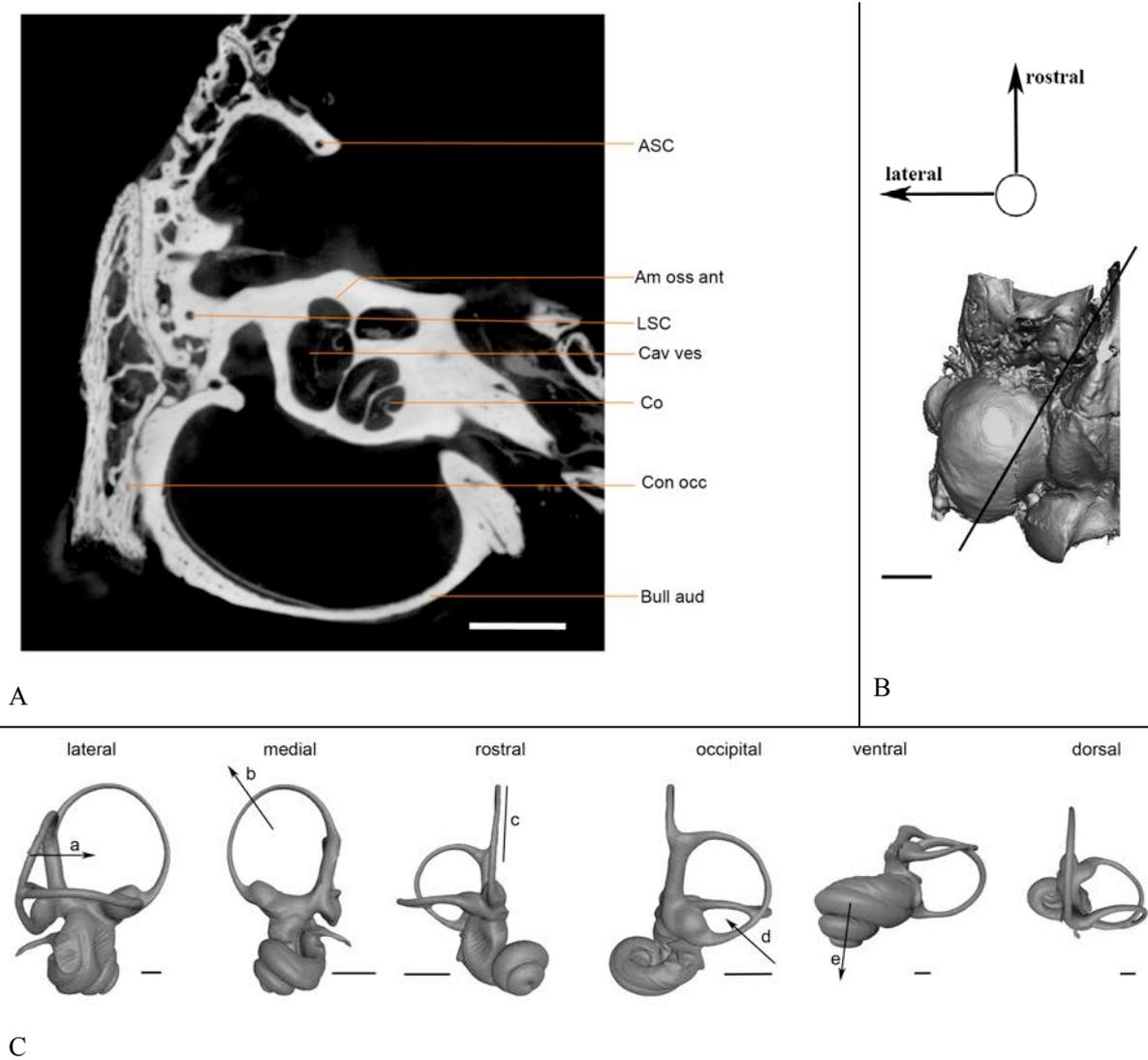


Abb. 95

Orcytolagus cuniculus

A. μ CT-Aufnahme (Parasagittalschnitt entlang der Cochlea). Abkürzungsverzeichnis im Appendix AV-II. Maßstab: 4 mm.

B. Schnittebene der μ CT-Aufnahme (A). Ansicht von ventral auf die Bulla auditiva (dextral). Maßstab: 4 mm.

C. Virtuelle 3D-Rekonstruktion der Auris interna (dextral). a: PSC ist nach rostral geneigt. b: ASC ist nach dorso-rostral ausgezogen. c: ASC verläuft geradlinig. d: kein Ccs ist ausgeprägt. e: Cochlea weist 3,5 Windungen auf. Maßstab: 1 mm.

4.6 Phylogenetische Analyse

Eine phylogenetische Analyse der Sciuromorpha, den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae sowie *Oryctolagus cuniculus* wurde mit Merkmalen der Ohrregion mittels MacClade und PAUP* durchgeführt. Es wurden 46 Merkmale bei 51 Taxa gefunden. Diese finden sich in Tab. A - III. Alle möglichen Bäume der Maximum Parsimony Analyse sind ungewurzelt. Erst nach der Analyse wurde *Oryctolagus cuniculus* durch Anlegen der Wurzel als Außengruppe erzwungen. Es wurden 104 gleich sparsame Bäume gefunden, aus denen ein 'consensus tree' wie auch ein 'strict consensus tree' generiert wurden. Beide Bäume sind identisch, weshalb im Folgenden der 'strict consensus tree' besprochen wird. Die Baumlänge (tree length = TL) ist 429 und gibt die absolute Anzahl der Transformationsschritte aller Merkmale in dem Kladogramm wieder. Der Konsistenz-Index (consistency index = CI) der Analyse liegt bei 0,17, der Retention Index (retention index = RI) bei 0,48, der berichtigte Konsistenz-Index (rescaled consistency-index = RC) bei 0,08 und der Homoplasie-Index (homoplasy-index = HI) liegt bei 0,83.

Durch die PAUP*-Analyse und somit anhand der Anatomie der Ossicula auditus sowie der Auris können die untersuchten Taxa der Sciuromorpha, der †Theridomyidae, †Ischyromyidae und †Cylindrodontidae phylogenetisch nicht voneinander unterschieden werden (Abb. 96). Es muss darauf hingewiesen werden, dass für eine volle dichotome Auflösung die Anzahl der Merkmale $n-1$ betragen sollte, wobei n der Anzahl der im Baum untersuchten Taxa entspricht. Die niedrigen Werte der Baumlänge, des Konsistenz-, des berichtigten Konsistenz- sowie des Homoplasie-Indizes deuten auf viele Homoplasien in der Merkmalsmatrix hin (vgl. WILSON & SANCHÉZ 2010), weshalb phylogenetische Rückschlüsse bei der Untersuchung der Ohrregion nur bedingt getroffen werden können. Der Konsistenz-Index kann durch den Einbezug vieler apomorpher Merkmalszustände einzelner Taxa künstlich erhöht werden, was durch die wenigen Apomorphien der Ohrregion in dieser Studie nicht gegeben ist. In dieser vorliegenden Studie deutet der niedrige Wert des Konsistenz-Index einige Homoplasien in den Merkmalen der Ohrregion an.

Es wird von einer Besprechung einzelner Merkmale sowie möglichen Schwestergruppenverhältnissen abgesehen. Auf dem beiliegenden Datenträger (Tab. A - XVI) findet sich eine vollständige Auflistung der ausgegebenen Merkmalskombinationen von PAUP*. Die erfassten Merkmale der Ohrregion sollen als Grundlage für weiterführende Studien angesehen werden und in Merkmalskomplexe anderer rezenter und fossiler Arten der Rodentia eingepflegt werden.

Phylogenetische Analyse

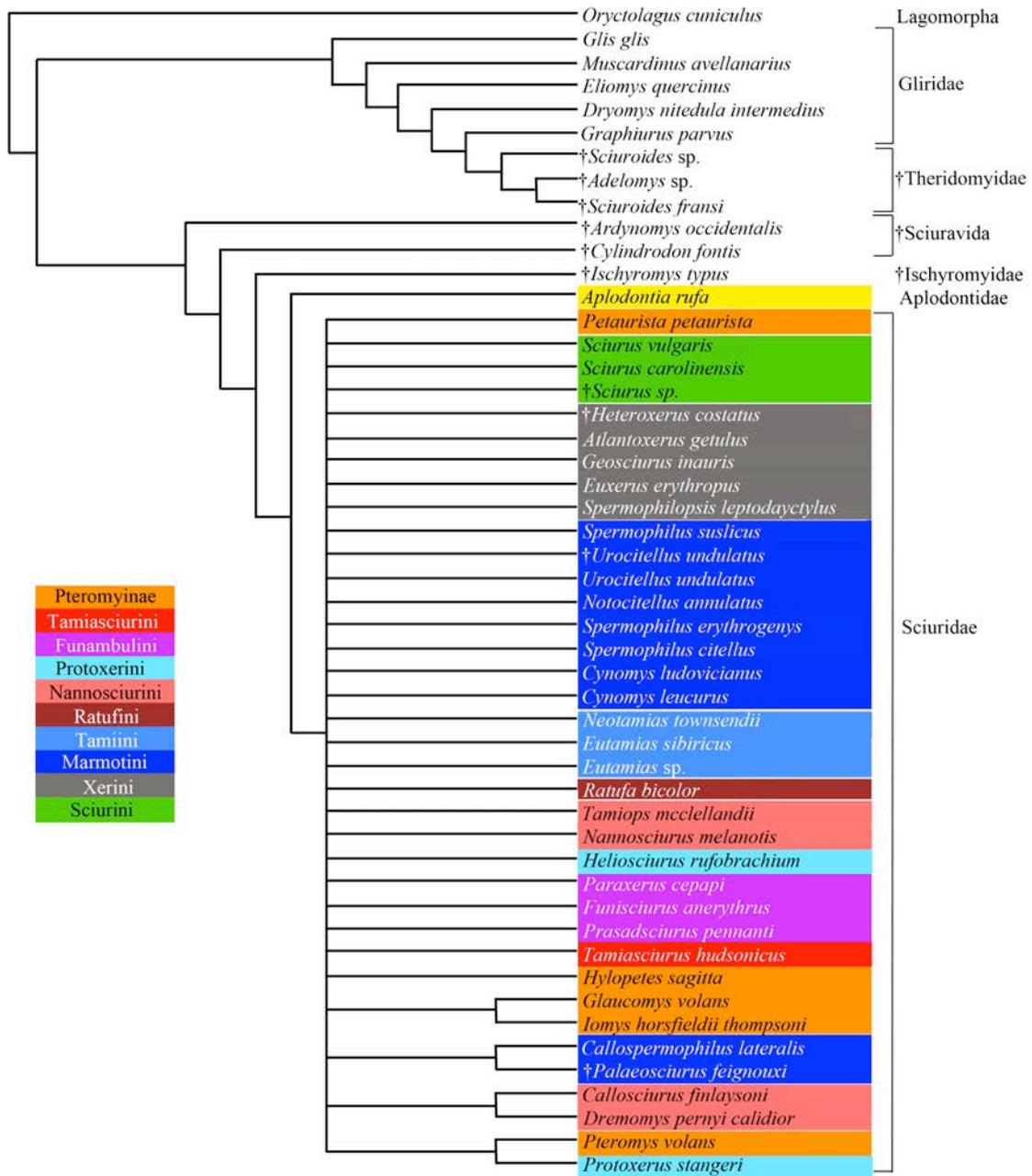


Abb. 96

Maximum Parsimony Analyse. Strikter Konsensus Baum der Merkmale der Ohrregion der Sciuromorpha (Farbcode siehe links. grün: Gliridae, gelb: *Aplodontia rufa*), der untersuchten Vertreter der Rodentia (Farbcode schwarz) sowie *Oryctolagus cuniculus*. Farbcode fasst Triben und Familien der untersuchten Taxa zusammen. Der Strikte Konsensus Baum entspricht dem Semistrikten Konsensus Baum. Statistische Werte der PAUP*-Analyse für alle 104 kürzesten Bäume: TL = 429, CI = 0,17, RI = 0,47, RC = 0,08, HI = 0,83.

4.7 Diskussion der vergleichend-morphologischen Untersuchung

4.7.1 Grundplanrekonstruktionen der Auris media und Auris interna

Die Ohrregion der Sciuridae ist bereits seit PARENT (1976, 1983) und LAVOCAT & PARENT (1971, 1985) Fokus phylogenetischer Fragestellungen. Insbesondere durch die Untersuchung ausgesuchter Vertreter der †Sciuravidae und †Theridomorpha konnten Grundplanmerkmale, wie die Ausprägung einer Arteria stapediale sowie eine Rinne auf dem Promontorium, rekonstruiert werden (LAVOCAT & PARENT 1985).

In dieser vorliegenden Studie zeigten sich bei der anatomischen Untersuchung einzelner knöcherner Septen innerhalb des Recessus epitympanicus sowie des Cavum tympani systematisch relevante Gemeinsamkeiten, aber auch Unterschiede zwischen den Familien der Sciuromorpha, den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae, sowie der Außengruppe *Oryctolagus cuniculus*. Dies bestätigt bisherige molekulare Untersuchungen von MERCER & ROTH (2003) sowie STANYON et al. (2003). Die Anzahl systematisch relevanter Merkmale der gesamten Ohrregion, reichten jedoch nicht aus, eindeutige phylogenetische Aussagen über die untersuchten Taxa zu treffen, weshalb für die folgende Diskussion als Grundlage das molekulare Kladogramm von MERCER & ROTH (2003) dienen soll (Abb. 3).

4.7.1.1 Sciuromorpha

➤ Septen

Innerhalb des Recessus epitympanicus sowie des Cavum tympani finden sich bei Sciuridae und Gliridae knöcherner Septen in unterschiedlicher Anzahl, während *Aplodontia rufa* und †*Ischyromys typus* ein komplexes Netzwerk knöcherner Scheidewände zeigen. *Oryctolagus cuniculus* läßt keinerlei Ausbildung dieser Strukturen erkennen, was von WINGE (1888) zitiert nach VAN KAMPEN (1905) ebenso für Capromyinae, Hystricidae, Coendidae (= Erethizontidae), Lagostomidae, Dasyproctidae, Dinomyidae sowie Caviidae, von TULLBERG (1899) für *Georychus capensis*, Spalacidae, Muridae außer Microtinae, sowie Heteromyidae (contra: LAVOCAT & PARENT (1985) und von VAN KAMPEN (1905) bei *Dipus jaculus*, *Pedetes caffer* und *Lepus cuniculus* beschrieben wurde. Aufgrund der Merkmalsverteilung im Stammbaum der Nager, soll für den Grundplan der Sciuromorpha ein Netzwerk knöcherner Septen angenommen werden, das innerhalb der Sciuridae und Gliridae eine Reduktion erfahren hat und bei *Aplodontia rufa* im plesiomorphen Grundplanzustand vorliegt. Möglicherweise zeigen Sciuridae und Gliridae eine synapomorphe Reduktion des knöchernen Netzwerkes und somit ein gemeinsames Auftreten einzelner Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani, was ein näheres Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden

Familien andeuten würde. Dies wurde bereits durch vergleichend-morphologische Untersuchungen der Molaren (STEHLIN & SCHAUB 1951), des cranialen Blutgefäßsystems (BUGGE 1974), sowie einer vergleichenden Betrachtung der Ossicula auditus von FARR & MASON (2008) angenommen, widerspricht jedoch molekularen Untersuchungen (MERCER & ROTH 2003, MONTGELARD et al. 2008, BLANGA-KANFI et al. 2009), immunologischen Analysen (SARICH 1985) und anatomischen Befunde der Mittelohrregion (LAVOCAT & PARENT 1985).

Für das Taxon †*Reithroparamys delicatissimus* wird von MENG (1990) ein ventral gelegenes Septum beschrieben. Aufgrund seiner Lage wird es in dieser vorliegenden Studie als Nebenseptum a innerhalb des Cavum tympani identifiziert. Dies spricht für die Ausbildung dieses Septums im Grundplan der Rodentia, wodurch ein vollständiges Fehlen von Septen, wie es bei *Oryctolagus cuniculus* sowie bei einzelnen Familien der Rodentia zu beobachten ist (WINGE 1888, TULLBERG 1899, VAN KAMPEN 1905), als konvergenter Merkmalszustand innerhalb der Glires gewertet werden kann. Die Ausbildung von Septen im Grundplan der Rodentia erscheint unter Berücksichtigung des untersuchten Materials als sparsamer, weshalb die Annahmen von THORINGTON et al. (1998), die in dieser Merkmalsausprägung einen abgeleiteten Zustand erkennen, nicht unterstützt werden kann. Eine endgültige Klarheit kann erst durch die Untersuchung weiterer Taxa gewonnen werden.

Tupaia glis zeichnet sich durch ein 'medial secondary septum' aus (MACPHEE 1981), was nach dem Lagekriterium dem Hauptseptum I innerhalb des Cavum tympani entspricht (siehe Tab. 1). Ob es sich bei diesen beiden Septen um ein plesiomorphes Merkmal der Euarchontoglires handelt oder um unabhängig entstandene Strukturen, kann ohne die Untersuchung weiterer Taxa abschließend nicht entschieden werden.

➤ Malleus

Die Mallei der Sciuomorpha besitzen einen Processus cephalicus, der in seinem Verlauf nach rostral mit dem Ectotympanicum verschmilzt. Dieser Processus ist bei den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, mit Ausnahme von †*Sciuroides* sp., †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie bei *Oryctolagus cuniculus*, ebenso ausgebildet, zeigt jedoch keine Verschmelzung mit dem Ectotympanicum, wie es auch bei *Castor fiber* (HYRTL 1845), *Anomalurus* sp. (DORAN 1879), *Chinchilla* sp. und *Hystrix* sp. (FLEISCHER 1978) beschrieben wird. Bei den Mallei der Sciuomorpha handelt es sich um einen Vorläufertypus des von FLEISCHER (1978) postulierten und von ihm als abgeleitet angesehenen 'freely-mobile-type', der eine ligamentöse Aufhängung innerhalb des Recessus epitympanicus zeigt. Eine Verwachsung der knöchernen Lamina der Sciuridae bzw. des Processus cephalicus der Gliridae und *Aplodontia rufa* mit dem Tympanicum wird als Grundplan der Sciuomorpha angesehen und gegenüber dem 'freely-mobile-type' (FLEISCHER 1978) als ursprünglich angesehen.

Die Facies articularis der Sciuridae und Gliridae ist komplex gestaltet, während bei *Aplodontia rufa* sowie den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae und *Oryctolagus cuniculus* ein einfaches Gelenkrelief zwischen Malleus und Incus zu erkennen ist. Eine einfache Gestalt dieses Gelenkes wird für den Grundplan der Rodentia angenommen, wodurch die komplexe Gelenkung als Synapomorphie der Sciuridae und Gliridae gewertet wird. Dies spricht für ein engeres Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden Familien, was ebenso in der Ausprägung der Septen anzunehmen ist, jedoch morphologischen (LAVOCAT & PARENT 1985), immunologischen (SARICH 1985) sowie molekularen Untersuchungen (MERCER & ROTH 2003, MONTGELARD et al. 2008, BLANGA-KANFI et al. 2009) widerspricht. Für den Grundplan der Glires kann abschließend, trotz der Studien von DORAN (1879), COCKERELL (1914) und FLEISCHER (1978), keine Aussage getroffen werden.

Das Collum mallei ist bei Sciuridae, Gliridae und *Aplodontia rufa* kurz ausgebildet, während bei †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* ein deutlich verlängertes Collum mallei zwischen Caput mallei und Manubrium mallei zu finden ist. In der morphologisch-vergleichenden Arbeit von DORAN (1879) wird für Sciuridae das Fehlen eines Collum mallei postuliert, was jedoch mit den morphologischen Ergebnissen dieser Studie nicht verifiziert werden kann. Da die Ausbildung und Länge des Collum mallei bei anderen Familien der Rodentia nicht eindeutig ist (vgl. dazu Bildtafeln von HYRTL 1845, COCKERELL 1914, FLEISCHER 1978), kann nicht entschieden werden, ob es sich bei einer kurzen Ausbildung dieser Struktur um ein synapomorphes Merkmal der Sciuiomorpha handelt oder ob dieses mehrfach unabhängig innerhalb der Rodentia ausgebildet wurde.

➤ Incus

Das Crus breve incudis und der Corpus incudis unterscheiden sich zwischen den untersuchten Taxa der Sciuiomorpha. Bei Sciuridae, *Aplodontia rufa*, †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* ist der Übergang zwischen Crus breve incudis und Corpus incudis flach, während bei Gliridae eine Wölbung des Crus breve incudis nach dorsal zu erkennen ist und der Incus eine sichelförmige Gestalt erhält. Eine Merkmalsausprägung, wie sie bei Sciuridae und *Aplodontia rufa* vorliegt, zeigt sich in den morphologischen Untersuchungen von FLEISCHER (1973) anhand seiner Bildtafeln auch bei *Rattus rattus* und *Tupaia glis*, ist jedoch auch bei *Macaca* sp., *Orycteropus afer* und *Loxodonta africana* ausgeprägt. Es ist anzunehmen, dass die Gestalt des Incus innerhalb der Mammalia konvergenten Entwicklungen unterworfen ist, weshalb kein Grundplan der Sciuiomorpha und Rodentia erstellt werden kann.

➤ Stapes

Die Stapes der einzelnen Familien der Sciuomorpha können anatomisch voneinander unterschieden werden. Bei den untersuchten Taxa der Sciuridae sind die Crura unterschiedlich gestaltet, bei Gliridae filigran und uniform ausgebildet, und bei *Aplodontia rufa* deutlich kürzer und massiv. Mit Ausnahme der †Theridomyidae ähnelt der Stapes der †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae demjenigen der Sciuridae. Es ist anzunehmen, dass Gliridae und *Aplodontia rufa* unabhängigen Entwicklungslinien entsprechen und autapomorphe Merkmalszustände zeigen. †*Ischyromys typus* und die untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae weisen deutliche morphologische Unterschiede in der Gestalt des Foramen intracurale auf, wie es auch bei den Sciuridae zu erkennen ist. Ein knöcherner Kanal der Arteria stapediale findet sich, mit Ausnahme von *Sciurus vulgaris*, bei allen untersuchten Taxa der Sciuridae sowie *Graphiurus parvus*, wohingegen *Glis glis*, *Muscardinus avellanarius* und *Aplodontia rufa* eine Reduktion dieses Kanals zeigen. Nach WOOD (1955) kann bei den Sciuridae sowie Gliridae keine vollständig ausgebildete Arteria carotis interna nachgewiesen werden, während *Aplodontia rufa* sowohl die Arteria carotis interna als auch die Arteria stapediale reduziert hat. Die Ausbildung eines knöchernen Kanals der Arteria stapediale wird von LAVOCAT & PARENT (1971) als plesiomorphes Merkmal der Rodentia angegeben und von VAN KAMPEN (1905) auch bei *Tupaia* sp. beschrieben. Die Ausbildung eines knöchernen Kanals der Arteria stapediale soll als Grundplanmerkmal der Sciuomorpha angenommen werden. Bei *Glis glis*, *Muscardinus avellanarius* und *Aplodontia rufa* liegt ein abgeleiteter Merkmalszustand vor, den WIBLE (1984) bei den Untersuchungen des Arterienmusters von *Aplodontia rufa* bereits postulierte und welcher mit dieser Studie nun verifiziert werden kann. †*Ischyromys typus*, †*Sciuroides* sp., †*Adelomys* sp. und †*Ardynomys occidentalis* lassen den knöchernen Kanal der Arteria stapediale nicht erkennen, wobei jedoch nicht entschieden werden kann, ob hierbei eine Reduktion dieses knöchernen Kanals vorliegt oder dies auf den Erhaltungszustand der fossilen Stücken zurückzuführen ist.

➤ Auris interna

Die Anatomie der Canales semicirculares der Sciuridae und Gliridae ist sehr konservativ. Bei Sciuridae und Gliridae ist der Durchmesser des Bogengangkanals deutlich geringer als bei *Aplodontia rufa*. In Kapitel 5.6.1.2. zeigt sich in der Größe des Durchmessers ein deutliches funktionelles Signal, wobei ein phylogenetischer Einfluss nicht ausgeschlossen werden kann. Sciuridae, Gliridae sowie die untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae weisen in Lateralansicht einen ovalen Verlauf des anterioren Bogenganges auf, wohingegen *Aplodontia rufa*, †*Adelomys* sp. sowie *Oryctolagus cuniculus* einen deutlich nach rostral ausgezogen anterioren Bogengang ausgebildet haben. Für Sciuomorpha ist aufgrund des Parsimonie-Prinzips die ovale Form des anterioren Bogenganges als Grundplanmerkmal anzunehmen. Eine rostrale Verformung

dieses Bogenganges bei †*Adelomys* sp., *Aplodontia rufa* und *Oryctolagus cuniculus* wird als konvergente Entwicklung innerhalb der Glires gewertet.

Der posteriore Bogengang weist bei den untersuchten Taxa der Sciuridae, Gliridae und †Cylindrodontidae eine dorso-mediale Stauchung auf, zeigt bei *Aplodontia rufa* eine quer ovale Gestalt und ist bei †*Ischyromys typus*, den untersuchten Taxa der †Theridomyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* in Lateralansicht rund. Für den Grundplan der Sciuromorpha wird eine Stauchung des posterioren Bogenganges angenommen, der bei *Aplodontia rufa* in einem apomorphen Merkmalszustand vorliegt

Der laterale Bogengang zeigt bei den untersuchten Taxa der Sciuridae und Gliridae eine ovale Krümmungslinie und ist bei *Aplodontia rufa*, den †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* rund ausgebildet. Als Grundplan wird für Sciuromorpha eine runde Form angenommen, die bei den Sciuridae und Gliridae möglicherweise in ovaler Gestalt in einem synapomorphen Merkmalszustand vorliegt. Ein mögliches Schwestergruppenverhältnis dieser beiden Familien wird bereits durch die Ausprägung der knöchernen Septen sowie der Gestalt Facies articularis des Malleus und Incus gestützt und kann auch zahnmorphologisch (STEHLIN & SCHAUB 1951), anhand von Merkmalen des cranialen Blutgefäßsystems (WIBLE 1984), und durch die Anatomie der Ossicula auditus (FARR & MASON 2008) bestätigt werden, widerspricht jedoch bisherigen molekularen Untersuchungen (MERCER & ROTH 2003, MONTGELARD et al. 2008, BLANGA-KANFI et al. 2009).

Die Anzahl der Cochleawindungen der Sciuromorpha liegt zwischen 2,5 und 3,5 Umdrehungen, wobei †*Sciurooides* sp. mit zwei Drehungen die geringste Anzahl an Windungen zeigt und †*Ischyromys typus* mit 3,75 die meisten Windungen der Cochlea aufweist. Einzelne Familien dieser vorliegenden Studie können in der Anzahl der Cochleawindungen nicht voneinander unterschieden werden, weshalb kein phylogenetisches Signal in der Ausprägung der Cochlea zu erkennen ist.

4.7.1.2 Sciuridae

Durch molekulare Untersuchungen von STANYON et al. (2003) wird das Genom bei Sciuridae als konservativ beschrieben, was für ein sehr enges Verwandtschaftsverhältnis der einzelnen Taxa spricht. Einzelne Triben der Sciuridae lassen sich in dieser Studie bei der Gesamtbetrachtung aller Merkmal der Ohrregion nicht unterscheiden (Abb. 96), können jedoch anhand der Ausbildung dorsal und ventral gelegener Haupt- und Nebensepten differenziert werden. Die Lage und Anzahl der Septen innerhalb des Recessus epitympanicus ist zwischen den einzelnen Triben deutlich verschieden, während diese innerhalb des Cavum tympani konservativ verteilt sind (siehe Abb. 102).

Arboreale, gleitende und fossoriale Taxa der Sciuridae lassen sich anhand der Ossicula auditus kaum anatomisch unterscheiden, was bereits durch Untersuchungen der Masse der Gehörknöchelchen

(MASON 2001) sowie in der Gestalt der Mandibel (MICHAUX et al. 2008) gezeigt werden konnte. Eine Unterscheidung unterschiedlicher Bewegungsmodi der Sciuridae konnte jedoch durch morphometrische Untersuchung des Nervus vestibularis superior (SNELL & RYLANDER 2001), bei der vergleichenden Betrachtung der Schwanzlänge (HAYSEN 2008) sowie durch Microwear-Untersuchungen (NELSON et al. 2005) dargestellt werden.

Der Malleus der Sciuridae weist eine knöchernen Lamina zwischen dem Processus cephalicus und dem Processus gracilis auf, was ebenso bei Castoridae beschrieben (DORAN 1879). Arten dieser Familie weisen jedoch keinen Processus cephalicus auf, weshalb der Ansatz der knöchernen Lamina am Processus gracilis zu finden ist. Inwieweit die Ausbildung einer knöchernen Lamina ein konvergentes Merkmal zwischen Castoridae und Sciuridae darstellt oder homologisierbar ist und weitere morphologische Merkmale der Auris media und Auris interna ein näheres Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden Familien andeuten würden, wie es bereits durch Merkmale der Kaumuskelatur angedeutet wurde (BRANDT 1855), ist abschließend nicht zu bewerten.

Innerhalb des Manubrium mallei weisen Sciuridae einen von ventral nach dorsal verlaufenden Kanal auf, der in bisherigen Studien der Ossicula auditus nicht beschrieben wurde. Ob es sich hierbei um einen knöchernen Kanal eines Blutgefäßes oder eine Resorptionserscheinung innerhalb des Manubrium mallei handelt, kann erst durch den Einbezug histologischer Untersuchungen abschließend geklärt werden.

➤ Pteromyinae

Innerhalb der Sciuridae weisen die untersuchten Taxa der Pteromyinae einen nach occipital vergrößerten dorsal gelegenen Recessus epitympanicus auf. Dieser wurde bereits von VAN KAMPEN (1905) erkannt und zeichnet sich, wie von SEGALL (1971) beschrieben, durch die Ausbildung von Hauptsepten aus. Dieser Merkmalszustand findet sich nicht bei den untersuchten Taxa der Sciurinae und kann auch nicht bei den untersuchten Arten der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae, †Ischyromyidae sowie *Oryctolagus cuniculus* nachgewiesen werden. Es kann somit von einem apomorphen Merkmal der Pteromyinae ausgegangen werden, wodurch eine Monophylie der Pteromyinae innerhalb der Sciuridae weiter unterstützt wird. Dies wurde bereits durch molekulare Daten von MERCER & ROTH (2003), STEPPAN et al. (2004) und BLANGA-KANFI et al. (2009) unterstützt und kann auch morphologisch durch Untersuchungen der Oberarmmuskulatur von THORINGTON et al. (1997) sowie THORINGTON (2000) belegt werden.

Anhand der Septenanzahl sind innerhalb der Pteromyinae drei Gruppen zu unterscheiden. *Hylopetes sagitta* weist als einziges untersuchtes Taxon der Pteromyinae vier dorsal gelegene Hauptsepten auf, wohingegen *Petaurista petaurista* und *Pteromys volans* die Ausbildung von zwei dorsalen Hauptsepten zeigen. Durch die PAUP*-Analyse deutet sich bei *Iomys horsfieldii thompsoni* und *Glaucomys volans* ein engeres Verwandtschaftsverhältnis an, was in dieser vorliegenden Studie auch

durch die Ausbildung von drei Hauptsepten im Recessus epitympanicus, durch die Gestalt des Processus lateralis des Malleus, den geradlinigen Verlauf des Crus rostrale des Stapes sowie dem Fehlen eines Processus muscularis stapedis unterstützt wird. Diese morphologische Gruppierung der einzelnen Taxa entspricht der phylogenetischen Unterscheidung von MEIN (1970) anhand von Merkmalen der Zähne, der die Gattungen *Glaucomys* und *Iomys* zur '*Glaucomys-group*' zusammenschloss, die Gattung *Pteromys* in die '*Petaurista-Group*' und die Gattung *Hylopetes* zur '*Petinomys-group*' stellte. Diese Klassifizierung der Pteromyinae konnte jedoch von THORINGTON & DARROW (1997) durch die Anatomie der Oberarmmuskulatur nicht verifiziert werden und deutet sich auch nicht durch die molekularen Untersuchungen von MERCER & ROTH (2003) an. Erst durch die Einbeziehung weiterer Taxa der Pteromyinae kann eine Aussage über taxonomische Unterschiede einzelner Gattungen bei der Septenverteilung getroffen werden.

Pteromys volans weist als einziges untersuchtes Taxon der Pteromyinae ein Foramen für die Chorda tympani im Malleus auf. Dieses findet sich dorso-medial des Processus muscularis mallei und zeigt einen Verlauf von ventro-occipital nach dorso-rostral. Aufgrund der Lage muss es sich bei diesem Foramen nach MAIER (2008) und RUF et al. (2009a) um einen epitensorischen Merkmalszustand handeln, der in dieser vorliegenden Studie als Apomorphie für *Pteromys volans* gewertet wird. Nach RUF et al. (2009a) stellt der epitensorische Verlauf der Chorda tympani keine Synapomorphie des 'Squirrel-related clades' dar, da der plesiomorphe hypotensorische Merkmalszustand als Grundplanmerkmal für Sciuridae angenommen wird. Da bei der Untersuchung der Pteromyinae keine histologischen Schnittserien zur Verfügung standen, kann nicht entschieden werden, ob die anderen untersuchten Taxa der Pteromyinae dieser Studie ebenfalls einen epitensorischen Verlauf der Chorda tympani ohne die Ausbildung eines knöchernen Kanals zeigen oder aber den plesiomorphen Merkmalszustand eines hypotensorischen Verlaufes.

Das Promontorium wölbt sich bei *Glaucomys volans* und *Pteromys volans* deutlich in das Cavum tympani, was in dieser Gestalt nicht bei den anderen untersuchten Taxa der Pteromyinae zu erkennen ist. Bereits durch morphologische Untersuchungen (MCKENNA 1970) wie auch molekularer Analysen (OSHIDA et al. 2000) wurde eine nähere Verwandtschaft zwischen *Glaucomys volans* und *Pteromys volans* postuliert, was sich jedoch anhand von Merkmalen der Zähne (MEIN 1970), der Anatomie des Handgelenks (THORINGTON & DARROW 1970) und molekular (MERCER & ROTH 2003) nicht bestätigt. Durch die morphologische Untersuchung der Molaren (STEHLIN & SCHAUB 1951) wurden die Gattung *Iomys* aus der Familie der Sciuridae ausgeschlossen und in eine nähere Verwandtschaft zu den Gattungen †*Ischyromys* und †*Titanotheriomys* gestellt. Desweiteren wurde für die Gattung *Hylopetes* eine nähere Verwandtschaft zu den Sciurini angenommen. Beide Annahmen können durch die Untersuchung der Auris media und Auris interna dieser Studie nicht bestätigt werden und wurden bereits von MCKENNA (1962) anhand cranialer Merkmale angezweifelt.

➤ Tamiasciurini

Aus der Gattung *Tamiasciurus* konnte lediglich das Taxon *Tamiasciurus hudsonicus* untersucht werden, weshalb eine phylogenetische Einordnung innerhalb der Sciuridae schwierig ist. Für diese Art werden innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani jeweils drei Septen beschrieben, welche bereits in Untersuchungen von MOORE (1959) erkannt wurden und aufgrund derer die Gattung *Tamiasciurus* in eine nähere Verwandtschaft zur Gattung *Sciurotamias* gestellt wurde.

Vertreter der Tamiasciurini können von anderen Gattungen der Sciuridae durch die Gestalt des Baculums unterschieden werden (POCOCK 1923), was zu kontroversen Diskussionen ihrer systematischen Stellung innerhalb der Sciuridae führte (SIMPSON 1945). Aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten (BLACK 1963) wie auch immunologischer Daten (HIGHT et al. 1974), wurde die Gattung *Tamiasciurus* zur Gattung *Sciurus* gestellt, was auch durch molekulare Analysen bestätigt werden konnte (MERCER & ROTH 2003). Diese Annahme kann mittels der untersuchten Merkmale der Ohrregion weder negiert noch verifiziert werden, da das Taxon *Tamiasciurus hudsonicus* keine apomorphen Merkmale aufweist, die es von den anderen untersuchten Taxa der Sciuridae unterscheidet.

➤ Funambulini und Protoxerini

Prasadsciurus pennanti zeigt innerhalb des Recessus epitympanicus dieselbe Anzahl von Septen, wie sie bei *Funisciurus anerythrus* zu finden ist, wohingegen die Septenverteilung innerhalb des Cavum tympani den morphologischen Begebenheiten von *Paraxerus cepapi* entspricht. Die von MERCER & ROTH (2003) postulierte Paraphylie der Funambulini kann durch Ausgliederung der Gattung *Prasadsciurus* (früher *Funambulus*) in dieser Studie nicht bestätigt werden. Auch zeigen die untersuchten Taxa der Protoxerini sowie Funambulini keine synapomorphen Merkmalszustände, die ein näheres Verwandtschaftsverhältnis andeuten würde, wie die molekulare Untersuchungen von STEPPAN et al. (2004) nahe legen.

Nach morphologischen Untersuchungen der Molaren nehmen STEHLIN & SCHAUB (1951) eine abgeleitete Position von *Protoxerus stangeri* innerhalb der Sciuridae an, was jedoch durch die Untersuchungen der Auris media und Auris interna der vorliegenden Studie nicht gezeigt werden konnte.

➤ Nannosciurini

Nannosciurini zeichnen sich durch deutlich weniger Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani aus, als die anderen Tribus der Sciuridae. *Nannosciurus melanotis* ist hierbei von den anderen Taxa der Nannosciurini zu unterscheiden, da diese Art lediglich die Ausbildung von zwei Septen zeigt, sowie eine dorso-medial des Processus muscularis mallei gelegene Perforation des

Manubrium mallei durch die Chorda tympani, mit einem occipito-rostralen Verlauf. Nach MAIER (2008) sowie RUF et al. (2009) wird für Sciuridae der hypotensorische Verlauf der Chorda tympani als Grundplanmerkmal angenommen, weshalb für *Nannosciurus melanotis* ein abgeleiteter Merkmalszustand angenommen werden muß (vgl. dazu Kapitel 4.7.1.2, Pteromyinae). Eine nähere Verwandtschaft von *Nannosciurus melanotis* zu den Gattungen *Tamiops* und *Dremomys* deutet sich durch die Anzahl und Lage der Septen und den apomorphen Verlauf der Chorda tympani nicht an, wie es jedoch molekular von MERCER & ROTH (2003) postuliert wird.

➤ Ratufini

Ratufa bicolor ist das einzige untersuchte Taxon der Ratufini dieser Studie. Die bei dieser Art beschriebenen Septen entsprechen nicht den anatomischen Ergebnissen von MOORE (1959) sowie THORINGTON et al. (1998), da bei deren Untersuchungen kein Septum innerhalb des Recessus epitympanicus und Cavum tympani erkannt wurde. Ob es sich hierbei um eine morphologische Variabilität dieser Art handelt oder die Septen bei diesen Exemplaren nicht erhalten waren, kann abschließend und ohne Einbezug weiterer Individuen nicht entschieden werden.

Der Malleus von *Ratufa bicolor* ist deutlich filigraner gestaltet, als bei den untersuchten Nannosciurini. Ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zwischen Ratufini und Nannosciurini, wie es von MOORE (1959) postuliert wird, deutet sich in der Untersuchung der Auris media und Auris interna nicht an.

Ratufa bicolor weist kein sekundäres Crus commune auf. Stattdessen zeigt sich ein Berührungspunkt zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang. Ist kein sekundäres Crus commune ausgebildet, so handelt es sich nach RUF et al. (2009) um einen abgeleiteten Merkmalszustand der Mammalia.

➤ Tamiini

Die untersuchten Taxa der Tamiini zeichnen sich durch eine sehr breite Facies articularis am Caput mallei aus, die bei keinem anderen Taxon der Sciuridae in dieser Form ausgebildet ist und als Apomorphie innerhalb der Sciuridae gewertet werden kann. Durch morphologische Merkmale des Schädels (MOORE 1959, MOORE 1961) sowie des Baculums (POCOCK 1923, WADE & GILBERT 1940) werden Marmotini, Tamiini sowie Sciurini in ein näheres Verwandtschaftsverhältnis gestellt, was sich in dieser Studie morphologisch auch durch eine deutlich abgesetzte knöcherne Lamina am Caput mallei zeigt.

Die Gattungen *Tamias* sowie *Citellus* aus dem Tribus der Marmotini, wurden von STEHLIN & SCHAUB (1951) durch die Gestalt ihres oberen Molaren in ein engeres Verwandtschaftsverhältnis gestellt. Es zeigten sich bei der Untersuchung der Auris media und Auris interna keine Merkmale, die ein solches Verwandtschaftsverhältnis unterstützen.

➤ Marmotini

Die untersuchten Taxa der Marmotini unterscheiden sich deutlich von den anderen Tribus der Sciuridae durch einen filigran gestalteten Staples. Es könnte sich hierbei um ein apomorphes Merkmal der Marmotini handeln, was jedoch erst durch den Einbezug weiterer Taxa abschließend geklärt werden kann. Für arboreale Arten wäre dies als funktionelle Anpassung des Staples zu interpretieren, da fossoriale und subterrane Rodentia sich durch massivere Ossicula auditus auszeichnen als arboreale Taxa (LANGE et al. 2007)

Die Gattungen *Cynomys* und *Spermophilus* zeigen als synapomorphes Merkmal innerhalb der Marmotini eine deutliche Kippung des anterioren wie auch lateralen Bogenganges, was ein näheres Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden Gattungen unterstützt. Dies wurde bereits morphologisch durch Merkmale der Zähne wie auch des Schädels (BRYANT 1945) angenommen und kann durch die Lage des anterioren und lateralen Bogenganges unterstützt werden.

Die Gattungen *Citellus* und *Marmota* weisen kein Mesoconid in den unteren Molaren auf, was nach STEHLIN & SCHAUB (1951) als primitiver Merkmalszustand gegenüber *Sciurus vulgaris* gewertet wird. Es finden sich in der Untersuchung der Auris media und Auris interna keine apomorphen Merkmale, die eine solche systematische Stellung von *Sciurus vulgaris* gegenüber den Gattungen *Citellus* und *Marmota* rechtfertigen würden.

Nach STEHLIN UND SCHAUB (1951) leitet THORPE anhand der Morphologie der oberen Molaren die Gattung *Cynomys* von der Gattung †*Ischyromys* ab, was von TROXEL (1922) auch durch die anatomischen Ähnlichkeiten des Skelettes angenommen wurde. WOOD (1962) hingegen wertet den Unterschied von TROXEL (1922) als Fehlinterpretation. Durch die Anatomie der knöchernen Septen wird, wie bereits besprochen, bei Sciuridae und Gliridae von einem abgeleiteten Merkmalszustand ausgegangen, das bei dem untersuchten Taxon †*Ischyromys typus* im plesiomorphen Zustand vorliegt. Der systematischen Annahme von THORPE kann somit nicht widersprochen werden.

Urocitellus undulatus weist keine apomorphen Merkmalszustände auf, die dieses Taxon von den anderen untersuchten Arten der Marmotini unterscheidet, was nicht den molekularen Studien von HARRISON et al. (2003) entspricht. Diese Anatomie der Ohrregion von *Urocitellus undulatus*, könnte als ökologische Anpassung gewertet werden, da dieses Taxon eine generalistische Lebensweise zeigt und sowohl Grassteppen, wie auch Eichen- und Buchenwäldern sowie Flussufer bewohnt (HELGEN et al. 2000).

➤ Xerini

Die untersuchten Taxa der Xerini weisen deutlich mehr Hauptsepten innerhalb des Cavum tympani auf, als dies bei den anderen untersuchten Triben der Sciuridae zu erkennen ist. Hierbei handelt es sich möglicherweise um einen apomorphen Merkmalszustand der Xerini. *Atlantoxerus getulus* und *Geosciurus inauris* besitzen vier ventrale Hauptsepten, was als synapomorphes Merkmal gewertet

werden kann und somit ein näheres Verwandtschaftsverhältnis dieser beiden Arten innerhalb der Sciuridae andeutet. Dies wurde bisher jedoch nicht angenommen.

Euxerus erythropus sowie *Atlantoxerus getulus* haben kein sekundäres Crus commune ausgebildet, zeigen jedoch, wie *Ratufa bicolor*, ein Berührungspunkt zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang. Ein Schwestergruppenverhältnis der beiden Taxa wurde bisher nicht angenommen. Dies wird auch durch die Gestalt der Cochlea nicht postuliert, da bei den Gattungen *Spermophilopsis* sowie *Atlantoxerus* die Cochlea im Vergleich zur Gesamtgröße der Auris interna deutlich kleiner ist, als dies bei den anderen Taxa der Xerini zu erkennen ist.

➤ Sciurini

Die untersuchten Taxa der Sciurini zeigen keine eindeutigen autapomorphen Merkmalszustände, die sie von den anderen Tribus der Sciuridae unterscheiden. Bereits MOORE (1959) beschrieb für diese Gattung jeweils zwei Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani, was mit der morphologischen Untersuchung dieser Studie bestätigt werden kann.

BONDY (1908) und RUF et al. (2009) beschrieben bei *Sciurus vulgaris* den Verlauf der Chorda tympani innerhalb des Cavum tympani. Hierbei wurde bei einzelnen untersuchten Exemplaren dieser Art entweder ein epitensorischer Verlauf der Chorda tympani, ein hypotensorischer Merkmalszustand oder eine Perforation der Sehne des Musculus tensor tympani beschrieben. In dieser vorliegenden Studie kann eine Perforation des Manubrium mallei oder des Collum mallei bei *Sciurus vulgaris* nicht nachgewiesen werden. Jedoch ist eine Fossa ventral des Processus muscularis mallei zu erkennen, was auf einen hypotensorischen Verlauf der Chorda tympani bei *Sciurus vulgaris* hindeutet.

Bei der Ausbildung eines knöchernen Kanales zwischen den Crura des Stapes zeigen sieben Exemplare von *Sciurus vulgaris* einen knöchernen Kanal, wohingegen zehn Individuen eine Rinne zwischen den Schenkeln aufweisen. Letzterer Merkmalszustand wurde ebenfalls von VAN KAMPEN (1905) und HYRTL (1845) beschrieben und kann auch durch die Untersuchung der Auris media dieser Studie bestätigt werden.

†*Palaeosciurus feignouxii* zeigt die Ausbildung einer knöchernen Lamina zwischen dem Processus cephalicus und Processus gracilis, wie es auch bei den übrigen untersuchten Taxa der Sciuridae zu erkennen ist. Nach Untersuchungen der Kaumuskulatur (VIANEY-LIAUD 1974, 1985) wurde die Gattung †*Palaeosciurus* als frühester Vertreter der Sciuridae angesehen und aufgrund von Zahnmerkmale zu den Sciurini gestellt (STEHLIN & SCHAUB 1951). Es kann durch die Anatomie der Auris interna eine nähere Verwandtschaft zu den Sciuridae bestätigt werden (VIANEY-LIAUD 1974, 1985), jedoch ist kein engeres Verwandtschaftsverhältnis zu einem Tribus der Sciuridae festzustellen.

4.7.1.3 *Aplodontia rufa*

Die Auris media, die knöchernen Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani wie auch die Auris interna sind bei *Aplodontia rufa* anders gestaltet als bei den anderen untersuchten Taxa der Sciuromorpha. Desweiteren weist das Caput mallei von *Aplodontia rufa* eine medial gelegene Rinne sowie einen stark nach medial geneigten Processus cephalicus auf. Dieser Merkmalszustand des Malleus findet sich bei keinem weiteren Taxon innerhalb der Sciuromorpha und kann auch nicht bei den fossilen Vertretern der Rodentia nachgewiesen werden. Möglicherweise handelt es sich hierbei um einen apomorphen Merkmalszustand von *Aplodontia rufa*, wobei die Ausprägung eines Grundplanmerkmals der Aplodontidae nicht ausgeschlossen werden kann.

Eine deutlich Erweiterung des anterioren Bogenganges in dorso-rostraler Richtung findet sich nur bei *Aplodontia rufa* und †*Adelomys* sp., und kann bei keinen weiteren untersuchten Taxa der Sciuromorpha oder anderen Arten dieser vorliegenden Studie beobachtet werden.

Die Cochlea von *Aplodontia rufa* kann deutlich von denen der Sciuridae und Gliridae unterschieden werden, indem am virtuellen Ausguss des Innenohres die Ausprägung einzelner Windungen nur sehr schwach zu erkennen sind. Es kann von einem apomorphen Merkmalszustand dieses Taxons ausgegangen werden. Ob es sich hierbei um eine Autapomorphie der Aplodontidae handelt, kann erst durch den Einbezug weiterer fossiler Taxa der Aplodontidae abschließend entschieden werden.

Wie bereits mehrfach besprochen, deutet sich ein näheres Schwestergruppenverhältnis zwischen Sciuridae und Gliridae an, weniger zwischen Sciuridae und *Aplodontia rufa*. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass *Aplodontia rufa* innerhalb der Aplodontidea ein stark abgeleitetes Taxon darstellt (HOPKINS 2008) und sich ein anderes phylogenetisches Bild der Ohrregion mit der Untersuchung fossiler Taxa der Aplodontidae zeigen würde.

4.7.1.4 Gliridae

Alle untersuchten Taxa der Gliridae zeigen dorsal des Processus muscularis mallei ein Foramen der epitensorisch verlaufenden Chorda tympani, wie es bereits durch RUF et al. (2009) beschrieben und interpretiert wurde. In Lateralansicht zeigt der posteriore Bogengang einen geradlinigen Verlauf und das Promontorium wölbt sich deutlich in das Cavum tympani vor.

Alle untersuchten Taxa der Gliridae besitzen innerhalb des Recessus epitympanicus keine Septen, wohingegen innerhalb des Cavum tympani eine unterschiedliche Anzahl ausgebildet ist. Durch diese Merkmalskombination können sie von den untersuchten Taxa der Sciuridae unterschieden werden (siehe Kapitel 4.1.). Mit Ausnahme von *Glis glis* kann bei den untersuchten Taxa der Gliridae ein posteromedial gelegenes Divertikulum nachgewiesen werden, was bereits von POTAPOVA (2003) beschrieben wurde. Dieses kann bei den untersuchten Taxa der Sciuridae und *Aplodontia rufa* nicht nachgewiesen werden, weshalb die Ausbildung eines posterior gelegenen Divertikulums als

autapomorphes Merkmal der Gliridae innerhalb der Sciuomorpha gewertet wird. Dies deutet eine Monophylie der Gliridae an, was bereits morphologisch (VIANEY-LIAUD 1985, MAIER et al. 2002) und molekular (BENTZ & MONTGELARD 1999) postuliert wurde. Aufgrund des Parsimonie-Prinzips wird bei *Glis glis* von einer sekundären Reduktion des posteriomedial gelegenen Divertikulums ausgegangen.

Innerhalb des Cavum tympani können bei *Dryomys nitedula intermedius*, *Eliomys quercinus* und *Graphiurus parvus* drei Hauptsepten nachgewiesen werden, wohingegen *Muscardinus avellanarius* vier ausgebildet hat. Bei *Muscardinus avellanarius* muß aufgrund des Parsimonie-Prinzips von einem apomorphen Merkmalszustand ausgegangen werden. Diese anatomischen Befunde des Cavum tympani deuten keine nähere Verwandtschaft zwischen der Gattung *Glis* und *Muscardinus* an, wie sie von WAHLERT (1993) postuliert wurde. Eine nähere Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Eliomys* und *Dryomys*, wurde bereits morphologisch durch das Schmelzmuster der Zähne (KOENIGSWALD (1993), durch Merkmale des Craniums (WAHLERT 1993), wie auch molekular (BENTZ & MONTGELARD (1999), MONTGELARD et al. (2003) postuliert und wird hiermit bestätigt.

Aufgrund von anatomischen Ähnlichkeiten der Kaumusculatur werden Gliridae traditionell zu den Myomorpha gestellt (TULLBERG 1899, SIMPSON 1945). Durch ontogenetische Untersuchungen der Kaumusculatur (MAIER et al. 2002) sowie der Gestalt der oberen Molaren (STEHLIN & SCHAUB 1951) kann dies jedoch nicht bestätigt werden und widerspricht auch den vergleichenden Untersuchungen der Ossicula auditus dieser vorliegenden Studie, sowie FARR & MASON (2006). Die Mallei der Gliridae und Sciuridae zeigen einen von FLEISCHER (1978) nicht näher definierten anatomischen Vorläufer des 'freely-mobile-type', wohingegen die Mallei der Muroidea in ihrer Gestalt dem 'ancestral-type' entsprechen (FLEISCHER 1978).

Ein Foramen der Chorda tympani ventral des Caput mallei und somit ein epitensorischen Verlauf dieser, wie es von RUF et al. (2009) beschrieben wurde, konnte bei allen untersuchten Taxa der Gliridae dieser vorliegenden Studie nachgewiesen werden. Hierbei unterscheidet sich das ventromedial vom Caput mallei gelegene Foramen bei *Eliomys quercinus* von dem der anderen Arten der Gliridae, was von RUF et al. (2009) als heterochroner Effekt während der Ontogenese interpretiert wird.

Alle untersuchten Taxa der Gliridae zeigen deutliche Windungen der Cochlea, die in ihrem Verlauf zum Apex nicht an Wölbung verlieren. Dies findet sich innerhalb der Sciuomorpha ebenso bei *Glaucomys volans* und *Pteromys volans*, und kann auch bei den untersuchten Taxa der †Theridomyidae nachgewiesen werden. Diese Merkmalsausprägung wird als Apomorphie der Gliridae innerhalb der Sciuomorpha gewertet und stellt bei *Glaucomys volans* und *Pteromys volans* sowie den untersuchten Taxa der †Theridomyidae eine homoplastische Merkmalsausprägung dar.

Die Auris interna bei *Dryomys nitedula intermedius* und *Eliomys quercinus* ist ähnlich gestaltet, wobei insbesondere der posteriore Bogengang bei beiden Taxa die gleiche ovale Gestalt zeigt. Eine nähere

Verwandtschaft dieser beiden Gattungen deutet sich ebenfalls in der Verteilung der Septen an und kann durch die Anatomie der Auris interna unterstützt werden. Auch Untersuchungen des Schmelzmusters der Incisiven (KOENIGSWALD 1993) stützen dies. HOLDEN (2005) vereinte *Dryomys nitedula intermedius* und *Eliomys quercinus* in dem Tribus Leithiinae. Eine nähere Verwandtschaft dieses Tribus zu *Glis glis*, wie es sich durch Untersuchungen der unteren Molaren von STEHLIN & SCHAUB (1951) angenommen wurde, deutet sich durch die Anatomie der Auris interna nicht an.

Dryomys nitedula intermedius und *Graphiurus parvus* zeigen ein verbreitetes Crus longum incudis, welches bei *Eliomys quercinus* in dieser Form nicht ausgeprägt ist. Der Tribus der Dryomyinae nach DAMMS & DEBRUIJN (1995) kann mit der Gestalt des Incus nicht verifiziert werden.

Muscardinus avellanarius und *Glis glis* zeigen ein graziles Crus longum incudis, was bei den übrigen Taxa der Gliridae nicht zu erkennen ist. Es deutet sich ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zwischen diesen beiden Taxa an, wie es bereits von DAMMS & DEBRUIJN (1995) am Tribus der Glirinae angenommen wurde. Jedoch widerspricht dies der Anatomie des Malleus, indem die Facies articularis bei *Muscardinus avellanarius* und *Eliomys quercinus* deutlich vergrößert und komplexer gestaltet ist als bei anderen untersuchten Taxa der Gliridae.

Graphiurus parvus kann aufgrund der massiven Gestalt seines Stapes von den anderen untersuchten Taxa der Gliridae unterschieden werden. Dies spricht für eine Sonderstellung dieser Art innerhalb der Gliridae, was bereits von STEHLIN & SCHAUB (1951) aufgrund von Merkmalen der oberen Molaren, von BUGGE (1985) nach der Anordnung der Aortengefäße sowie von WAHLERT et al. (1993) anhand von Merkmalen des Schädels angenommen wurde.

Ein näheres Verwandtschaftsverhältnis der Gattung *Graphiurus* zur Familie der Anomaluridae, wie es von VIANEY-LIAUD & JAEGER (1996) beschrieben wurde, kann durch die Morphologie des Malleus nicht verifiziert werden. *Graphiurus parvus* zeigt die Ausbildung eines Processus cephalicus, was jedoch bei der Gattung *Anomalurus* nicht zu erkennen ist (DORAN 1879).

4.7.1.5 †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

Der Malleus von †*Sciuroides* sp., einem Vertreter der †Theridomyidae, ist gänzlich anders gestaltet als bei den anderen untersuchten Arten der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae. Ein ovales Caput mallei schließt mit dem Manubrium mallei einen 'transversal part' ein, wie es von FLEISCHER (1978) für den 'transitional-type' postuliert wurde. Bei dieser Gestalt des Malleus handelt es sich um eine anatomische Übergangsform zwischen dem 'ancestral-type' und 'freely-mobile-type' (FLEISCHER 1978). Der Malleustypus der Sciuromorpha ähnelt in seiner Gestalt der Anatomie des 'freely-mobile-type', weshalb dieser gegenüber der Gattung †*Sciuroides* als abgeleitet anzusehen ist. Die basale Stellung von †*Sciuroides* sp. zeigt sich ebenso an der Cochlea mit lediglich zwei Windungen, was nach RUF et al. (2009) als Primitivmerkmal der Mammalia anzusehen ist.

Bei †*Cylindrodon fontis* kann zwischen dem lateralen Bogengang und der posterioren Ampulle kein sekundäres Crus commune nachgewiesen werden, hingegen zeigt sich eine Berührungsstelle zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang, wie es bereits für *Ratufa bicolor*, *Euxerus erythropus* und *Atlantoxerus getulus* beschrieben wurde. Nach RUF et al. (2009) handelt es sich bei der Ausprägung eines sekundären Crus commune um ein Grundplanmerkmal, weshalb †Cylindrodontidae zu †Ischyromyidae als abgeleitet anzusehen sind. Dies wurde ebenso von WOOD (1955) angenommen, widerspricht jedoch den Schmelzuntersuchungen von MARTIN (1992), der in beiden Familien eine uniseriale Anordnung der Hunter-Schreger Bänder im Incisiven-Schmelz nachweisen konnte, sowie den Untersuchungen von DAAMS & DEBRUJIN (1995).

Anhand der Auris media wie auch der Auris interna sind die untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae aus Nordamerika von den Taxa der †Theridomyidae Frankreichs deutlich zu unterscheiden. Nach VIANEY-LIAUD (1985) migrierten aus Nordamerika Vertreter der †Ischyromyoidea während des unteren Eozäns nach Europa und differenzieren sich in Gliroidea (HARTENBERGER 1971, VIANEY-LIAUD 1985) und †Theridomyoidea (DAMMS & DEBRUJIN 1995). Durch die Anatomie des Malleus von †*Sciuroides* sp., einem Vertreter der †Theridomyidae, kann dieser phylogenetische Ansatz nicht bestätigt werden. Der Malleus von †*Sciuroides* sp. zeigt weder den abgeleiteten 'freely-mobile-type' noch den plesiomorphen 'transitional-type' (FLEISCHER 1973), sondern einen nicht näher beschriebenen Zwischentypus dieser beiden Formen. Weder †*Ischyromys typus* noch die untersuchten Taxa der †Cylindrodontidae besitzen diesen 'transitional-type' des Malleus, sondern den von FLEISCHER (1978) postulierten 'freely-mobile-type'. Der 'transitional-type' des Malleus von †*Sciuroides* sp. ist als plesiomorph anzusehen, wohingegen †*Ischyromys typus* den abgeleiteten 'freely-mobile-type' zeigt.

Die Auris interna der †Theridomyidae ist verschiedenartig gestaltet. Der anteriore Bogengang von †*Adelomys* sp. ist im Gegensatz zu †*Sciuroides* sp. deutlich nach dorso-rostral ausgezogen, wie es auch bei *Aplodontia rufa* zu erkennen ist. Hierbei deutet sich ein konvergenter Merkmalszustand zwischen †*Adelomys* sp. und *Aplodontia rufa* an, was jedoch erst durch den Einbezug weiterer Taxa abschließend geklärt werden kann.

4.7.2 Morphologische Variabilität

Bei *Sciurus vulgaris* wurde anhand von 20 Exemplaren die morphologische Variabilität in der Verteilung der Septen, der Anatomie des Malleus sowie der Ausbildung eines knöchernen Kanals der Arteria stapediale untersucht.

Innerhalb des Recessus epitympanicus sowie des Cavum tympani konnte zwischen einem dorsalen Nebenseptum A und B nicht immer eindeutig unterschieden werden. Dorsale und ventrale Hauptsepten, sowie das ventrale Nebenseptum a zeigen hingegen eine sehr konservative Verteilung

und Lage. Es deutet sich an, dass für eine phylogenetische Zuordnung nicht die genaue Position eines Septums entscheidend ist, sondern die Anzahl der knöchernen Scheidewände innerhalb des Recessus epitympanicus sowie des Cavum tympani. Inwieweit diese Annahme auch für andere Familien innerhalb der Rodentia Gültigkeit hat, kann erst durch Untersuchungen weiterer Taxa geklärt werden.

5. Funktionsmorphologische Untersuchungen der Auris interna

Um Aussagen über funktionsmorphologische Anpassung der Auris interna bei rezenten Sciuromorpha sowie †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae zu treffen, werden die erfassten Messwerte statistisch betrachtet. Die Originalmesswerte sind aus Tab. A - IV des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen. Für eine Legitimation statistischer Tests werden die Messwerte zu Anfangs auf eine Normalverteilung mittels eines 'Kolmogorov-Smirnov Tests' untersucht (siehe Datenträger Tab. A - VIII).

5.1 Voruntersuchungen

5.1.1 Wiederholbarkeit der Messungen

Alle Messwerte der Auris interna werden einmal an jeweils einem Exemplar pro untersuchtem Taxon erfasst, was für die Datenerhebung eine Fehlerquelle darstellt.

Aus diesem Grund wird eine einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung durchgeführt. Hierfür werden die Messwerte (N = 38) exemplarisch am Schädelpräparat von *Funisciurus anerythrus* zweimal erfasst und diese Daten statistisch untersucht (Tab. 3). Die Originalmesswerte sind aus Tab. A - VII des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Tab. 3

Deskriptive Statistiken: Messung 1 und Messung 2 entsprechen jeweils einer Messreihe mit 38 Einzelmessungen (N = 38) die exemplarisch am Schädel von *Funisciurus anerythrus* durchgeführt wurden.

| | Mittelwert | Standardabweichung | N |
|-----------|------------|--------------------|----|
| Messung 1 | 9,8663 | 23,70181 | 38 |
| Messung 2 | 9,8161 | 23,75107 | 38 |

Bei der Nullhypothese entstammen beide Stichproben (Messung 1 und 2) aus der gleichen Grundgesamtheit, d.h. der Unterschied zwischen den Mittelwerten ist nicht zufällig zustande gekommen.

Bei der Alternativhypothese entstammen beide Stichproben (Messung 1 und 2) aus verschiedenen Grundgesamtheiten, d.h. der Unterschied zwischen den Mittelwerten ist zufällig zustande gekommen.

Zur Überprüfung dieser zwei Hypothesen wird ein Test auf 'Intersubjekteffekt' durchgeführt. Faktor 1 entspricht hierbei einem Platzhalter der Messung 1 und 2 (Tab. 4). Da es sich um zwei Messreihen handelt, beträgt die einzutragende Anzahl der Stufen 'zwei'. Es wird eine 'Bonferroni-Korrektur' durchgeführt, indem das Gesamtsignifikanzniveau durch die Anzahl der benötigten Einzeltests

dividiert wird (RASCH et al. 2006). Hieraus resultiert das korrigierte Signifikanzniveau, da ansonsten durch die Addition aller einzelnen Signifikanzniveaus zwischen den Messwerten das gesamte Signifikanzniveau überstiegen werden könnte.

Es zeigt sich, dass die Wahrscheinlichkeit von $p = 0,475$ größer ist als das Signifikanzniveau von $p = 0,05$. Der Unterschied zwischen den gemessenen Werten der zwei Messreihen ist somit nicht signifikant.

Tab. 4

Test auf Intersubjektffekte. Markierung: Irrtumswahrscheinlichkeit, dass ein Unterschied zwischen den beiden Messungen existiert. Alpha entspricht dem Signifikanzniveau von $p = 0,05$. Unter Verwendung von $\alpha = ,05$ berechnet.

| Quelle | | Quadratsumme vom Typ III | df | Mittel der Quadrate | F | Sig. | Partielles Eta-Quadrat | Nichtzentr.-Parameter | Beob. Schärfe ^a |
|------------------|------------------------|--------------------------|--------|---------------------|------|------|------------------------|-----------------------|----------------------------|
| Faktor1 | Sphärizität angenommen | ,048 | 1 | ,048 | ,521 | ,475 | ,014 | ,521 | ,108 |
| | Greenhouse-Geisser | ,048 | 1,000 | ,048 | ,521 | ,475 | ,014 | ,521 | ,108 |
| | Huynh-Feldt | ,048 | 1,000 | ,048 | ,521 | ,475 | ,014 | ,521 | ,108 |
| | Untergrenze | ,048 | 1,000 | ,048 | ,521 | ,475 | ,014 | ,521 | ,108 |
| Fehler (Faktor1) | Sphärizität angenommen | 3,406 | 37 | ,092 | | | | | |
| | Greenhouse-Geisser | 3,406 | 37,000 | ,092 | | | | | |
| | Huynh-Feldt | 3,406 | 37,000 | ,092 | | | | | |
| | Untergrenze | 3,406 | 37,000 | ,092 | | | | | |

Die Nullhypothese wird angenommen. Alle erfassten Messungen stammen aus einer Grundgesamtheit, weshalb alle erfassten Messwerte wiederholbar sind, auch wenn nur ein Exemplar pro Taxon vermessen wurde.

5.1.2 Morphologische Variabilität

Um Aussagen über die morphologische Variabilität der Ohrregion zu treffen, wurde bei 20 Individuen des rezenten Taxons *Sciurus vulgaris* sowie fünf Exemplare des fossilen Taxons †*Palaeosciurus feignouxi* ein Variationskoeffizient nach EKDALE & ROWE (2011) berechnet (Tab. 5). Die Originalmesswerte sind für *Sciurus vulgaris* aus Tab. A - V und für †*Palaeosciurus feignouxi* aus Tab. A - VI des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Hierbei wurde der Koeffizient 'coefficient of variation' berechnet, der die Form des jeweiligen Bogenganges widerspiegelt, indem der Messparameter 'Höhe eines Bogenganges' durch den Parameter 'Breite eines Bogenganges' dividiert wird. Aus diesen 20 berechneten Koeffizienten wird wiederum der Mittelwert, sowie seine Standardabweichung berechnet. Um nun eine Aussage über die morphologische Variabilität eines Bogenganges zu treffen, wird eine Division der Standardabweichung durch den Mittelwert durchgeführt.

Tab. 5

Morphologische Variabilität der Bogengänge bei *Sciurus vulgaris* (N=20) und †*Palaeosciurus feignouxi* (N=5).

| Prozentuale Abweichung des Bogenganges | ASC | PSC | LSC |
|--|------|------|------|
| <i>Sciurus vulgaris</i> | 5,6% | 4,6% | 3,8% |
| † <i>Palaeosciurus feignouxi</i> | 4,3% | 4,6% | 2,6% |

Es zeigt sich, dass die Form des anterioren Bogenganges lediglich eine Schwankung von 5,6% bei *Sciurus vulgaris* und 4,3 % bei †*Palaeosciurus feignouxi* zeigt. Die Gestalt des posterioren Bogenganges schwankt sowohl bei *Sciurus vulgaris* wie auch †*Palaeosciurus feignouxi* um 4,6%. Der laterale Bogengang ist in seiner Form beständiger, wobei dieser eine Formänderung von 3,8% bei *Sciurus vulgaris* und 2,6% bei †*Palaeosciurus feignouxi* aufweist.

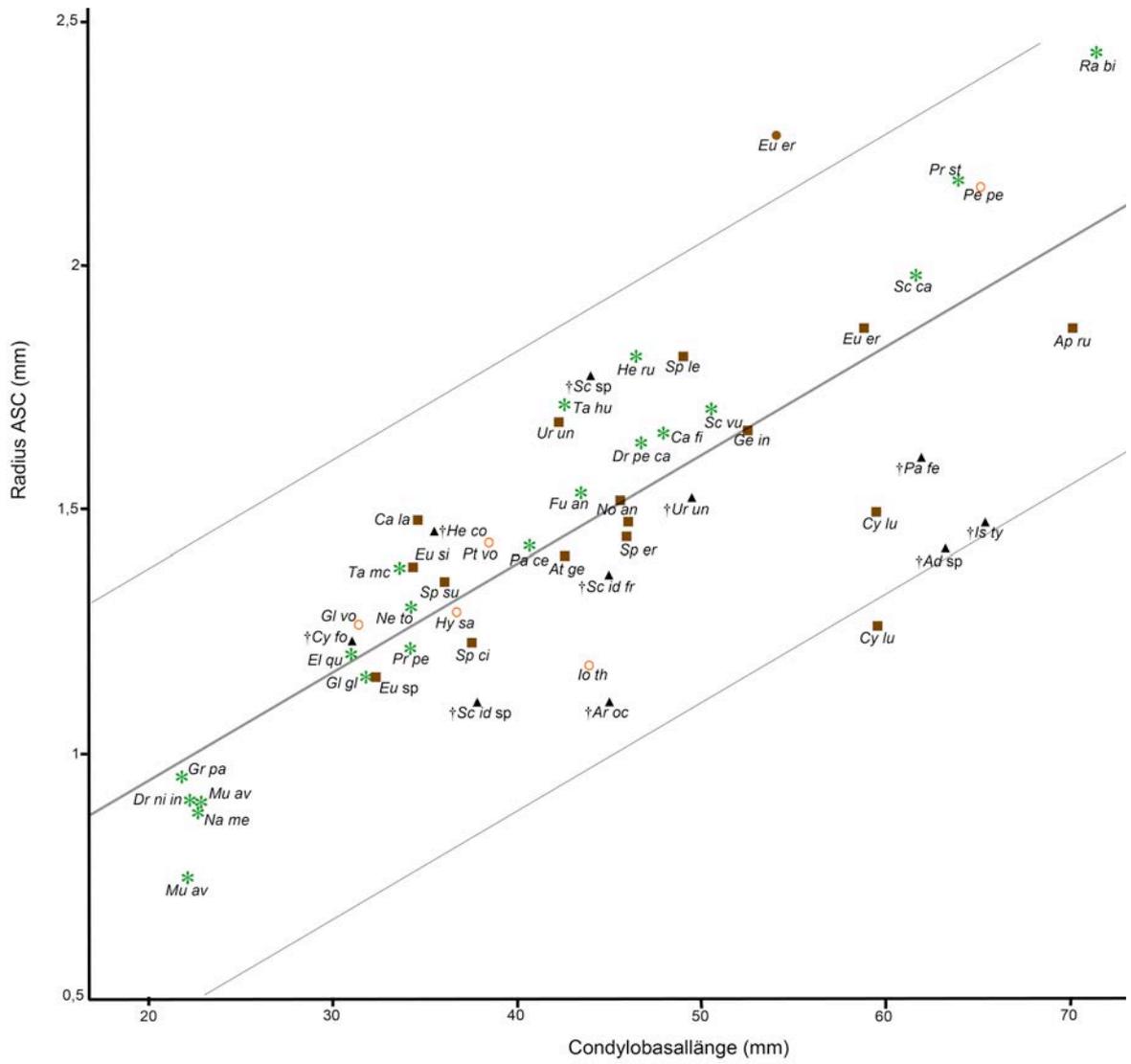
Die Ohrregion zeigt nicht nur bei rezenten Taxa eine Beständigkeit ihrer Form, sondern auch bei fossilen Arten. Ebenso genügen wenige Exemplare eines Taxons (N = 5) um Aussagen über die morphologische Variabilität einer Art zu treffen.

5.2 Morphometrie der Auris interna

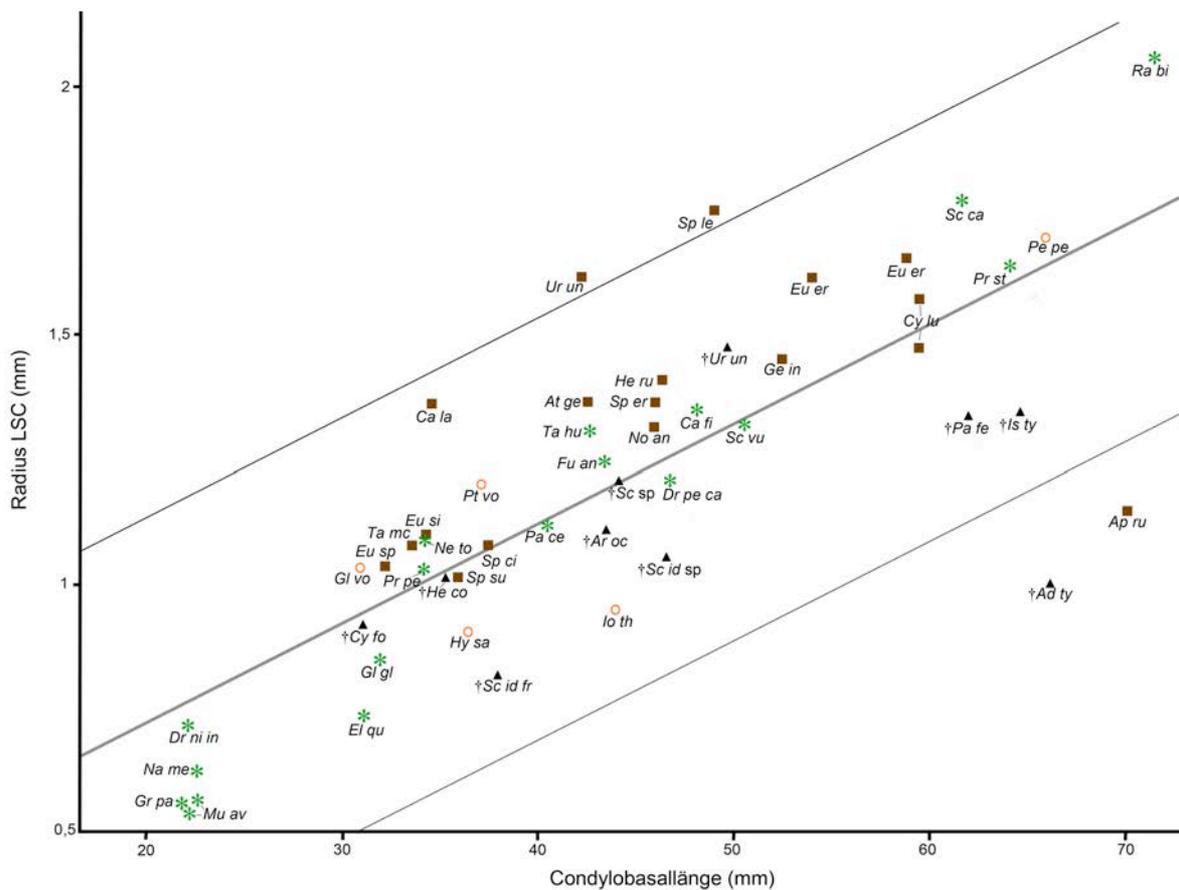
5.2.1 Radii der Bogengänge

In bisherigen Studien konnte bei ausgewählten Taxa der Mammalia ein Zusammenhang zwischen dem Lokomotionsmodus und der Körpergröße dargestellt werden (SPOOR & ZONNEVELD 1998, MCVEAN 1999, SPOOR et al. 2007). Hierbei wurden die erfassten Messwerte der Auris interna gegen die Körperlänge oder das Körpergewicht des jeweils untersuchten Taxons aufgetragen. Die Originalmesswerte sind aus Tab. A - IV des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Für eine funktionelle Untersuchung stehen 'Höhe' und 'Breite', also Größe bzw. Form, der einzelnen Bogengänge im Fokus. Aus diesen beiden Messparametern kann wiederum der Radius berechnet werden (siehe Kapitel 3), der bereits in einigen funktionsmorphologischen Untersuchungen als Indikator für Lokomotionsmodi angesehen wurde (SPOOR 2003, SPOOR et al. 2007). Die unabhängige Variable entspricht der Condylbasallänge, wohingegen die abhängige Variabel den Radius des jeweiligen Bogenganges darstellt.



A



C

Abb. 97

Bivariater Doppelpplot zwischen Radii der Bogengänge zu Condylolbasallänge.

Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-I.

Lokomotionsmodi: orange: gleitend, grün: arboréal, braun: fossorial, schwarz: unbekannt.

A. Radius ASC zu Condylolbasallänge. $y = 0,022x + 0,51$; $R^2 = 0,643$; $p \leq 0,001$.

B. Radius PSC zu Condylolbasallänge. $y = 0,021x + 0,37$; $R^2 = 0,828$; $p \leq 0,001$.

C. Radius LSC zu Condylolbasallänge. $y = 0,021x + 0,299$; $R^2 = 0,636$; $p = 0,005$.

Es zeigt sich ein positiv linearer Zusammenhang zwischen der Größe des Radius eines Bogenganges und der Condylolbasallänge (Abb. 97 A - C). Dieser Zusammenhang ist beim anterioren und posterioren Bogengang höchst signifikant ($p \leq 0,001$) und bei der Betrachtung des lateralen Bogenganges signifikant ($p = 0,005$). Mit einem Bestimmtheitsmaß ($=R^2$) von 0,828 ist dieser Zusammenhang bei der Untersuchung des posterioren Bogenganges sehr deutlich bzw. wahrscheinlich und auch mit einem R^2 von 0,6 des anterioren und lateralen Bogenganges anzunehmen.

Im Streudiagramm zwischen anteriorem (Abb. 97 A) und posteriorem (Abb. 97 B) Bogengang zur Condylolbasallänge entsprechen sich die Positionen der untersuchten Taxa. Es sind keine Punktwolken einzelner Lokomotionsmodi zu erkennen, die für einen funktionellen Zusammenhang

zwischen Radius eines Bogenganges und Condylbasallänge sprechen. In allen Streudiagrammen zeigen die untersuchten Taxa der Gliridae zusammen mit *Nannosciurus melanotis* den kleinsten Radius zur kürzesten Condylbasallänge, wobei *Eliomys quercinus* und *Glis glis* einen größeren Radius der Bogengänge aufweisen (Abb. 97 A - C).

Im Streudiagramm des lateralen Bogenganges findet sich eine zentrale Punktwolke fossorialer Taxa oberhalb der Regressionsgeraden (Abb. 97 C). Im Bereich kleinerer Condylbasallängen innerhalb der fossorialen Taxa liegen desweiteren die arborealen Taxa *Neotamias townsendii* und *Prasadsciurus pennanti* sowie das gleitende Taxon *Pteromys volans*. *Aplodontia rufa* sowie †*Ardynomys occidentalis* liegen unterhalb der 95%-Grenze und weisen deutlich kleinere Radii zur Condylbasallänge auf als die anderen untersuchten Taxa der Sciuridae. *Spermophilopsis leptodactylus* sowie *Urocitellus undulatus* finden sich oberhalb der 95%-Grenze und weisen größere Radii des lateralen Bogenganges auf, als die anderen untersuchten Arten der Sciuromorpha.

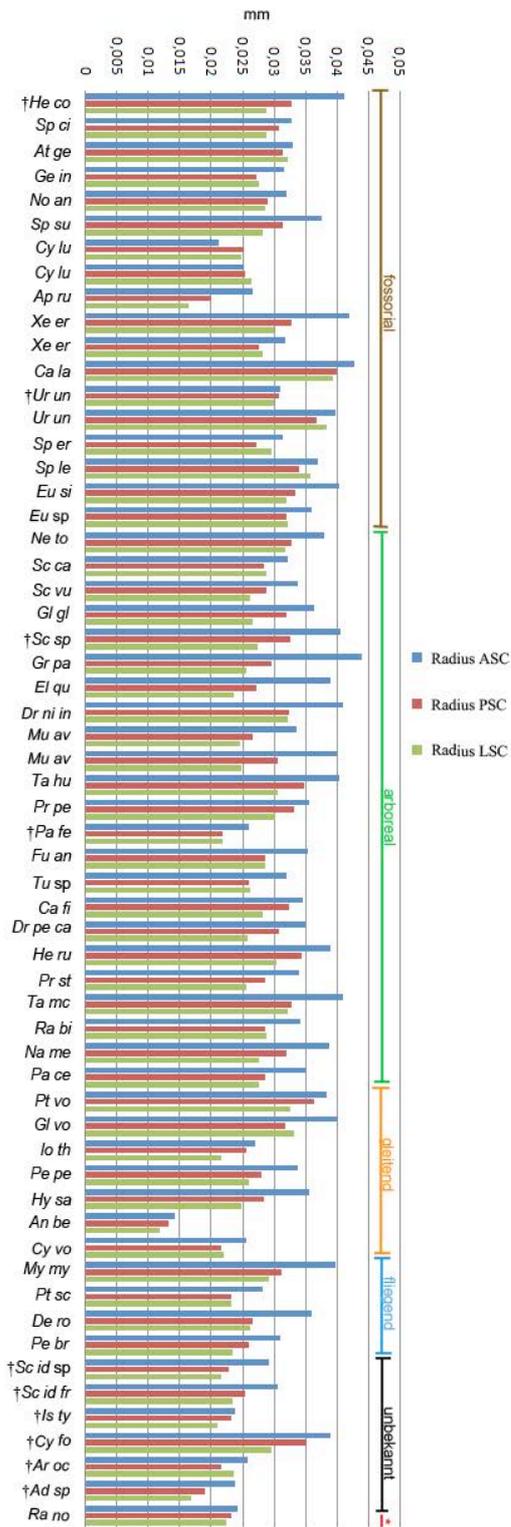


Abb. 98

Radius der einzelnen Bogengänge zur Condylobasallänge. Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-I.

* - generalistischer Lokomotionsmodus. Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-I.

Bei einer Standardisierung der Radii zur Condylbasallänge zeigt der anteriore Bogengang bei allen Taxa, mit Ausnahme von *Cynomys ludovicianus*, den größten Radius (Abb. 98). Der laterale Bogengang ist bei den fossorialen Arten *Atlantoxerus getulus*, *Geosciurus inauris*, *Xerus erythropus*, *Urocitellus undulatus*, *Spermophilus erythrognys* und *Spermophilopsis leptodactylus* größer als der posteriore Bogengang. Bei den arborealen Arten zeigt sich dies nur bei *Eutamias* sp. und *Sciurus carolinensis* und lässt sich auch bei den gleitenden Taxa *Glaucomys volans* und *Cynomys volans* erkennen. Bei den fossilen Arten ist lediglich bei †*Ardynomys occidentalis* der laterale Bogengang größer als der posteriore Bogengang. Von allen untersuchten Taxa dieser Studie, zeigt *Anomalurus beecrofti* die kleinsten Radii zur Condylbasallänge.

5.2.2 Winkel zwischen den Bogengängen

Um eine funktionelle Aussage über die Schnittwinkel der Bogengänge zu treffen, wurden diese bei Sciuromorpha, den †*Theridomyidae*, †*Cylindrodontidae*, †*Ischyromyidae* wie auch weiteren ausgesuchten Arten der Mammalia untersucht (siehe Tab. A-1). Die Originalmesswerte sind aus Tab. A - XI des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen. Mittels einer Faktorenanalyse wurden die Ladungen der drei Winkel zwischen den Bogengängen berechnet (siehe Tab. 6).

Es zeigte sich, dass der Winkel zwischen anteriorem und posteriorem Bogengang (ASC/PSCang) aber insbesondere zwischen posteriorem und lateralem Bogengang (PSC/LSCang) auf Faktor 1 lädt. Auf Faktor 2 lädt der Winkel zwischen anteriorem und lateralem Bogengang (ASC/LSCang).

Bei der Betrachtung der Positionen der unterschiedlichen Lokomotionsmodi innerhalb des Streudiagrammes, zeigt sich eine zentrale Punktwolke arborealer Taxa (Abb. 99). Deutlich außerhalb finden sich drei Arten der Gliridae mit *Muscardinus avellanarius*, *Eliomys quercinus* und *Graphiurus parvus* sowie *Nannosciurus melanotis* und *Prasadsociurus pennanti*.

Die Punktwolke der fossorialen Taxa ist deutlich größer als diejenige der arborealen Taxa und findet sich auf der linken Seite des Streudiagrammes. Die gleitenden Taxa finden sich eingestreut zwischen arborealen und fossorialen Arten und liegen in keiner Punktwolke vor.

Arten mit fliegender Lokomotion finden sich neben den arborealen Taxa und bilden ebenfalls keine Punktwolke.

Innerhalb der Punktwolke der arborealen Taxa finden sich †*Ardynomys occidentalis*, †*Sciuroides* sp. sowie †*Cylindrodon fontis*, wohingegen innerhalb der Punktwolke der fossorialen Taxa †*Heteroxerus costatus*, †*Sciuroides* sp. und †*Urocitellus undulatus* zu finden sind. †*Adelomys* sp. findet sich im Übergangsbereich zwischen arborealen und fossorialen Taxa. †*Sciuroides fransi* findet sich innerhalb einer Punktwolke aus fossorialen, arborealen und gleitenden Arten.

†*Ischyromys typus* sowie †*Palaeosciurus feignouxi* liegen im Bereich der fossorialen Punktwolke, wobei ebenso das fliegende Taxon *Petaurus breviceps* in unmittelbarer Nähe zu finden ist.

Bei der Betrachtung der absoluten Winkel (siehe Tab. A - XIV) zeigen die untersuchten Arten mit einer fossorialer Lokomotion zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang den größten Winkel. Ausnahmen sind *Atlantoxerus getulus*, *Geosciurus inauris*, *Notocitellus annulatus*, *Cynomys volans* und *Aplodontia rufa*, die den größten Schnittwinkel zwischen dem lateralen und posterioren Bogengang erkennen lassen.

Untersuchte Arten mit arborealer Lokomotion zeigen den größten Winkel zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang. Ausnahmen bilden hierbei *Sciurus vulgaris*, *Dryomys nitedula intermedius* und *Muscardinus avellanarius*, die den größten Winkel zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang erkennen lassen und *Nannosciurus melanotis*, das den größten Schnittwinkel zwischen dem anterioren und lateralen Bogengang ausgeprägt hat.

Mit Ausnahme von *Cynocephalus volans* zeigen alle untersuchten Taxa mit einer gleitenden Lokomotion, den größten Radius zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang. Die beiden Taxa der †Theridomyidae sowie †*Cylindrodon fontis* weisen den größten Winkel zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang auf, wohingegen die anderen untersuchten Arten der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae diesen zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang aufweisen.

Tab. 7

Rotierte Komponentenmatrix zu Abb. 99 mit Faktorladungen und extrahierten Faktoren. Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-II.

Extraktionsmethode: Hauptkomponentenanalyse.

Rotationsmethode: Varimax mit Kaiser-Normalisierung. Rotation ist in drei Iterationen konvergiert

| | Komponente (PC) | |
|------------|-----------------|--------|
| | 1 | 2 |
| ASC/PSCang | 0,7 | -0,388 |
| ASC/LSCang | -0,091 | 0,961 |
| PSC/LSCang | 0,896 | 0,042 |

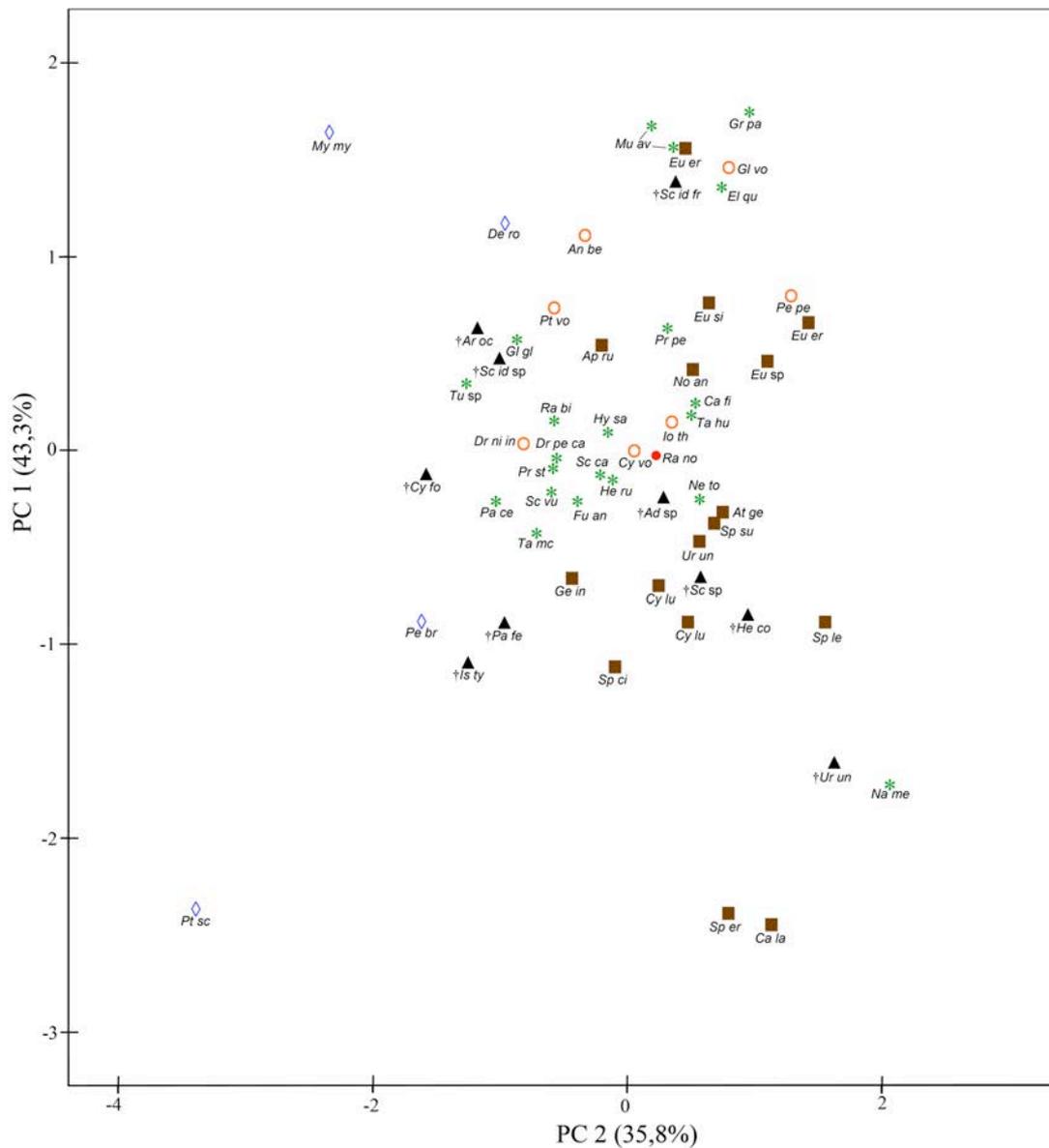


Abb. 99

Faktorenanalyse der Schnittwinkel zwischen den Bogengängen bei den untersuchten Taxa der Mammalia. Streudiagramme der Faktoren PC1 und PC2 mit dem entsprechenden Prozentsatz ihrer Varianz.

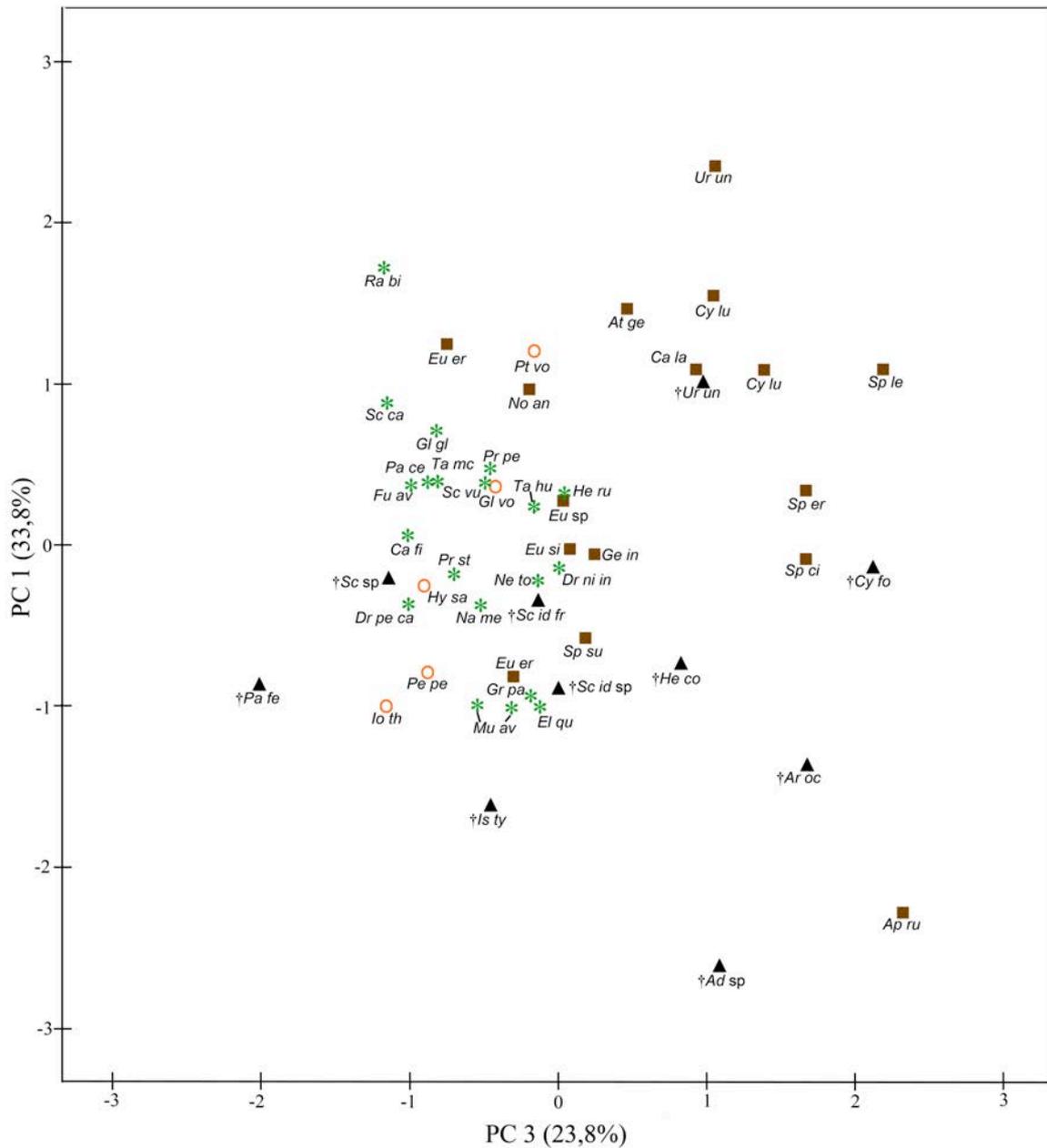
Lokomotionsmodi: braun: fossorial, grün: arboreal, orange: gleitend, schwarz: unbekannt. Abkürzungsverzeichnis siehe Appendix AV-I.

5.2.3 Form der Auris interna

Die Messwerte 'Höhe', 'Breite', 'Länge' und 'Querschnitt' jedes Bogenganges sowie die 'Länge des Crus commune' werden mittels der Faktorenanalysen ausgewertet. Der Messparameter 'Länge des sekundären Crus commune' fließt nicht in die Analysen mit ein, sondern wird zum Messwert des lateralen Bogenganges hinzuaddiert wodurch dieser in den statistischen Analysen als durchgehende

Struktur behandelt wird. Eine Aussage über das phylogenetische Auftreten eines sekundären Crus commune erfolgt im Kapitel 4.5 und 4.7. Die Originalmesswerte sind aus Tab. A - X des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

In den statistischen Voruntersuchungen dieser Studie zeigte sich, dass eine Faktorenanalyse mittels der erfassten Messwerte keine Auflösung in unterschiedliche Lokomotionsmodi zeigt, weshalb eine Analyse anhand von Residuen der Messwerte erfolgte.



A

Es gilt: Umso höher der Wert der Ladung des Messparameters und umso größer der Ladungsunterschied zwischen den Komponenten eines Messparameters, umso besser wird dieser Messparameter in der Faktorenanalyse beschrieben.

Komponente 3 zeigte bei dem Messparameter 'Querschnitt' (ASCd, PSCd sowie LSCd) die höchste Ladung. Dieser Messparameter des Querschnittes hat somit auf das Streudiagramm den größten Einfluss.

Die Faktoren 1 und 2 lassen keine eindeutige Zuordnung zu bestimmten Messwerten zu. Der Messparameter 'Höhe des posterioren Bogenganges' (PSC_h) und 'Höhe des lateralen Bogenganges' (LSC_h) sowie 'Länge des posterioren Bogenganges' (PSC_l) zeigen eine Ladung auf Faktor 1.

'Höhe des anterioren Bogenganges' (ASC_h) und 'Breite des anterioren Bogenganges' (ASC_w) sowie 'Länge des Crus commune' (Ccl) zeigen eine Ladung auf Faktor 2.

Keine eindeutigen Zuordnungen zeigen sich bei der 'Länge des anterioren Bogenganges' (ASC_l), 'Länge des lateralen Bogenganges' (LSC_l), 'Breite des posterioren Bogenganges' (PSC_w) und 'Breite des lateralen Bogenganges' (LSC_w), weshalb diese Messungen keinen Einfluss auf das Streudiagramm zeigen.

Folgende Streudiagramme (Abb. 100 A + B) beruhen auf denselben Faktoren (Tab. 8). Es lassen sich zwei funktionelle Punktwolken erkennen, wobei eine Punktwolke aus arborealen und gleitenden Taxa zusammengesetzt ist und die andere Punktwolke fossoriale Taxa vereint. Zwischen diesen ist ein Übergangsbereich zu erkennen, indem sich *Tamiasciurus hudsonicus*, *Heliosciurus rufobrachium*, *Euxerus erythropus*, *Neotamias townsendii*, *Eutamias sibiricus*, *Eutamias* sp., *Geosciurus inauris*, *Dryomys nitedula intermedius* und *Eliomys quercinus* zu finden sind.

Innerhalb der arborealen Punktwolke finden sich †*Ischyromys typus*, †*Sciurus* sp. und †*Palaeosciurus feignouxi*, wohingegen innerhalb der fossorialen Punktwolke †*Heteroxerus costatus*, †*Urocitellus undulatus*, †*Sciuroides fransi*, †*Sciuroides* sp., †*Adelomys* sp., †*Ardynomys occidentalis* und †*Cylindrodon fontis* zu erkennen sind.

Zwischen den einzelnen Punktwolken findet sich ein Übergangsbereich, der die Taxa *Heliosciurus rufobrachium*, *Eutamias* sp., *Eutamias sibiricus*, *Spermophilus suslicus*, *Euxerus erythropus*, †*Sciuroides fransi* sowie von den Gliridae die Taxa *Dryomys nitedula intermedius*, *Muscardinus avellanarius*, *Graphiurus parvus* und *Eliomys quercinus* vereint.

Tab. 8

Rotierte Komponenten-Matrix zu Abb. 100 mit den entsprechenden Ladungen auf den extrahierten Faktoren der Messwerte. Datengrundlage siehe Tab. A - XIII.

Markierung: hohe Faktorenladungen die Rückschlüsse auf die Bedeutung der einzelnen Messwerte zulassen. Abkürzungen der Messparameter siehe Appendix AV - II.

Extraktionsmethode: Hauptkomponentenanalyse

Rotationsmethode: Varimax mit Kaiser-Normalisierung

Rotation in fünf Iterationen konvergiert

| | Komponente (PC) | | |
|------------------------|-----------------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 |
| <i>ASCh</i> | 0,546 | 0,741 | 0,017 |
| <i>ASCw</i> | 0,278 | 0,776 | -0,425 |
| <i>ASCl</i> | 0,613 | 0,639 | -0,147 |
| <i>ASCd</i> | -0,036 | -0,085 | 0,974 |
| <i>PSC_h</i> | 0,785 | 0,519 | -0,027 |
| <i>PSC_w</i> | 0,638 | 0,671 | -0,143 |
| <i>PSC_l</i> | 0,837 | -0,064 | -0,157 |
| <i>PSC_d</i> | -0,009 | -0,066 | 0,977 |
| <i>LSC_h</i> | 0,845 | 0,352 | 0,128 |
| <i>LSC_w</i> | 0,764 | 0,518 | -0,071 |
| <i>LSC_l</i> | 0,767 | 0,483 | -0,173 |
| <i>LSC_d</i> | -0,136 | -0,132 | 0,950 |
| <i>Ccl</i> | 0,127 | 0,890 | -0,039 |

5.3 Lokomotionsmodi rezenter Taxa

Ein weiteres statistisches Analyseverfahren zur Untersuchung des Lokomotionsmodus fossiler Taxa stellt die Diskriminanzanalyse dar. Bei diesem Analyseverfahren wird die Wahrscheinlichkeit ausgegeben, mit der die Klassifizierung der Lokomotionsmodi fossiler Taxa richtig ist. Um zu untersuchen, wie gut die Morphometrie der Auris interna den Lokomotionsmodus des Taxons widerspiegelt, werden die erfassten Messwerte zwischen den einzelnen rezenten Taxa mit ihren zugeordneten Lokomotionsmodi in Zusammenhang gebracht. Die ausgegebene Prozentzahl gibt an, wieviele der untersuchten Taxa den „richtigen“, ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus zeigen, wobei sich statistisch auch eine Änderung des Lokomotionsmodus zeigen kann.

Mit den Messparametern und dem zugewiesenen Habitat der rezenten Taxa soll eine Aussage über den Lokomotionsmodus bestimmter fossiler Arten getroffen werden. Hierbei fließen die Messparameter in die Analyse mit ein, die bereits für die Faktorenanalyse ausgewertet wurden. Um Missverständnisse mit anderen statistischen Verfahren zu verhindern, werden im Folgenden Überprüfungen durchgeführt

und keine „Hypothesen“ verifiziert oder negiert. Die entsprechenden Aussagen sind aus Tab. A - XII des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Um Aussagen über die Wahrscheinlichkeit eines Lokomotionsmodus eines fossilen Taxons treffen zu können, müssen zuerst die postulierten Lokomotionsmodi der rezenten Taxa auf ihre "Richtigkeit" überprüft werden. Hierfür wird eine Diskriminanzanalyse aller 41 rezenten Taxa mit ihren postulierten Lokomotionsmodi durchgeführt.

Es zeigt sich, dass bei 95,1% der untersuchten rezenten Sciuromorpha der jeweilige Lokomotionsmodus richtig klassifiziert ist. Eine statistische Änderung des Lokomotionsmodus zeigt *Muscardinus avellanarius*. Ebenfalls weisen weitere Taxa prozentuale Schwankungen ihren Lokomotionsmodi auf, die von SPSS keine Änderung erfahren, jedoch dargestellt werden sollen.

Tab. 9

Prozentuale Wahrscheinlichkeit rezenter Taxa auf ihren postulierten Lokomotionsmodus. Dargestellt sind diejenigen Taxa, die eine deutliche prozentuale Änderung in ihrer Lokomotion zeigen.

Markierung: statistische Änderung des Lokomotionsmodus.

| Taxon | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--------------------------------------|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Spermophilus suslicus</i> | 87,9 | 11,1 | 0 | |
| <i>Cynomys ludovicianus</i> | 79,6 | 20,3 | 0 | |
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 5134) | 51,8 | 41,6 | 6,5 | |
| <i>Glis glis</i> | 0 | 82,8 | 16,3 | |
| <i>Muscardinus avellanarius</i> | 61,0 | 38,1 | 1,4 | arboreal => fossorial |
| <i>Tamiops mccllellandii</i> | 10,3 | 89,6 | 0 | |
| <i>Glaucomys volans</i> | 17,4 | 34,6 | 47,9 | |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 0,9 | 30,7 | 68,2 | |

5.4 Lokomotionsmodi fossiler Taxa

Im Folgenden sollen die bisherigen Annahmen der Lokomotionsmodi fossiler Taxa getestet werden die anhand von postcranialen Elemente angenommen wurden (siehe Kapitel 3). Die entsprechenden Aussagen sind aus Tab. A - XIII des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Für †*Heteroxerus costatus* wurde von KRISTKOIZ (1992) durch Merkmale der Zähne eine fossoriale Lebensweise zugesprochen. †*Palaeosciurus feignouxi* zeigte nach VIANEY-LIAUD (1974) anhand der Anatomie des Humerus eine arboreale Lebensweise. Es wird sich auf eine Überprüfung von †*Palaeosciurus feignouxi* und †*Heteroxerus costatus* beschränkt, da †*Sciurus* sp. sowie †*Urocitellus undulatus* ein rezentes Vorkommen zeigen (NOWAK 1991).

5.4.1 Test auf eine arboreale Lebensweise

Als Grundannahme dienen die Messdaten rezenter Taxa sowie ihre postulierten Lokomotionsmodi. Desweiteren wird eine arboreale Lebensweise für †*Sciurus* sp. sowie eine fossoriale Lokomotion von †*Urocitellus undulatus* angenommen, was durch ihr rezentes Vorkommen belegt ist (NOWAK 1991).

Wird angenommen, dass †*Heteroxerus costatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* eine arboreale Lebensweise zeigten, so zeigen 87% der untersuchten Taxa denen ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus.

Euxerus erythropus zeigt mit 97,3% (Nr. 5134) bzw. 79,8% (Nr. 1959I459) eine deutlich höhere Wahrscheinlichkeit für eine arboreale Lokomotion. *Pteromys volans* zeigt mit 47,2% eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine fossoriale Lebensweise als mit 38,8% für eine gleitende Lokomotion. *Petaurista petaurista* zeigt mit 82,8% eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine arboreale Lebensweise als für eine gleitende (Tab. 10).

Tab. 10

Berechnung der Annahme dass †*Heteroxerus costatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* arboreale Taxa sind und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus rezenter Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 5134) | 14,8 | 97,3 | 1,1 | fossorial => arboreal |
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 1959I459) | 16,1 | 79,8 | 3,9 | fossorial => arboreal |
| <i>Pteromys volans</i> | 47,2 | 13,8 | 38,8 | gleitend => fossorial |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 1,5 | 82,8 | 15,5 | gleitend => arboreal |

5.4.2 Test auf eine fossoriale Lebensweise

Als Grundannahme dienen die Voraussetzungen von Kapitel 5.4.1.

Wird angenommen, dass †*Palaeosciurus feignouxi* und †*Heteroxerus costatus* fossoriale Taxa sind, so zeigen 89,1% der untersuchten Taxa denen ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus.

Mit einer Wahrscheinlichkeit von 95,8% zeigt *Euxerus erythropus* (Inv. Nr. 5134) eine Wahrscheinlichkeit für eine arboreale Lebensweise (Tab. 11). *Muscardinus avellanarius* ist mit 80,5% Wahrscheinlichkeit eine fossorial lebende Art. Entsprechende Änderungen zeigt auch *Petaurista petaurista*, indem eine Wahrscheinlichkeit für Arboricolie von 59,1% angenommen werden muss. Auch die eigentliche Grundannahme, dass †*Palaeosciurus feignouxi* eine fossoriale Lebensweise zeigt, kann nicht verifiziert werden. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 41,3% zeigt †*Palaeosciurus feignouxi* eine arboreale Lebensweise und mit 54,6% wird eine gleitende Lokomotion angenommen.

Tab. 11

Berechnung der Annahme dass †*Heteroxerus costatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* fossoriale Taxa sind und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus rezenter Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--------------------------------------|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 5134) | 0,3 | 95,8 | 1,0 | fossorial => arboreal |
| <i>Muscardinus avellanarius</i> | 80,5 | 18,7 | 0,6 | arboreal => fossorial |
| <i>Pteromys volans</i> | 48,4 | 5,3 | 46,1 | gleitend => fossorial |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 14,0 | 59,1 | 26,8 | gleitend => arboreal |
| † <i>Palaeosciurus feignouxi</i> | 3,9 | 41,3 | 54,6 | fossorial => gleitend |

5.4.3 Lokomotionsaussagen der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

In dieser Diskriminanzanalyse sollen Aussagen über den Lokomotionsmodus der untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae getroffen werden, von denen bisher kaum postcraniale Daten vorliegen. Es werden die postulierten Lokomotionsmodi der rezenter wie auch fossilen Sciuridae (siehe Kapitel 5.4.1 sowie 5.4.2.) einbezogen. Im Folgenden werden diejenigen Taxa beschrieben, die von ihrem eigentlichen Lokomotionsmodus deutliche statistische Abweichungen zeigen. Die Aussagen der SPSS Analyse sind aus Tab. A - XIV des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

➤ Überprüfung 1: †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae sind fossorial

Wird angenommen, dass die untersuchten fossilen Taxa der Rodentia eine fossoriale Lebensweise aufwiesen, so zeigen 94,1% aller untersuchten Taxa der Sciuromorpha den ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus.

Die beiden Exemplare von *Euxerus erythropus* zeigen bei dieser Analyse die größte statistische Abweichung zu ihrem Lokomotionsmodus (Tab. 12). Eine arboreale Lebensweise (87,59% (Nr. 5134) bzw. 46,6% (Nr. 1959I459)) ist prozentual wahrscheinlicher, als eine fossoriale (5,2% (Nr. 5134) bzw. 41,75 (Nr. 1959I459)) oder gleitende (7,1% (Nr. 5134) bzw. 11,6% (Nr. 1959I459)). Auch *Eutamias* sp. zeigt eine Änderung des Lokomotionstypus, wodurch eine arboreale Lebensweise mit 69,5% als wahrscheinlicher angesehen wird als die tatsächlich fossoriale Lokomotion.

Funktionsmorphologische Untersuchungen

Tab.12

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine fossoriale Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus rezenter Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 5134) | 5,2 | 87,59 | 7,1 | fossorial => arboreal |
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 19591459) | 41,7 | 46,6 | 11,6 | fossorial => arboreal |
| <i>Eutamias</i> sp. | 30,2 | 69,5 | 0,001 | fossorial => arboreal |

Wird für die untersuchten fossilen Vertreter der Rodentia eine fossoriale Lebensweise postuliert, so kann dies mit annähernd 100% Wahrscheinlichkeit für †*Ardynomys occidentalis* und †*Adelomys* sp. bestätigt werden.

Die beiden Taxa der Gattung †*Sciuroides* zeigen unterschiedliche statistische Ergebnisse. †*Sciuroides* sp. zeigt mit 28,6% eine Wahrscheinlichkeit für eine gleitende Lokomotion und mit 70,32% Wahrscheinlichkeit eine fossoriale Lokomotion (Tab. 13). †*Sciuroides fransi* zeigt mit 90,12% eine Wahrscheinlichkeit für eine fossoriale Lokomotion und 8,8% Wahrscheinlichkeit eine gleitende Lokomotion.

Tab.13

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine fossoriale Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus fossiler Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsmodus |
|---------------------------------|---------------|--------------|--------------|------------------|
| † <i>Sciuroides</i> sp. | 70,32 | 1,06 | 28,6 | fossorial |
| † <i>Sciuroides fransi</i> | 90,12 | 1,06 | 8,8 | fossorial |
| † <i>Ischyromys typus</i> | 81,9 | 2,82 | 15,2 | fossorial |
| † <i>Cylindrodon fontis</i> | 99,9 | 0,0 | 0,0 | fossorial |
| † <i>Ardynomys occidentalis</i> | 99,9 | 0,0 | 0,0 | fossorial |
| † <i>Adelomys</i> sp. | 96,44 | 3,5 | 0,0 | fossorial |

➤ Überprüfung 2: †*Theridomyidae*, †*Cylindrodontidae* und †*Ischyromyidae* sind arboreal

Wird angenommen, dass die untersuchten fossilen Taxa der Rodentia eine arboreale Lebensweise zeigten, so zeigen alle untersuchten Taxa der Sciuromorpha mit einer Wahrscheinlichkeit von 82,4% den richtig ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus. Diese Annahme hat einen deutlich stärkeren Einfluss auf die postulierten Lokomotionsmodi der rezenten Taxa der Sciuromorpha, als die Annahme einer fossorialen Lebensweise der fossilen Taxa (vgl Tab. 12 zu Tab. 14).

Geosciurus inauris zeigt für eine arboreale oder fossoriale Lebensweise dieselbe prozentuale Wahrscheinlichkeit. *Spermophilus suslicus* zeigt mit 63,1% eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine

Funktionsmorphologische Untersuchungen

arboreale Lebensweise. *Euxerus erythropus* zeigt, entsprechend der Analyse auf Fossorialität fossiler Taxa (Tab. 14), eine Änderung seines Lokomotionsmodus von arboreal nach fossorial. *Eutamias* sp. zeigt mit 77,6% eine deutlich höhere Wahrscheinlichkeit für eine arboreale Lebensweise. Die beiden Taxa der Pteromyinae zeigen mit 30,8% und 34,9% Wahrscheinlichkeit eine gleitende Lokomotion.

Tab.14

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine arboreale Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus rezenter Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Geosciurus inauris</i> | 34,3 | 32,7 | 2,9 | fossorial |
| <i>Spermophilus suslicus</i> | 35,1 | 63,1 | 1,6 | fossorial => arboreal |
| <i>Euxerus erythropus</i> (5134) | 10,5 | 82,7 | 0,6 | fossorial => arboreal |
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 19591459) | 13,2 | 81,1 | 0,5 | fossorial => arboreal |
| <i>Eutamias</i> sp. | 22,2 | 77,6 | 0 | fossorial => arboreal |
| <i>Glaucomys volans</i> | 13,3 | 55,8 | 30,8 | gleitend => arboreal |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 27,9 | 37,1 | 34,9 | gleitend => arboreal |

Wird für die untersuchten fossilen Arten der Rodentia eine arboreale Lebensweise postuliert, so zeigen sich deutliche statistische Unterschiede (Tab. 15).

†*Sciuroides* sp. zeigt mit 41,6% Wahrscheinlichkeit eine gleitende Lokomotion, welche jedoch weniger wahrscheinlich ist als eine arboreale Lokomotion mit 51,3%. Bei †*Sciuroides fransi* ist eine arboreale Lebensweise deutlich wahrscheinlicher als eine fossoriale oder gleitende. †*Cylindrodon fontis* und †*Ardynomys occidentalis* negieren die Annahme einer arborealen Lebensweise. Mit 91,3% bei †*Cylindrodon fontis* und 59,38% bei †*Ardynomys occidentalis* zeigen beide Arten eine deutlich höhere Wahrscheinlichkeit für eine fossoriale Lokomotion.

Tab. 15

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine arboreale Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus fossiler Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsmodus |
|---------------------------------|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| † <i>Sciuroides</i> sp. | 0,6 | 51,3 | 41,6 | arboreal |
| † <i>Sciuroides fransi</i> | 15,4 | 67,1 | 17,3 | arboreal |
| † <i>Ischyromys typus</i> | 1,6 | 86,7 | 11,5 | arboreal |
| † <i>Cylindrodon fontis</i> | 91,3 | 0,8 | 0 | arboreal => fossorial |
| † <i>Ardynomys occidentalis</i> | 59,38 | 40,4 | 0 | arboreal => fossorial |
| † <i>Adelomys</i> sp. | 1,2 | 98,7 | 0 | arboreal |

➤ Überprüfung 3: †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae sind gleitend

Wird angenommen, dass die untersuchten fossilen Taxa der Rodentia eine gleitende Lebensweise zeigten, so zeigen alle untersuchten Taxa mit einer Wahrscheinlichkeit von 90,2% den richtigen ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus.

Diese Annahme hat einen größeren Einfluss auf die rezenten Taxa (Tab. 16) als die Untersuchung auf Fossorialität (Tab. 12), verändert sich jedoch weniger stark als die Überprüfung auf Arboricolie (Tab. 14). Entsprechend den anderen Annahmen auf Arboricolie und Fossorialität zeigt *Euxerus erythropus* eine statistische Änderung seiner Lokomotion. Mit 87,1% Wahrscheinlichkeit (Nr. 5134) sowie 44,7% Wahrscheinlichkeit (Nr. 19591459) zeigt dieses Taxon eine arboreale Lokomotion. Entsprechende Änderungen zeigen sich auch bei *Eutamias* sp., indem mit 80,5% eine arboreale Lokomotion deutlich wahrscheinlicher ist als eine fossoriale Lebensweise mit 19%. *Petaurista petaurista* weist für eine fossoriale und arboreale Lokomotion fast einen identischen Wert auf, der deutlich über einer gleitenden Lokomotionswahrscheinlichkeit von 8% liegt.

Tab. 16

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine gleitende Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus rezenter Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsänderung |
|--|---------------|--------------|--------------|-----------------------|
| <i>Euxerus erythropus</i> (5134) | 10,1 | 87,1 | 0,2 | fossorial => arboreal |
| <i>Euxerus erythropus</i> (Nr. 19591459) | 29,2 | 44,7 | 26 | fossorial => arboreal |
| <i>Eutamias</i> sp. | 19,0 | 80,5 | 0 | fossorial => arboreal |
| <i>Glaucomys volans</i> | 30,2 | 35,4 | 34,6 | gleitend => arboreal |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 47,7 | 44,2 | 8,0 | gleitend => fossorial |

Ein gleitender Lokomotionsmodus ist für alle untersuchten fossilen Taxa der Rodentia wahrscheinlich, da die entsprechenden Wahrscheinlichkeitswerte zwischen 85,4% und 99,6% liegen (Tab. 16). Mit einer Wahrscheinlichkeit von 9,2% ist bei †*Adelomys* sp. eine arboreale Lebensweise möglich, die jedoch sehr viel weniger wahrscheinlich ist als eine gleitende Lokomotion.

Tab. 17

Berechnung der Annahme dass fossile Taxa eine gleitende Lebensweise zeigen und die daraus resultierte statistischen Änderungen des Lokomotionsmodus fossiler Taxa.

| | fossorial (%) | arboreal (%) | gleitend (%) | Lokomotionsmodus |
|-----------------------------|---------------|--------------|--------------|------------------|
| † <i>Sciuroides</i> sp. | 1,4 | 0,1 | 98,4 | gleitend |
| † <i>Sciuroides fransi</i> | 5,0 | 0,3 | 94,5 | gleitend |
| † <i>Ischyromys typus</i> | 0,2 | 0,1 | 99,6 | gleitend |
| † <i>Cylindrodon fontis</i> | 1,4 | 0 | 85,5 | gleitend |

| | | | | |
|---------------------------------|-----|-----|------|----------|
| † <i>Ardynomys occidentalis</i> | 1,5 | 0 | 84,0 | gleitend |
| † <i>Adelomys</i> sp. | 5,2 | 9,2 | 85,4 | gleitend |

5.5 Sensitivität

Um Aussagen über die funktionelle Bedeutung des Auris interna zu treffen, muss ihre eigentliche Aufgabe, also die Wahrnehmung der Bewegung im dreidimensionalen Raum, betrachtet werden. Diese Wahrnehmung entspricht der Sensitivität des Innenohres auf unterschiedliche Bewegungen, welche nach MULLER (1999) mittels der Berechnung morphologischer Parameter ermittelt werden kann. Nach MULLER (1999) entspricht die Sensitivität eines Bogenganges (x_{\max}) der maximalen Auslenkung der Endolymphe, nachdem diese eine einmalige Anregung mittels einer Kopfbewegung um 1 rad (circa 57°) erfahren hat.

Die Berechnung der Sensitivität eines Bogenganges ist nach MULLER (1999) folgender Gleichung:

$$x_{\max} = (\omega / 8 * \nu) * R * r^2 \quad (\text{Gleichung 1})$$

wobei:

$$\nu = 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s} = \text{kinematische Viskosität der Endolymphe}$$

$$\omega = \Pi \text{ rad} * \text{s}^{-1} = 0,0314156 \text{ m}^2/\text{s}^3 = \text{Winkel Geschwindigkeit}$$

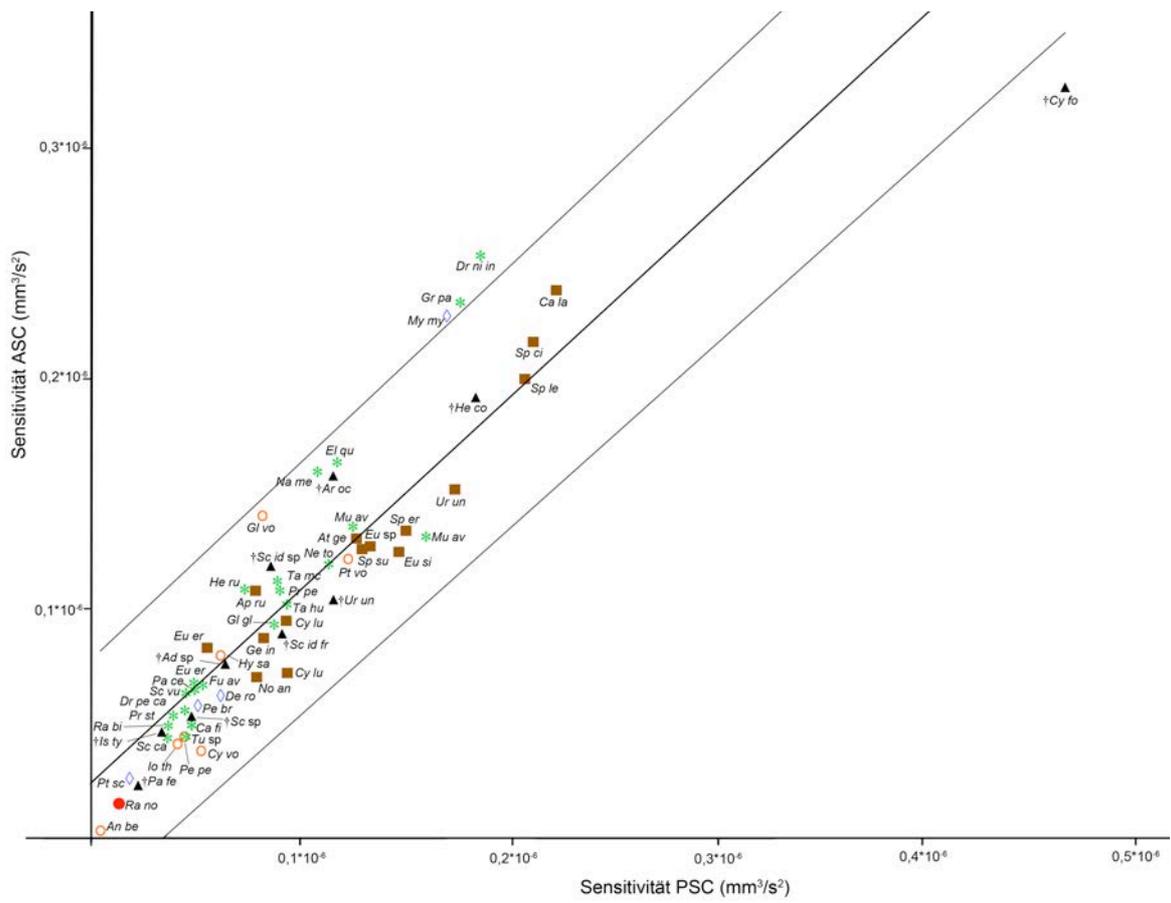
R = Radius aus Höhe und Breite eines Bogengangkanals (siehe Kapitel 3)

r = Radius (= halber Durchmesser) eines Bogenganges

Es wird angemerkt, dass die von MULLER (1999) angegebene mathematische Umformung der Sensitivitätsgleichung (Gleichung 1) zum Radius des Bogenganges (R) falsch ist.

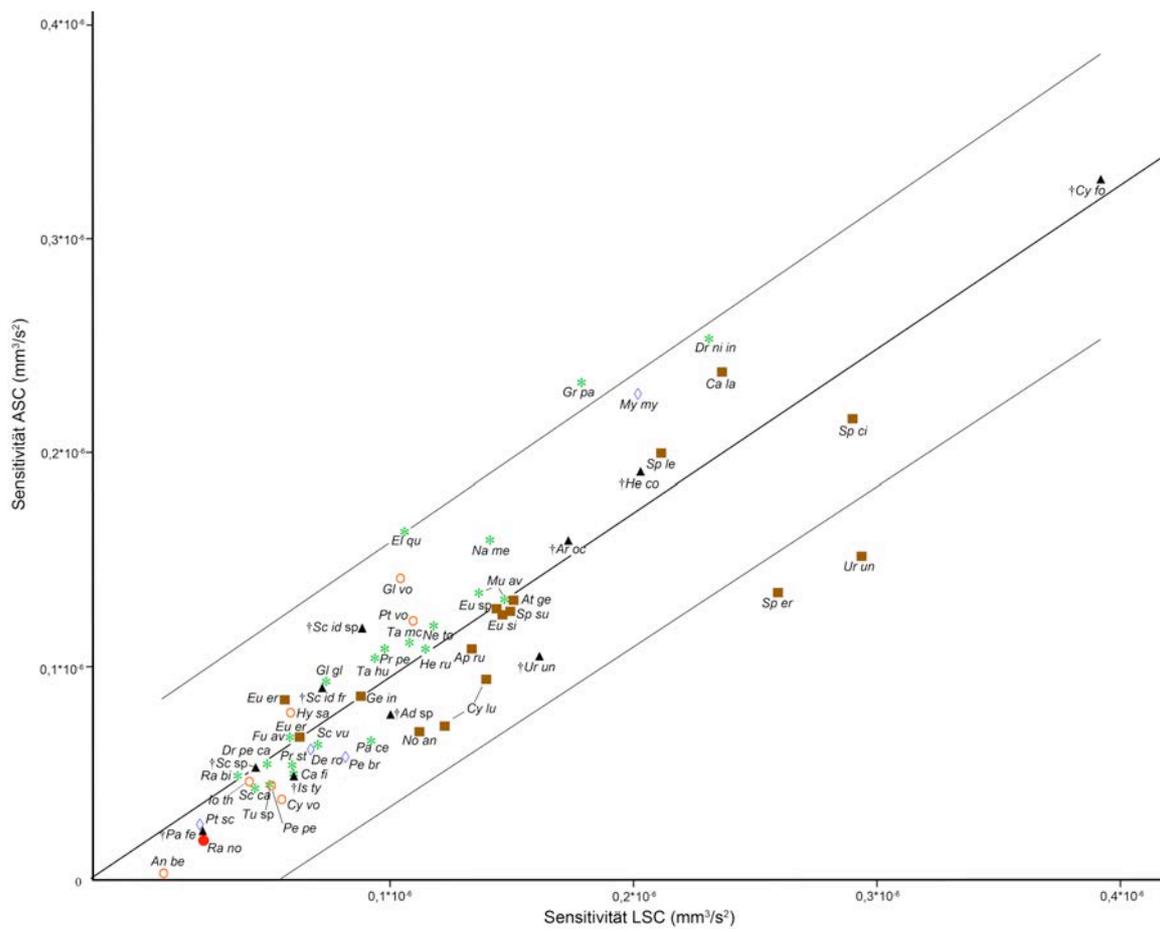
Die gemessenen und berechneten Faktoren sowie Parameter werden in die Gleichung I integriert und es wird eine lineare Regression durchgeführt. Um die Sensitivitätsunterschiede zwischen den einzelnen Taxa darzustellen, erfolgt eine Standardisierung mittels der Condylobasallänge (Abb. 101 A-C). Die Ausgaben der SPSS Analyse sind aus Tab. A- XV des beiliegenden Datenträgers zu entnehmen.

Funktionsmorphologische Untersuchungen

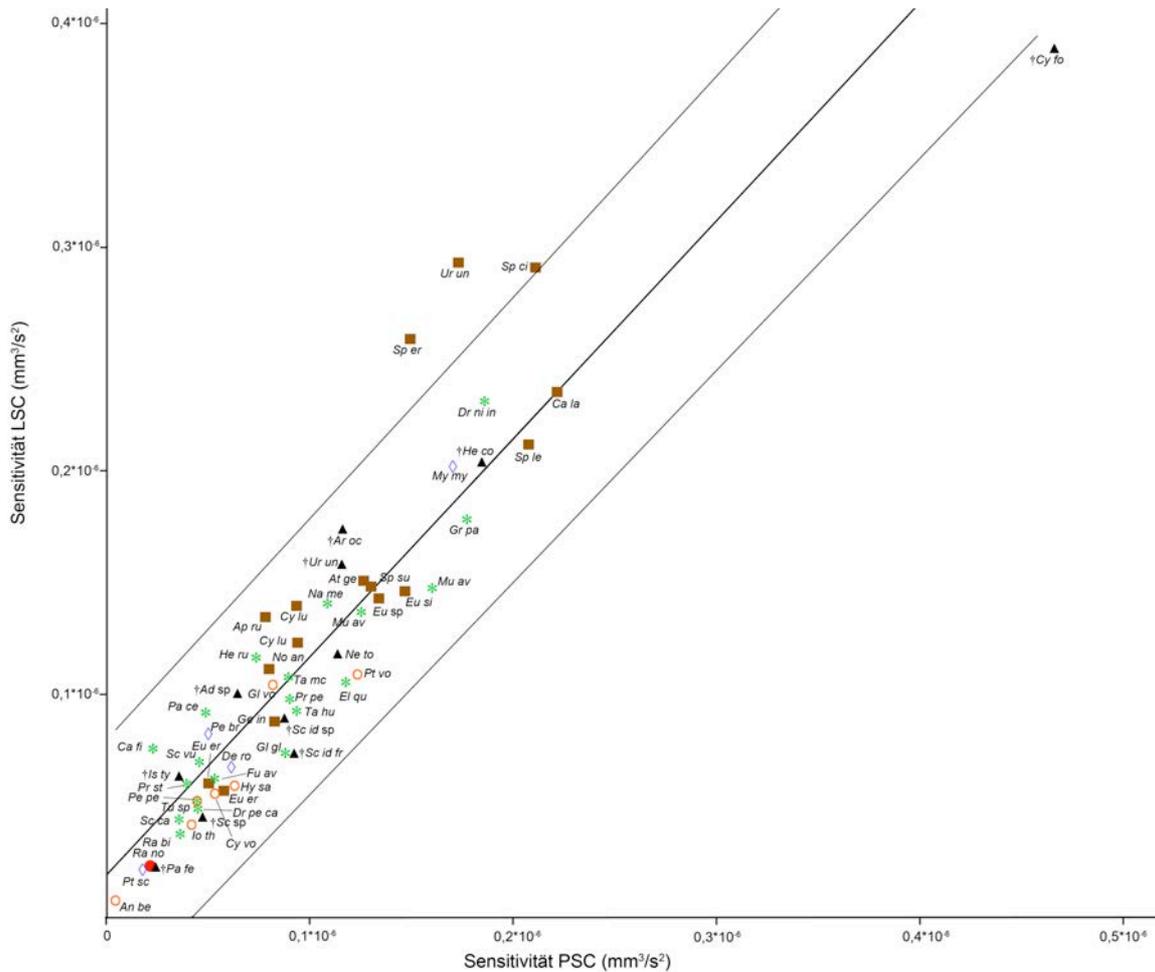


A

Funktionsmorphologische Untersuchungen



B



C

Abb. 101

Bivariater Doppelplot zwischen den Sensitivitäten der einzelnen Bogengänge zur Condylbasallänge.

A. Sensitivität des anterioren Bogenganges (ASC) zu Sensitivität des posterioren Bogenganges (PSC).

$$y = 0,836x + 2,4 \cdot 10^{-8}; p \leq 0,001; R^2 = 0,845$$

B. Sensitivität des anterioren Bogenganges (ASC) zu Sensitivität des lateralen Bogenganges (LSC).

$$y = 0,768x + 1,802 \cdot 10^{-8}; p = 0,013; R^2 = 0,789$$

C. Sensitivität des posterioren Bogenganges (PSC) zu Sensitivität des lateralen Bogenganges (LSC).

$$y = 0,976x + 1,89 \cdot 10^{-8}; p = 0,006; R^2 = 0,853$$

Lokomotionsmodi: braun: fossorial, grün: arboreal, orange: gleitend, schwarz: unbekannt.

Abkürzungsverzeichnis siehe AV-II.

Die Sensitivitätsberechnung der erfassten Messwerte mit einer Standardisierung der Condylbasallänge (Abb. 101 A - C) zeigt einen negativ allometrischen Zusammenhang zwischen den Sensitivitäten der einzelnen Bogengänge bei verschiedenen Lokomotionsmodi der untersuchten Mammalia. Dieser ist zwischen der Sensitivität des anterioren und posterioren Bogengang höchst signifikant ($p \leq 0,001$), zwischen dem anterioren und lateralen Bogengang signifikant ($p = 0,013$) und zwischen dem

posterioren und lateralen Bogengang sehr signifikant ($p = 0,006$). Mit einem Bestimmtheitsmaß ($= R^2$) von 0,845 für den anterioren und posterioren Bogengang, 0,853 für den posterioren und lateralen Bogengang und 0,789 für den anterioren und lateralen Bogengang, ist ein Zusammenhang zwischen der Sensitivität und dem Lokomotionsmodus sehr deutlich bzw. wahrscheinlich.

Es zeigen sich zwei Punktwolken, von denen eine die arborealen, gleitenden und aktiv fliegenden Arten zusammenfasst, wohingegen die andere Punktwolke die fossorialen Taxa vereint (Abb. 101 B). Arboreale Taxa sowie gleitende und fliegende Arten zeigen innerhalb des Streudiagrammes eine geringere Sensitivität in den einzelnen Bogengängen als die fossorial lebenden Arten. Desweiteren zeigen fossoriale Taxa eine deutliche Streuung innerhalb der Streudiagramme, während die anderen untersuchten Lokomotionsmodi nur einen kleinen Bereich von Sensitivitäten umfassen. Auch findet sich innerhalb der Streudiagramme ein Überlappungsbereich der sowohl Taxa mit arborealer wie auch fossorialer Lebensweise vereint. Dies ist weniger bei dem bivariaten Doppelplot zwischen posteriorem und lateralem Bogengang zu erkennen (Abb. 101 C), zeigt sich jedoch deutlich zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang (Abb. 101 A) wie auch anterioren und lateralen Bogengang (Abb. 101 B).

In der Regression der Sensitivität des anterioren und posterioren Bogenganges (Abb. 101 A) finden sich in der Punktwolke der fossorialen Taxa *Ratufa bicolor*, *Protoxerus stangeri*, *Petaurista petaurista* und *Cynomys volans*. Mit Ausnahme von *Euxerus erythropus* finden sich alle fossorialen Taxa unterhalb der Regressionsgeraden.

Bei der Untersuchung der basalen Vertreter der Rodentia kann ihre jeweilige Position aus einer vergleichenden Betrachtung der einzelnen Streudiagramme ermittelt werden. Hierbei können folgende Zuordnungen eindeutig erfolgen:

Innerhalb der fossorialen Punktwolke finden sich †*Urocitellus undulatus*, †*Heteroxerus costatus*, †*Cylindrodon fontis*, †*Adelomys* sp. sowie †*Ardynomys occidentalis*.

Innerhalb der arboreal, gleitenden und fliegenden Punktwolke finden sich †*Ischyromys typus*, †*Sciurus* sp. und †*Sciuroides* sp. .

Keine eindeutige Zuordnung zeigt †*Sciuroides fransi*. Dieses Taxon findet sich bei der Regression der Sensitivität des anterioren und posterioren Bogenganges zwischen fossorialen sowie arborealen Taxa, während es bei der Regression der Sensitivität des anterioren und posterioren Bogenganges sowie anterioren und lateralen Bogenganges bei den arborealen Taxa zu finden ist.

5.6 Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchung

5.6.1 Funktionsmorphologische Bedeutung der Auris interna

Bisherige funktionsmorphologische Untersuchungen der Auris interna fokussierten ihre Untersuchungen auf den Radius bzw. die Größe der einzelnen Bogengänge, welche in Relation zur Körpergröße oder dem Gewicht der einzelnen Taxa gesetzt wurden (WATT 1924, TURKEWITSCH 1935, JONES & SPELLS 1962, HADZISELIMOVIC & SAVKOVIC 1963, SPOOR & ZONNEVELD 1998, SPOOR et al. 2003, EKDALE 2010). Größere Arten zeichnen sich hierbei durch größere Bogengänge aus, indem die entsprechenden Regressionen einen negativ allometrischen Zusammenhang zeigen, was wiederum als Anpassung für eine schwerfällige Kopfbewegung gewertet wurde (GRAY 1907, JONES & SPELLS 1962, SPOOR et al. 2003, SCHMELZLE et al. 2007). Hierbei kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei diesen Regressionen zwischen der Größe der Auris interna und der Größe bzw. dem Gewicht des untersuchten Taxon lediglich um die Darstellung eines Größenverhältnisses handelt (GRAF & VIDAL 1996). Um dies bei den funktionsmorphologischen Ergebnissen der Sciuromorpha auszuschließen, wurden bei der Faktorenanalyse als auch der Diskriminanzanalyse die morphometrischen Werte der Auris interna vor ihrer Regression durch eine Division mit der Condylbasallänge standardisiert, wodurch die Größe des Schädels nur einen geringen Einfluss auf die funktionsmorphologische Unterscheidung in verschiedene Lokomotionsmodi hat. Aufgrund saisonaler Gewichtsschwankungen bei Rodentia, erfolgte die Standardisierung nicht mit dem Gewicht der einzelnen Taxa.

Eine detaillierte Diskussion der Lokomotionsmodi der einzelnen Taxa, erfolgt nach der Besprechung der funktionellen Bedeutung der Messparameter.

5.6.2 Funktionelle Bedeutung einzelner Messparameter

➤ Radius eines Bogenganges

Bei der funktionsmorphologischen Untersuchung dieser Studie wurden die Radii der einzelnen Bogengänge gegen die Condylbasallängen der Taxa aufgetragen, wobei bei allen Regressionen ein negativ allometrischer Zusammenhang zu erkennen ist (Abb. 97 A - C). Es deutet sich an, dass bei funktionellen Untersuchungen der Auris interna fossiler Arten, auch die Condylbasallänge als unabhängige Variable für eine Regression genutzt werden kann, auch wenn die Körpergröße und das Gewicht der untersuchten Art nicht ohne Weiteres zu bestimmen sind. Desweiteren konnte ein Zusammenhang zwischen dem Lokomotionsmodus und der Größe des Bogengangradius aufgezeigt werden. Fossoriale Arten zeigen einen größeren Radius des lateralen Bogenganges, als arboreale und gleitende Taxa (Abb. 97 C), wohingegen bei einer Regression des anterioren und posterioren

Bogenganges gegen die Condylbasallänge dies weniger deutlich zu erkennen ist (Abb. 97 A + B). Es ist jedoch nicht möglich, die Bogengänge arborealer und gleitender Taxa zu unterscheiden. Es ist anzunehmen, dass die zeitliche Phase des Gleitens der Pteromyinae nicht ausreicht sich anatomisch zu manifestieren (siehe Kapitel 5.6.2). Ein funktioneller Zusammenhang zwischen der Morphologie des Bogenganges und dem Lokomotionsmodus wurde bereits für rezente und fossile Vertreter der Primaten dargestellt, wobei Arten mit unterschiedlichen Agilitätsstufen sich in der Anatomie ihrer Bogengänge unterscheiden (SPOOR et al. 2003). Desweiteren konnten auch Aussagen über die Evolution des aufrechten Ganges bei Hominiden getroffen werden (SPOOR et al. 1996, SILCOX et al. 2009), was jedoch zu kontroversen Diskussionen führte (GRAF & VIDAL 1996). Auch konnte ein funktionsmorphologischer Zusammenhang zwischen dem Radius sowie dem Lokomotionsmodus bei Vögeln (HOPKINS 1906, HADZISELIMOVIC & SAVKOVIC 1964) sowie Sauropoden (CLARKE 2005) nachgewiesen werden.

Auch in anderen Studien verschiedener Merkmalskomplexe konnten arboreale und fossoriale Taxa der Sciuridae voneinander unterschieden werden. Aufgrund ihres Nahrungsspektrums am Boden sowie den damit aufgenommenen Schmutzpartikeln zeigen fossoriale Taxa eine andersartige Microwear auf den Zahnoberflächen (NELSON et al. 2005) als arboreale Taxa, was jedoch in der Form der Mandibel und den leicht variablen Kaubewegung nicht erkannt werden konnte (MAICHAUX et al. 2008). Desweiteren weisen baumlebende Arten aufgrund ihres komplexeren Lokomotionsmodus eine größere Gehirnmasse auf (ROTH & THORINGTON 1982, MEIER 1983), einen längeren und aerodynamisch gestalteten Schwanz (SCHEIBE et al. 2007, HAYSSEN 2008), sowie längere Extremitäten in Relation zur Länge der Wirbelsäule (ESSNER 2003) als bodenlebende Arten. Auch können arboreale und fossoriale Arten der Sciuridae in ihrem Sozialverhalten voneinander unterschieden werden. Hierbei zeigen bodenlebende Arten soziale Familienstrukturen, wohingegen baumbewohnende Arten Einzelgänger sind (THORINGTON & FERELL 2006).

Der anteriore Bogengang hat den größten Radius aller Bogengänge, unabhängig vom Lokomotionsmodus der untersuchten Art (Abb. 98). Die von MEIER (1983) dargestellte größere Gehirnmasse arborealer Taxa der Sciuridae, bedingt eine größere Ausprägung der Fossa subarcuata und somit des anterioren Bogenganges. Dies kann bei der Untersuchung der Radii der einzelnen Bogengänge nicht dargestellt werden, da kein morphometrischer Unterschied zwischen den Radii bei verschiedenen Lokomotionsmodi der Sciuridae zu erkennen ist.

➤ Durchmesser eines Bogenganges

Durch die Faktorenanalysen dieser Studie konnten deutliche Ladungsunterschiede zwischen den einzelnen Faktoren ermittelt werden (Tab. 8). Die höchste Ladung zeigt hierbei der Messparameter des Durchmessers, der innerhalb des Streudiagrammes zu einer funktionellen Unterscheidung in fossoriale und arboreale bzw. gleitende Taxa führt (Abb. 100 A + B). Der Parameter des Radius hat ebenfalls

einen Einfluss auf die funktionsmorphologische Differenzierung in verschiedene Lokomotionsmodi, jedoch ist seine Bedeutung aufgrund einer geringeren Ladung in der Faktorenanalyse kleiner als der Parameter des Durchmessers. Es deutet sich somit an, dass weniger der Radius eines Bogenganges, ein funktionelles Signal für eine Unterscheidung einzelner Lokomotionsmodi darstellt, sondern die Ausprägung des Durchmessers eines Bogenganges. Dies wurde bereits durch Untersuchungen an Mammalia (*Talpa europaea*: MCVEAN (1999) sowie Amphibien bestätigt (*Xenopus* sp: LAMBERT et al. (2008)). Es widerspricht jedoch Annahmen, die dem Radius eine wichtige Rolle bei der Bestimmung des Lokomotionsmodus zuerkennen (JONES & SPELLS 1962, SPOOR & ZONNEVELD 1998, SPOOR et al. 2002, SPOOR et al. 2007, YANG & HULLAR 2007), aber auch Untersuchungen die keine biophysikalische Bedeutung in der Untersuchung des Durchmesser eines Bogenganges sehen (CURTHOYS et al. 1977, RAMPRASHAD et al. 1984).

➤ Schnittwinkel der Bogengänge

Erstmals konnte mit den Untersuchungen dieser Studie dem Schnittwinkel eine funktionsmorphologische Bedeutung zugesprochen werden. Bei der Betrachtung der absoluten Schnittwinkel zwischen dem anterioren und lateralen Bogengang sowie zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang kann zwischen unterschiedlichen Lokomotionsmodi unterschieden werden (Tab. A - VII). Der Schnittwinkel der Bogengänge (Tab. 7) zeigt eine funktionelle Trennung in fossoriale und arboreal bzw. gleitende Taxa (Abb. 99), wobei keine Unterscheidung in arboreale und gleitende Arten möglich ist, wie es bereits durch die morphometrische Untersuchung des Radius sowie Durchmessers der Bogengänge zu erkennen ist (Abb. 97, 100). In bisherigen Untersuchungen lag der Fokus in der räumlichen Ausrichtung der einzelnen Bogengänge innerhalb des Schädels (PEREZ 1922, GIRARD 1923, LEBEDKIN 1924, DEBEER 1947, ERICHSEN et al. 1989, GRAF & VIDAL 1996), wobei insbesondere die Ausrichtung des lateralen Bogenganges zur Horizontalen kontrovers diskutiert wurde (MAZZA & WINTERSON 1984, SOODAK & SIMPSON 1988, HULLAR 2006, HOPKINS & DAVIS 2009), sowie die Ausrichtung der einzelnen Kanäle zur Ebene ihrer größten Stimulation (ESTES et al. 1974, BLANKS et al. 1975, RABBITT 1999, HULLAR & WILLIAMS 2006). Wie die biomechanische Bedeutung des Schnittwinkels zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang derselben Kopfseite funktionsmorphologisch zu interpretieren ist, kann ohne den Einbezug von Verhaltensstudien abschließend nicht entschieden werden.

5.6.3 Funktionelle Bedeutung der Sensitivität

Bisherige funktionsmorphologische Unterschiede verschiedener Lokomotionsmodi wurden durch einen Sensitivitätsunterschied der Auris interna begründet (SPOOR & ZOONEVELD 1998, contra:

(KANDEL & HULLAR 2010). Biomechanisch entspricht die Sensitivität der Bewegung der Endolymphe innerhalb der Bogengänge bzw. der Auslenkung der Cupula bei einer Kopfbewegung um etwa 57° (SPOOR & ZONNEVELD 1998), was wiederum morphologisch in der Gestalt der Bogengänge erfasst werden kann (JONES & SPELLS 1962, TEN KATE et al. 1970, MULLER 1999). Der funktionsmorphologische Zusammenhang zwischen der Größe eines Bogenganges und einem Lokomotionsmodus wurde unter biophysikalischen sowie physiologischen Aspekten bereits von SPOOR & ZONNEVELD (1998) interpretiert, wobei das von STEINHAUSEN (1933) und später von VAN EGMOND et al. (1949) postulierte Schwingtürmodell des Endolymph-Cupula-Systems als Grundlage für ihr Argumentationsschema diente. Biomechanisch zeichnet sich dieses Modell durch eine kurze und lange Zeitkonstante aus (SPOOR & ZONNEVELD 1998). Bei der kurzen Zeitkonstante wird ein Zeitintervall beschrieben, welches benötigt wird bis eine maximale Auslenkung der Cupula erreicht ist, wohingegen die lange Zeitkonstante das Zeitintervall der Erholungsphase darstellt, welches verstreicht bis durch die Rückbewegung der Cupula ihr Ausgangszustand erreicht wird. Hierbei nimmt die kurze Zeitkonstante mit der Lumengröße zu und die lange Zeitkonstante sowohl mit der Lumengröße, als auch dem Radius eines Bogenganges (SPOOR & ZONNEVELD 1998). Arten mit größeren Bogengangsystemen werden somit als agiler angesehen und zeigen eine geringere Sensitivität gegenüber Rotationsbewegungen des Kopfes, als Arten mit kleinen Bogengängen (CURTHOYS et al. 1982, SPOOR et al. 2002, HULLAR & WILLIAMS 2006, SPOOR et al. 2007, YANG & HULLAR 2007, LASKER et al. 2008, COX & JEFFERY 2010). Ohne weiteres können die Ergebnisse dieser Untersuchungen nicht miteinander verglichen werden. Sowohl Radii, Durchmesser als auch Längen wurden analysiert und interpretiert, ohne dass eine vorherige Standardisierung der Messwerte erfolgte und somit auch keine Vergleichbarkeit der Ergebnisse gegeben ist.

Durch eine vergleichende Untersuchung der Sciuromorpha und weiteren Vertretern der Mammalia konnte ein funktioneller Unterschied in der Sensitivität zwischen Taxa mit fossorialer Lebensweise gegenüber Arten mit einer arborealen, gleitenden und fliegenden Lokomotion aufgezeigt werden (Abb. 101 A - C). Entsprechend den anderen statistischen Untersuchungen dieser vorliegenden Studie wurde eine Standardisierung der errechneten Messwerte mit der Condylbasallänge vor der eigentlichen Berechnung der Sensitivität durchgeführt. Es konnte gezeigt werden, dass fossoriale Arten eine höhere Sensitivität der Auris interna aufweisen, die desweiteren eine deutlich größere Bandbreite von unterschiedlichen Sensitivitätsstufen abdeckt, als dies bei Arten mit anderen Lokomotionsmodi zu erkennen ist. Es ist anzunehmen, dass Informationen über die Lageänderung im dreidimensionalen Raum zu einem großen Informationsfluss in das Bogengangsystem führen. Würden die Bogengänge bei gleitenden, fliegenden und kletternden Arten eine hohe Sensitivität für die Detektion räumlicher Lageänderungen zeigen, so würde dies zu einer Überstimulation des Sinnesorgans führen (SPOOR & ZONNEVELD 1998). Bei gleitender wie auch fliegender Lokomotion wird durch eine hohe Manövrierfähigkeit ein hoher Informationsfluss bedingt, da schnelle Richtungsänderungen für eine sichere Lokomotion sowie Fluchtverhalten benötigt werden (ESSNER 2003, BYRNES & SPENCE 2011).

Eine Abpufferung des Informationsflusses wird auch durch reflexartige Bewegungen des Kopfes während der gleitenden Lokomotion, sowie durch nervale Mechanismen innerhalb der Ampullen der Bogengänge verursacht (MULLER 1999).

Es ist anzunehmen, dass fossoriale Arten deutlich weitere Strecken zurücklegen können, als arboreale und gleitende Arten, deren Bewegungen zwischen den Bäumen durch kurze Stopps gekennzeichnet sind. Für diese Annahme liegen keine Daten aus Freilandbeobachtungen vor, weshalb diese Argumentationskette als spekulativ zu bewerten ist. Wird eine Bewegung bzw. Lokomotion über einen längeren Zeitraum ausgeführt, wie es bei fossorialen Arten zu erwarten wäre, so tritt eine sensorische Adaptation des Gleichgewichtsorgans ein (BOYLE & HIGHSTEIN 1990). Bei einer gleitenden und arborealen Lokomotion ist dies nicht zu erwarten, da die Strecken des Gleitens und Kletterns für eine Adaptation möglicherweise zu gering sind. Unterstützt wird diese Hypothese durch die funktionsmorphologischen Unterschiede zwischen dem Riesengleithörnchen *Petaurista petaurista* und dem deutlich kleineren Nord-Amerikanischen Gleithörnchen *Glaucomys volans* (Abb. 101 A-C). *Petaurista petaurista*, kann während seines Gleitfluges eine Strecke von 50 bis 60 Meter überbrücken mit einer Gleitgeschwindigkeit von 15,1 m/s (SCHOLEY 1986), wohingegen *Glaucomys volans*, lediglich eine Strecke von drei Metern mit 6 m/s zurücklegt (SCHEIBE & ROBINS 1998). In physiologischen Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass für große Gleithörnchen, wie *Petaurista petaurista*, erst ab 45m Gleitflug ein energetischer Vorteil gegenüber einer nicht-gleitenden Lokomotion auftritt (SCHOLEY 1986, contra: SCHEIBE & ROBINS 1998). Desweiteren haben größere Vertreter der Pteromyinae aufgrund ihrer Größe und Gewichtes andere Anforderungen an den Gleitflug, als kleinere gleitende Arten (SCHEIBE & ROBINS 1998). Durch die Sensitivitätsuntersuchungen dieser Studie konnte für *Petaurista petaurista* eine deutlich höhere Sensitivität des Bogengangsystems ermittelt werden, als bei den kleineren untersuchten Arten der Pteromyinae. Dieser Sensitivitätsunterschied deutet für *Petaurista petaurista* eine sensorische Adaptation der Auris interna aufgrund des langen und schnellen Gleitfluges an, da dies ansonsten zu einer Überstimulation des Bogengangsystems führen würde. Entsprechendes ist auch für *Cynocephalus volans* anzunehmen, da dieses Taxon weite Strecken durch den Gleitflug zurücklegen kann, wie es auch bei dem Riesengleithörnchen beobachtet wurde. *Petaurus breviceps*, ein untersuchter Vertreter der Marsupialia, gleitet ebenfalls bis zu 45 Meter weit und wird von NOWAK (1991) als ein sehr agiles Taxon beschrieben. Diese gleitende Art zeigte eine geringere Sensitivität der Bogengänge als es bei *Petaurista petaurista* zu erkennen ist. Es entspricht jedoch in seiner Größe und Gewicht der Gattung *Pteromys* (NOWAK 1991), wobei es sich jedoch in den Untersuchungen dieser vorliegenden Studie eine geringere Sensitivität der Bogengänge zeigt. Es ist anzunehmen, dass neben der Lokomotion auch andere Verhaltensweise wie z.Bsp. die Nahrungssuche und die systematische Zugehörigkeit der untersuchten Taxa bedeutsam für die Anatomie der Bogengänge sind.

†*Cylindrodon fontis* zeigt die höchste Sensitivität des Bogengangsystems aller untersuchter Taxa dieser Studie (Abb. 101 A-C). Nach WOOD (1955) zeigen die Zähne dieser Art Anpassungen an eine

subterrane Lebensweise. Entsprechend den Untersuchungen von MCVAN (1999) an *Talpa europaea* wurde eine hohe Sensitivität der Bogengänge als Anpassung an eine subterrane Lebensweise postuliert, was auch für †*Cylindrodon fontis* in der Anatomie der Bogengänge angenommen werden kann.

Anomalurus beecrofti zeigt in seinen Bogengängen die geringste Sensitivität gegenüber räumlichen Auslenkungen. Da für dieses Taxon keine Freilandbeobachtungen vorliegen (SCHUNKE 2005), kann dieser Befund im Vergleich zu anderen Sciuridae nicht abschließend bewertet werden.

Desmodus rotundus findet sich zwischen den Punktwolken fossorialer und arborealer Arten, wobei es sich hierbei um einen aktiv fliegenden Vertreter der Primaten handelt. Durch diese Position im Streudiagramm könnte sein Verhalten während der Nahrungssuche begründet werden, wobei diese Art der Fledermäuse in die Nähe seiner Beute landet und quadruped an diese heran läuft (NOWAK 1991).

Myotis myotis fliegt während seines Beutefluges langsam zwischen den Bäumen (RUDOLPH et al. 2009), zeigt jedoch in dieser vorliegenden Studie eine hohe Sensitivität des Bogengangsystems. Es ist anzunehmen, dass dieses Taxon, eine sensorische Adaptationen der Bogengänge zeigt, wie es bereits für *Petaurista petaurista* beschrieben wurde.

Die deutlichste Trennung in einzelne Lokomotionsmodi zeigt sich bei der Regression zwischen der Sensitivität des anterioren zur Sensitivität des posterioren Bogenganges. Es deutet sich an, dass der laterale Bogengang die geringste lokomotorische Bedeutung bei funktionsmorphologischen Untersuchungen der Sensitivität zeigt, was durch Untersuchungen von HULLAR (2006) bestätigt werden kann, jedoch den Untersuchungen von COX & JEFFERY (2010) widerspricht. Nach SPOOR & ZOONEVELD (1998) entspricht diese Annahme dem Zusammenhang des theoretischen Modells von JONES & SPELLS (1963), widerspricht jedoch ihrer eigenen vergleichenden Betrachtung bei Primaten und kann auch durch Untersuchungen von GUEDRY (1974) nicht bestätigt werden.

5.6.4 Lokomotionsmodi einzelner Taxa

Mittels der Diskriminanzanalyse wurde die Richtigkeit der Lokomotionsklassifizierung der untersuchten Taxa ausgegeben. Es wurden die erfassten Messwerte zwischen den einzelnen rezenten Taxa mit ihren zugeordneten Lokomotionsmodi in Zusammenhang gebracht und als prozentual richtig klassifizierte Einheit ausgegeben (SCHELLHORN 2009). Desweiteren werden einzelne Taxa besprochen, über deren Lebensweise Daten aus Freilandbeobachtungen zur Verfügung stehen und ein Vergleich mit den funktionsmorphologischen Ergebnissen der Bogengänge möglich ist. Taxa die im Folgenden nicht diskutiert werden, zeigen den ihnen zugewiesenen Lokomotionsmodus nach NOWAK (1991).

➤ Sciuromorpha

Nicht alle untersuchten rezenten Taxa der Sciuromorpha zeigen anhand der Morphometrie der Bogengänge ihren durch Freilandbeobachtungen zugeordneten Lokomotionsmodus. Insbesondere weichen die Taxa *Euxerus erythropus*, *Glaucomys volans* und *Petaurista petaurista* von ihren eigentlichen Lebensweisen ab (Tab. 9-12, 14, 16).

Bei allen statistischen Analysen dieser Studie deutet sich für *Euxerus erythropus* morphologisch eine arboreale Lebensweise an. In bisherigen Publikationen wird dieses Taxon als fossoriale Art beschrieben, dass in offenen Gehölzen am Boden lebt und als Unterschlupf Höhlen bevorzugt (LINN & KEY 1996, HERRON & WATERMAN 2004). Freilandbeobachtungen entsprechen somit nicht den morphologischen Begebenheiten der Bogengänge bei *Euxerus erythropus*. Dieser Befund könnte dahingehend interpretiert werden, dass dieses Taxon durch seine fossoriale Lebensweise zwischen den Bäumen am Boden komplexe Laufwege zeigt, wodurch lediglich nur kurze Strecken zurücklegt werden, wie es bereits für arboreale und gleitende Taxa angenommen wird. Eine Überstimulation des Sinnesorgans bei *Euxerus erythropus* würde durch eine geringere Sensitivität der Auris interna verhindert werden. Es kann jedoch auch angenommen werden, dass aufgrund der vergleichsweise längeren Schädelform dieses Taxons, eine Standardisierung der Messwerte zu einer fehlerhaften Position innerhalb der Streudiagramme führte.

Glaucomys volans wurde bereits an andere Stelle eingegangen (siehe Kapitel 5.1.2).

Von HELGEN et al. (2009) beschreibt für *Notocitellus annulatus* eine semiarboreale Lebensweise, wobei es bei seiner Nahrungssuche kletternd in niedrigen Bäumen und Büschen zu beobachten ist. Bei dem funktionsmorphologischen Vergleich dieser Studie konnte dies auch morphologisch durch die Untersuchung der Bogengänge bestätigt werden, da dieses Taxon innerhalb der Streudiagramme im Übergangsbereich zwischen den einzelnen Wolken aus fossorialen und arborealen Taxa zu finden ist (Abb. 97, 99-100, 101C).

Die Gattung *Spermophilus* wurde von HERZIG-STRASCHIL (1978) und HERZIG-STRASCHIL & HERZIG (1989) mit einer generalistischen Lebensweise beschrieben. Diese Gattung bewohnt subterrane Bauten, ist aber auch arboreal zu beobachten. Aufgrund der Anatomie der Bogengänge findet sich die Gattung *Spermophilus* innerhalb der Streudiagramme bei anderen fossorialer Taxa der Sciuromorpha. Es ist kein generalistisches Verhalten in der Anatomie der Bogengänge zu erkennen, jedoch deutet sich eine fossoriale Lebensweise an.

Die Gattung *Ratufa* wird als hoch arboreal beschrieben (KINNON 1978, PAYNE 1980, THORINGTON & CIFELLI 1990, SOMANATHAN et al. 2007). Mit den funktionsmorphologischen Untersuchungen dieser Studie konnte dies durch die Anatomie der Auris interna morphologisch unterstützt werden, was bereits durch anatomische Anpassungen der Vorderextremität dieses Taxons bewiesen werden konnte (NOWAK 1991).

Aplodontia rufa findet sich bei allen funktionsmorphologischen Untersuchungen innerhalb der Punktwolken der fossorialen Taxa dieser Studie und kann in der Anatomie seiner Bogengänge deutlich von arborealen und gleitenden Taxa der Sciuromorpha unterschieden werden. In der Anatomie der Bogengänge kann sowohl durch die Größe der einzelnen Bogengänge als auch durch den Durchmesser eine fossoriale Lokomotion bestätigt werden. Desweiteren deutet sich durch die hohe Sensitivität der einzelnen Bogengänge eine subterrane Lebensweise an (NOLTE et al. 1993). Bereits von MCVEAN (1999) wurde für *Talpa europaea* eine hohe Sensitivität des Bogengangsystems als Anpassung an eine subterrane Lebensweise gewertet und kann auch für *Aplodontia rufa* bestätigt werden.

In der Anatomie der Bogengänge zeigen die untersuchten Taxa der Gliridae deutlich Anpassungen an eine arboreale Lebensweise, was auch den bisherigen Freilandbeobachtungen entspricht (BRIGHT & MORRIS 1991, NOWAK 1991). Die untersuchten Taxa der Gliridae können in der Regression der Radii der einzelnen Bogengänge zur Condylbasallänge von den anderen untersuchten Taxa der Sciuromorpha unterschieden werden, indem sie deutlich kleinere Radii zeigen. Da in diesem Cluster der Gliridae ebenfalls *Nannosciurus melanotis* zu finden ist, deutet sich hierbei ein funktionelles und weniger ein phylogenetisches Signal an.

In den Streudiagrammen der Faktorenanalyse aller Messwerte der Auris interna (Abb. 100), finden sich die Taxa *Muscardinus avellanarius*, *Graphiurus parvus* sowie *Eliomys quercinus* in einem Cluster. Da diese Untersuchungen mit der Condylbasallänge standardisiert wurden, deutet sich ein phylogenetisches Signal in der Größe der Bogengänge bei diesen Taxa an. Eine nähere Verwandtschaft dieser Arten der Gliridae konnte jedoch durch die anderen Merkmale der Auris media und den knöchernen Septen (siehe Kapitel 4.4) nicht unterstützt werden und wird auch in keinen weiteren phylogenetischen Untersuchungen angenommen.

➤ Lokomotionsmodi fossiler Taxa

Durch vergleichend morphologische Untersuchungen der Auris interna, insbesondere der Bogengänge, wurden bereits die Lokomotionsmodi fossiler Mammalia sowie Sauropoden bestimmt (CLARKE 1995, (SPOOR & ZONNEVELD 1998, DAVID et al. 2010). Hierbei wurde über rezentes Vergleichsmaterial des Craniums, aber auch über Fossilfunde des Postcraniums Aussagen über den Lokomotionsmodus der jeweils untersuchten Mammalia getroffen (SAMUELS & VAN VALKENBURGH 2008, HOPKINS & DAVIS 2009).

Für eine Klassifizierung der Lokomotionsmodi der fossilen Taxa wurde die Morphometrie der Auris interna und die entsprechenden Lokomotionsmodi der rezenten Taxa als Grundvoraussetzung angenommen. Hierbei müssen die Ergebnisse der statistischen Untersuchungen in Kombination mit den einzelnen Positionen der Taxa innerhalb der Streudiagramme betrachtet werden, um Aussagen über den Lokomotionsmodus eines untersuchten fossilen Taxons der Rodentia zu treffen.

- †*Sciurus* sp. und †*Urocitellus undulatus*

Da diese Taxa auch ein rezentes Vorkommen zeigen, erfolgte keine eigenständige Analyse auf unterschiedliche Lokomotionsmodi.

Für †*Sciurus* sp. kann durch die Position in den einzelnen Streudiagrammen eine arboreale Lokomotion angenommen werden, wie es auch bei rezenten Vertretern dieser Gattung zu beobachten ist (NOWAK 1991). Lediglich bei der Faktorenanalyse der Schnittwinkel der einzelnen Bogengänge findet sich dieses Taxon innerhalb der Punktwolken fossorialer Taxa (Abb. 99). Da, wie bereits beschrieben (Kapitel 5.6.1.7), diesem Messparameter bisher keine funktionsmorphologische Bedeutung zugemessen wurde, kann dieses Ergebnis für †*Sciurus* sp. nicht weiter bewertet werden.

†*Urocitellus undulatus* finden sich in den Streudiagrammen dieser Studie innerhalb der Punktwolken fossorialer Taxa (Abb. 97C, 99, 100 A-B, 101). Von HELGEN et. al (2009) wurde für dieses Taxon eine ökologisch-generalistische Lebensweise beschrieben, indem *Urocitellus undulatus* sowohl Grassteppen, Wälder wie auch Flussufer bewohnt. Durch die Anatomie der Bogengänge dieses Taxons deutet sich eine fossoriale Lebensweise an, wodurch die Freilandbeobachtungen der Anatomie der Bogengänge entsprechen.

- †*Palaeosciurus feignouxi* und †*Heteroxerus costatus*

Wurde mittels der Diskriminanzanalyse für †*Heteroxerus costatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* eine arboreale oder fossoriale Lebensweise angenommen, so wiesen weniger als 90% der untersuchten Taxa der rezenten Sciuromorpha morphologisch den ihnen zugeordneten Lokomotionsmodus auf (siehe Kapitel 5.4.1 + 5.4.2). Da dieser Prozentsatz unterhalb der 95,1% Zuordnungen rezenter Taxa der Sciuromorpha zu ihrem Lokomotionsmodus liegt (siehe Kapitel 5.3), ist anzunehmen, dass †*Heteroxerus costatus* und †*Palaeosciurus feignouxi* nicht denselben Lokomotionsmodus aufwiesen.

Aufgrund seiner Position innerhalb der einzelnen Streudiagramme ist für †*Palaeosciurus feignouxi* eine arboreale Lebensweise anzunehmen (Abb. 97, 99, 100, 101). Dies wurde bereits durch Untersuchungen des Postcranialskeletts postuliert (VIANEY-LIAUD 1974) und kann auch durch die Ausprägung der Bogengänge dieser vorliegenden Studie bestätigt werden. †*Palaeosciurus goti* ist ein basaler Vertreter der Sciuridae und wird als ursprünglich zu †*Palaeosciurus feignouxi* angesehen (VIANEY-LIAUD 1974). Aufgrund der massiven Gestalt der Mandibel (MICHAUX et al. 2008) sowie der Anatomie seiner Extremitäten wird †*Palaeosciurus goti* als eine fossoriale Art beschrieben (VIANEY-LIAUD 1974). Es deutet sich innerhalb der Gattung †*Palaeosciurus* somit ein ökologischer Wechsel von einer terrestrischen zu einer arborealen Lebensweise an.

†*Heteroxerus costatus* findet sich in den Streudiagramme der funktionsmorphologischen Untersuchung innerhalb der fossorialen Wolken anderer untersuchter Taxa der Sciuromorpha (Abb. 97, 99, 100, 101). Es kann von einer fossorialen Lebensweise dieses Taxons ausgegangen werden. Diese Art wurde bereits aufgrund der Gestalt seiner Zähne zu den Xerini gestellt (KRISTKOIZ 1992) und zeigt auch in der Ausprägung der Bogengänge eine fossoriale Lebensweise.

- †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae

Mittels der Diskriminanzanalyse wurde für die basalen Vertreter der Rodentia die prozentuale Wahrscheinlichkeit ihrer Lokomotionsmodi ausgegeben. Mit der statistischen Untersuchung der erfassten Messwerte der Auris interna konnte den untersuchten Taxa der †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae kein eindeutiger Lokomotionsmodi zugewiesen werden.

Wurde eine arboreale Lokomotion für †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae angenommen, so wurde dies für die untersuchten Taxa der †Theridomyidae sowie †*Ischyromys typus* und †*Adelomys* sp. angenommen, nicht jedoch für die †Cylindrodontidae, denen statistisch eine fossoriale Lokomotion zugesprochen wurde (Tab. 15). Wurde für †Theridomyidae, †Cylindrodontidae und †Ischyromyidae eine fossoriale Lebensweise oder aber gleitende Lokomotion angenommen, so ist für beide Lokomotionsmodi eine Wahrscheinlichkeit von 70% bzw. 84 - 99% angegeben worden (Tab. 13 + 15). Eine semiaquatische und aquatische Lebensweise wird ausgeschlossen, da bei Untersuchungen von *Castor* sp. der anteriore Bogengang einen ovalen Durchmesser zeigt, was aufgrund persönlicher Beobachtungen eine semiaquatische Anpassung andeuten könnte.

†Theridomyidae, mit den untersuchten Taxa †*Sciuroides* sp. und †*Sciuroides fransi*, zeigen in der Diskriminanzanalyse für alle Lokomotionsmodi dieselbe hohe Wahrscheinlichkeit (Tab. 13 - 15). Innerhalb des Streudiagrammes aller gemessener Werte der Bogengänge (Abb. 100) finden sich diese beiden Taxa bei einer Regression der Komponenten 1 und 3 im Bereich zwischen den Punktwolken der fossorialen und arborealen Arten (Abb. 100 A), wohingegen sie bei der Regression der Komponenten 2 und 3 bei den fossorialen Taxa dieser Studie zu finden sind (Abb. 100 B). Da auf Komponente 2 die Höhe und Breite des anterioren Bogenganges sowie die Länge des Crus commune lädt, deuten diese Parameter eine Anpassung an eine fossoriale Lebensweise dieser beiden Taxa an, was in den Messparametern, welche auf der Komponente 1 laden, nicht zu erkennen ist. Wird die Sensitivität der Bogengänge untersucht, so liegt †*Sciuroides fransi* innerhalb der Punktwolke der fossorialen Taxa (Abb. 101 A - C), wohingegen †*Sciuroides* sp. bei den untersuchten arborealen Taxa zu finden ist.

Statistisch zeigt †*Ischyromys typus* keine eindeutige Zuordnung zu einem Lokomotionsmodus. In den statistischen Untersuchungen weist dieses Taxon für alle Lokomotionsmodi dieselbe hohe Wahrscheinlichkeit auf und findet sich innerhalb der Streudiagramme in den Punktwolken arborealer Arten.

†*Adelomys* sp. zeigt in den statistischen Untersuchungen der Diskriminanzanalyse für alle Lokomotionsmodi dieselbe hohe Wahrscheinlichkeit. Die Positionen in allen Streudiagrammen deuten eine fossoriale Lebensweise an, indem Komponente 1 und 3 (Tab. 8) auf dem Durchmesser der Bogengänge, der Höhe und Länge des posterioren und lateralen Bogenganges sowie auf der Breite des lateralen Bogenganges laden. Auch bei den Untersuchungen der Sensitivitäten findet sich dieses Taxon innerhalb der Punktwolken fossorialer Taxa.

Da sich in der Faktorenanalyse der Messwert 'Durchmesser eines Bogenganges' als wichtigster Indikator für Lokomotionsmodi darstellte, können durch eine morphologisch-vergleichende Betrachtung mit den untersuchten rezenten Taxa der Sciuromorpha die Lokomotionsmodi der fossilen Arten extrapoliert werden.

Für †Cylindrodontidae ist eine fossoriale Lokomotion anzunehmen, da die Dicke des Durchmessers dem der untersuchten rezenten fossorialen Arten der Sciuromorpha entspricht. Bisher wurde für diese Taxa eine fossoriale Lokomotion von SCOTT et al. (1937) sowie nach Aussagen von WOOD (1955) auch von BURKE (1936) angenommen, was sich auch mit den Untersuchungen der Bogengänge dieser Studie andeutet.

Für die untersuchten Taxa der †Theridomyidae wird eine generalistische Lokomotion angenommen, da die Durchmesser der Bogengänge in ihrer Ausprägung, als Zwischenform von fossorialen und arborealen Taxa anzusehen sind. Dies kann jedoch erst durch Fossilfunde postcranialer Elemente abschließend entschieden werden.

Für †*Ischyromys typus* wird ebenfalls eine generalistische Lebensweise angenommen. Nach WOOD (1962) zeigte †*Ischyromys typus* aufgrund der Anatomie seines Skelettes und insbesondere durch die Gestalt des Humerus eine subterrane Lebensweise, wobei ein anatomisches Übergangsstadium von einer subterranean zu einer fossorialen Lebensweise angenommen wird. Nach WOOD (1962) zeigt †*Ischyromys typus* die Ausbildung eines langen Schwanzes, weshalb von ihm von einem arborealen Vorfahren ausgegangen wird. Wird jedoch die Anatomie der Bogengänge dieser Studie in Betracht gezogen, so kann die Ausbildung eines langen Schwanzes auch als eine funktionsmorphologische Anpassung an eine arboreale Lebensweise gedeutet werden, wie dies auch bei rezenten arborealen Taxa der Sciuridae zu finden ist (HAYSSSEN 2008). Mit der Untersuchung der Auris interna kann die Annahme von WOOD (1962) dahin gehend bestätigt werden, dass es sich bei †*Ischyromys typus* um eine Übergangsform handelt, die jedoch von einer fossorialer zu einem arborealen Lokomotionsmodus wechselt, weshalb eine generalistische Lebensweise vorliegen könnte. Es kann jedoch keine subterrane Lebensweise in der Anatomie der Bogengänge erkannt werden, wie es von LINDENLAUB et al. (1995) für *Mulle* und von MCVEAN (1999) für *Talpa europaea* beschrieben wurde, sondern eine fossoriale oder aber arboreale Lebensweise.

Für †*Adelomys* sp. deutet sich ebenfalls eine generalistische Lokomotion an, wobei Anpassungen an eine fossoriale Lokomotion durch die Anatomie der Bogengänge angenommen werden kann. Da sich die bisherigen Fossilfunde auf Zähne beschränken und noch keine postcranialen Elemente dieses Taxons gefunden wurden, kann diese Annahme nicht weiter verifiziert werden.

5.6.5 Rekonstruktion der Ökologie der Sciuridae

Wie bereits in 5.6.4 besprochen wurde, deutet †*Ischyromys typus* als Stammgruppenvertreter der Sciuridae ein Übergangsstadium von einer fossorialen zu einer arborealen Lebensweise an, wobei die

Anatomie der Bogengänge sowie die Ausprägung eines Schwanzes (WOOD 1962) als arboreale Anpassungen gewertet werden können. Da Merkmale des Humerus Anpassungen an eine subterrane Lebensweise zeigen (WOOD 1962), ist die Annahme einer arborealen Lokomotion nur unter Vorbehalt möglich ist. Die frühesten Vertreter der Sciuridae, †*Protosciurus* sp. (EMRY & THORINGTON 1982) und †*Palaeosciurus feignouxi* (VIANEY-LIAUD 1974), weisen in der Anatomie des Humerus Merkmale einer arborealen Lokomotion auf, wobei für †*Palaeosciurus goti* eine fossoriale Lokomotion angenommen wird (VIANEY-LIAUD 1974). Für Sciuridae kann somit primär von einer arborealen Lebensweise ausgegangen werden, was bereits von THORINGTON et al. (1998) angenommen wurde. Die fossoriale Lebensweise in einzelnen Triben der Sciuridae könnte somit sekundär erlangt worden sein, wobei nicht ausgeschlossen werden kann, dass dies mehrfach konvergent innerhalb der Sciuridae stattfand (HARRISON et al. 2003, MERCER & ROTH 2003). Es ist desweiteren anzunehmen, dass eine gleitende Lokomotion innerhalb der Sciuridae sekundär entwickelt wurde. Es kann aufgrund der Ausprägung der knöchernen Septen und somit der Monophylie der Pteromyinae von einem einmaligen Ereignis ausgegangen werden (THORINGTON & DARROW 2000, contra: DEBRUJIN & UENAY 1989).

6. Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Erstmalig konnten in dieser breit angelegten Studie phylogenetische Fragestellungen und funktionsmorphologische Aussagen rezenter wie auch fossiler Taxa der Sciuomorpha sowie basaler Vertreter der Rodentia näher beleuchtet werden. Im Folgenden werden die wichtigsten Erkenntnisse aus den Ergebnissen dieser Studie zusammengefasst (Abb. 103).

6.1 Anatomische Untersuchung

Für Rodentia können folgende Merkmale zu ihrem Grundplan hinzugefügt werden:

- Nebenseptum a innerhalb des Cavum tympani
- Facies articularis zwischen Malleus und Incus ist einfach gestaltet

Durch die Ausprägung der knöchernen Septen innerhalb des Recessus epitympanicus und des Cavum tympani, der Anatomie der Ossicula auditus sowie der Auris interna können einzelne Familien der Sciuomorpha voneinander unterschieden werden. Eine Unterscheidung einzelner Triben der Sciuridae ist lediglich durch das Auftreten der dorsalen Haupt- und Nebensepten möglich, wohingegen die ventral gelegenen Septen eine konservativere Ausprägung zeigen.

Innerhalb der Sciuomorpha deutet sich ein näheres Verwandtschaftsverhältnis zwischen Sciuridae und Gliridae anhand des Verlaufes der knöchernen Septen sowie der komplexen Gestalt der Facies articularis des Malleus und Incus an. Desweiteren erscheint *Aplodontia rufa* in der Ausprägung der Elemente der Ohrregion stark abgeleitet. Gliridae zeigen innerhalb des Cavum tympani die Ausbildung eines posterioren Divertikulums, was als Apomorphie zu bewerten ist.

Aus den anatomischen Untersuchungen ergibt sich folgender Grundplan für Sciuomorpha:

- Auris media
 - Septen innerhalb des Recessus epitympanicus sowie des Cavum tympani sind deutlich vermehrt und bilden ein knöchernes Netzwerk
 - Der Malleus weist einen Processus cephalicus mit knöcherner Lamina auf, der in seinem rostralen Verlauf mit dem Ectotympanicum verschmilzt
 - Die Arteria stapediale ist von einem knöchernem Kanal umgeben
- Auris interna
 - Der anteriorer Bogengang zeigt im Profil eine ovale Form

- Der posteriorer Bogengang zeigt im Profil eine dorso-mediale Stauchung
- Der lateraler Bogengang weist im Profil eine runde Form auf

Daraus ergeben sich folgende Apomorphien für die einzelnen Familien und Triben der Sciuromorpha:

➤ Sciuridae

- Sciuridae zeigen dorsal und ventral gelegene Haupt- und Nebensepten sowie einen Kanal im Manubrium mallei des Malleus
- Pteromyinae besitzen einen nach occipital vergrößerten Recessus epitympanicus, was eine Monophylie der Gleithörnchen unterstützt
- Die untersuchte Taxa der Pteromyinae können anhand des Auftretens der knöchernen Septen, in die von MEIN (1970) definierten Gruppen ('*Glaucomys*-', '*Petaurista*-' sowie '*Petinomys*-Group') unterschieden werden
- Tamiini zeigen eine breite Facies articularis am Malleus
- Xerini weisen mehr Hauptsepten innerhalb des Cavum tympani auf als die anderen Triben der Sciuridae
- Die Gattungen *Cynomys* und *Spermophilus* zeigen eine deutliche Kippung des anterioren und lateralen Bogenganges, was ein näheres Verwandtschaftsverhältnis andeutet, wie es bereits von BRYANT (1945) angenommen wurde
- *Pteromys volans*, *Atlantoxerus getulus* und *Nannosciurus melanotis* zeigen in den Mallei die Ausprägungen eines Foramen der Chorda tympani
- *Ratufa bicolor*, *Euxerus erythropus*, *Atlantoxerus getulus* und †*Cylindrodon fontis* weisen im Gegensatz zu den anderen untersuchten Taxa dieser Studie kein sekundäres Crus commune auf

➤ Aplodontidae

- *Aplodontia rufa* zeigt am Malleus eine medial gelegene Rinne sowie einen stark nach medial geneigten Processus cephalicus

➤ Gliridae

- *Eliomys quercinus* und *Dryomys nitedula intermedius* zeichnen sich durch drei ventrale Hauptsepten sowie einen posterioren Bogengang mit ovaler Gestalt aus, was die bisherigen morphologisch (KOENIGSWALD 1993, WAHLERT et al. 1993) sowie molekular (BENTZ & MONTGELARD 1999, MONTGELARD et al. 2003) gestützten Verwandtschaftsverhältnisse unterstützt

- †Theridomyidae
 - †*Sciuroides* sp. zeigt den ursprünglichen 'transitional-type' des Malleus, welcher als Übergangsform zwischen 'ancestral-' und 'freely-mobile-type' angesehen wird (FLEISCHER 1978).

- †Cylindrodontidae
 - †*Cylindrodon fontis* weist kein sekundäres Crus commune auf, weshalb †Cylindrodontidae im Vergleich zu †Ischyromyidae als abgeleitet anzusehen sind (WOOD 1955).

6.2 Funktionelle Untersuchungen

Aus den anatomischen Befunden der Bogengänge lassen sich folgende funktionelle Aussagen treffen:

- Eine Regression zwischen Condylbasallänge und Radius der einzelnen Bogengänge zeigt einen negativ allometrischen Zusammenhang
- Es zeigt sich ein funktioneller Zusammenhang zwischen Lokomotionsmodus und Größe des Radius des Bogenganges
- Fossoriale Taxa zeigen einen größeren Radius des lateralen Bogenganges als arboreale und gleitende Arten
- Arboreale und gleitende Taxa lassen sich funktionsmorphologisch in der Ausprägung der Bogengänge nicht unterscheiden
- Der Radius des anterioren Bogenganges ist bei unterschiedlichen Lokomotionsmodi gleich groß ausgebildet, wohingegen bisher davon ausgegangen wurde dass agilere Taxa einen größeren Radius aufweisen (u.a. SPOOR & ZOONEVELD 1998, SPOOR et al. 2003)
- Der Messparameter 'Durchmesser des Bogenganges' hat für eine funktionelle Unterscheidung eine größere Aussagekraft als der 'Radius des Bogenganges'
- Die Schnittwinkel zwischen den einzelnen Bogengängen zeigen ein funktionelles Signal, indem fossoriale Arten den größeren Winkel zwischen dem anterioren und posterioren Bogengang einschließen und arboreale sowie gleitende Taxa diesen zwischen dem posterioren und lateralen Bogengang haben. Einzelne Taxa dieser Studie widersprechen jedoch diesem Schema.
- Fossoriale Arten besitzen aufgrund des größeren Durchmessers der Bogengänge eine höhere Sensitivität mit einem größeren Sensitivitätsspektrum als arboreale und gleitende Taxa.
- Der laterale Bogengang zeigt bei den hier untersuchten Taxa die geringste lokomotorische Bedeutung, was den bisherigen Annahmen von SPOOR & ZOONEVELD (1998) und SPOOR et al. (2003) widerspricht

6.3 Zuordnung der Lokomotionsmodi

➤ Rezente Taxa

- *Euxerus erythropus* zeigt in der anatomischen Ausprägung der Bogengänge Anpassungen an eine arboreale Lokomotion. Freilandbeobachtungen stehen hierbei im Widerspruch zur Anatomie der Ohrregion

Die statistischen Untersuchungen dieser Studie lassen keine eindeutigen Zuordnungen von Lokomotionsmodi bei fossilen Taxa zu. Da der Messwert 'Durchmesser eines Bogenganges' als wichtigster Parameter in der Faktorenanalyse erscheint, kann durch eine morphologisch-vergleichende Betrachtung mit rezenten Taxa der Sciuromorpha den fossilen Arten eine Bewegungsweise zugewiesen werden.

➤ Fossile Taxa

- Für †*Sciurus* sp. ist eine arboreale Lokomotion anzunehmen.
- Für †*Urocitellus undulatus* ist eine fossoriale Lokomotion anzunehmen.
- Für †*Palaeosciurus feignouxii* ist eine arboreale Lokomotion anzunehmen.
- Für †*Heteroxerus costatus* ist eine fossoriale Lokomotion anzunehmen.
- Für †Cylindrodontidae ist eine fossoriale Lokomotion anzunehmen.
- Für †Theridomyidae ist eine generalistische Lokomotion anzunehmen.
- Für †*Ischyromys typus* ist eine generalistische Lokomotion anzunehmen.

Aus den funktionellen Ergebnissen dieser Studie kann für Sciuridae von einer primär arborealen Lokomotion ausgegangen werden. Sekundär wurde eine fossoriale und gleitfliegende Lokomotion innerhalb der Sciuridae entwickelt.

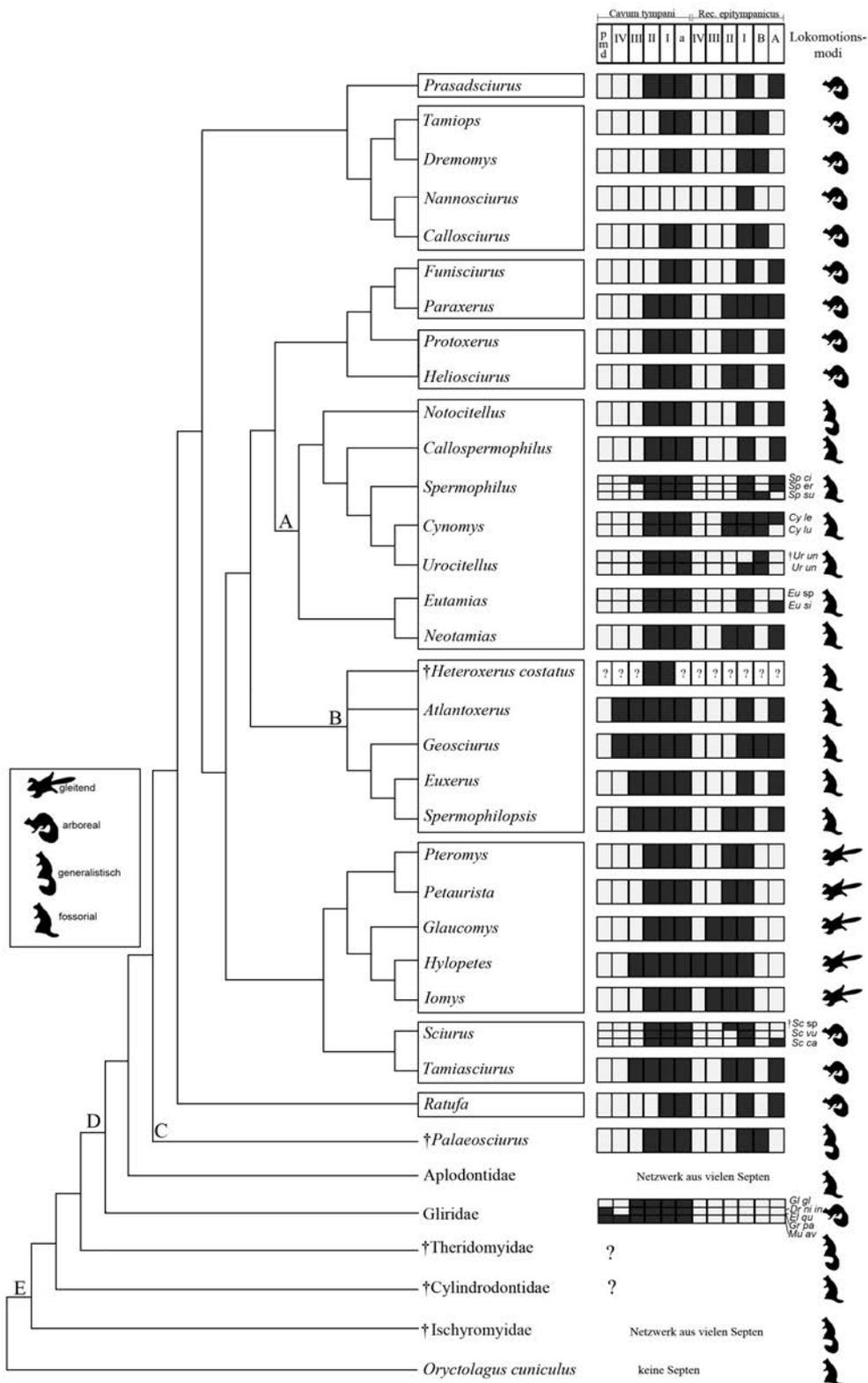


Abb. 102
Verteilung und Auftreten der einzelnen Septen sowie die Lokomotionsmodi innerhalb der Sciuromorpha sowie den untersuchten fossilen Taxa der Rodentia. A- E siehe Abb. 2.

7. Abkürzungsverzeichnisse

7.1. Taxa: AV - I

| | | |
|-----------------|---|-------------------------------------|
| <i>Ad sp</i> | - | <i>Adelomys sp.</i> |
| <i>Ap ru</i> | - | <i>Aplodontia rufa</i> |
| <i>An be</i> | - | <i>Anomalurus beecrofti</i> |
| <i>At ge</i> | - | <i>Atlantoxerus getulus</i> |
| <i>Ar oc</i> | - | <i>Ardynomys occidentalis</i> |
| <i>Ca la</i> | - | <i>Callospermophilus lateralis</i> |
| <i>Ca fi</i> | - | <i>Callosciurus finlaysonii</i> |
| <i>Cy fo</i> | - | <i>Cylindrodon fontis</i> |
| <i>Cy le</i> | - | <i>Cynomys leucurus</i> |
| <i>Cy lu</i> | - | <i>Cynomys ludovicianus</i> |
| <i>Cy vo</i> | - | <i>Cynocephalus volans</i> |
| <i>De ro</i> | - | <i>Desmodus rotundus</i> |
| <i>Dr pe ca</i> | - | <i>Dremomys pernyi calidior</i> |
| <i>Dr ni in</i> | - | <i>Dryomys nitedula intermedius</i> |
| <i>El qu</i> | - | <i>Eliomys quercinus</i> |
| <i>Eu sp</i> | - | <i>Eutamias sp.</i> |
| <i>Eu er</i> | - | <i>Euxerus erythropus</i> |
| <i>Eu si</i> | - | <i>Eutamias sibiricus</i> |
| <i>Fu an</i> | - | <i>Funisciurus anerythrus</i> |
| <i>Ge in</i> | - | <i>Geosciurus inauris</i> |
| <i>Gl gl</i> | - | <i>Glis glis</i> |
| <i>Gl vo</i> | - | <i>Glaucomys volans</i> |
| <i>Gr pa</i> | - | <i>Graphiurus parvus</i> |
| <i>He co</i> | - | <i>Heteroxerus costatus</i> |
| <i>He ru</i> | - | <i>Heliosciurus rufobrachium</i> |
| <i>Hy sa</i> | - | <i>Hylopetes sagitta</i> |
| <i>Io th</i> | - | <i>Iomys thompsonii</i> |
| <i>Is ty</i> | - | <i>Ischyromys typus</i> |
| <i>Na me</i> | - | <i>Nannosciurus melanotis</i> |
| <i>Ne to</i> | - | <i>Neotamias townsonii</i> |
| <i>No an</i> | - | <i>Notocitellus annulatus</i> |
| <i>Mu av</i> | - | <i>Muscardinus avellanarius</i> |

Abkürzungsverzeichnis AV-I

| | | |
|-----------------|---|--------------------------------------|
| <i>My my</i> | - | <i>Myotis myotis</i> |
| <i>Pa fe</i> | - | <i>Palaeosciurus feignouxi</i> |
| <i>Pa ce</i> | - | <i>Paraxerus cepapi</i> |
| <i>Pe br</i> | - | <i>Petaurus breviceps</i> |
| <i>Pe pe</i> | - | <i>Petaurista petaurista</i> |
| <i>Pr pe</i> | - | <i>Prasadsциurus pennantii</i> |
| <i>Pr st</i> | - | <i>Protoxerus stangeri</i> |
| <i>Pt vo</i> | - | <i>Pteromys volans</i> |
| <i>Pt sc</i> | - | <i>Pteropus scapulatus</i> |
| <i>Ra bi</i> | - | <i>Ratufa bicolor</i> |
| <i>Ra no</i> | - | <i>Rattus norvegicus</i> |
| <i>Sc ca</i> | - | <i>Sciurus caroliensis</i> |
| <i>Sc id fr</i> | - | <i>Sciuroides fransi</i> |
| <i>Sc id sp</i> | - | <i>Sciuroides sp.</i> |
| <i>Sc vu</i> | - | <i>Sciurus vulgaris</i> |
| <i>Sp ci</i> | - | <i>Spermophilus citellus</i> |
| <i>Sp er</i> | - | <i>Spermophilus erythrogegens</i> |
| <i>Sp le</i> | - | <i>Spermophilopsis leptodactylus</i> |
| <i>Sc sp</i> | - | <i>Sciurus sp.</i> |
| <i>Sp su</i> | - | <i>Spermophilus suslicus</i> |
| <i>Ta hu</i> | - | <i>Tamiasciurus hudsonicus</i> |
| <i>Ta mc</i> | - | <i>Tamiops mccllellandii</i> |
| <i>Tu gl</i> | - | <i>Tupaia glis</i> |
| <i>Ur un</i> | - | <i>Urocitellus undulatus</i> |
| <i>Xe in</i> | - | <i>Xerus inauris</i> |

7.2. Strukturen: AV – II (Abkürzungen beziehen sich auf englische Begriffe)

| | | |
|--------------|---|---|
| A – Z | - | Nebensepten, die im Recessus epitympanicus zu finden sind |
| a – z | - | Nebensepten, die in der Bulla auditiva zu finden sind |
| amd | - | anteromedial gelegenes Divertikel |
| Am os ant | - | Ampulla ossea anterior |
| Am os lat | - | Ampulla ossea lateralis |
| Am os pos | - | Ampulla ossea posterior |
| Amp LSC | - | Ampulle des lateralen Bogenganges |
| <i>angl</i> | - | Winkel zwischen den Bogengängen |
| Art car int | - | Arteria carotis interna |
| Art inc mall | - | Articulatio incudomallearis |
| Art stap | - | Arteria stapediale |
| ASC | - | Canalis semicircularis anterior |
| Au int | - | Auris interna |
| Aur | - | Auricula |
| Av | - | Aquaeductus vestibule |
| Bas occ | - | Basis occipitalis |
| Bas stap | - | Basis stapedis |
| Bull aud | - | Bulla auditiva |
| Ca co | - | Canaliculus cochleae |
| Cap mall | - | Caput mallei |
| Cap stap | - | Capitulum stapedis |
| Cav ves | - | Cavum vestibuli |
| Cav tym | - | Cavum tympani |
| Cc | - | Crus commune |
| Ccs | - | Crus commune secundaria |
| Co | - | Cochlea |
| Coll mall | - | Collum mallei |
| Con occ | - | Condylus occipitalis |
| Cor inc | - | Corpus incudis |
| Cr br inc | - | Crus breve incudis |
| Cr caud | - | Crus caudale |
| Cr ro | - | Crus rostrale |
| Cr lo inc | - | Crus longum incudis |
| Cr stap | - | Crura stapedis |

Abkürzungsverzeichnis AV-II

| | | |
|---------------|---|------------------------------------|
| <i>d</i> | - | Durchmesser eines Bogenganges |
| Duc coc | - | Ductus cochlearis |
| Ect tym | - | Ectotympanicum |
| Fac art | - | Facies articularis |
| Fo | - | Fenestra ovalis |
| For ch tym | - | Foramen der Chorda tympani |
| For in cr | - | Foramen intracrurale |
| Foss sub arc | - | Fossa subarcuata |
| Fr | - | Fenestra rotunda |
| <i>h</i> | - | Höhe eines Bogenganges |
| Hel | - | Helicotrema |
| Inc | - | Incus |
| kn Lam | - | knöchernen Lamina |
| <i>l</i> | - | Länge eines Bogenganges |
| <i>l</i> Col | - | Länge der Cochlea |
| LSC | - | Canalis semicircularis lateralis |
| <i>n</i> Col | - | Anzahl der Cochleawindungen |
| Mas | - | Mastoid |
| Mall | - | Malleus |
| Man mall | - | Manubrium mallei |
| Marg sul tym | - | Margo sulci tympanici |
| Mea acu ext | - | Meatus acusticus externus |
| Mea acu int | - | Meatus acusticus internus |
| Mem tym | - | Membrana tympani |
| Mod co | - | Modiolus cochleae |
| Nerv coc | - | Nervus cochlearis |
| Nerv fac | - | Nervus facialis |
| Nerv ves | - | Nervus vestibularis |
| Nerv vest coc | - | Nervus vestibulo-cochlearis |
| Os lent | - | Os lenticulare |
| Os occ pa bas | - | Osseus occipitalis pars basilaris |
| pmd | - | posteromedial gelegenes Divertikel |
| Pro | - | Promontorium |
| Proc ceph | - | Processus cephalicus |
| Proc grac | - | Processus gracilis |
| Proc lat | - | Processus lateralis |

Abkürzungsverzeichnis AV-II

| | | |
|----------------|---|---|
| Proc lent inc | - | Processus lenticularis incudis |
| Proc musc mall | - | Processus muscularis mallei |
| Proc musc stap | - | Processus muscularis stapedis |
| Promo | - | Promontorium |
| PSC | - | Canalis semicircularis posterior |
| <i>r</i> | - | Radius eines Bogenganges |
| Rec ep | - | Recessus epitympanicus |
| Rec ell | - | Recessus ellipticus |
| Rec sph | - | Recessus sphaericus |
| < Re | - | Recessus epitympanicus ist nicht nach posterior vergrößert und die Fossa subarcuata ist nach lateraler Eröffnung des Petrosium sichtbar |
| > Re | - | Recessus epitympanicus ist nicht nach posterior vergrößert und die Fossa subarcuata ist nach lateraler Eröffnung des Petrosium sichtbar |
| Sca tym | - | Scala tympani |
| Sca ves | - | Scala vestibuli |
| Spa | - | Spatula |
| Sq | - | Squamosum |
| Sta | - | Stapes |
| Teg tym | - | Tegmen tympani |
| trans part | - | 'transversal part' (nach Fleischer 1978) |
| Tu au | - | Tuba auditiva |
| vo/Col | - | Volumen der Cochlea |
| <i>w</i> | - | Breite eines Bogenganges |
| I – IV | - | Hauptsepten innerhalb des Recessus epitympanicus und/oder der Cavum tympani |

8. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Thomas Martin, der sich der Betreuung dieser Studie angenommen hat und bei jeglichen Schwierigkeiten den richtigen Weg wußte.

Ebenfalls möchte ich Dr. Irina Ruf danken, die mir die Untersuchung dieses Forschungsfeldes ermöglichte, zu jeder Zeit Diskussionspartner und Ideengeber war und auf deren Unterstützung ich immer zählen konnte.

Finanziert wurde diese Studie durch die FAZIT-Stiftung, Frankfurt. Ihr gilt mein ganz besonderer Dank, da ohne ihre Unterstützung diese Arbeit nicht ohne Weiteres zustande gekommen wäre.

Für die Nutzung der Gerätschaften und Bereitstellung des Arbeitsplatzes möchte ich der DFG Forschergruppe 771 danken, die mich als eigenständige Arbeitsgruppe uneingeschränkt unterstützt hat. Bei folgenden Personen und Museen möchte ich mich für die Leihgabe des untersuchten Materials bedanken. Rainer Hutter (Museum Koenig, Bonn), Erich Weber (Zoologische Schausammlung, Tübingen), Gertrud Rößner (Bayrische Staatssammlung, München), Loic Costeur (Naturhistorisches Museum, Basel), Pierre Mein (Département des Sciences de la Terre, Lyon), Thomas Mörs (Department of Palaeozoology, Stockholm), Mary Dawson, Chris Beard und Amy Henrici (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh).

Für anregende Diskussionen und seinen Zuspruch im richtigen Moment, möchte ich Prof. em. Dr. Wighart von Koenigswald danken. Außerdem gilt mein Dank auch Adrian Tröscher, Jan Prochel und Bianca de Haan deren Hilfe bei der Beschaffung von Literatur unerlässlich war.

Im Folgenden möchte ich denjenigen danken, die im Hintergrund mehr als nur eine Stütze für mich waren.

Ganz besonders möchte ich mich bei Julia Schultz, Rico Schellhorn, Ulrike Anders, Guillaume Billet und Michael Laumann bedanken, durch deren uneingeschränkte Unterstützung zu jeglicher Tages- und Nachtzeit ich diese Arbeit erst vollenden konnte. Danke für alle die Gespräche, Diskussionen, Mittagessen und Schulterklopfer, die mich bis zum Schluß begleitet haben. Ihr seid einfach die Größten!

Von ganzem Herzen danke ich Florian Pfaff, der mir in den schwierigsten Zeiten den Rücken freihält und uneingeschränkt hinter allem steht, was ich auch mache und entscheide. Danke, dass Du da bist, wohin ich auch gehe und wie schwer der Weg auch ist.

Gewidmet ist diese Arbeit meinem Vater. Er unterstützte mich bei allen Entscheidungen und Wegen die ich einschlug, doch leider durfte er die Fertigstellung dieser Arbeit nicht mehr miterleben.

Meiner Familie möchte ich danken, vor allem meiner Mutter und Großmutter, deren Unterstützung sehr wichtig für mich war und natürlich weiterhin sein wird.

9. Literatur

- ADKINS, R. M., E. L. GELKE, D. ROWE & R. L. HONEYCUTT (2001). Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: Evidence from multiple genes. *Molecular Biology and Evolution* 18: 777-791.
- ADKINS, R. M., A. H. WALTON & R. L. HONEYCUTT (2003). Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogeny and Evolution* 26: 409-420.
- BACHMAYER, F. & R. W. WILSON (1980). A third contribution to the fossil record small mammal fauna of Kohlfidish (Burgeland), Austria. *Annals Naturhistorisches Museum Wien* 83: 351-386.
- BEGALL, S. & H. BURDA (2006). Acoustic communication and burrow acoustics are reflected in the ear morphology of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a social fossorial rodent. *Journal of Morphology* 267: 382-390.
- BEGALL, S., S. LANGE, C. E. SCHLEICH & H. BURDA (2007). Acoustics, Audition and Auditory system. In: *Subterranean Rodents: News from the Underground*. S. Begall, H. Burda and C. E. Schleich. Berlin-Heidelberg, Springer-Verlag: 97-111.
- BENTZ, S. & C. MONTGELARD (1999). Systematic position of the African Dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) assessed from Cyochrome b and 12S rRNA Mitochondrial Genes. *Journal of Mammalia Evolution* 6(1): 67-83.
- BLACK, C. C. (1963). A review of the North American Tertiary Sciuridae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 130(3): 109-248.
- BLACK, C. C. (1971). Paleontology and geology of the Badwater Creek area, central Wyoming. Part 7. Rodents of the Family Ischyromyidae. *Annals of the Carnegie Museum* 43: 179-217.
- BLANGA-KANFI, S., H. MIRANDA, O. PENN, T. PUPKO, R. W. DEBRY & D. HUCHON (2009). Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*(9): 1-12.

- BLANKS, R. H. I., I. S. CURTHOYS & C. H. MARKHAM (1975). Planar relationships of the semicircular canals in man. *Acta Otolaryngologica* 80: 185-196.
- BONDY, G. (1908). Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans bei Säugern (Tympanicum, Membrana shrapnelli und Chordaverlauf). *Anatomische Hefte* 35: 293-408.
- BOYLE, R. & S. M. HIGHSTEIN (1990). Resting discharge and response dynamics of horizontal semicircular canal afferent of the toadfish, *Opsanus tau*. *Journal of Neuroscience* 10: 1557-1569.
- BRANDT, J. F. (1855). Beiträge zur nähern Kenntnis der Säugethiere Russlands. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg* 6(9): 1-375.
- BRIGHT, P. W. & P. A. MORRIS (1991). Ranging and nesting behaviour of the Dormouse *Muscardinus avellanarius*, in diverse low-growing woodland. *Journal of Zoology* 224: 177-190.
- BRYANT, M. D. (1945). Phylogeny of Nearctic Sciuridae. *The American Midland Naturalist* 33(2): 257-390.
- BUGGE, J. (1974). The Cephalic Arterial system in Insectivores, Primates, Rodents and Lagomorphs, with Special Reference to the Systematic Classification. Basel, München, Paris, London, New York, Sydney.
- BUGGE, J. (1985). Systematic value of the carotid arterial pattern in rodents. New York, Plenum Press.
- BURDA, H., V. BRUNS & E. NEVO (1989). Middle ear and cochlear receptors in the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing Research* 39: 225-230.
- BURKE, J. J. (1936). *Ardynomys* and *Desmatolagus* in the North American Oligocene. *Annals of Carnegie Museum* 25: 135-154.
- BYRNES, G. & A. J. SPENCE (2011). Ecological and biomechanical insights into the evolution of gliding in mammals. *Integrative and Comparative Biology* doi: 10.1093/icb/icr069.

- CLARKE, A. H. (2005). On the vestibular labyrinth of *Branchiosaurus brancai*. *Journal of Vestibular Research* 15: 65-71.
- COATES, A. G. & J. A. OBANDO (1996). The geologic evolution of the central American Isthmus. In: *Evolution and Environment in Tropical America*. J. B. C. Jackson, A. F. Budd and A. G. Coates. Chicago, University Chicago Press: 21-56.
- COCKERELL, T. D. A. (1866). The auditory ossicles of *Aplodontia*. *AMNH* 35(28).
- COCKERELL, T. D. A., L. I. MILLER & M. PRINTZ (1914). The Auditory Ossicles of American Rodents. *Bulletin American Museum of Natural History* 33: 347-379.
- CORTI, A. (1851). Recherches sur l'organe de l'ouïe des mammifères, première partie: limaçon. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 3: 109-169.
- COX, P. G. & N. JEFFERY (2010). Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy* 216: 37-47.
- CURTHOYS, I. S., R. H. BLANKS & C. H. MARKHAM (1977). Semicircular canal radii of curvature (R) in cat, guinea pig and man. *Journal of Morphology* 151: 1-16.
- CURTHOYS, I. S., R. H. I. BLANKS & C. H. MARKHAM (1982). Semicircular canal structure during postnatal development in cat and guinea pig. *Annals of Otology, Rhinology and Laryngology* 91: 185-192.
- DAAMS, R. & H. DEBRUJIN (1995). A classification of the gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix (n.s.)* 6(1-2): 3-50.
- DAVID, R., J. DROULEZ, R. ALLAIN, A. BERTHOZ, P. JANVIER & D. BENNEQUIN (2010). Motion from the past. A new method to infer capacities of extinct species. *Comptes Rendus Palevol* 9(6-7): 397-410.
- DAWSON, M. R. (1966). Additional late Eocene rodents (Mammalia) from the Uinta Basin, Utah. *Annals of Carnegie Museum* 38: 98-144.

- DEBEER, G. R. (1947). How animals hold their heads. *Proceeding of the Linnean Society of London* 159: 125-139.
- DEBRUJIN, H. & E. UNAY (1989). Petauristinae (Mammalia, Rodentia) from the Oligocene of Spain, Belgium, and Turkish Thrace. *Series of the Natural History Museum L.A. County* 33: 139-145.
- DEBRY, R. W. (2003). Identifying Conflicting Signal in a Multigene Analysis Reveals a Highly Resolved Tree: the Phylogeny of Rodentia (Mammalia). *Systematic Biology* 52(5): 604-617.
- DEBRY, R. W. & R. M. SAGEL (2001). Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded Gene IRBP. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19(2): 290- 301.
- DEBURLET, H. M. (1934). Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Bolk, Göppert, Kallius and Lubosch, Urban & Schwarzenberger.
- DORAN, A. H. G. (1879). Morphology of the Mammalian *Ossicula auditus*. *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Series: Zoology* 1(7): 371-497.
- DUBBELDAM, J. L. (2007). An annotated bibliography of C.J. van der Klaauw with notes on the impact of his work. *Acta Biotheoretica* 55(1): 1-22.
- EGMOND, A. A. J. v., J. J. GROEN & L. B. W. JONKEES (1949). The mechanics of the semicircular canal. *Journal of Physiology* 110(1-2): 1-17.
- EKDALE, E. & T. ROWE (2011). Morphology and variation within the bony labyrinth in zhelestids (Mammalia, Eutheria) and other therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(3): 658-675.
- EKDALE, E. G. (2009). *Variation within the bony labyrinth of mammals*. Austin, The University of Texas at Austin: 455.

- EKDALE, E. G. (2010). Ontogenetic Variation in the bony labyrinth of *Monodelphis domestica* (Mammalia: Marsupialia) following ossification of the inner ear cavities. *The Anatomical Record* 293: 1896-1912.
- ELLERMAN, J. R. (1940). The families and genera of living rodents. Volume I. Rodents other than Muridae. London.
- EMRY, R. J. & W. W. KORTH (1996). The chadronian squirrel "*Sciurus*" Jeffersoni Douglass, 1901: a new generic name, new material, and its bearing on the early evolution of Sciuridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(4): 775-780.
- EMRY, R. J. & W. W. KORTH (2001). *Douglassciurus*, new name of *Douglassia* Emry and Korth, 1996, not *Douglassia* Bartsch, 1934. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(2): 400.
- EMRY, R. J. & W. W. KORTH (2007). A new genus of squirrel (Rodentia, Sciuridae) from the mid-cenozoic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3): 693-698.
- EMRY, R. J. & J. R. W. THORINGTON (1982). Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, *Protosciurus* (Rodentia: Sciuridae). Washington, Smithsonian Institution Press.
- ERICHSEN, J. T., W. HODOS, C. EVINGER, B. B. BESETTE & S. J. PHILLIPS (1989). Head orientation in pigeons: postural, locomotor and visual determinants. *Brain Behaviour and Evolution* 33: 268-278.
- ESSNER, J. R. L. (2003). Locomotion, morphology, and habitat use in arboreal squirrels (Rodentia, Sciuridae), College of Arts and Sciences of Ohio University: 134.
- ESTES, M. S., R. H. I. BLANKS & C. H. MARKHAM (1974). Physiologic characteristics of Vestibular first-order canal neurons in the cat. I. Response plane determination and resting discharge characteristics. *Journal of Neurophysiology* 38(5): 1232-1349.
- FARR, M. R. B. & M. J. MASON (2008). Middle ear morphology in dormice (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Biology* 73: 330-334.

- FICK, L. (1844). Über das Labyrinth des Elephanten. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*: 431-432.
- FLEISCHER, G. (1973). Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere einschließlich des Menschen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 21: 131-239.
- FLEISCHER, G. (1978). *Evolutionary Principles of the Mammalian Middle Ear*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- GARLAND, T. & A. W. DICKERMAN (1993). Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst. Biol* 42(3): 265-292.
- GAUPP, E. (1911). Beiträge zur Kenntniss des Unterkiefers der Wirbeltiere, I, Der Proc. anterior (Folii) des Hammers der Säuger und das Goniale der Nichtsäuger. *Anatomischer Anzeiger* 39: 97-135.
- GIRARD, L. (1923). Le plan des canaux semi-circulaires horizontaux considéré comme plan horizontal de la tête. *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris* 7(4): 14-33.
- GRAF, W. & P.-P. VIDAL (1996). Semicircular canal size and upright stance are not interrelated. *Journal of Human Evolution* 30: 175-181.
- GRAY, A. (1905). Anatomical notes upon the membranous labyrinth of Man and of the seal. *Journal of Anatomy and Physiology* 39: 349-361.
- GRAY, A. (1907). *The labyrinth of animals: including mammals, birds, reptiles and amphibians Vol I*. I: 1-198.
- GUEDRY, F. E. (1974). Psychophysics of vestibular sensation. In: *Handbook of Sensory Physiology*. H. H. Kornhuber. Berlin, New York, Springer Verlag. VI/2: 3-154.
- HADZISELIMOVIC, H. & L. J. SAVKOVIC (1963). Vergleichend-anatomische Untersuchungen des knöchernen Labyrinths. *Anatomischer Anzeiger* 112: 344-361.
- HADZISELIMOVIC, H. & L. J. SAVKOVIC (1964). Appearance of semicircular canals in birds in relation to mode of life. *Acta anatomica* 57: 306-315.

- HAQ, B. U., J. HARDENBOL & P. R. VAIL (1987). Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic. *Science* 235: 1156-1167.
- HARRISON, R. G., S. M. BOGDANOWICZ, R. S. HOFFMANN, E. YENSEN & P. W. SHERMAN (2003). Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae). *Journal of Mammalia Evolution* 10(3): 249-276.
- HARTENBERGER, J.-L. (1971). Les rongeurs de l'eocene d'europe: leur evolution dans leur cadre biogeographique. U. d. S. e. T. d. Languedoc. Montpellier: 1-74.
- HARTENBERGER, J.-L. (1994). The Evolution of the Gliroidea. Rodent and lagomorph families of asian origins and diversification 8: 19-33.
- HARTENBERGER, J.-L. (1998). Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène; incidences phylogénétique. *Comptes Rendus de l'académie des Sciences, Paris, Sciences de la terre et des planètes* 326: 439-444.
- HAYSEN, V. (2008). Patterns of body and tail length and body mass in Sciuridae. *Journal of Mammalogy* 89(4): 852-873.
- HELGEN, K. M., F. R. COLE, L. E. HELGEN & D. E. WILSON (2009). Generic revision in the Holarctic ground squirrel genus *Spermophilus*. *Journal of Mammalogy* 90(2): 270-305.
- HELMHOLTZ, H. (1868). Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells. *Archiv für die gesamte Physiologie*: 1-60.
- HENDEY, Q. B. (1981). Paleoecology of the late Tertiary fossil occurrences in 'E' Quarry, Langebaanweg, South Africa, and a reinterpretation of their geological context. *Annals of the South African Museum* 84: 1-104.
- HERRON, M. D. & J. M. WATERMAN (2004). Mammalian Species: *Xerus erythropus*. *American Society of Mammalogists* 748: 1-4.

- HERRON, M. D., J. M. WATERMAN & C. L. PARKINSON (2005). Phylogeny and historical biogeography of African ground squirrels: the role of climate change in the evolution of *Xerus*. *Molecular Ecology* 14: 2773-2788.
- HERZIG-STRASCHIL, B. (1978). On the biology of *Xerus inauris* (Zimmermann 1780) (Rodentia, Sciuridae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43: 262-278.
- HERZIG-STRASCHIL, B. & A. HERZIG (1989). Biology of *Xerus princeps* (Rodentia, Sciuridae). *Madoqua* 16(41-46).
- HIGHSTEIN, S. M., R. R. FAY & A. N. POPPER (2004). *The Vestibular system*. New York, Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- HIGHT, M. E., M. GOODMAN & W. PRYCHODKO (1974). Immunological studies of the Sciuridae. *Systematic Zoology* 23(1): 12-25.
- HINCHCLIFFE, R. & A. PYE (1969). Variations in the middle ear of the Mammalia. *Journal of Zoology* 157: 277-288.
- HOFFMANN, R. S., C. G. ANDERSON & R. W. J. THORINGTON (1993). Family Sciuridae. In: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. D. E. Wilson and D. M. Reeder. Washington, D. C., 2nd ed. Smithsonian Institution Press.
- HOLDEN, M. E. (2005). Family Gliridae. In: *Mammal Species of the World*. D. E. Wilson and D. M. Reeder. Washington and London, Smithsonian Institute Press.
- HOOPER, E. T. (1968). Anatomy of middle-ear walls and cavities in nine species of microtine rodents. *Occasional Papers of the Museum of Zoology* 657.
- HOPKINS, M. A. (1906). On the relative dimensions of the osseous semicircular canals of birds. *Bulletin of the Marine Biological Laboratory. Woods Hole* 11: 258-263.
- HOPKINS, S. S. B. (2005). The evolution of fossoriality and adaptive role of horns in the Mylagaulidae (Mammalia: Rodentia). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 1705-1713.

- HOPKINS, S. S. B. (2008). Phylogeny and evolutionary history of the Aplodontoidea (Mammalia: Rodentia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 769-838.
- HOPKINS, S. S. B. & E. B. DAVIS (2009). Quantative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *Journal of Mammalogy* 90(6): 1449-1460.
- HUCHON, D., O. MADSEN, M. J. J. B. SIBBALD, K. AMENT, M. J. STANHOPE, F. CATZEFLIS, W. W. DEJONG & E. J. P. DOUZERY (2002). Rodent phylogeny and a timescale for the Evolution of Glires: Evidence from an Extensive Taxon Sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution* 19(7): 1053-1065.
- HUGOT, J. P. (1999). Primates and their pinworm parasites: the Cameron hypothesis revisited. *Systematic Biology* 48: 523-546.
- HULLAR, T. E. (2006). Semicircular canal geometry, afferent sensitivity, and animal behaviour. *The Anatomical record Part A* 288A: 466-472.
- HULLAR, T. E. & C. D. WILLIAMS (2006). Geometry of the semicircular canals of the chinchilla (*Chinchilla laniger*). *Hearing research* 213: 17-24.
- HYRTL, J. (1845). *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere*. Prag, Friedrich Ehrlich.
- JAEGER, J. J. (1988). Rodent phylogeny: new data and old problems. In: *Mammals*. Benton, Oxford, University Press. 2: 177-199.
- JANKE, A., X. XU & U. ARNASON (1997). The complete mitochondrial genome of the wallaroo (*Macropus robustus*) and the phylogenetic relationship among Monotremata, Marsupialia, and Eutheria. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 1276-1281.
- JI, Q., Z. X. LUO & X. L. ZHANG (2009). Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals. *Science* 326(5950): 278-281.
- JONES, G. M. & K. E. SPELLS (1962). A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 157(B): 403-419.

- KANDEL, B. M. & T. E. HULLAR (2010). Why are cetaceans vestibular systems so small? *Journal of Experimental biology* 213: 1175-1181.
- KINNON, K. S. (1978). Stratification and feeding differences among Malayan squirrels. *Malayan Nature Journal* 30: 593-608.
- KOENIGSWALD, W. V. (1993). Die Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische Bedeutung. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 92-115.
- KORTH, W. W. (1984). Earliest Tertiary evolution and radiation of rodents of North America. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 24: 1-71.
- KORTH, W. W. (1994). *The Tertiary Record of Rodents in North America*. New York, London, Plenum Press.
- KRISTKOIZ, A. (1992). Zahnmorphologische und schädelanatomische Untersuchungen an Nagetieren aus dem Oberoligozän von Gaimersheim (Süddeutschland). *Bayrische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen, Neue Folge* 167: 18-37.
- KUMAR, S. & S. B. HEDGES (1998). A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 392: 914-920.
- LAMBERT, F. M., J. C. BECK, R. BAKER & H. STRAKA (2008). Semicircular canal size determines the developmental onset of Angular Vestibuloocular reflexes in Larval *Xenopus*. *The Journal of Neurosciences* 28(32): 8086-8095.
- LANDRY, S. O. J. (1999). A Proposal for a New Classification and Nomenclature for the Glires (Lagomorpha and Rodentia). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin* 75(2): 283-316.
- LANGE, S., H. BURDA, R. E. WEGNER, P. DAMMANN, S. BEGALL & M. KAWALIKA (2007). Living in a "stethoscope": borrow-acoustics promote auditory specializations in subterrean rodents. *Naturwissenschaften* 94: 134-138.

- LASKER, D. M., G. C. HAN, H. J. PARK & L. B. MINOR (2008). Rotational responses of vestibular-nerve afferents innervating the semicircular canals in the C57BL/6mouse. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 9: 334-348.
- LAVOCAT, M. M. R. L. & J.-P. PARENT (1971). Valeur systématique de la région de l'oreille moyenne des Rongeurs. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris, Série D* 273: 1478-1480.
- LAVOCAT, R. (1978). Rodentia and Lagomorpha. In: *Evolution of African Mammals*. V. J. Maglio and H. B. S. Cooke. Cambridge, Harvard University Press: 69-89.
- LAVOCAT, R. R. M. & P. J.-P. (1971). Valeur systématique de la région de l'oreille moyenne des Rongeurs. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris, Série D* 273: 1478-1480.
- LAVOCAT, R. R. M. & J.-P. PARENT (1985). Phylogenetic Analysis of Middle Ear Feature in Fossil and Living Rodents. In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*. W. P. Luckett and J.-L. Hartenberger. New York & London, Plenum Press. NATO ASI Series 92: 685-713.
- LAY, D. M. (1972). The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. *Journal of Morphology* 138: 41-120.
- LEBEDKIN, S. (1924). Über die Lage des Canalis semicircularis lateralis bei Säugern. *Anatomischer Anzeiger* 58: 449-460.
- LI, W.-H., W. A. HIDE & D. GRAUR (1992). Origin of rodents and guinea-pigs. *Nature* 359: 277-279.
- LINDENLAUB, T., H. BURDA & E. NEVO (1995). Convergent evolution of the vestibular organ in the subterranean mole-rats, *Cryptomys* and *Spalax*, as compared with the aboveground rat, *Rattus*. *Journal of Morphology* 224: 303-311.
- LINN, I. & G. KEY (1996). Use of space by the African striped ground squirrel *Xerus erythropus*. *Mammal Review* 26(9-26).

- LUCKETT, W. P. & J.-L. HARTENBERGER (1985). Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusions. In: *Evolutionary Relationships Among Rodents: A Multidisciplinary Analysis*. P. Press. New York, W. P. Luckett & J.-L. Hartenberger. 92: 685-712.
- MACPHEE, R. D. E. (1981). *Auditory Regions of Primates and Eutherian Insectivores. Morphology, Ontogeny, and Character Analysis*. Basel, München, Paris, London, New York, Sydney, S. Karger.
- MAICHAUX, J., L. HAUTIER, T. SIMONIN & M. VIANEY-LIAUD (2008). Phylogeny, adaptation and mandible shape in Sciuridae (Rodentia, Mammalia). *Mammalia* 72: 286-296.
- MAIER, W. (2008). Epitensoric Position of the Chorda Tympani in Anthroidea: a New Synapomorphic Character, with Remarks on the Fissura Glaseri in Primates. *Mammalian Evolutionary Morphology II*: 347-360.
- MAIER, W., P. KLINGLER & I. RUF (2002). Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudomyomorphy, and the systematic position of the gliridae (Rodentia, Mammalia). *Journal of Mammalia Evolution* 9(4): 253-269.
- MAJOR, C. J. F. (1873). Nagerüberreste aus Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz. Nebst Beiträgen zu einer Odontographie von Ungulaten und Unguiculaten. *Palaeontographica* 22(2): 75-130.
- MARIVAUX, L., M. VIANEY-LIAUD & J.-J. JAEGER (2004). High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 105-134.
- MARSHALL, L. G. & T. SEMPERE (1993). Evolution of the Neotropical Cenozoic land-mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context. In: *Biological Relationships between Africa and South America*. P. Goldblatt. Newhaven, University press: 329-392.
- MARTIN, T. (1992). Schmelzmikrostrukturen in den Inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. *Palaeovertebrata, Mém. extraord.*: 1-168.
- MARTIN, T. (1999). Evolution of incisor enamel microstructure in Theridomyidae (Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(3): 550-565.

- MARTIN, T. (2007). Incisor enamel microstructure and the concept of Sciuravida. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 39: 127-140.
- MARTIN, T. & Z.-X. LUO (2005). Homoplasy in Mammalian Ear. *Science* 307: 861-862.
- MASON, M. J. (2001). Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species. *Journal of Zoology* 255: 467-486.
- MASON, M. J. (2004). Functional morphology of the middle ear in *Chlorotalpa* golden moles (Mammalia, Chrysochloridae): predictions from three models. *Journal of Morphology* 261: 261-274.
- MAZZA, D. & B. J. WINTERSON (1984). Semicircular canal orientation in the adult resting rabbit. *Acta otolaryngologica* 98: 472-480.
- MCGREW, P. O. (1941). The Aplodontioidea. *Geological Series Field Museum of Natural History* 9(1): 1-48.
- MCKENNA, M. C. (1962). Eupetaurus and the living petauristine sciurids. *American Museum Novitates* 2104: 1-38.
- MCKENNA, M. C. & S. K. BELL (1997). *Classification of Mammals above the Species Level*. New York, Columbia University Press.
- MCVEAN, A. (1999). Are the semicircular canals of the european mole, *Talpa europaea*, adapted to a subterranean habitat? *Comparative Biochemistry and physiology Part A* 123: 173-178.
- MECKEL, A. (1827). Bemerkungen über die Höhe des knöchernen Labyrinthes. *Archiv für Anatomie und Physiologie* 354-357.
- MEIER, P. T. (1983). Relative brain size within North American Sciuridae. *Journal of Mammalogy* 64: 642-647.

- MEIN, P., M. PICKFORD & B. SENUT (2000). Late Miocene micromammals from the Harasib karst deposits, Namibia. Part 1. Large muroids and non-muroid rodents. *Communications of the Geological Survey of Namibia* 12: 375-390.
- MENG, J. (1990). The auditory region of *Reithroparamys delicatissimus* (Mammalia, Rodentia) and its systematic implications. *American Museum Novitates* 2972 (1-36).
- MERCER, J. M. & V. L. ROTH (2003). The effect of cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299: 1568-1572.
- MICHAUX, J., L. HAUTIER, T. SIMONIN & M. VIANEY-LIAUD (2008). Phylogeny, adaptation and mandible shape in Sciuridae (Rodentia, Mammalia). *Mammalia* 72: 286-296.
- MILLER, G. S. J. & J. W. GIDLEY (1918). Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of Washington Academy of Sciences* 8: 431-448.
- MONTGELARD, C., S. BENTH, C. TIRARD, O. VERNEAU & F. M. CATZEFLIS (2002). Molecular systematics of sciurognathi (Rodentia): the mitochondrial cytochrome b and 12s rRNA genes support the Anomaluroidea (Pedetidae and Anomaluridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(2): 220-233.
- MONTGELARD, C., E. FORTY, V. ARNAL & C. A. MATTHEE (2008). Suprafamilial relationships among rodentia and the phylogenetic effect of removing fast-evolving nucleotids in mitochondrial, exon and intron fragments. *BMC Evolutionary Biology* 8(321): 1-16.
- MONTGELARD, C., C. A. MATTHEE & T. J. ROBINSON (2003). Molecular systematics of dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of *Graphiurus* in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 1947-1955.
- MOORE, J. C. (1959). Relationships among living squirrels of the Sciurinae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 118(4): 153-206.
- MOORE, J. C. (1961). The Spread of Existing Diurnal Squirrels Across the Bering and Panamanian Land bridges. New York, American Museum of Natural History.

- MULLER, M. (1999). Size limitations in semicircular duct systems. *Journal of theoretical biology* 198: 405-437.
- MURPHY, W. J., E. EIZIRIK, W. E. JOHNSON, Y. P. ZHANG, O. A. RYDER & S. J. O'BRIEN (2001). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614-619.
- NEDBAL, M. A., R. L. HONEYCUTT & D. A. SCHLITZER (1996). Higher-Level Systematics of Rodents (Mammalia, Rodentia): Evidence from the Mitochondrial 12S rRNA Gene. *Journal of Mammalia Evolution* 3(3): 201-237.
- NELSON, S., C. BADGLEY & E. ZAKEM (2005). Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Palaeontologica electronica* 8(1): 1-15.
- NOLTE, D. L., G. EPPLE, D. L. CAMPBELL & J. R. MASON (1993). Response of mountain beaver (*Aplodontia rufa*) to conspecifics in their borrow system. *Northwest Science* 67: 251-255.
- NOWAK, R. M. (1991). *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- NUMMELA, S. & M. SANCHEZ-VILLAGRA (2006). Scaling of the marsupial middle ear and its functional significance. *Journal of Zoology* 270: 256-267.
- MEIN, P. (1970). Les Sciuropteres (Mammalia, Rodentia) Neogenes d'Europe Occidentale. *Geobios* 3(3): 7-77.
- PARENT, J. P. (1980). *Recherches sur l'oreille moyenne des rongeurs actuels et fossiles*. Montpellier.
- PARENT, J. P. (1983). Anatomie et valeur systématique de l'oreille moyenne des rongeurs actuels et fossils. *Mammalia* 47(1): 93-122.
- PAYNE, J. B. (1980). Competitors. In: *Malayan Forest Primates: Ten Years's Study in Tropical Rain Forests*. D. J. Chivers. New York, Plenum Press: 261-278.
- PEREZ, F. (1922). Craniologie vestibienne, ethnique et zoologique. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 3: 16-32.

- PICKFORD, M. & J. MORALES (1994). Biogeography and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 297-322.
- POCOCK, R. I. (1923). The classification of the Sciuridae. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 209-246.
- POCOCK, T. N. (1976). Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: a new fossil genus linking the Otomyinae with the Murinae. *South African Journal of Science* 72: 58-60.
- POTAPOVA, E. G. (2001). Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear dormice (Gliridae, Rodentia). *Trakya University Journal of scientific research* 2(2): 159-170.
- RABBITT, R. D. (1999). Directional coding of three-dimensional movements by the vestibular semicircular canals. *Biological cybernetics* 80: 417-431.
- RAMPRASHAD, F., J. P. LANDOLT, K. E. MONEY & J. LAUFER (1984). Dimensional analysis and dynamic response characterization of Mammalian Peripheral Vestibular Structures. *The American Journal of Anatomy* 169: 295-313.
- REICHERT, C. (1837). Über die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*: 120-222.
- REISSNER, E. (1854). Zur Kenntniss der Schnecke im Gehörorgan der Säugethiere und des Menschen. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*: 420-427.
- RENSBERGER, J. M. (1981). Evolution in a Late Oligocene-Early Miocene succession of mensicomynine rodents in the Deep River Formation, Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1: 185-209.
- RENSBERGER, J. M. (1983). Successions of meniscomyine and allomyine rodents (Aplodontidae) in the Oligo-Miocene John Day Formation. *University of California Publications in Geological Sciences* 124: 1-157.
- RETZIUS, G. (1881/1884). *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*. Stockholm.

- RICH, T. H., J. A. HOPSON, A. M. MUSSER, T. F. FLANNERY & P. VICKERS-RICH (2005). Independent origin of middle ear bones in Monotremes and Therians. *Science* 307: 910-916.
- ROSENTHAL, F. (1823). Über den Bau der Spindel im menschlichen Ohr. *Deutsches Archiv Physiologie* 8: 74-78.
- ROTH, V. L. & R. W. THORINGTON (1982). Relative brain size among african squirrels. *Journal of Mammalogy* 63(1): 168-173.
- RUF, I., S. FRAHNERT & W. MAIER (2009a). The chorda tympani and its significance for rodent phylogeny. *Mammalian biology* 74(2): 100-113.
- RUF, I., Z.-H. LUO, J. R. WIBLE & T. MARTIN (2009b). Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic Henkelotherium (Mammalia, Cladotheria, Dryolestoidea): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals. *Journal of Anatomy* 214: 679- 693.
- SAMUELS, J. X. & B. V. VAN VALKENBURGH (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387-1411.
- SARICH, V. M. (1985). Rodent Macromolecular Systematics. In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidiscipline Analyses*. W. P. Luckett and J.-L. Hartenberger. New York and London, Plenum Press. 92: 423-452.
- SCHALLER, O. (2007). *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature*. Stuttgart, Enke Ferdinand.
- SCHEIBE, J. S., K. E. PASKINS, S. FERDOUS & D. BRIRDSILL (2007). Kinematics and functional morphology of leaping and branch use in *Glaucomys sabrinus*. *Journal of Mammalogy* 88(4): 850-861.
- SCHEIBE, J. S. & J. H. ROBINS (1998). Morphological and performance attributes of gliding mammals In: *Ecology and Evolutionary Biology of Tree squirrels*. M. A. Steele, J. F. Merritt and D. A. Zegers. Martinsville, Virginia Museum of Natural History: 131-144.

- SCHELLHORN, R. (2009). Eine Methode zur Bestimmung fossiler Habitate mittels Huftierlangknochen. Geowissenschaftliche Fakultät. Tübingen, Eberhard Karls Universität: 1-269.
- SCHLEICH, C. E. & C. BUSCH (2004). Functional morphology of the middle ear of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy* 85(2): 290-295.
- SCHMELZLE, T., M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA & W. MAIER (2007). Vestibular labyrinth diversity in diprotodontian marsupial mammals. *Mammal study* 32: 83-97.
- SCHOLEY, K. (1986). The climbing and gliding locomotion of the giant red flying squirrel, *Petaurista petaurista* (Sciuridae). *Biona* 5: 187-204.
- SCHUNKE, A. C. (2005). Systematics and Biogeography of the African Scaly-tailed Squirrels (Mammalia: Rodentia: Anomaluridae). Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät. Bonn, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität: 1-194.
- SCOTT, W. B., G. L. JEPSEN & A. E. WOOD (1937). The Mammalian fauna of the White River Oligocene: Part II. Rodentia. *Transactions of the American Philosophical Society* 28(2): 155-269.
- SEGALL, W. (1971). The auditory region (ossicles, Sinuses) in gliding mammals and selected representatives of non-gliding genera. *Fieldiana Zoology* 58(5): 1-46.
- SHOTWELL, J. A. (1958). Evolution and biogeography of the aplodontid and mylagaulid rodents. *Evolution* 12: 451-484.
- SILCOX, M. T., J. I. BLOCH, D. M. BOYER, M. GODINOT, T. M. RYAN, F. SPOOR & A. WALKER (2009). Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution* 56: 315-327.
- SIMKIN, G. N. (1965). Types of ear cavities of mammals in relation to distinctive features of their mode of life. *Zool Zhur* 44: 1538-1545.
- SIMPSON, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85.

- SNELL, L. C. & K. RYLANDER (2001). Morphometric analysis of the superior vestibular nerve in ground and tree squirrels (Sciuridae). *Journal of Mammalogy* 82(1): 218-224.
- SOMANATHAN, H., S. MALI & R. M. BORGES (2007). Arboreal larder-hoarding in the tropical Indian giant squirrel *Ratufa indica*. *Ecoscience* 14(2): 165-169.
- SOODAK, R. E. & J. I. SIMPSON (1988). The accessory optic system of rabbit. I. Basic visual response properties. *Journal of Neurophysiology* 60: 2037-2054.
- SPOOR, F. (2003). The semicircular canal system and locomotor behaviour, with special reference to homiin evolution. *Senckenberg* 243: 93-104.
- SPOOR, F., S. BAJPAL, S. T. HUSSAIN, K. KUMAR & J. G. M. THEWISSEN (2002). Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417: 163-166.
- SPOOR, F., T. GARLAND, G. KROVITZ, T. M. RYAN, M. T. SILCOX & A. WALKER (2007). The primate semicircular canal system and locomotion. *PNAS* 104(26): 10808-10812.
- SPOOR, F., J.-J. HUBLIN, M. BRAUN & F. ZONNEVELD (2003). The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human evolution* 44: 14-165.
- SPOOR, F., B. WOOD & F. ZONNEVELD (1996). Evidence for a link between human semicircular canal size and bipedal behaviour. *Journal of Human evolution* 30: 183-187.
- SPOOR, F. & F. ZONNEVELD (1998). Comparative review of the human bony labyrinth. *Yearbook of Physical Anthropology* 4: 211-251.
- STANYON, R., G. STONE, M. GARCIA & L. FROENICKE (2003). Reciprocal chromosome painting shows that squirrels, unlike murid rodents, have a highly conserved genome organisation. *Genomics* 82: 245-249.
- STARCK, D. (1979). *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischen Grundlagen. Teil 2: Das Skelettsystem*. Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- STEHLIN, H. G. & S. SCHAUB (1951). *Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager*. Basel, Verlag Birkhäuser AG.

- STEINHAUSEN, W. (1933). Über die Beobachtung der Cupula in den Bogengangampullen des Labyrinths des lebenden Hechtes. Physiologisches Institut der Uni Greifswald: 500-513.
- STEPPAN, S. J., B. L. STORZ & R. S. HOFFMANN (2004). Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 703-719.
- STORCH, G. & C. SEIFFERT (2007). Extraordinarily preserved specimen of the oldest known glirid from the middle eocene of Messel (Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(1): 189-194.
- TEN KATE, J. H., H. H. VAN BARNEVELD & J. W. KUIPER (1970). The dimensions and sensitivities of semicircular canals. *Journal of Experimental Biology* 53: 501-514.
- THENIUS, E. (1989). Zähne und Gebiß der Säugetiere. de Gruyter. Berlin, New York. 1-513.
- THOMAS, O. (1915). The penis-bone, or "Baculum" as a guide to the classification of certain squirrels. *Annals and Magazine of Natural History* 8(15): 493-499.
- THORINGTON R.W., PITASSY D., JANSAS S. A. (2002). Phylogenies of Flying Squirrels (Pteromyinae). *Journal of Mammalia Evolution* 9(1/2): 99-135.
- THORINGTON, R. W. & K. DARROW (2000). Anatomy of the Squirrel Wrist: Bones, Ligaments, and Muscles. *Journal of Morphology* 246: 85-102.
- THORINGTON, R. W., K. DARROW & A. D. K. BETTS (1997). Comparative myology of the forelimb of Squirrels (Sciuridae). *Journal of Morphology* 234: 155-182.
- THORINGTON, R. W., A. M. L. MILLER & C. G. ANDERSON (1998). Arboreality in tree squirrels (Sciuridae). *Virginia Museum of Natural History* 6: 119-130.
- THORINGTON, R. W., C. E. SCHENNUM, L. A. PAPPAS & D. PITASSY (2005). The difficulties of identifying flying squirrels (Sciuridae: Pteromyini) in the fossil record. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(4): 950-961.

- THORINGTON, R. W. J. & R. L. CIFELLI (1990). The unusual significance of the giant squirrels (*Ratufa*). In: Conservation in Developing Countries: Problems and Prospects. Proceedings of the Centenary Seminar of the Bombay Natural History Society. J. C. Daniel and J. S. Serrao. Bombay, Oxford University Press: 1-656.
- THORINGTON, R. W. J. & K. FERRELL (2006). Squirrels: The Animal Answer Guide. Baltimore, The John Hopkins University Press.
- THORINGTON, R. W. J. & R. S. HOFFMANN (2005). Family Sciuridae. In: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. D. E. Wilson and D. M. Reeder. Baltimore, Maryland, John Hopkins University Press.
- TULLBERG, T. (1899). Ueber das System der Nagethiere- eine phylogenetische Studie, Upsala.
- TURKEWITSCH, B. G. (1935). Comparative anatomical investigation of the osseous labyrinth (vestibule) in mammals. The American Journal of Anatomy 57(3): 503-543.
- VAN DER KLAUW, C. J. (1931). The auditory bulla in some fossil mammals, with a general introduction to this region of the skull. New York.
- VAN KAMPEN, P. N. (1905). Die Tympanalgegend des Säugerschädels. Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch Leipzig 34: 321-414.
- VIANEY-LIAUD, M. (1974). *Palaeosciurus goti* nov. ap. écureuil terrestre de l'oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe Annales de Paléontologie (Vertébrés) 60(1): 103-122.
- VIANEY-LIAUD, M. (1985). Possible Evolutionary Relationships among Eocene and Lower Oligocene Rodents of Asia, Europe and North America. In: Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. W. P. Luckett and J.-L. Hartenberger. New York and London, Plenum Press. 92: 277-310.
- VIANEY-LIAUD, M. (1994). La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe Occidentale et sa descendance Oligocène. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A(26): 117-160.

- VIANEY-LIAUD, M. & J.-J. JAEGER (1996). A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia). *Palaeovertebrata* 25: 349-358.
- WADE, O. & P. T. GILBERT (1940). The baculum of some Sciuridae and its significance in determining relationships. *Journal of Mammalogy* 21: 52-63.
- WAHLERT, J. H. (1985). Cranial Foramina in Rodents. In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*. W. P. Luckett and J.-L. Hartenberger. New York, London, Plenum Press. 92: 311-332.
- WAHLERT, J. H., S. L. SAWITZKE & M. E. HOLDEN (1993). Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). *American Museum Novitates* 3061: 1-32.
- WATERHOUSE, G. R. (1846). *Natural history of the Mammalia*. London.
- WATT, H. J. (1924). Dimensions of the Labyrinth Correlated. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 96: 334-338.
- WEST, C. D. (1985). The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *Journal of the Acoustical Society of America* 77(3): 1091-1101.
- WIBLE, J. (1984). *The Ontogeny and Phylogeny of the Mammalian Cranial Arterian Pattern*. D. o. Anatomy. Duke University: 1-705.
- WIBLE, J. R. (2009). The ear region of the pen-tailed treeshrew, *Ptilocercus lowii* Gray, 1848 (Placentalia, Scandentia, Ptilocercidae). *Journal of Mammalia Evolution* 16: 199-233.
- WIBLE, J. R. (2011). On the treeshrew skull (Mammalia, Placentalia, Scandentia). *Annals of Carnegie Museum* 79(3): 149-230.
- WILSON, D. E. & D. A. M. REEDER (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, Johns Hopkins University Press.
- WINGE, H. (1888). *Jordfundne og nuleveude Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa*. Kjöbenhavn.

- WOOD, A. E. (1955). A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy* 36(2): 165-197.
- WOOD, A. E. (1962). The early Tertiary rodents of the Family Paramyidae. *Transactions of the American Philosophical Society* 52: 1-261.
- WOOD, A. E. (1970). The early Oligocene rodent *Ardynomys* (Family Cylindrodontidae) from Mongolia and Montana. *American Museum Novitates* 2416: 1-18.
- WOOD, A. E. (1975). The problem of hystricognathous rodents. *University of Michigan Pap. Paleontology* 12: 75-80.
- YANG, A. & T. E. HULLAR (2007). Relationship of semicircular canal size to vestibular- nerve afferent sensitivity in Mammals. *Journal of Neurophysiology* 98: 3197-3205.

Appendix

10. Appendix

Tab. A- I

Auflistung der untersuchten Taxa dieser vorliegenden Studie. Systematische Zuordnung nach MCKENNA & BELL (1997)

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|---|----------|--------------|--|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|--------------------------|
| Sciuromorpha ➤ Sciuridae | | | | | | | | | | | | |
| Pteromyinae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Iomys horsfieldii thomsoni</i> (THOMAS, 1900) | NHMB | 9275 | Borneo | 44,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 32,98 | gleitend | |
| <i>Glaucomys volans</i> (LINNAEUS, 1857) | ZFMK | 166289 | New York, Gifford Staten Island, USA | 31,22 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 13,96 | gleitend | |
| <i>Petaurista petaurista</i> (PALLAS, 1766) | ZFMK | 72.106 | Nordsumatra, Medan, Indonesien | 64,42 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 37,98 | gleitend | ♂ |
| <i>Hylopetes sagitta</i> (LINNAEUS, 1766) | NHMB | 6089 | Java | 36,52 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 15,88 | gleitend | Belegmaterial P. Wirz |
| <i>Pteromys volans</i> (LINNAEUS, 1758) | NHMB | 5100 | Altai, Russland | 37,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 12,8 | gleitend | |
| Sciurinae | | | | | | | | | | | | |
| • Tamiasciurini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (ERXLEBEN, 1777) | STIPB | vK646 | Hudsonbay, USA | 42,6 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 24,27 | arboreal | |
| • Funambulini | | | | | | | | | | | | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|---|----------|--------------|------------------------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| <i>Prasadsciurus pennanti</i> (MOORE & TATE, 1965) | ZFMK | 89.23 | k.A. | 34,21 | 142 | 118 | 36 | 16 | k.A. | 11,62 | arboreal | |
| <i>Funisciurus anerythrus</i> (THOMAS, 1890) | ZFMK | 68.1272 | Kongo | 43,44 | 180 | 148 | 45 | 15 | 250 | 15,16 | arboreal | |
| <i>Paraxerus cepapi</i> (SMITH, 1836) | NHMB | 7968 | Mozambique | 40,6 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 14,55 | arboreal | |
| • Protoxerini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Protoxerus stangeri</i> (WATERHOUSE, 1842) | ZFMK | 62.10 | Liberia | 64,14 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 15,79 | arboreal | |
| <i>Heliosciurus rufobrachium</i> (WATERHOUSE, 1842) | ZFMK | 69.315 | W- Kamerun | 46,35 | 194 | 216 | 49 | 16 | 245 | 19,48 | arboreal | ♂ |
| • Nannosciurini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Nannosciurus melanotis</i> (MÜLLER, 1840) | NHMB | 10355 | Borneo | 22,67 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 9,15 | fossorial | |
| <i>Tamiops maclellandii</i> (HORSFIELD, 1840) | ZFMK | 50.378 | Kuatum, China | 33,6 | 132 | 45 | 29 | 115 | k.A. | 11,07 | arboreal | ♂ |
| <i>Callosciurus finlaysonii</i> (HORSFIELD, 1823) | ZFMK | 92.335 | Einfuhr Zollamt Frankfurt | 47,92 | 196 | 184 | 45 | 18 | 1979 | 15,19 | arboreal | ♀ |
| <i>Dremomys pernyi calidior</i> (HEUDE, 1898) | ZFMK | 50.388 | Kuatum, China | 46,72 | 193 | 152 | 45 | 19 | k.A. | 35,44 | arboreal | |
| • Ratufini | | | | | | | | | | | | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|---|----------|--------------|--|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| <i>Ratufa bicolor</i> (SPARRMAN, 1778) | ZFMK | 80.852 | Cheribon, Java, Tiefland | 71,49 | 312 | 70 | 386 | 22 | k.A. | 23,7 | arboreal | |
| • Tamini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eutamias</i> sp. (TROUESSART, 1880) | STIPB | 1624 | k.A. | 32,19 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 11,79 | fossorial | |
| <i>Eutamias sibiricus</i> (LAXMANN, 1769) | ZFMK | 79.7 | k.A. | 34,3 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 30,32 | fossorial | |
| <i>Neotamias townsendii</i> (BACHMANN, 1839) | UCMP | 1614 | k.A. | 34,2 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 26,14 | fossorial | |
| • Marmotini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cynomys leucurus</i> (MERRIAM, 1890) | STIPB | M872 | Colorado, Garfield Co. Grand Valley, USA | 57,02 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 20,14 | fossorial | |
| <i>Cynomys ludovicianus</i> (ORD, 1815) | STIPB | M873 | Colorado, Larimer Co Fort Collins, USA | 59,5 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 28,67 | fossorial | |
| | STIPB | MaÜ9 | k.A. | 57,5 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 13,93 | fossorial | |
| <i>Spermophilus citellus</i> (LINNEAUS, 1766) | STIPB | M1110 | Ungarn | 37,5 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 11,35 | fossorial | |
| <i>Spermophilus erythrogenys</i> (BRANDT, 1841) | ZFMK | 18870 | k.A. | 45,9 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 13,57 | fossorial | |
| <i>Callospermophilus lateralis</i> (SAY, 1823) | ZFMK | 131935 | k.A. | 34,6 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 27,98 | fossorial | |
| <i>Notocitellus annulatus</i> (AUDUBON & BACHMAN, 1842) | NHMB | 4293 | Mexiko | 45,99 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 16,5 | fossorial | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|--|-----------------------------------|-------------------|--|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|---|
| <i>Urocitellus undulatus</i> (PALLAS, 1778) | ZFMK | 98.353 | Chakassia/Kras., Russland | 42,26 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 16,5 | fossorial | |
| † <i>Urocitellus undulatus</i> (PALLAS, 1778) | STIPB | 484 | Desiatnikovo, Sibirien | 49,5 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 16,5 | fossorial | Oberes Pleistozän, Holozän (0 - 1,26 Mio. a) |
| <i>Spermophilus suslicus</i> (GÜLDENSTAEDT, 1770) | Zoolog. Institut Heidelberg | 294 | k.A. | 36,0 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 23,75 | fossorial | |
| † <i>Palaeosciurus feignouxi</i> (POMEL, 1853) | UCBL | FSL98194 - 198 | Saint-Gérard-le- Puy, Allier, Frankreich | -- * | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 7,5 - 14,86 | arboreal ^b | MN2 |
| • Xerini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Spermophilopsis leptodactylus</i> (LICHTENSTEIN, 1823) | ZFMK | 92.496 | Afghanistan, Kundus-Tasch | 49,00 | 230 | 81 | 60 | k.A. | k.A. | 25,63 | fossorial | ♀ |
| <i>Euxerus erythropus</i> (GEOFFROY, 1803) | BSPG | 1959I459 | River Cress. Liberia | 58,78 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 20,17 | fossorial | |
| | NHMB | 5134 | Senegal | 54,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 19,89 | fossorial | |
| <i>Geosciurus inauris</i> (ZIMMERMANN, 1780) | ZFMK | 61.411 | Bloemhof, Transvaal, S- Afrika | 52,5 | 240 | 215 | 53 | k.A. | k.A. | 22,26 | fossorial | |
| <i>Atlantoxerus getulus</i> (LINNEAUS, 1758) | ZFMK | 88.195 | Fuerteventura | 42,53 | 170 | 133 | 41 | 15 | k.A. | 14,75 | fossorial | |
| † <i>Heteroxerus costatus</i> (STEHLIN & SCHAUB, 1951) | BSPG | 1952II4404 | Gaimersheim, Bayern | 35,28 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 16,49 | k.A. | Belegmaterial Kristkoiz 1991 MP28 |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|---|----------|--------------|---------------------------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| • Sciurini | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Sciurus</i> sp. (LINNAEUS, 1758) | NHMB | Ph1322 | Montaigu-le-Blin, Frankreich | --* | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 33,93 | k.A. | MN2 |
| <i>Sciurus carolinensis</i> (GMELIN, 1788) | STIPB | M6395 | k.A. | 61,7 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 29,98 | arboreal | |
| <i>Sciurus vulgaris</i> (LINNEAUS, 1758) | STIPB | M882 | Wolfenbüttel, NI | 50,53 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 28,61 | arboreal | |
| | STIPB | M883 | Wolfenbüttel, NI | 49,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 28,88 | arboreal | |
| | STIPB | M887 | k.A. | 48,48 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 16,73 | arboreal | |
| | STIPB | M6170 | k.A. | 45,18 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 28,13 | arboreal | |
| | STIPB | M6449 | k.A. | 49,24 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 28,46 | arboreal | |
| | ZFMK | 74.425 | Wuppertal, Elberfeld, NRW | 45,41 | 203 | 162 | 57 | 32 | 202 | 14,8 | arboreal | ♀ |
| | ZFMK | 93.256 | Siebengebirge NRW | 47,56 | 215 | 170 | 54 | 28 | 300 | 14,17 | arboreal | ♂ |
| | ZFMK | 2010.117 | Bonn, NRW | 50,07 | 220 | 176 | 58 | 33 | k.A. | 14,16 | arboreal | ♀ |
| | ZST | SZ1765 | k.A. | 38,78 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 15,75 | arboreal | juvenil |
| | ZST | SZ1766 | k.A. | 38,52 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 10,53 | arboreal | juvenil |
| | ZST | SZ3014 | k.A. | 49,57 | 230 | 170 | 53 | 22,5 | 320 | 17,35 | arboreal | ♂ |
| | ZST | SZ4317 | k.A. | 49,13 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 15,88 | arboreal | |
| | ZST | SZ4318 | k.A. | 48,49 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 14,08 | arboreal | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|---|---------------------------------------|--------------------|---------------------------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| | ZST | SZ4319 | k.A. | 49,53 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 13,59 | arboreal | |
| | ZST | SZ4320 | k.A. | 49,66 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 14,08 | arboreal | |
| | ZST | SZ4321 | k.A. | 46,59 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 25,52 | arboreal | |
| | ZST | SZ4022 | Tübingen, Ba-Wü | 45,92 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 14,28 | arboreal | |
| | ZST | SZ6478 | Wilhelma Stuttgart, Ba-Wü | 42,21 | k.A. | 222 | 62 | k.A. | 207 | 29,8 | arboreal | ♂ |
| | persönliche Sammlung Schwermann | Schwer- mann_I | Rhede, NRW | 48,44 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 18,57 | arboreal | |
| | persönliche Sammlung Schwermann | Schwer- mann_II | k.A. | 53,54 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 26,69 | arboreal | |
| Glirimorpha | | | | | | | | | | | | |
| ➤ Gliridae | | | | | | | | | | | | |
| • Muscardinini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Muscardinus avellanarius</i> (LINNEAUS, 1758) | ZFMK | A10640 | k.A. | 22,17 | 78 | 68 | 13 | 11 | 16,2. | 9,48 | arboreal | ♀ |
| | persönliche Sammlung Maier | Maier_I | k.A. | 22,67 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 17,68 | arboreal | |
| • Myoxini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Glis glis</i> (LINNEAUS, 1766) | STIPB | M1055 | k.A. | 32,02 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 24,31 | arboreal | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|--|----------|--------------|--|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|------------------------|---|
| • Leithiini | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dryomys nitedula intermedius</i> (NEHRING, 1902) | ZFMK | 94.88 | Steiermark, Niedertauern, Österreich | 22,23 | 80 | 75 | 19 | k.A. | 14,5 | 15,04 | arboreal | |
| <i>Eliomys quercinus</i> (LINNEAUS, 1766) | ZFMK | 71.100 | k.A. | 31,09 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 17,42 | arboreal | |
| <i>Graphiurus parvus</i> (TRUE, 1893) | STIPB | Koe3630 | Zucht R. Hutterer, Bonn | 21,77 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 14,7 | arboreal | |
| ➤ Aplodontidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aplodontia rufa</i> (RAFINESQUE, 1817) | STIPB | M6169 | k.A. | 70,66 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 27,76 | fossorial ^c | |
| ➤ Theridomyidae | | | | | | | | | | | | |
| † Sciuroidinae | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Sciuroides fransi</i> (MAJOR, 1873) | SMNH | M2534 | Caylux, Site 1, Mouillac, Frankreich | 38,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 21,07 | k.A. | MP25 - 26 |
| † <i>Sciuroides</i> sp. (MAJOR, 1873) | NHMB | Qi68a | Caylus, Tarn-et- Garonne, Quercy, Frankreich | 38,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 37,22 | k.A. | MP25 -26 |
| † Adelomyinae | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Adelomys</i> sp. (GERVAIS, 1849) | NHMB | QT756 | Larnagol, Cajarc, Quercy, Frankreich | 63,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 18,95 | k.A. | Belegmaterial Lavocat 1952, MP25 - 26 |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|--|----------|--------------|---|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|------------------------|---|
| ➤ †Ischyromyidae † Manitshini | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Ischyromys typus</i> (LEIDY, 1856) | CM | 588 | Loc. 322, Badland Creek, Nebraska, USA | 64,35 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 27,53 | fossorial ^a | Brule Form., Orellan, (33,3-33,9 mio a) Oreodon Beds |
| Sciuravida † Cylirodontidae | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Cylindrodon fontis</i> (DOUGLASS, 1901) | CM | 17204 | Cameron Springs Formation | 31,00 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 9,98 | k.A. ^a | Chadronian spätes Eozän (34 - 37,2 mio a) |
| † <i>Ardynomys occidentalis</i> (BURKE, 1936) | CM | 9991 | Südl. des Mc Carty's Mountain; Big Hole River; Montana | 44,72 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 18,02 | k.A. ^a | Oligozän (23 - 33,9 mio a) |
| Anomaluromorpha ➤ Anomaluridae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anomalurus beecrofti</i> (FRASER, 1852) | ZFMK | 64.501 | Fernando Poo, W- Afrika | 57,83 | 375 | 56 | 32 | 104 | k.A. | 16,00 | gleitend | |
| Myomorpha ➤ Muridae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rattus norvegicus</i> (BERKENHOUT, 1769) | TPT | Versuchstier | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | ** |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar-Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|--|--------------------------|--------------|--------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| Lagomorpha | | | | | | | | | | | | |
| <i>Oryctolagus cuniculus</i> (LINNAEUS, 1758) | STIPB | M6254 | k.A. | 72,11 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 40,30 | saltatorisch | |
| Scandentia | | | | | | | | | | | | |
| ➤ Tupaiidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tupaia glis</i> (RAFFLES, 1822) | pers. Sammlung Ruf | Ruf_I | k.A. | 50,24 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 23,00 | arboreal | |
| Chiroptera | | | | | | | | | | | | |
| Microchiroptera | | | | | | | | | | | | |
| ➤ Vespertilionidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Myotis myotis</i> (BORKHAUSEN, 1797) | STIPB | MaÜ228 | Horb, Ba-Wü. | --* | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 18,44 | fliegend | |
| ➤ Phyllostomidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Desmodus rotundus</i> (GEOFFROY, 1810) | STIPB | MaÜ99 | k.A. | 23,62 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 18,27 | fliegend | |
| Megachiroptera | | | | | | | | | | | | |
| ➤ Pteropodidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pteropus scapulatus</i> (PETERS, 1862) | STIPB | M260 | k.A. | 50,14 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 32,45 | fliegend | |

Appendix

| Taxa [† - fossiles Exemplar] | Sammlung | Inventar- Nr. | Fundort | Cb [mm] | KR [mm] | Schw [mm] | HF [mm] | Ohr [mm] | Gewicht [g] | Mikro-CT Auflösung [µm] | Lokomotions- modus | Bemerkung |
|--|----------|------------------|------------------------------------|------------|------------|--------------|------------|-------------|----------------|-------------------------------|-----------------------|-----------|
| Marsupialia Diprotodontia ➤ Petauridae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Petaurus breviceps papuanus</i> (THOMAS, 1888) | STIPB | M6455 | Zucht zoolog. Institut, München | 32,95 | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | k.A. | 25,5 | gleitend | ♂ |

** Schädelänge wurde vergleichend abgeschätzt

Appendix

Tab. A-II: Auflistung der Septen innerhalb des Recessus epitympanicums und der Bulla auditiva bei Sciuromorpha

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|-----------------------------------|-------------|---|---|---|----|-----|----|---|---|----|-----|----|--|
| Pteromyinae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Iomys horsfieldii thomsoni</i> | 9275 | o | o | + | + | + | o | + | + | + | o | o | $\frac{I, II, III}{a, I, II}$ |
| <i>Glaucomys volans</i> | 166289 | o | o | + | + | + | o | + | + | + | o | o | $\frac{I, II, III}{a, I, II}$ |
| <i>Petaurista petaurista</i> | 72.106 | o | o | + | + | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{I, II}{a, I, II}$ |
| <i>Hylopetes sagitta</i> | 6089 | o | o | + | + | + | + | + | + | + | + | o | $\frac{I, II, III, IV}{a, I, II, III}$ |
| <i>Pteromys volans</i> | 5100 | o | o | + | + | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{I, II}{a, I, II}$ |
| Tamiasciurini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tamiasciurus hudsonicus</i> | vK646 | + | o | + | + | o | o | + | + | + | + | o | $\frac{A, I, II}{a, I, II, III}$ |
| Funambulini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Prasadsciurus pennanti</i> | 89.23 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |
| <i>Funisciurus anerythrus</i> | 68.127 2 | + | o | + | o | o | o | + | + | o | o | o | $\frac{A, I}{a, I}$ |
| <i>Paraxerus cepapi</i> | 7968 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, B, I, II}{a, I, II}$ |
| Protoxerini | | | | | | | | | | | | | |

Appendix

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|---|--------|---|---|---|----|-----|----|---|---|----|-----|----|-----------------------------|
| <i>Protoxerus stangeri</i> | 62.10 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I, II}{a, I, II}$ |
| <i>Heliosciurus rufobrachium</i> | 69.315 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I, II}{a, I, II}$ |
| Nannosciurini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Nannosciurus melanotis</i> | 10355 | o | o | + | o | o | o | + | o | o | o | o | $\frac{I}{-}$ |
| <i>Tamiops mccllellandii</i> | 50.378 | o | + | + | o | o | o | + | + | o | o | o | $\frac{B, I}{a, I}$ |
| <i>Callosciurus finlaysonii</i> | 92.335 | o | + | + | o | o | o | + | + | o | o | o | $\frac{B, I}{a, I}$ |
| <i>Dremomys pernyi calidior</i> → li Ohr | 50.388 | o | + | + | o | o | o | + | + | o | o | o | $\frac{B, I}{a, I}$ |
| <i>Dremomys pernyi calidior</i> → re Ohr | 50.388 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B, I, II}{a, I}$ |
| Ratufini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ratufa bicolor</i> | 80.852 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I}$ |
| Tamiini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eutamias sp.</i> | 1624 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{I}{a, I, II}$ |
| <i>Eutamias sibiricus</i> | 79.7 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |

Appendix

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|------------------------------------|--------------|---|---|---|----|-----|----|---|---|----|-----|----|--------------------------------|
| <i>Neotamias townsendii</i> | 1614 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I, II}{a, I, II}$ |
| Marmotini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cynomys leucurus</i> | M872 | o | + | + | + | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, B, I, II}{a, I, II}$ |
| <i>Cynomys ludovicianus</i> | M873 | + | + | o | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B, I, II}{a, I, II}$ |
| <i>Spermophilus citellus</i> | M1110 | + | o | + | + | o | o | + | + | o | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II, III}$ |
| <i>Spermophilus erythrogenys</i> | 18870 | + | o | o | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |
| <i>Callospermophilus lateralis</i> | 131935 | o | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |
| <i>Notocitellus annulatus</i> | 4293 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |
| <i>Urocitellus undulatus</i> | 98.353 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B, I}{a, I, II}$ |
| † <i>Urocitellus undulatus</i> | 484 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B}{a, I, II}$ |
| <i>Spermophilus suslicus</i> | 294 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B, I}{a, I, II}$ |
| † <i>Palaeosciurus feignouxii</i> | FSL98 196 | o | + | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{B, I}{a, I, II}$ |

Appendix

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|--------------------------------------|----------------|-----|-----|---|----|-----|----|---|---|----|-----|----|--|
| Xerini | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Spermophilopsis leptodactylus</i> | 92.496 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | + | o | $\frac{A, I, II}{a, I, II, III}$ |
| <i>Euxerus erythropus</i> | 195914 59 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | + | o | $\frac{A, I}{a, I, II, III}$ |
| <i>Geosciurus inauris</i> | 61.411 | + | + | + | o | o | o | + | + | + | + | + | $\frac{A, B, I}{a, I, II, III, IV}$ |
| <i>Atlantoxerus getulus</i> | 88.195 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | + | + | $\frac{A, I}{a, I, II, III, IV}$ |
| † <i>Heteroxerus costatus</i> | 1952114 404 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | + | + | ? | ? | $\frac{?}{? \ I, II}$ |
| Sciurini | | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Sciurus</i> sp. | Ph1322 | (+) | (+) | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{I, II}{a, I, II}$ |
| <i>Sciurus carolinensis</i> | M6395 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A, I}{a, I, II}$ |
| <i>Sciurus vulgaris</i> | M882 | + | o | + | o | o | o | + | + | + | o | o | $\frac{A/B, I}{a, I, II}$ |
| †Adelomyinae | | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Adelomys</i> sp. | QT756 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | nicht erhalten => keine Aussage möglich |
| †Sciuroidinae | | | | | | | | | | | | | |

Appendix

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|-------------------------------------|-------------|---|---|---|----|-----|----|---|---|----|-------|-------|--|
| † <i>Sciuroides fransi</i> | M2534 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | nicht erhalten => keine Aussage möglich |
| † <i>Sciuroides</i> sp. | Qi68a | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | nicht erhalten => keine Aussage möglich |
| Gliridae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Muscardinus avellanarius</i> | A1064 0 | o | o | o | o | o | o | + | + | + | + | +/pmd | $\frac{-}{a, I, II, III, IV/pm}$ |
| <i>Glis glis</i> | M1055 | o | o | o | o | o | o | + | + | + | + | o | $\frac{-}{a, I, II, III}$ |
| <i>Dryomys nitedula intermedius</i> | 94.88 | o | o | o | o | o | o | + | + | + | +/pmd | o | $\frac{-}{a, I, II, III/ pm}$ |
| <i>Eliomys quercinus</i> | 71.100 | o | o | o | o | o | o | + | + | + | +/pmd | o | $\frac{-}{a, I, II, III/ pm}$ |
| <i>Graphiurus parvus</i> | Koe363 0 | o | o | o | o | o | o | + | + | + | +/pmd | o | $\frac{-}{a, I, II, III/ pm}$ |
| Aplodontidae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aplodontia rufa</i> | M6169 | | | | | | | | | | | | viele Knochenbälkchen |
| Außengruppen | | | | | | | | | | | | | |
| †Cylindrodontidae | | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Cylindrodon fontis</i> | 17204 | | | | | | | | | | ? | | viele Knochenbälkchen |
| † <i>Ardynomys occidentalis</i> | 9991 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | nicht erhalten => keine Aussage möglich |

Appendix

| Taxa | Inv.Nr | A | B | I | II | III | IV | a | I | II | III | IV | Gleichung |
|---------------------------|--------|---|---|---|----|-----|----|---|---|----|-----|----|-----------------------|
| †Ischyromyidae | | | | | | | | | | | | | |
| † <i>Ischyromys typus</i> | 588 | | | | | | | | | | | | viele Knochenbälkchen |

- = nicht vorhanden

+ = vorhanden

? = nicht erhalten, deshalb ist keine Aussage möglich

pmd = posteromediales Divertikulum

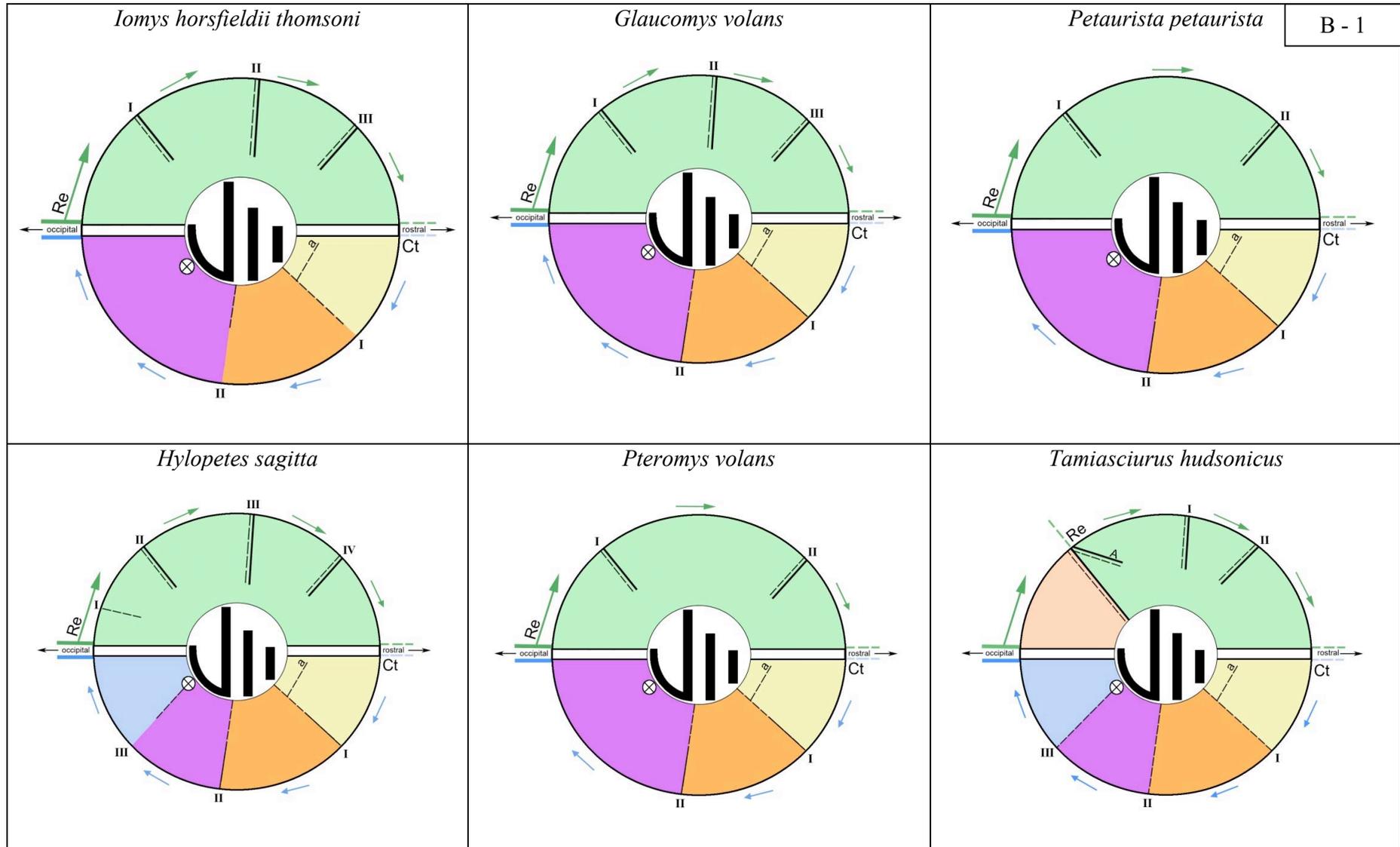
Appendix

| Nr. | Merkmal | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|--|------------------|-------------------|--------|------|---|
| 1 | ASC ausgelenkt | nicht ausgelenkt | ausgelenkt | | | |
| 2 | PSC ausgelenkt | nicht ausgelenkt | ausgelenkt | | | |
| 3 | LSC ausgelenkt | nicht ausgelenkt | ausgelenkt | | | |
| 4 | ASC Formänderung | rund | geändert | | | |
| 5 | PSC Formänderung | rund | geändert | | | |
| 6 | LSC Formänderung | rund | geändert | | | |
| 7 | Secundaria | nicht sichtbar | sichtbar | | | |
| 8 | Ccs | nicht vorhanden | vorhanden | | | |
| 9 | Apex verschließt Cochlea | nein | ja | | | |
| 10 | Cochleawindungen prominent | nein | ja | | | |
| 11 | Processus cephalicus | nicht vorhanden | klein | mittel | groß | |
| 12 | Processus gracilis | nicht vorhanden | klein | mittel | groß | |
| 13 | Processus lateralis | nicht vorhanden | klein | mittel | groß | |
| 14 | Processus muscularis mallei | nicht vorhanden | klein | mittel | groß | |
| 15 | Manubrium mallei bimarginat | nein | ja | | | |
| 16 | Foramen der Chorda tympani | nein | ja | | | |
| 17 | Spatula | nicht vorhanden | klein | mittel | groß | |
| 18 | Spatula perforiert | nein | ja | | | |
| 19 | Kanal durch Malleus | nein | ja | | | |
| 20 | Crus breve incudis spitz | nein | ja | | | |
| 21 | Crus breve incudis abgeflacht | nein | ja | | | |
| 22 | Crus breve incudis ausgelenkt | nein | ja | | | |
| 23 | Crus longum incudis bimarginat | nein | ja | | | |
| 24 | Crus longum incudis ausgebeult | nein | ja | | | |
| 25 | Facies articularis dorsal gelegen | nein | ja | | | |
| 26 | Caput incudis steil ansteigend | nein | ja | | | |
| 27 | rechter Winkel zwischen Crus breve incudis und Crus longum incudis | nein | ja | | | |
| 28 | Processus muscularis stapedis ausgebildet | ausgebildet | nicht ausgebildet | | | |
| 29 | Crus rostrale des Stapes bogenförmig | nein | ja | | | |
| 30 | Schenkel gleichmäßig | nein | ja | | | |
| 31 | Basis stapedis löffelförmig | nein | ja | | | |

Appendix

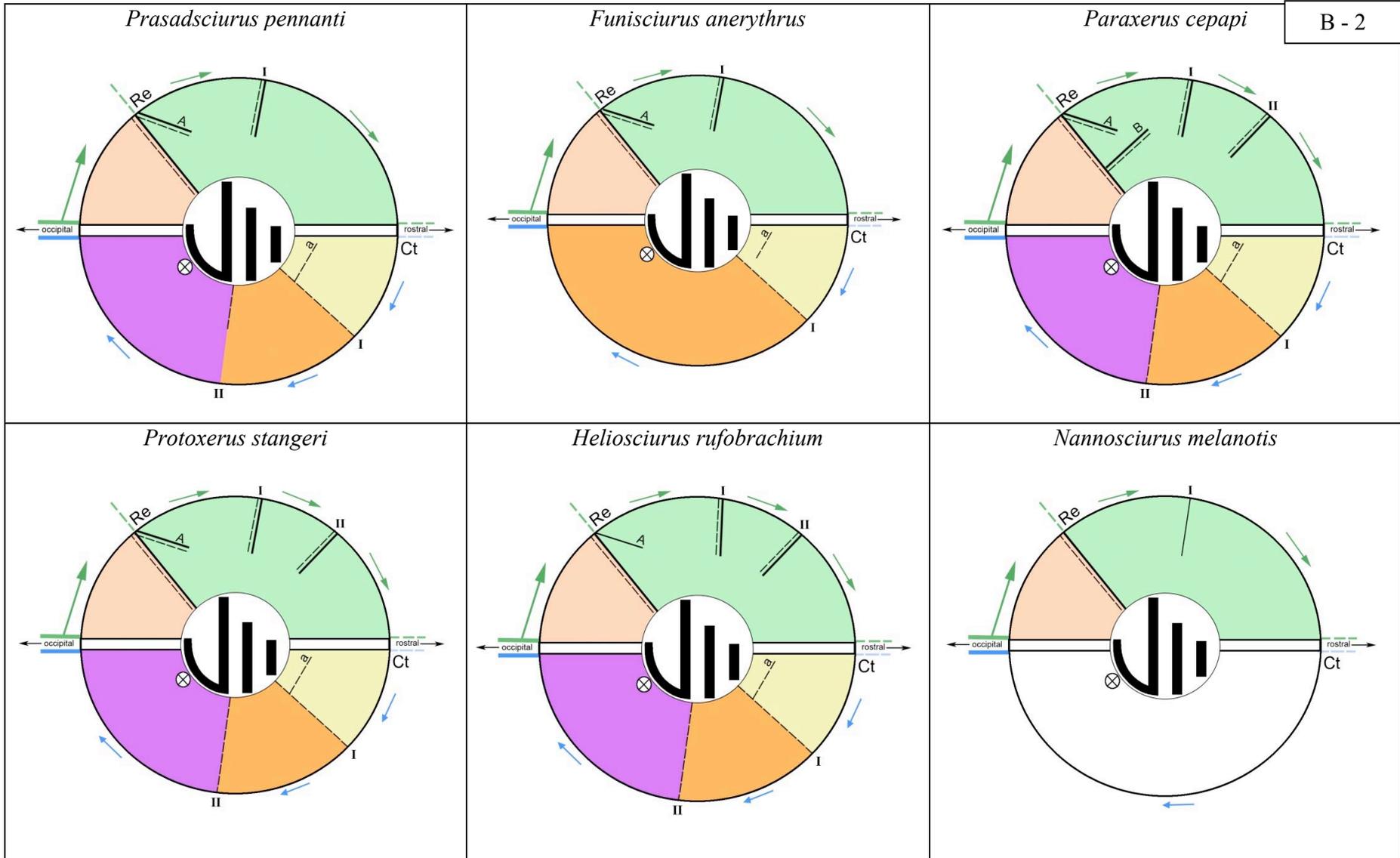
| Nr. | Merkmal | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-----|---|-------------------------|------------------|--------------------|------|------|
| 32 | Basis stapedis ausgebeult | nein | ja | | | |
| 33 | Basis stapedis mit Grube | nein | ja | | | |
| 34 | Basis stapedis reniform | nein | ja | | | |
| 35 | Cochlea Ausrichtung | ventral | ventro-rostral | | | |
| 36 | Facette 4 von lateral sichtbar | nein | ja | | | |
| 37 | Leiste um Incus Facies articularis | nein | ja | | | |
| 38 | Kragen am Malleus | nein | ja | | | |
| 39 | Malleuskopf über Facies articularis hinausragend | nein | wenig | deutlich | | |
| 40 | Anzahl der Hauptsepten dorsal | keine | eine | zwei | drei | vier |
| 41 | Anzahl der Nebensepten dorsal | keine | eine | zwei | drei | vier |
| 42 | Anzahl der Hauptsepten ventral | keine | eine | zwei | drei | vier |
| 43 | Anzahl der Nebensepten ventral | keine | eine | zwei | drei | vier |
| 44 | Form des Manubrium mallei | gerade | gebogen | | | |
| 45 | Ductus endolymphaticus | unter der Hälfte des Cc | in Hälfte des Cc | über Hälfte des Cc | | |

Appendix

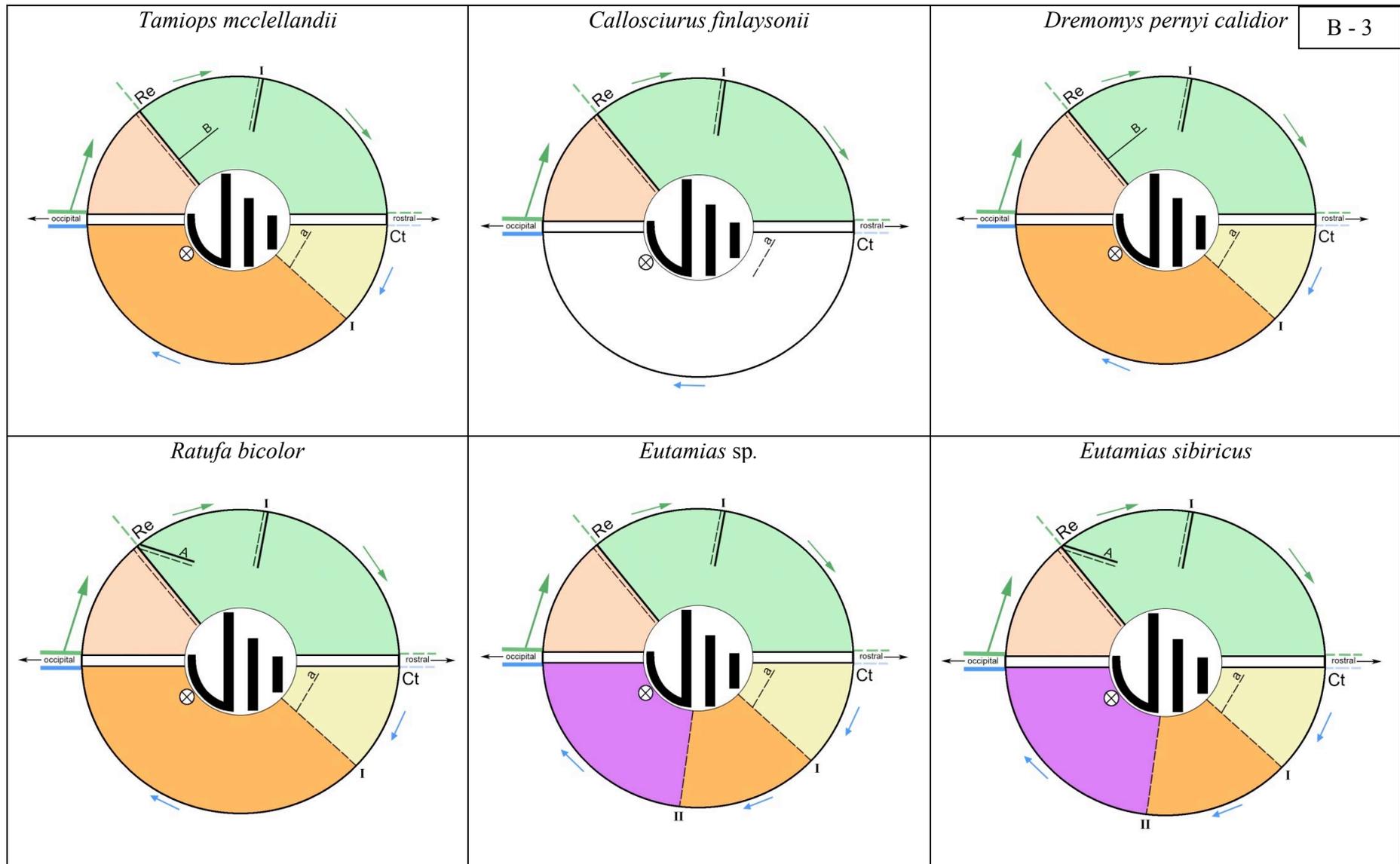


Appendix

B - 2

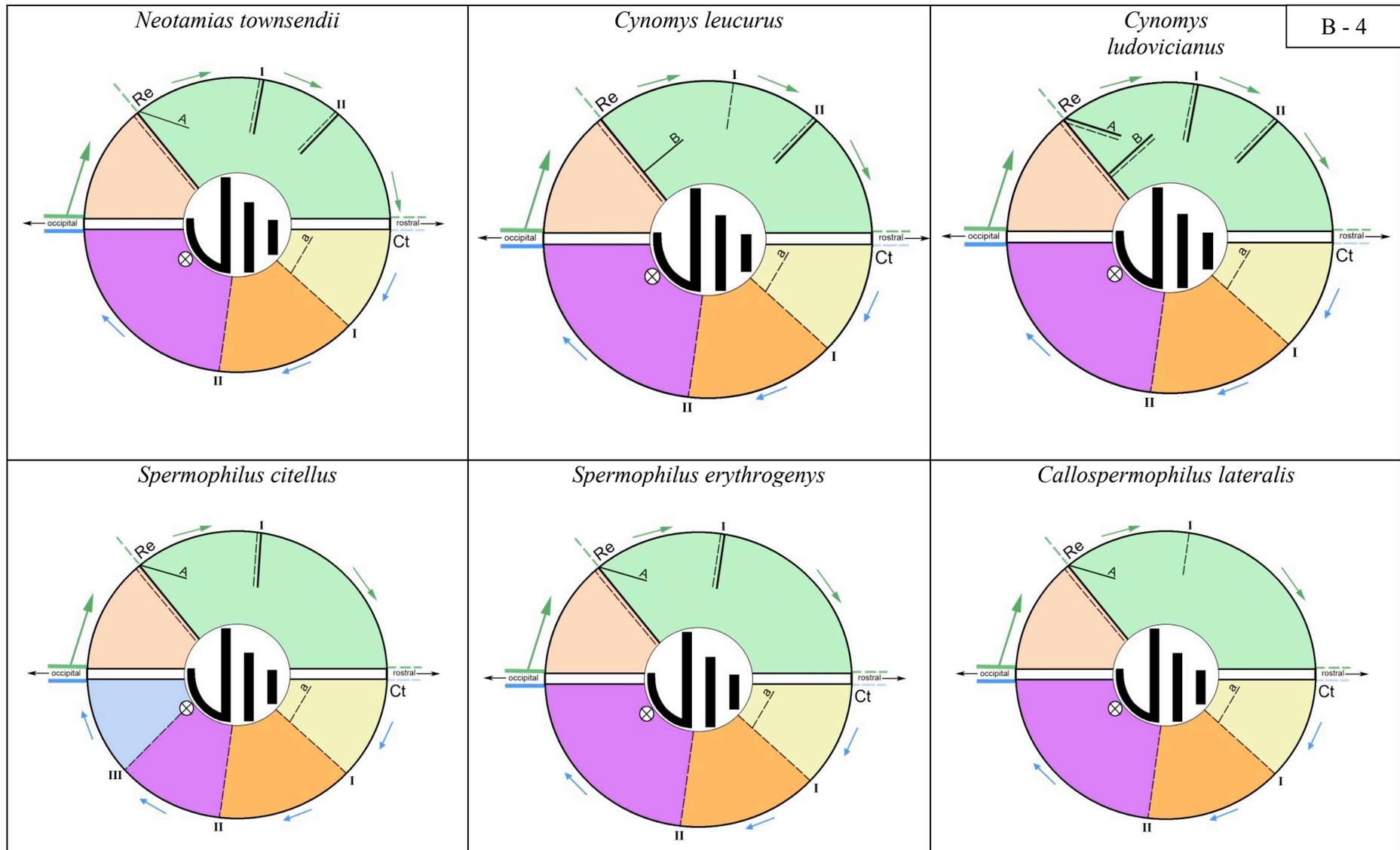


Appendix

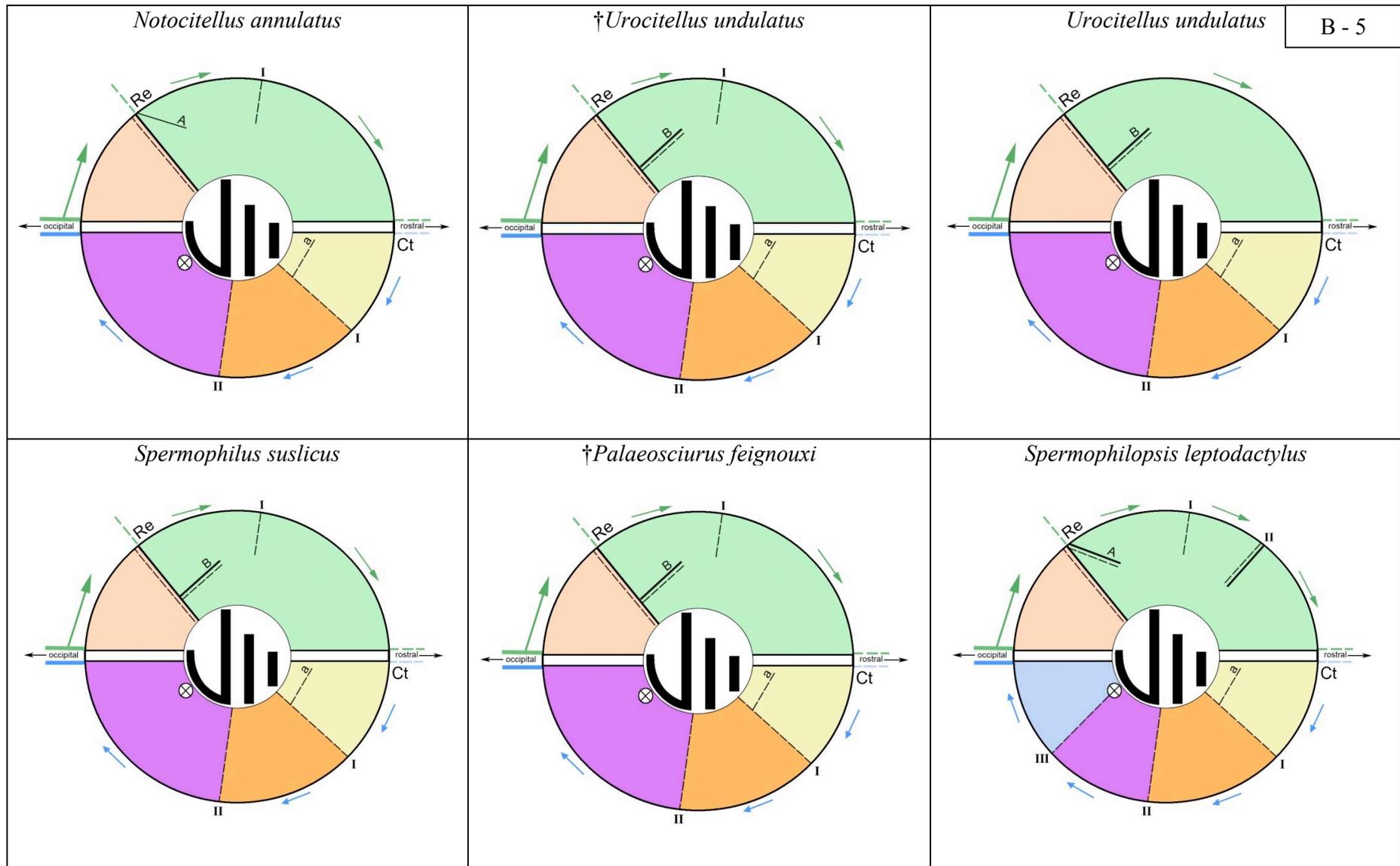


B - 3

Appendix

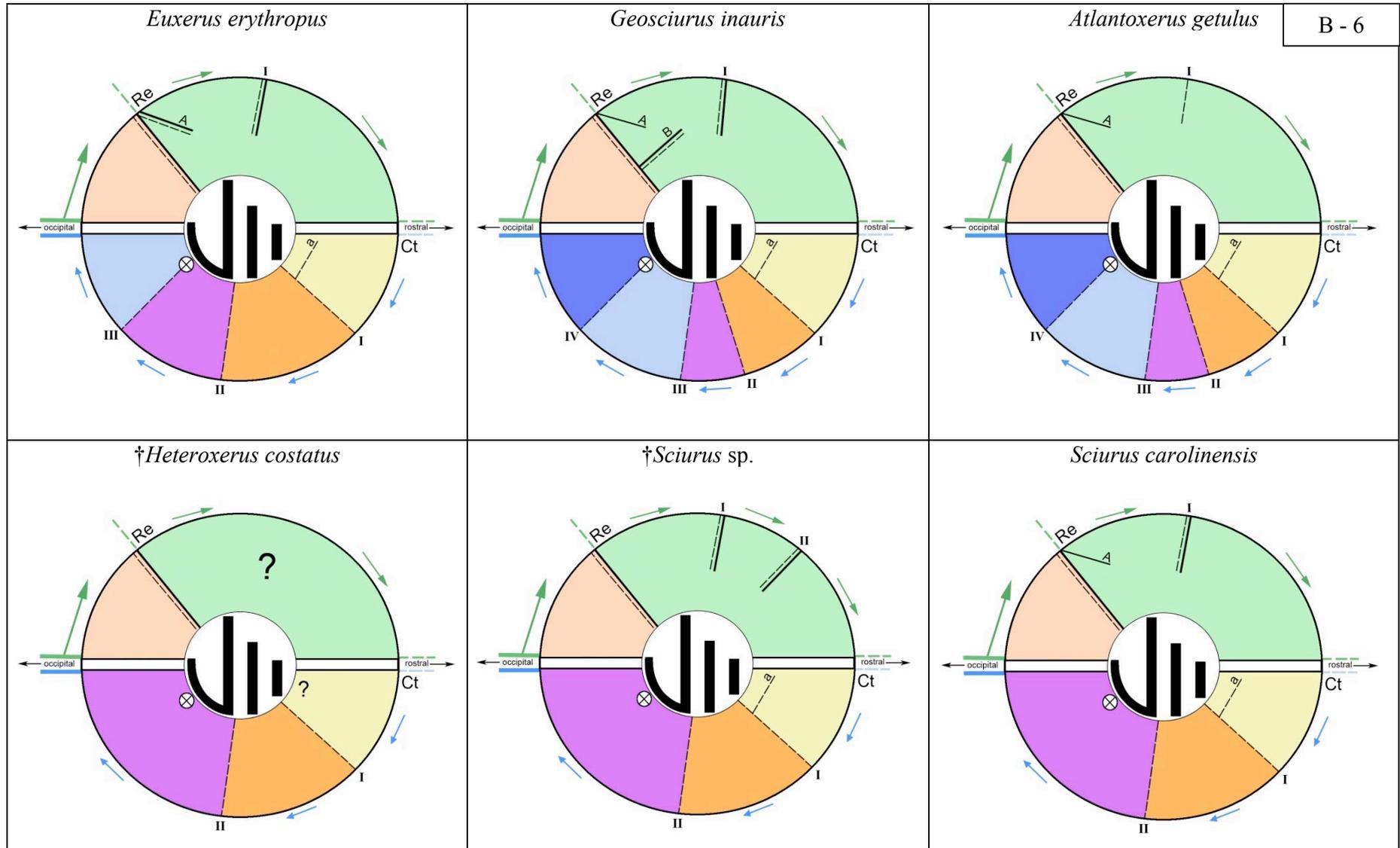


Appendix

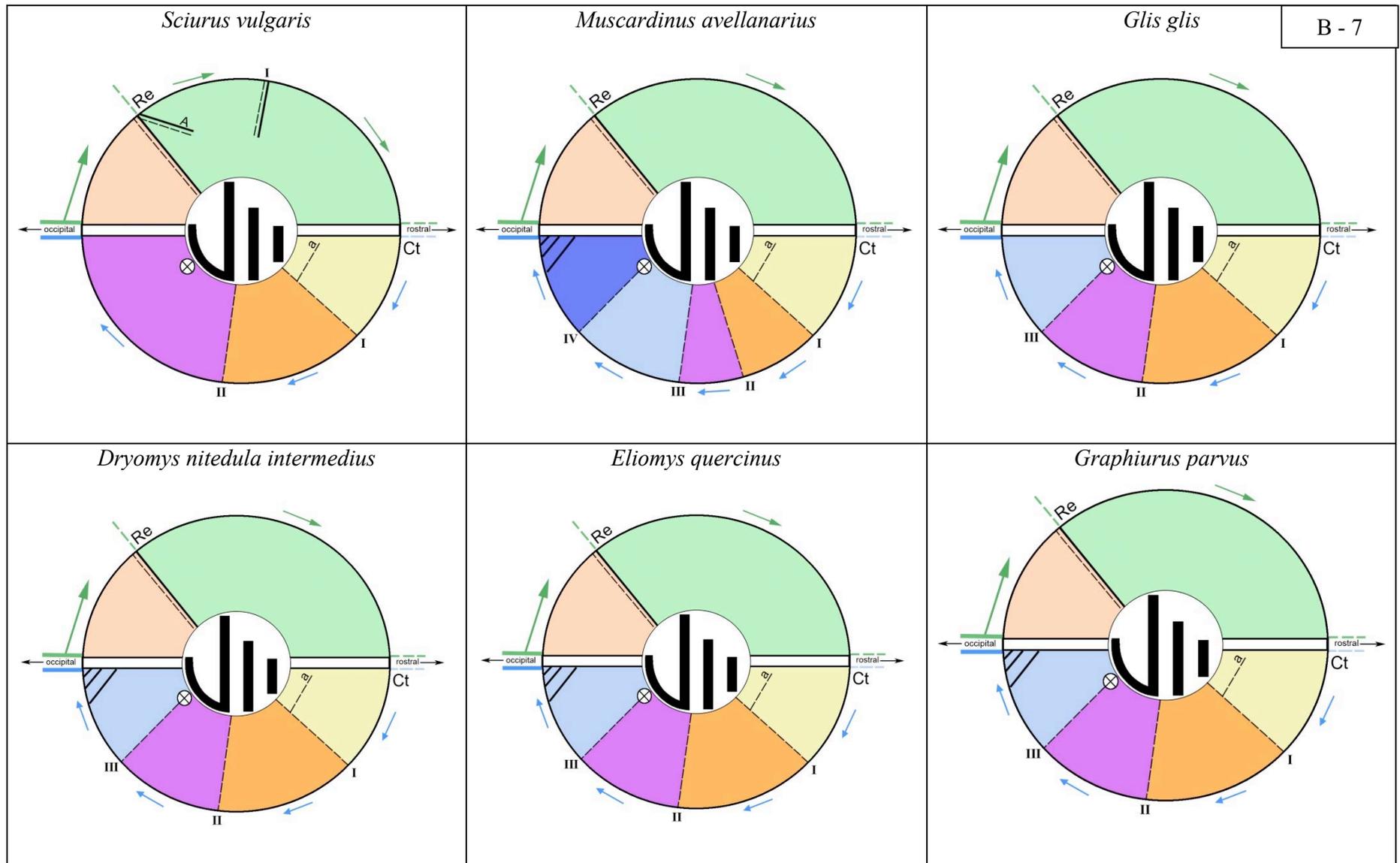


Appendix

B - 6



Appendix



Appendix

| | | | |
|---|--|---|--------------|
| <p><i>Aplodontia rufa</i></p> <p>→ viele Knochenbälkchen</p> | <p>†<i>Sciuroides</i> sp.</p> <p>→ nicht erhalten</p> | <p>†<i>Sciuroides fransi</i></p> <p>→ nicht erhalten</p> | <p>B - 8</p> |
| <p>†<i>Adelomys</i> sp.</p> <p>→ nicht erhalten</p> | <p>†<i>Ischyromys typus</i></p> <p>→ viele Knochenbälkchen</p> | <p>†<i>Cylindrodon fontis</i></p> <p>→ nicht erhalten</p> | |
| <p>†<i>Ardynomys occidentalis</i></p> <p>→ nicht erhalten</p> | | | |

Appendix

B - 9

Tomys horfieldii thomsoni

Glaucomys volans

Petaurista petaurista

lateral

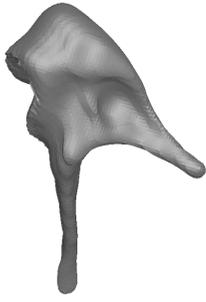
medial

rostral

occipital

ventral

dorsal



0.5mm



0.5mm



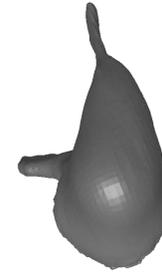
0.5mm



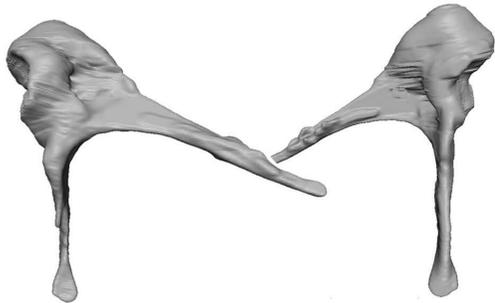
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

0.5mm



0.5mm



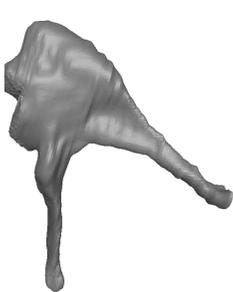
0.5mm



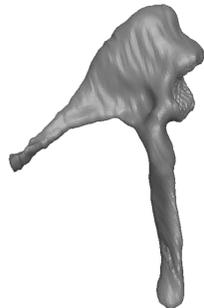
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

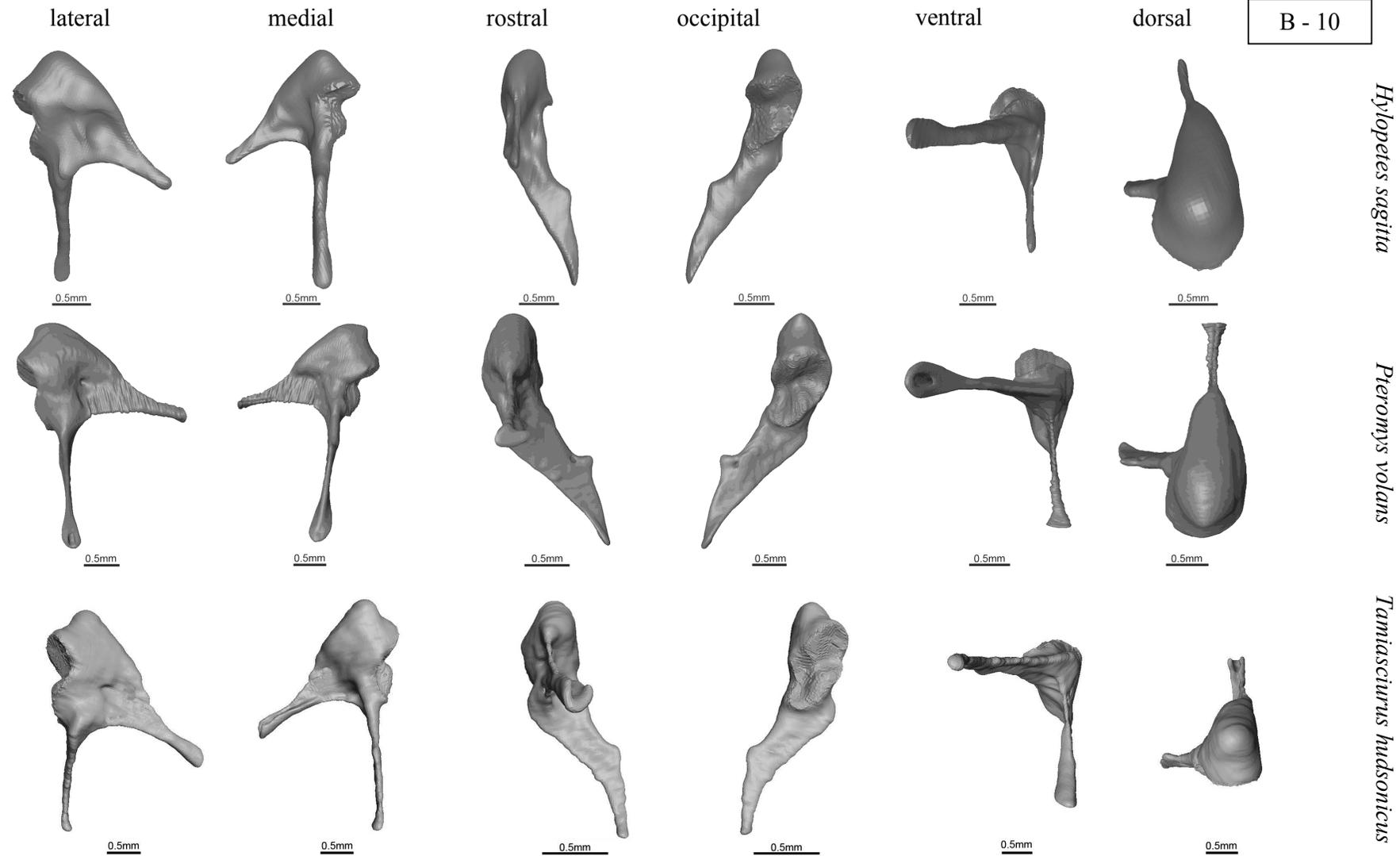


0.5mm

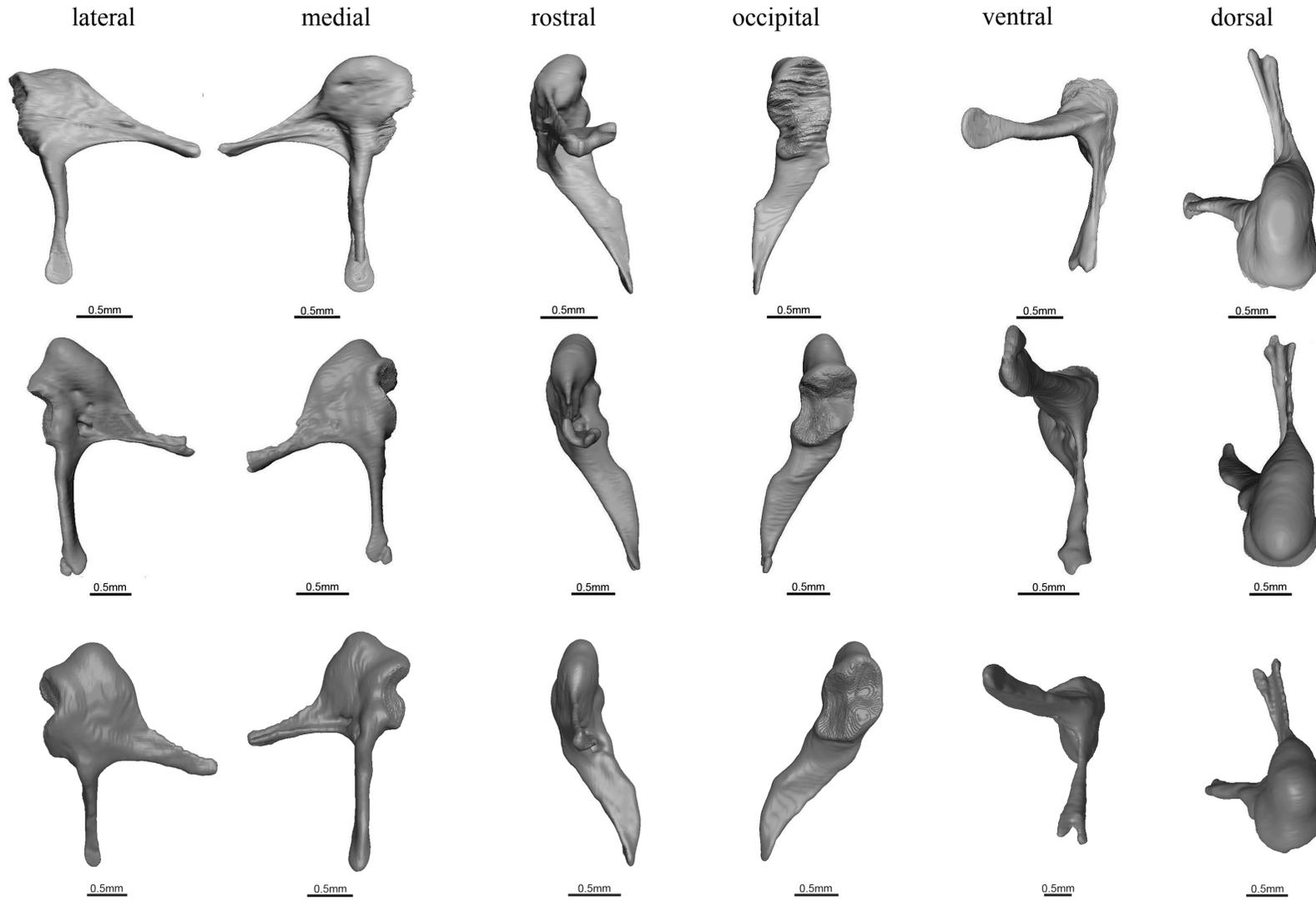


0.5mm

Appendix



Appendix



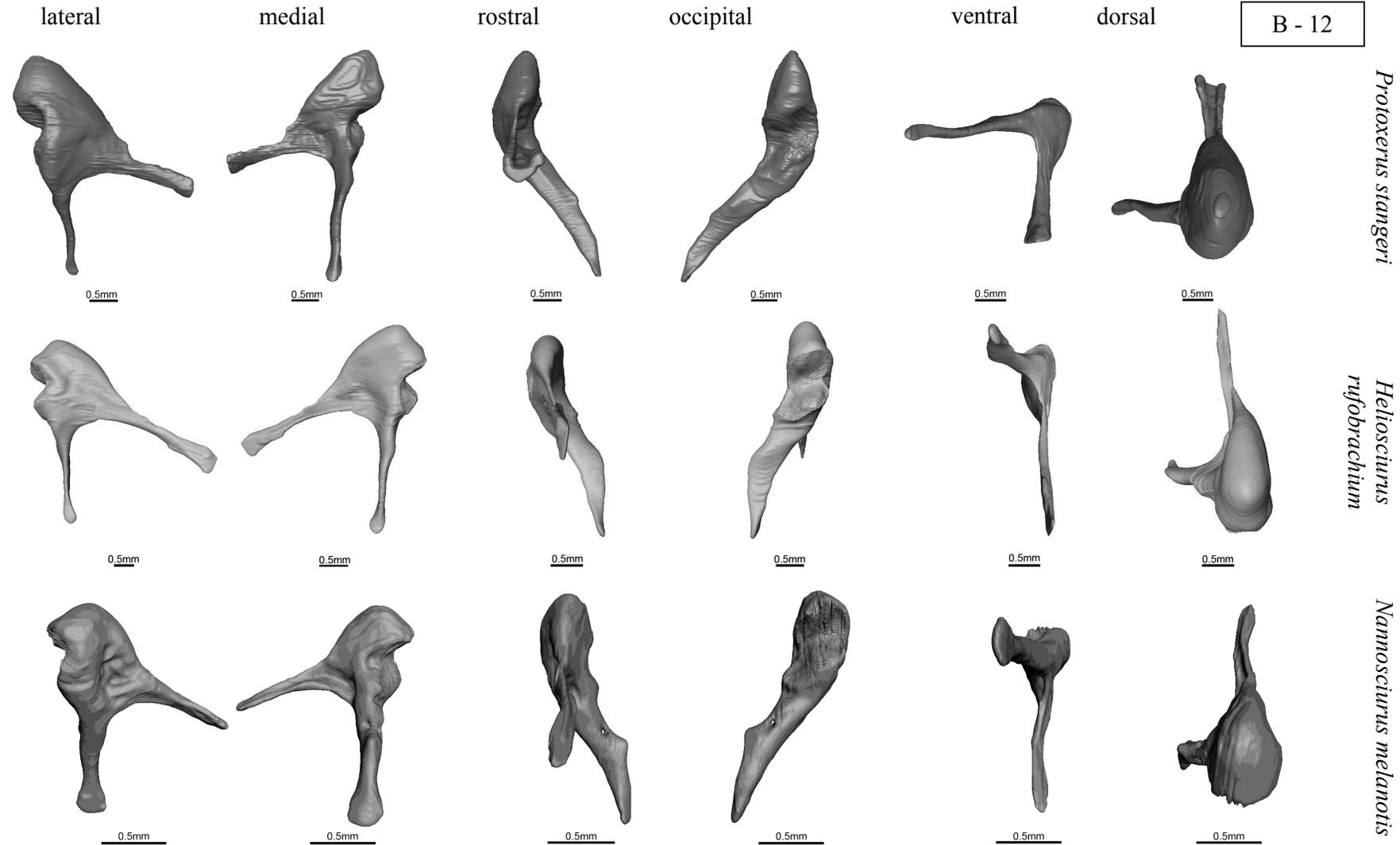
B - 11

Funambulus pennanti

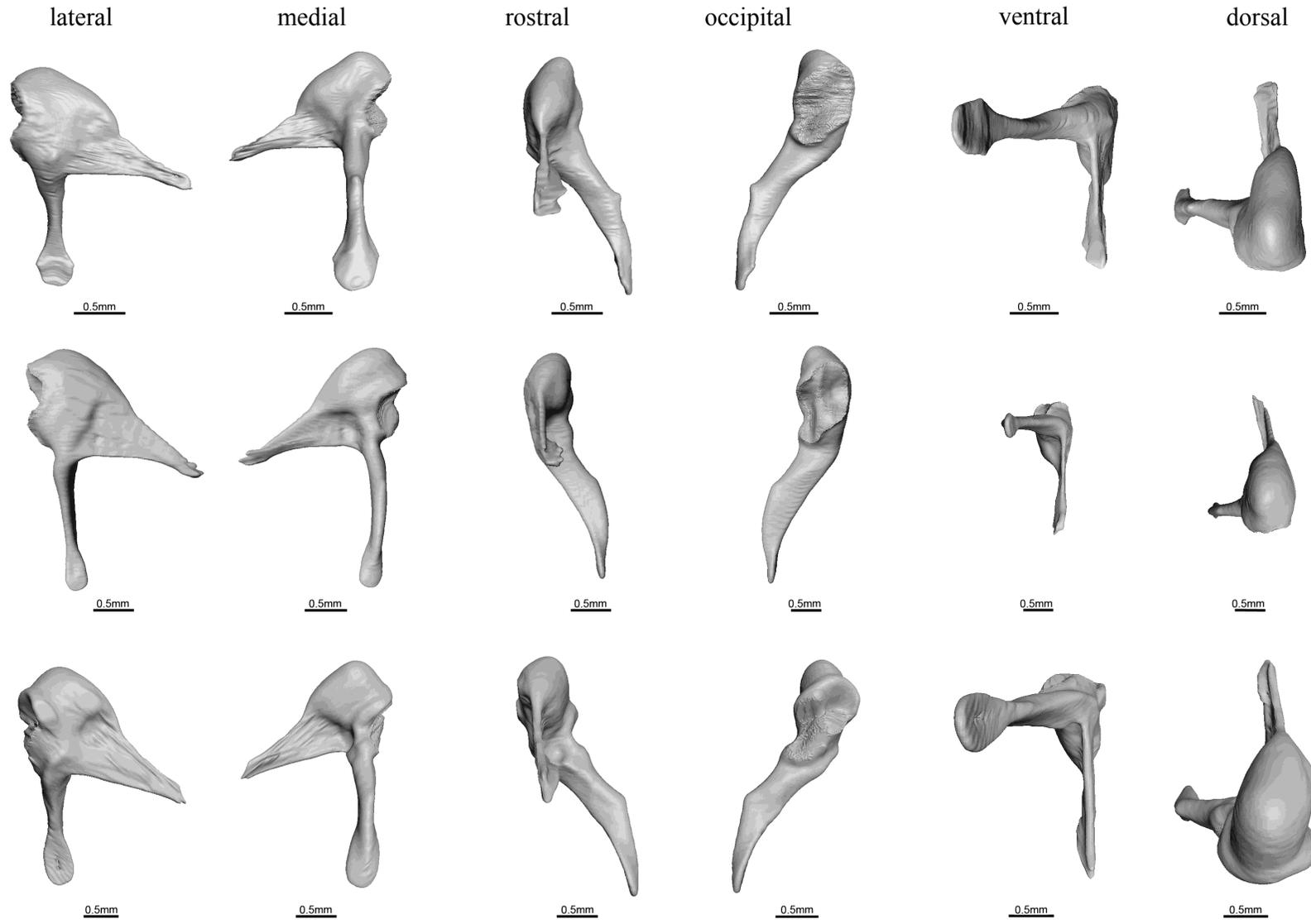
Funisciurus anerythrus

Paraxerus cepapi

Appendix



Appendix



B - 13

Taniops mecllandii

Callosiurus finlaysonii

Dremomys pernyi
calidior

Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

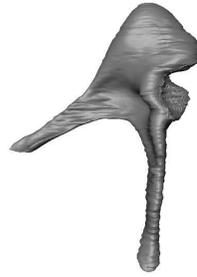
ventral

dorsal

B - 14



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

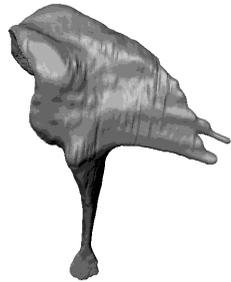


0.5mm

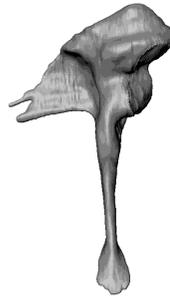


0.5mm

R. bicolor



0.5mm



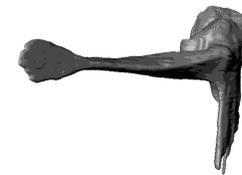
0.5mm



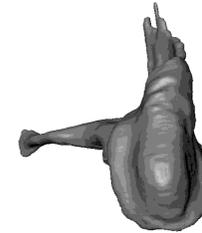
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

E. sp.



0.5mm



0.5mm



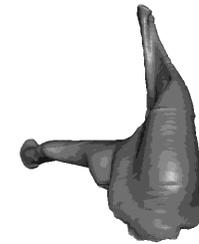
0.5mm



0.5mm



0.5mm

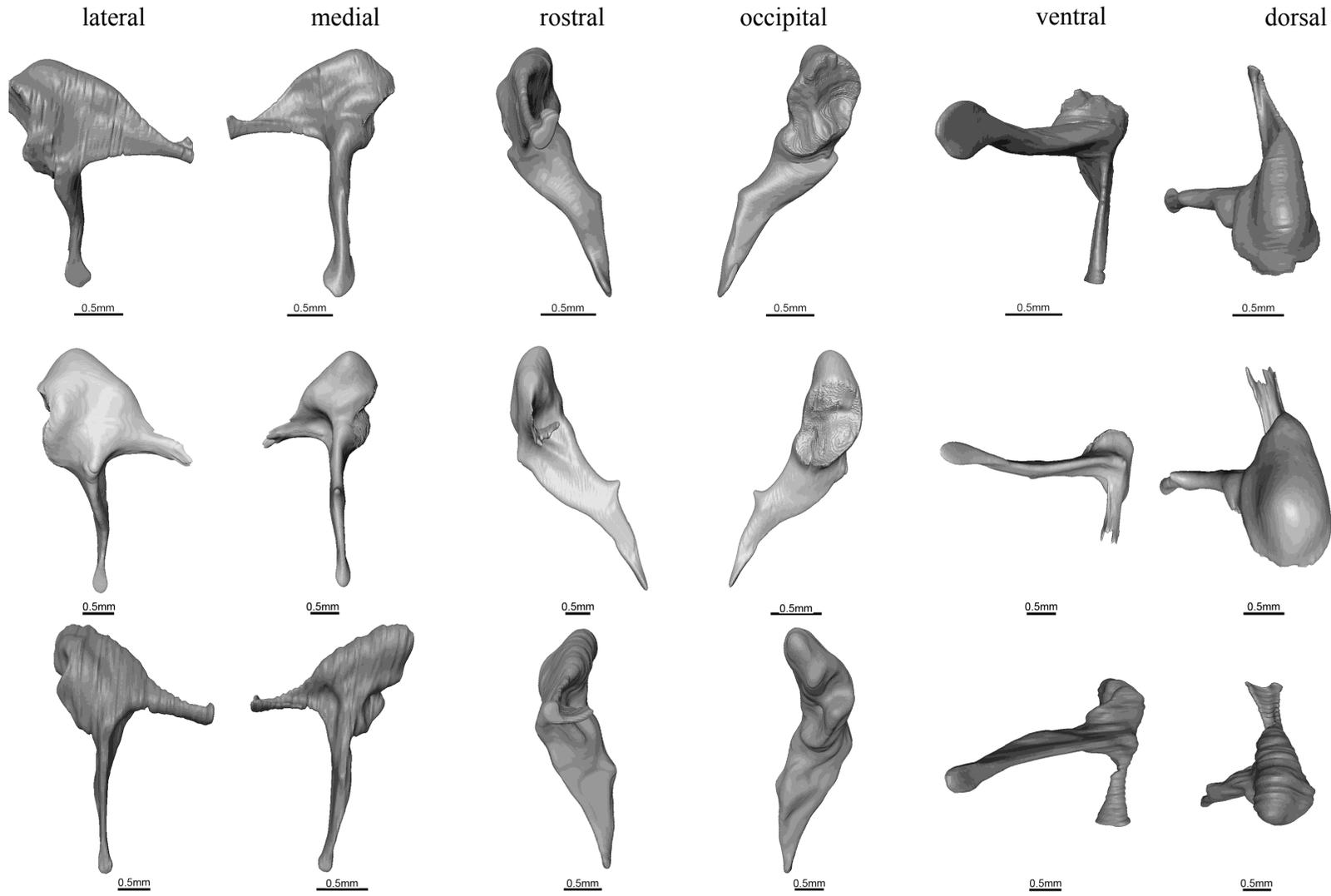


0.5mm

E. sibiricus

Appendix

B - 15

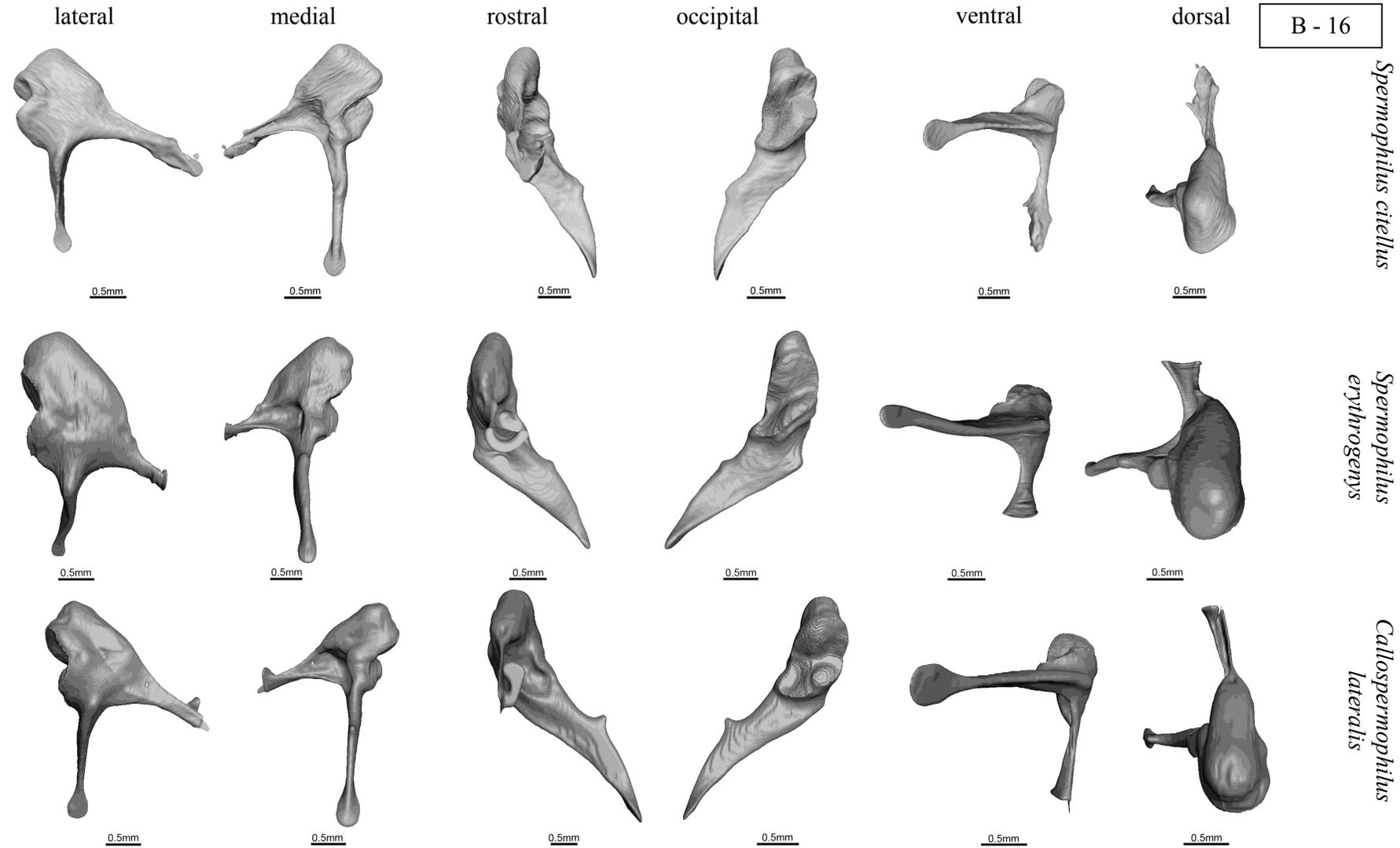


Neotamias townsendii

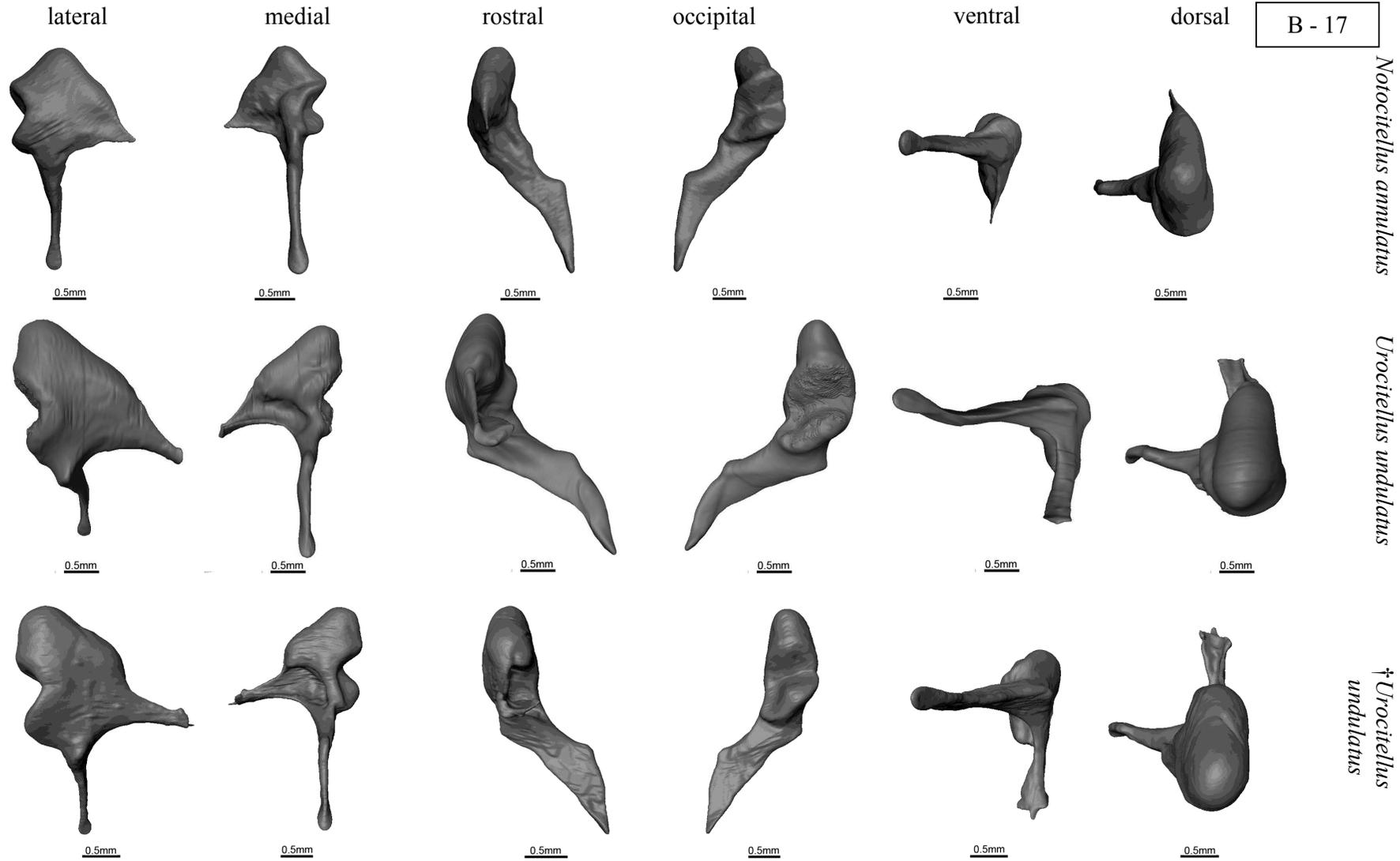
Cynomys leucurus

Cynomys ludovicianus

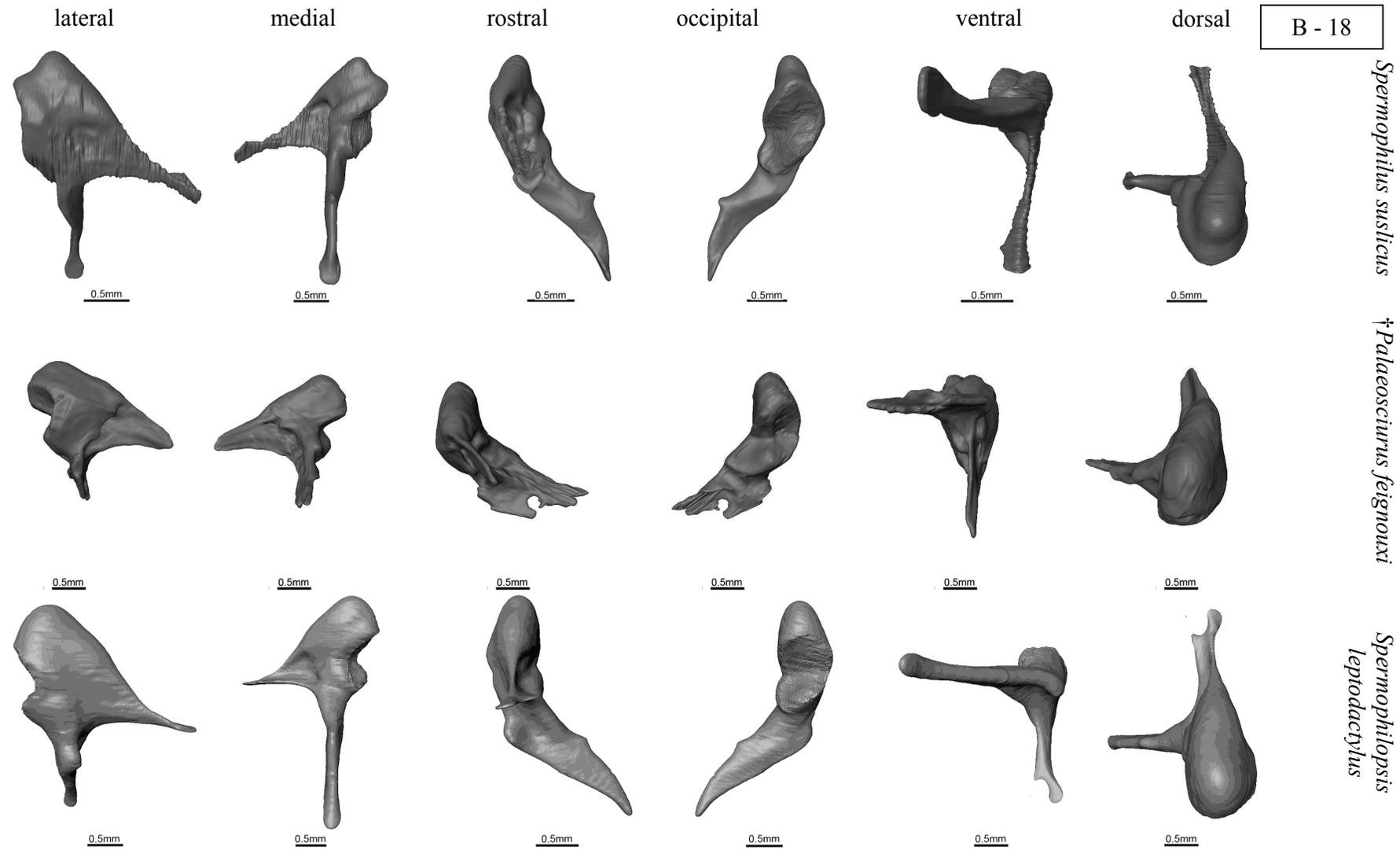
Appendix



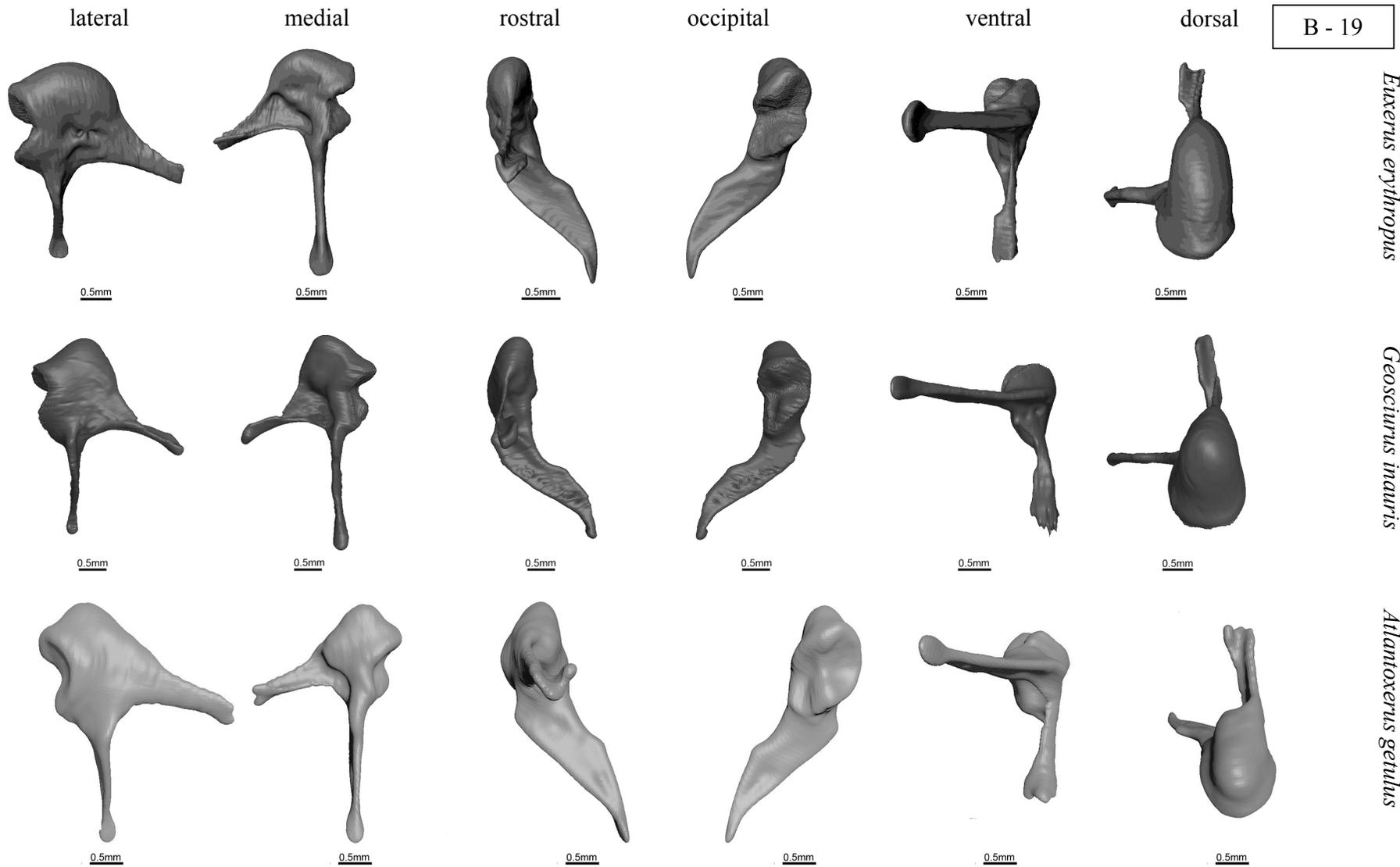
Appendix



Appendix



Appendix



Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

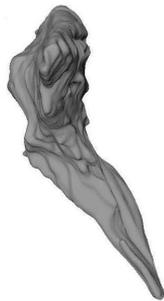
B - 20



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

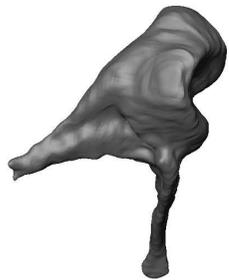


0.5mm

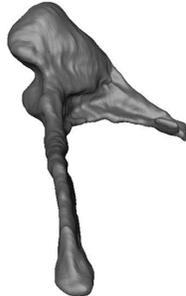


0.5mm

†*Heteroxerus costatus*



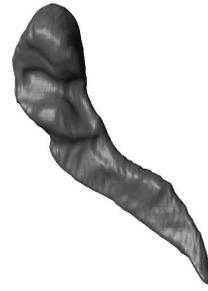
0.5mm



0.5mm



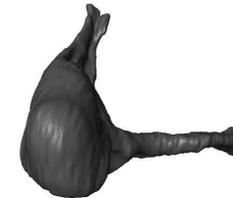
0.5mm



0.5mm



0.5mm



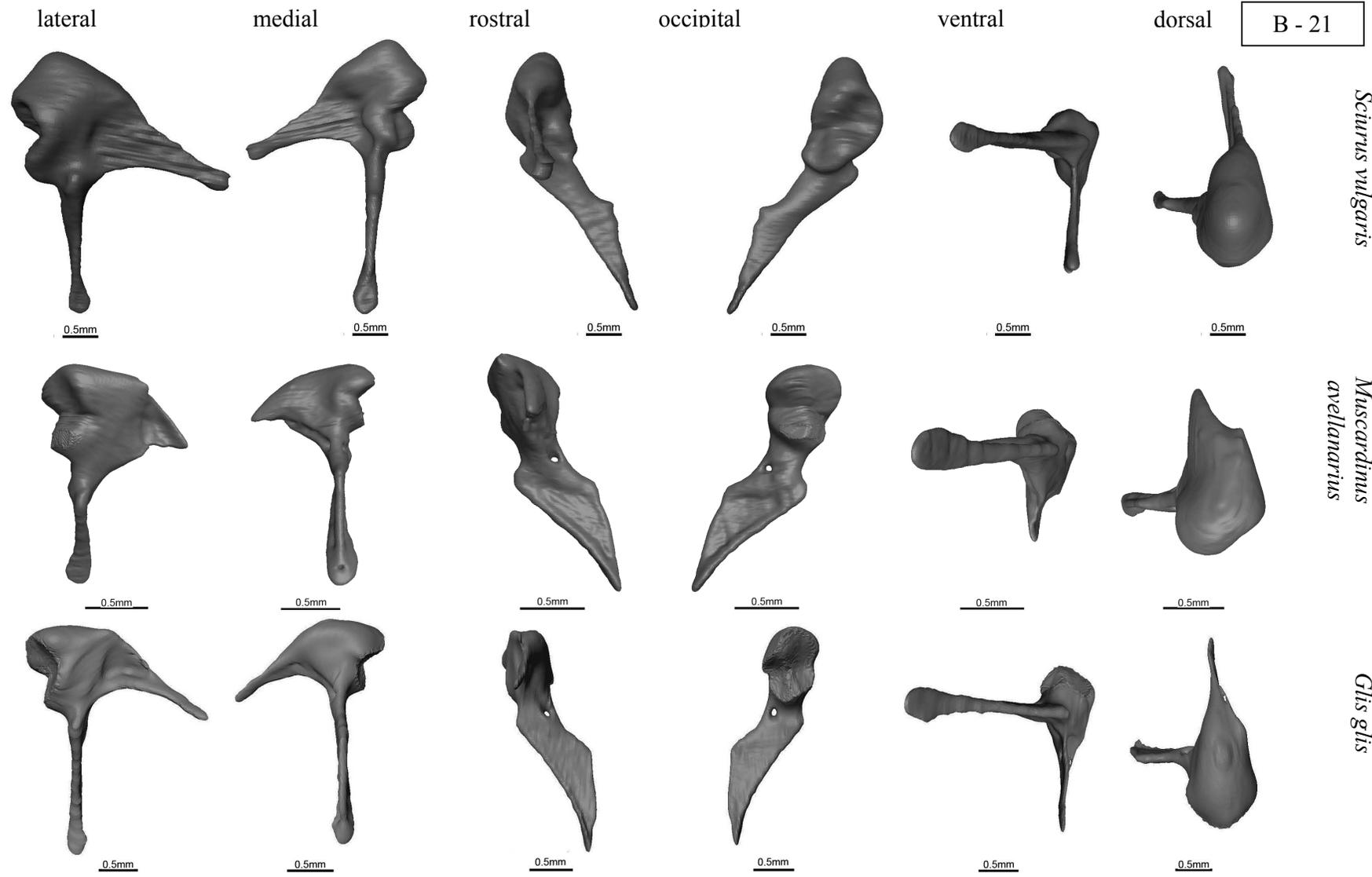
0.5mm

†*Sciuirus* sp

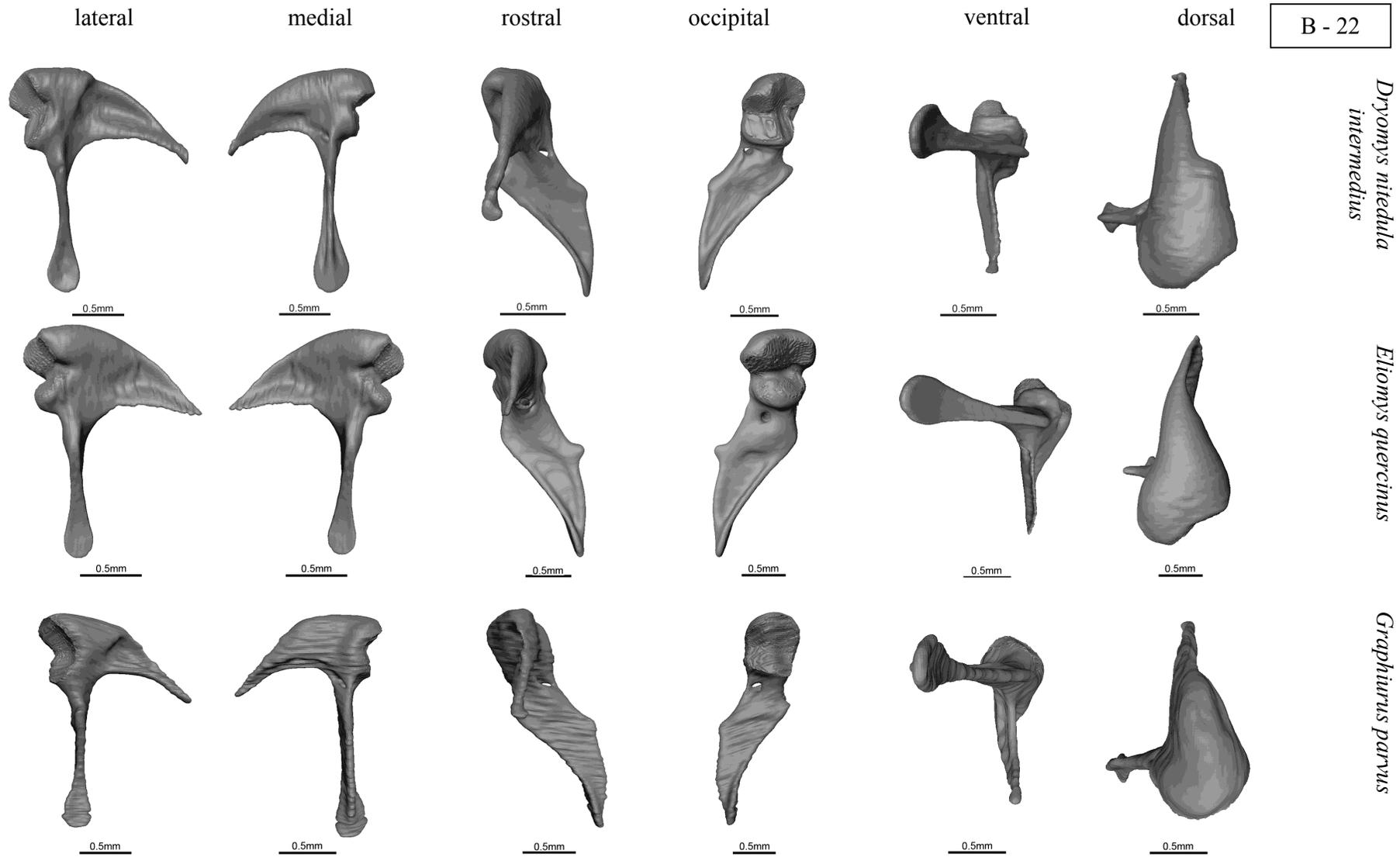
Nicht erhalten

Sciuirus carolinensis

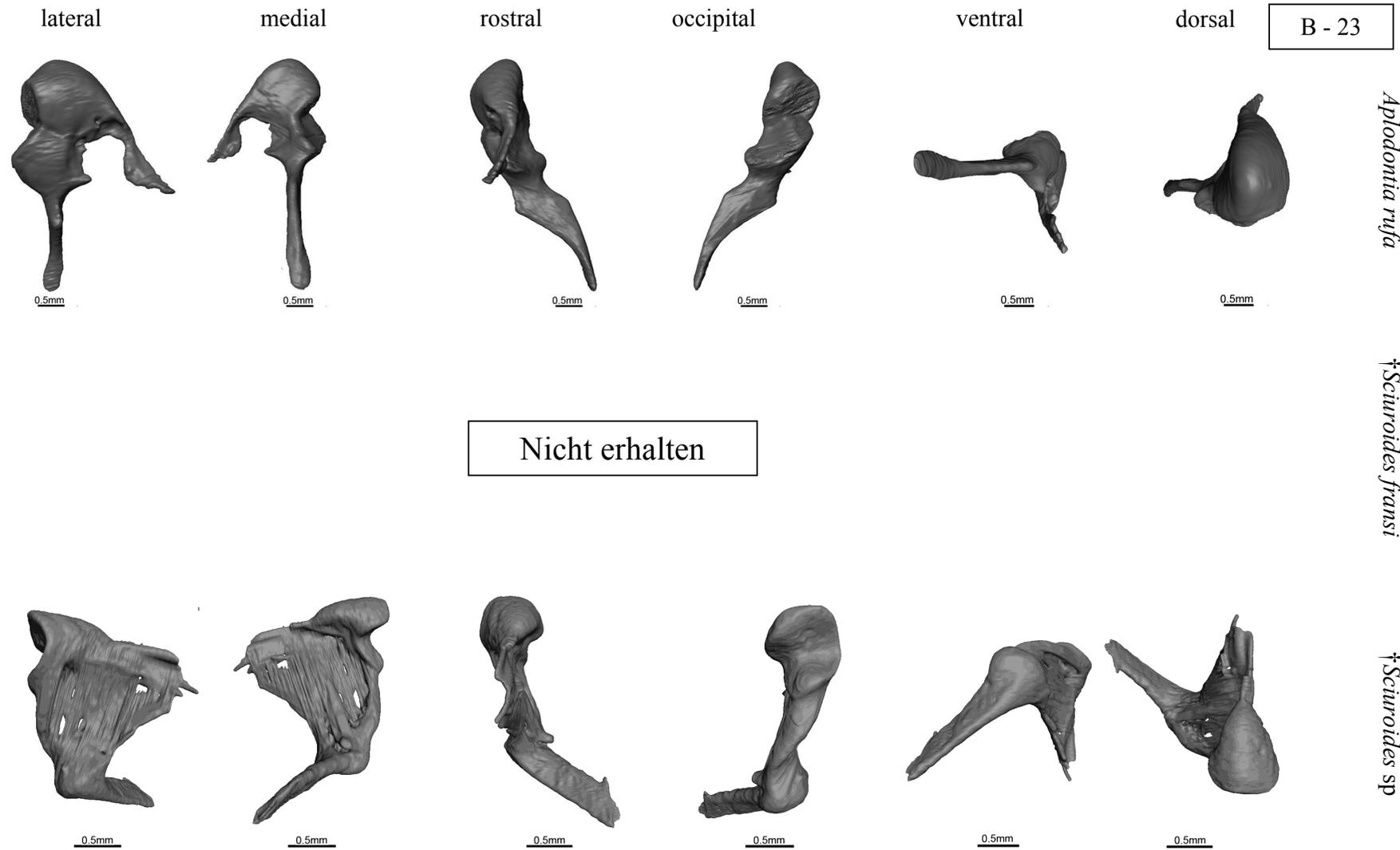
Appendix



Appendix



Appendix



Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

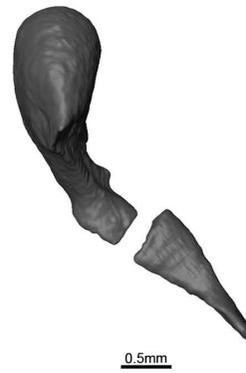
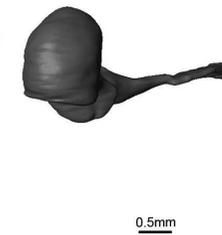
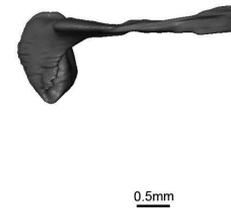
B - 24

Nicht erhalten

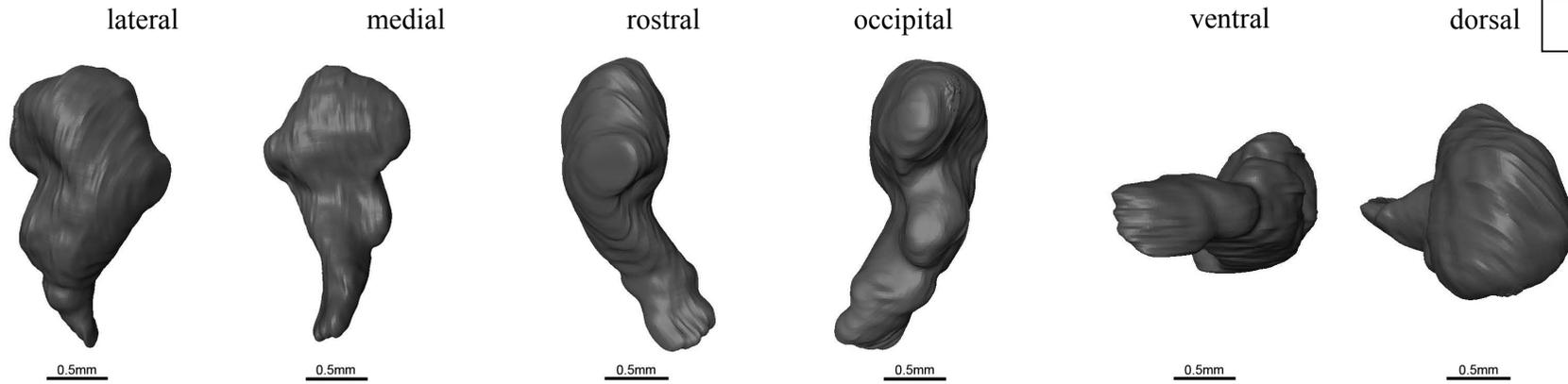
†*Adelomys* sp

†*Ischyromys tytus*

†*Cylindrodontia fontis*



Appendix



B - 25

Ardynomyx occidentalis

Appendix

B - 26

lateral

medial

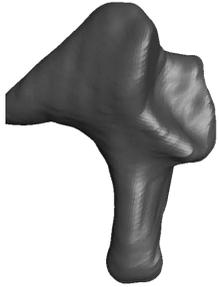
rostral

occipital

ventral

dorsal

Iomys horsfieldii
thomsoni



0.5 mm



0.5 mm



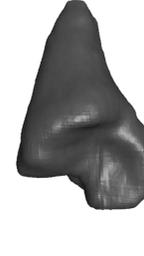
0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm

Glaucomys volans



0.5 mm



0.5 mm



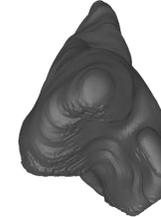
0.5 mm



0.5 mm

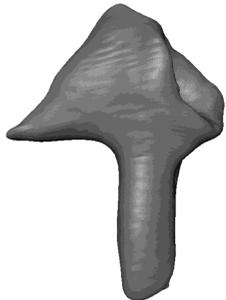


0.5 mm



0.5 mm

Petaurista petaurista



0.5 mm



0.5 mm



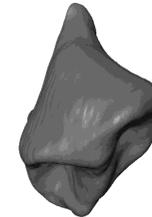
0.5 mm



0.5 mm



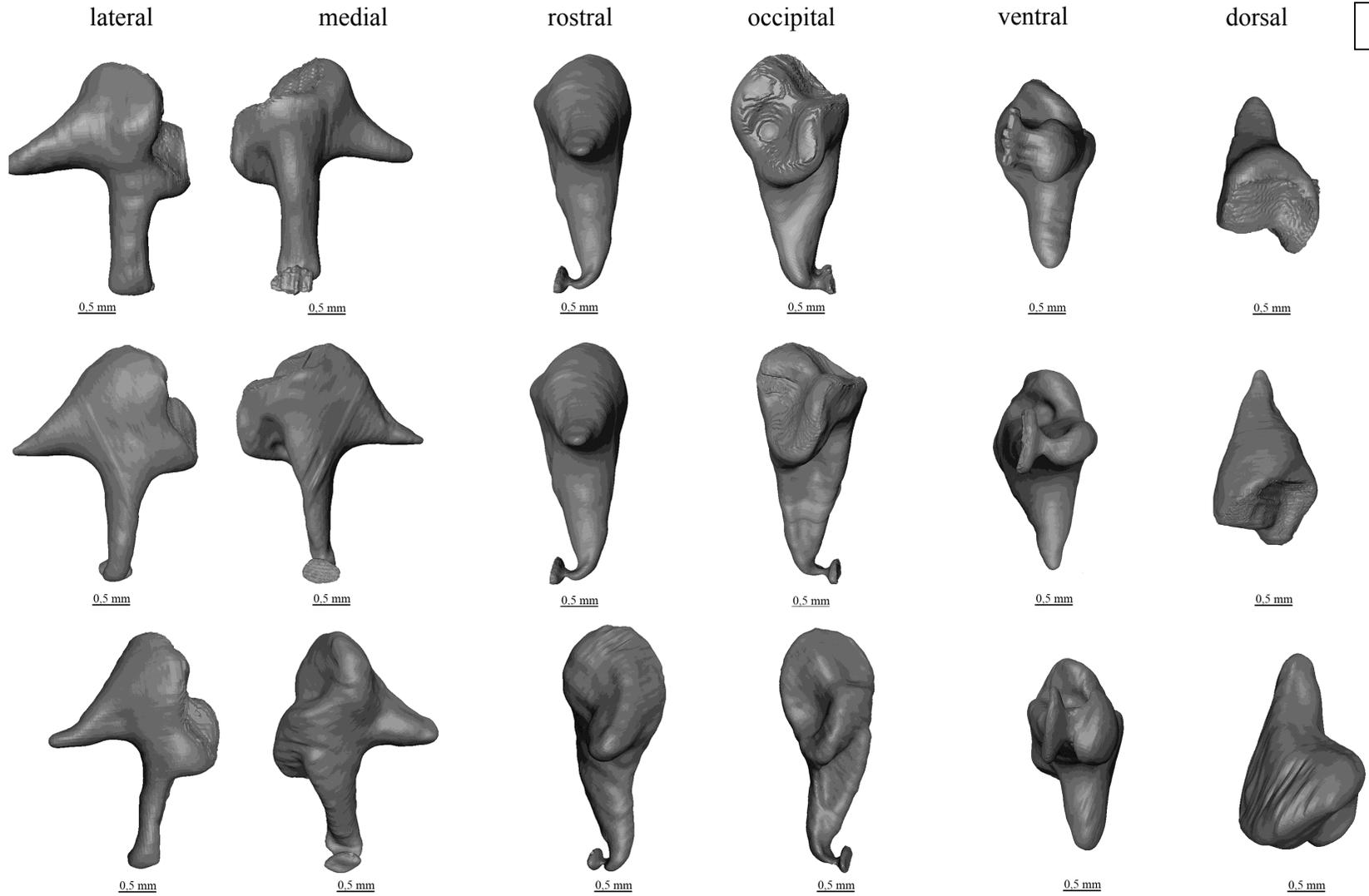
0.5 mm



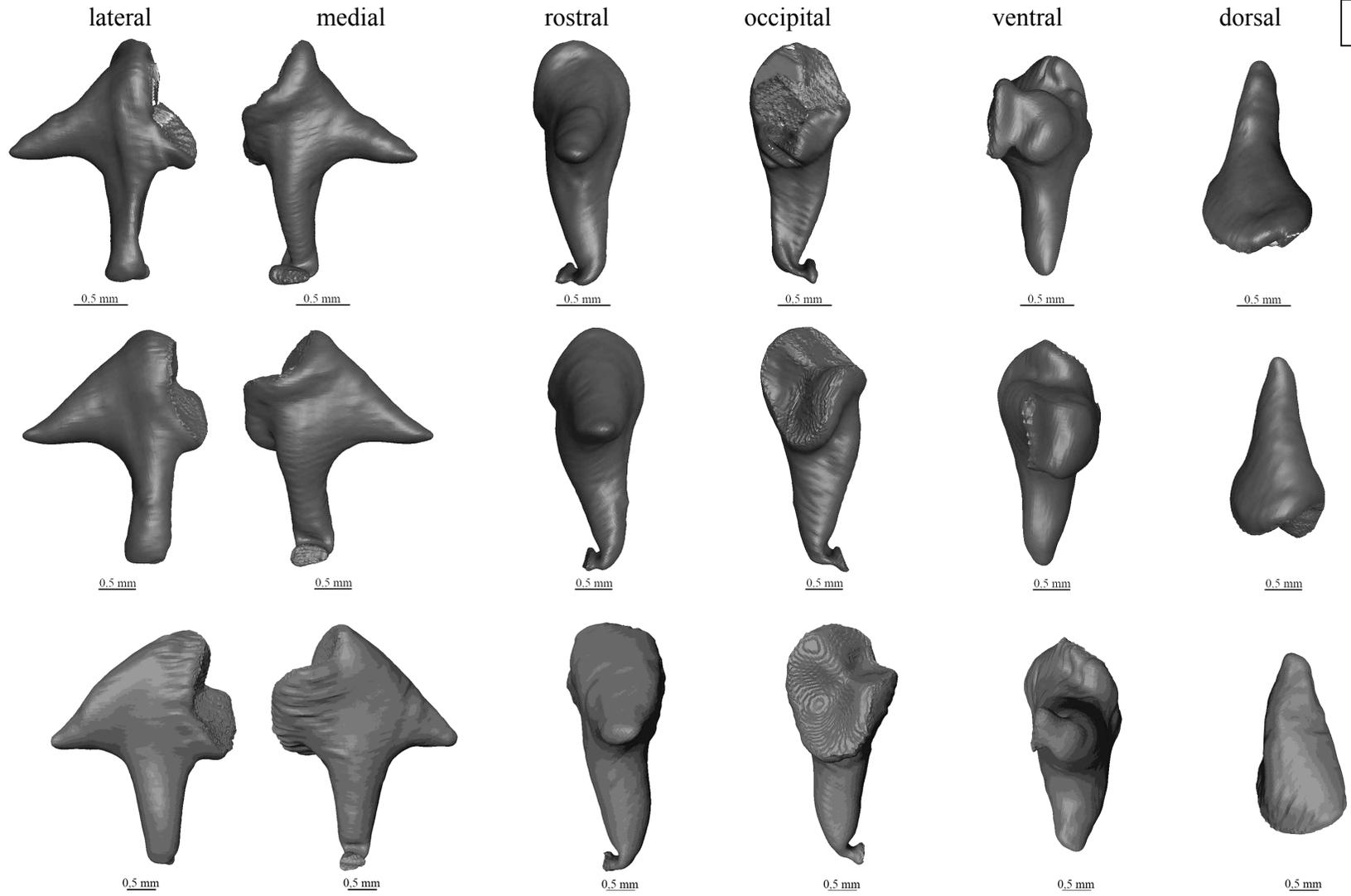
0.5 mm

Appendix

B - 27



B - 28

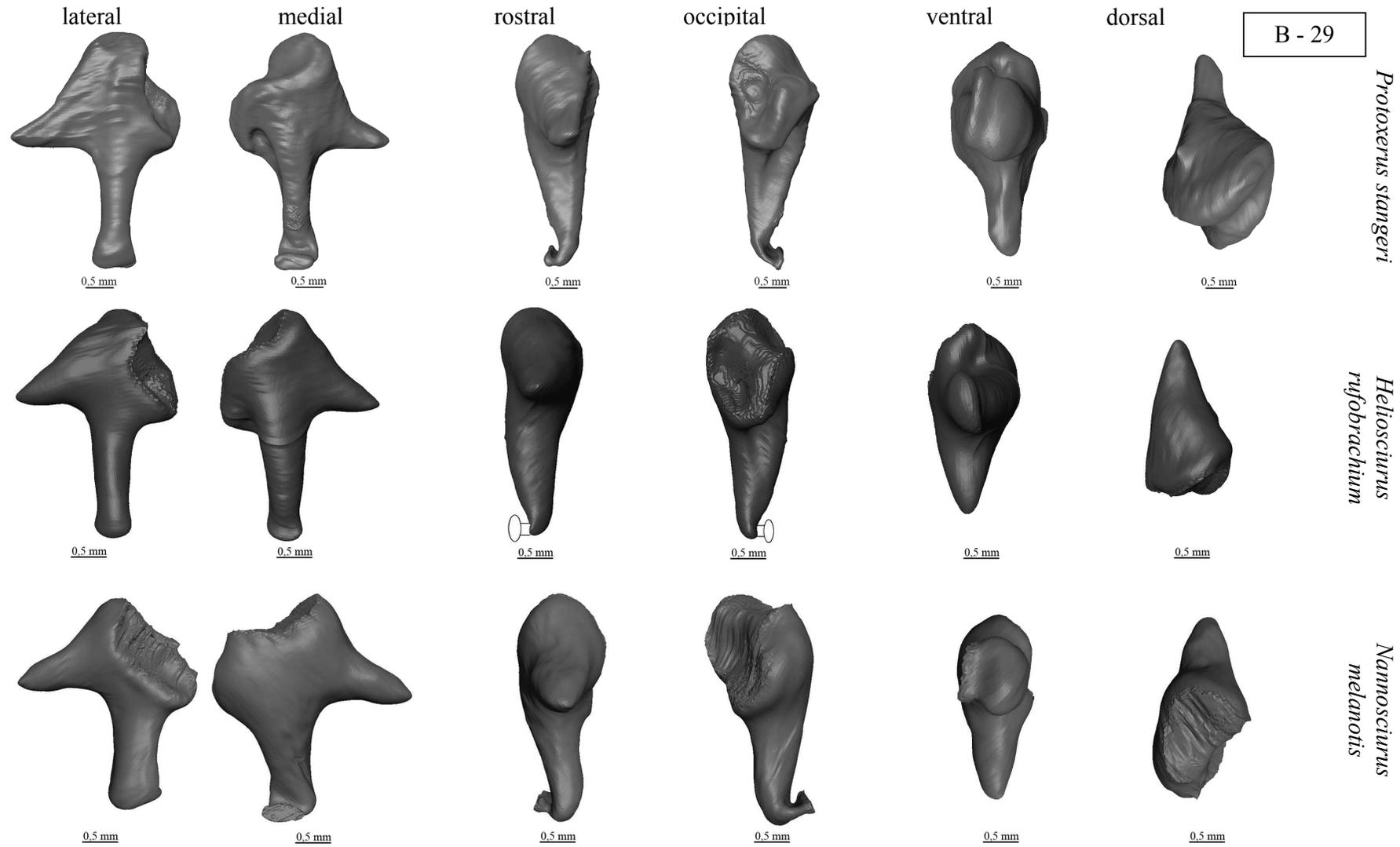


Funambululus pennanti

Funisciurus anerythrus

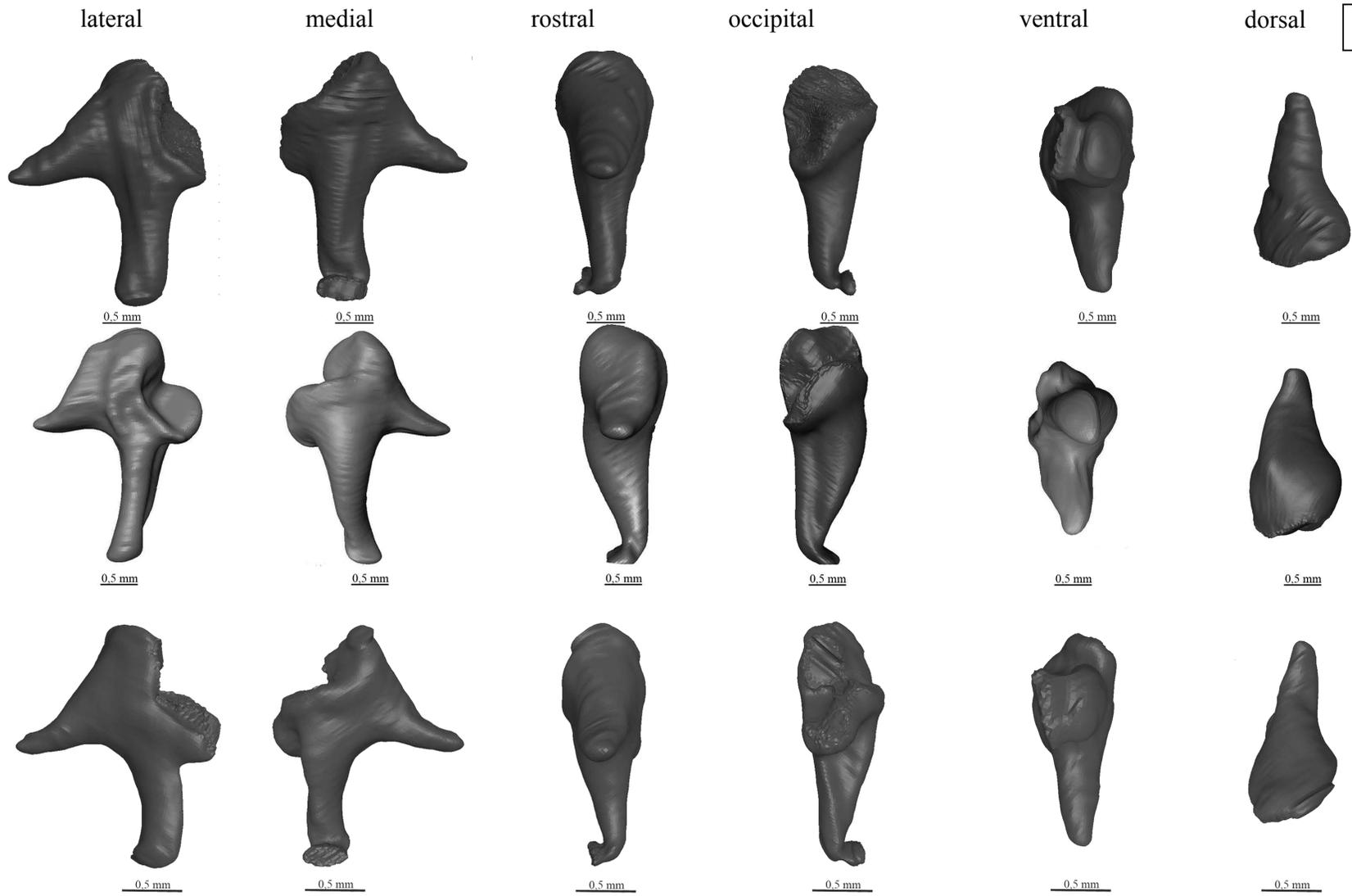
Paraxerus cepapi

Appendix



Appendix

B - 29

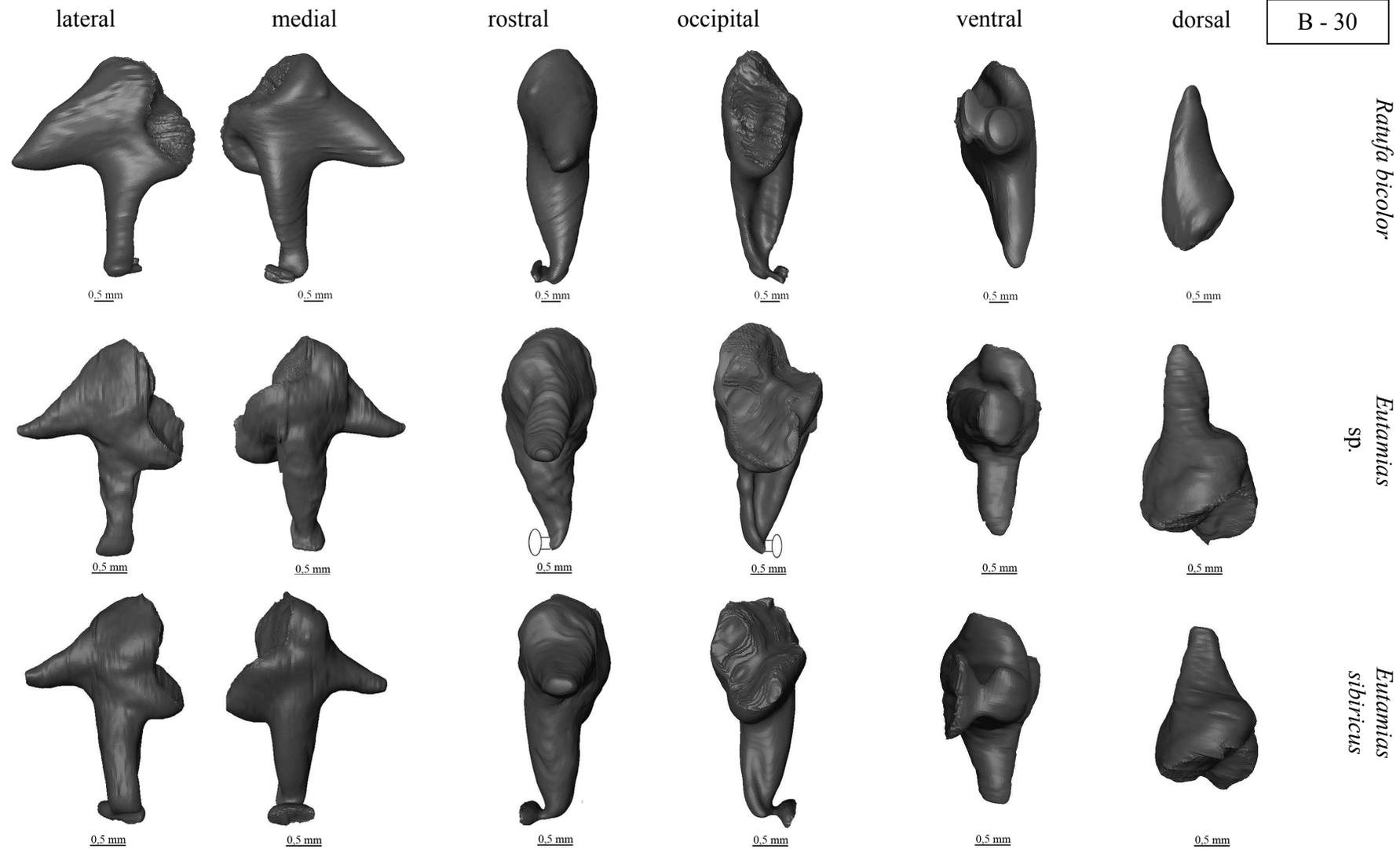


Tamioops mcclellandii

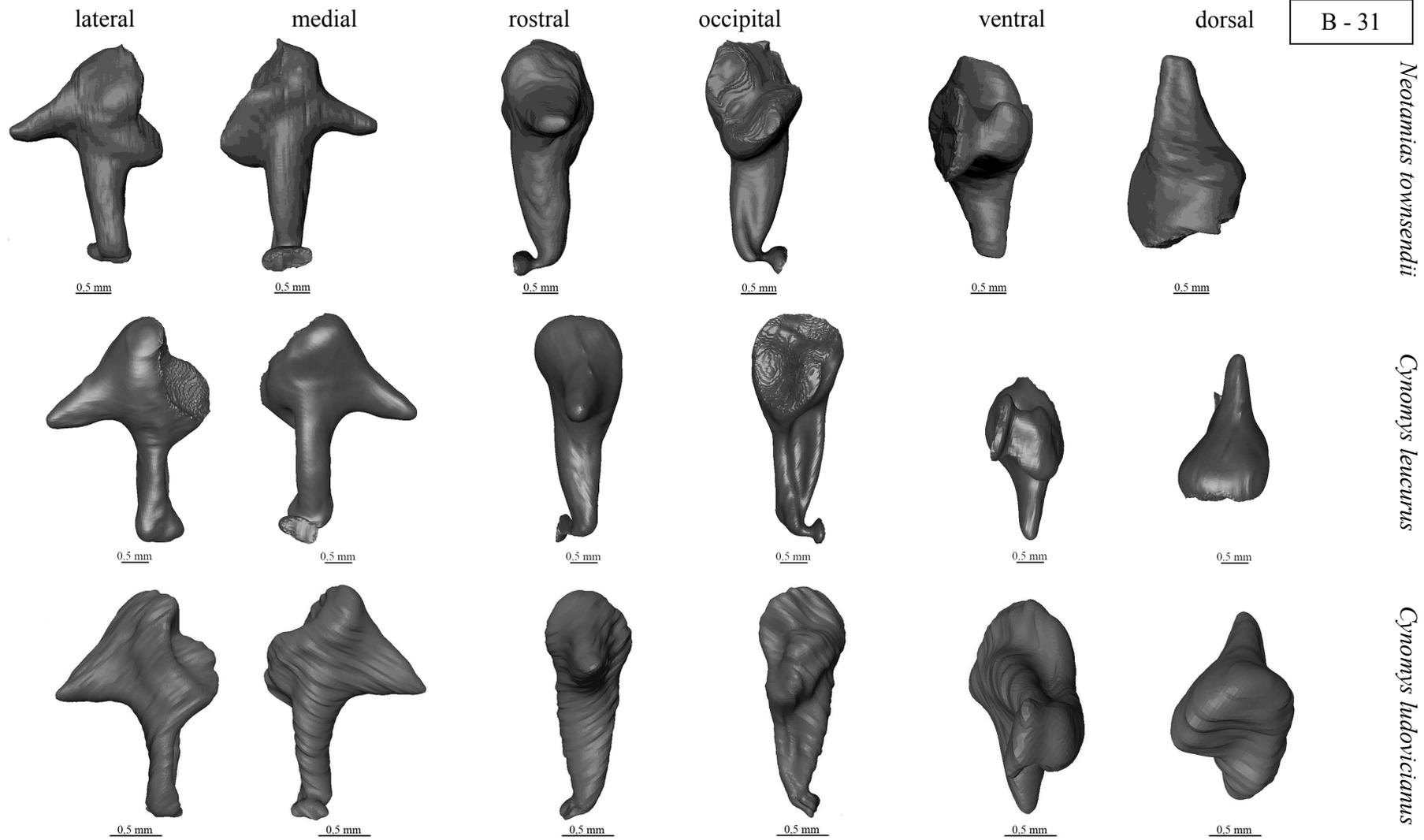
Callosciurus finlaysoni

Dremomys pernyi
calidior

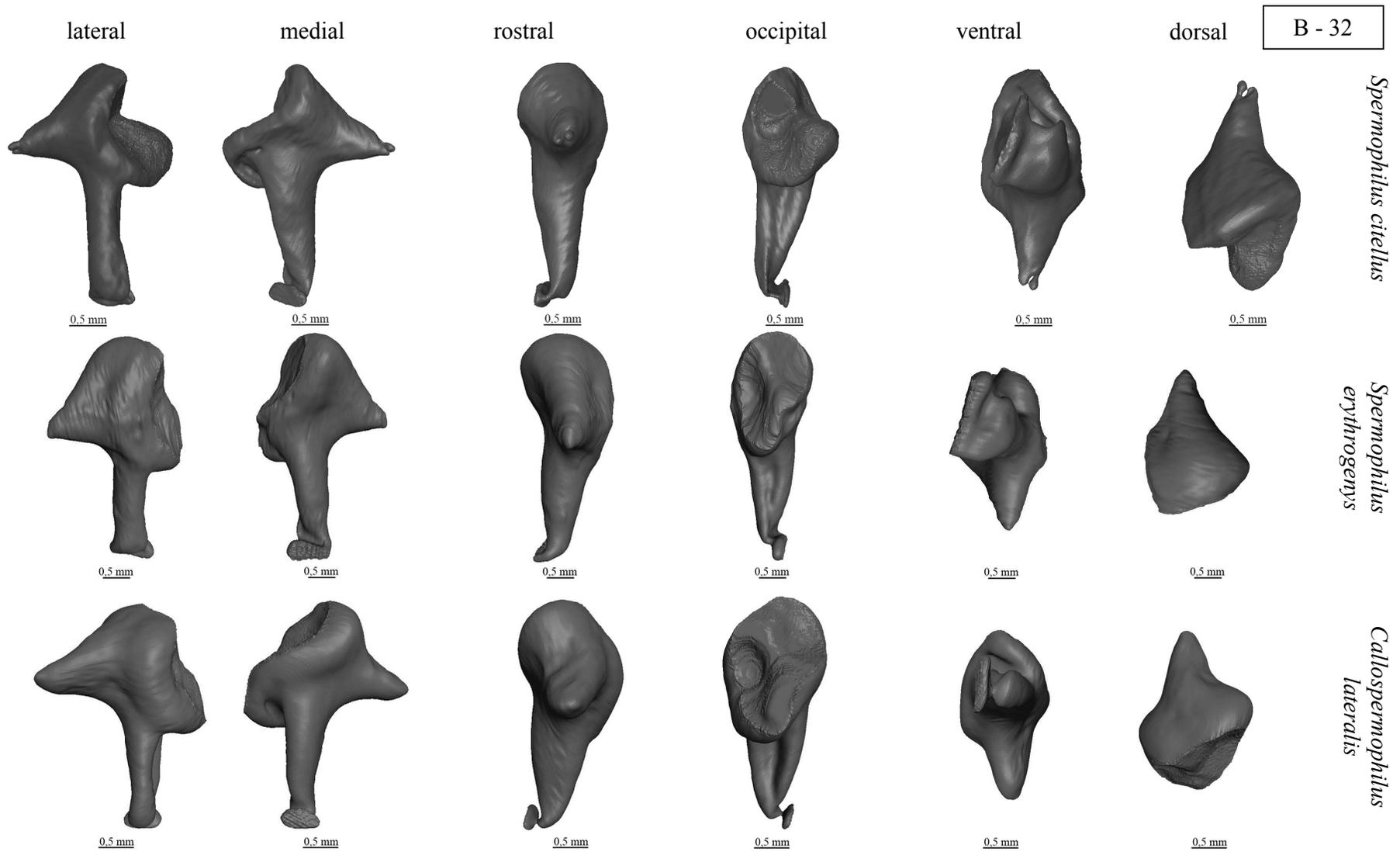
Appendix



Appendix

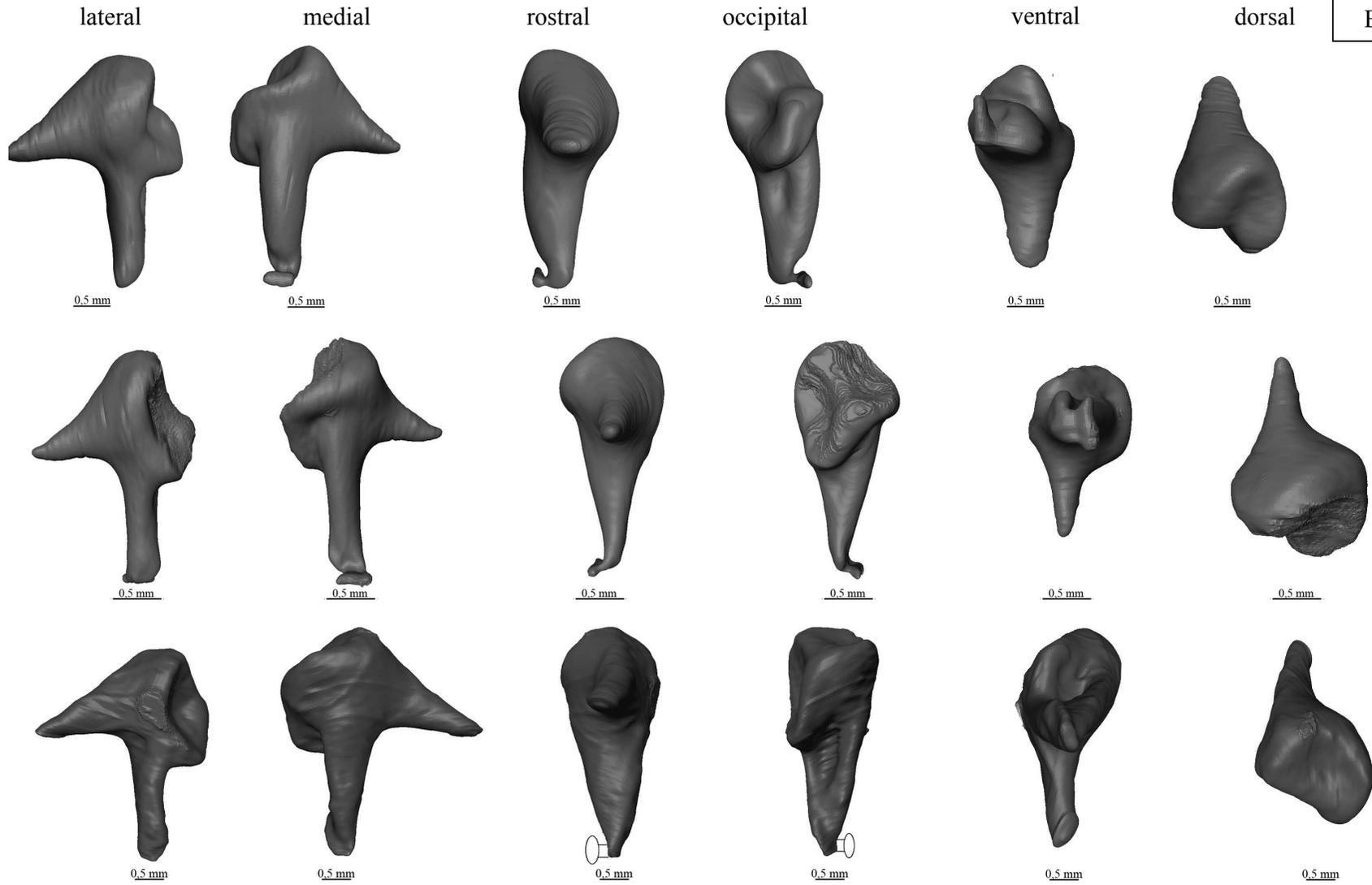


Appendix

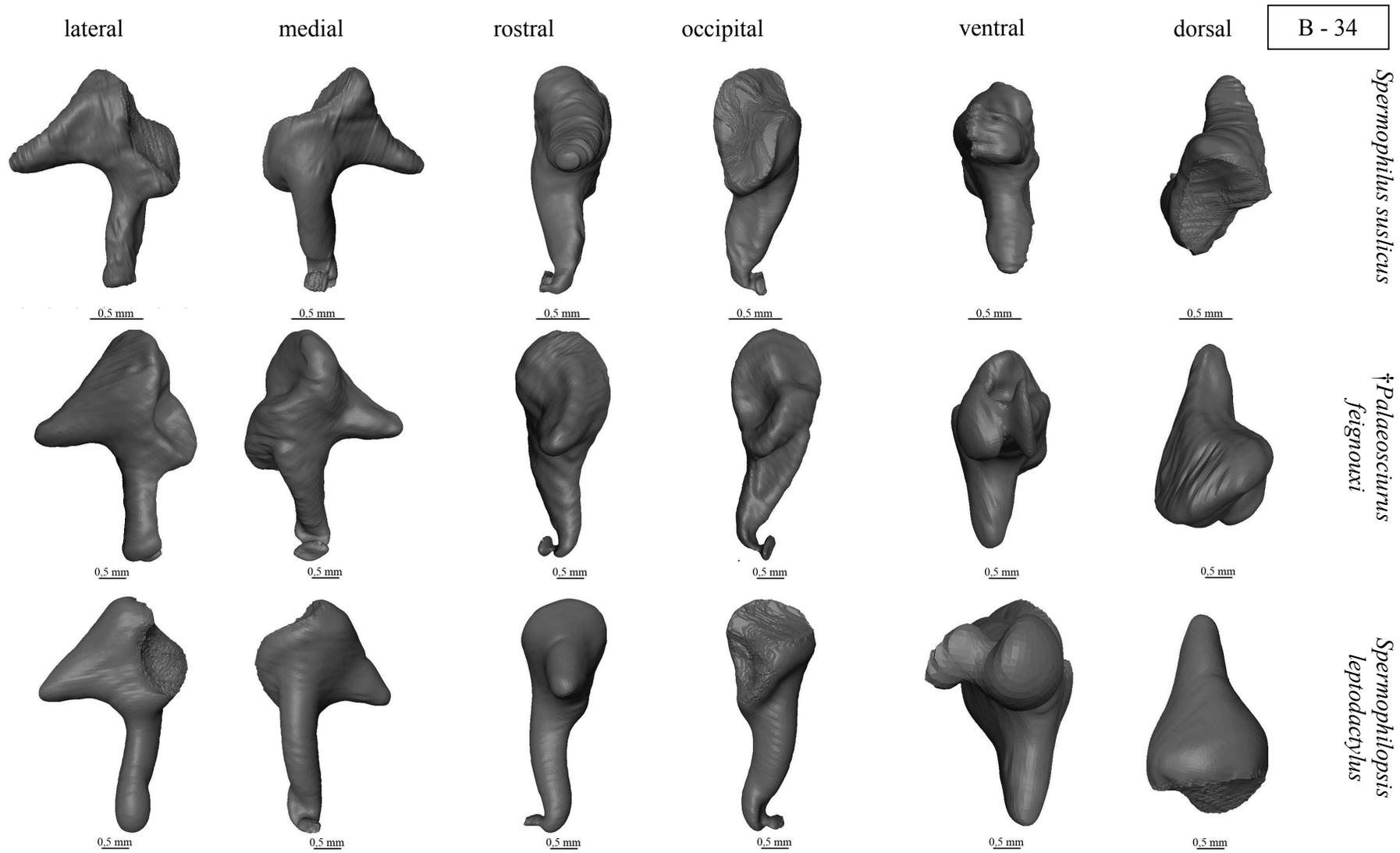


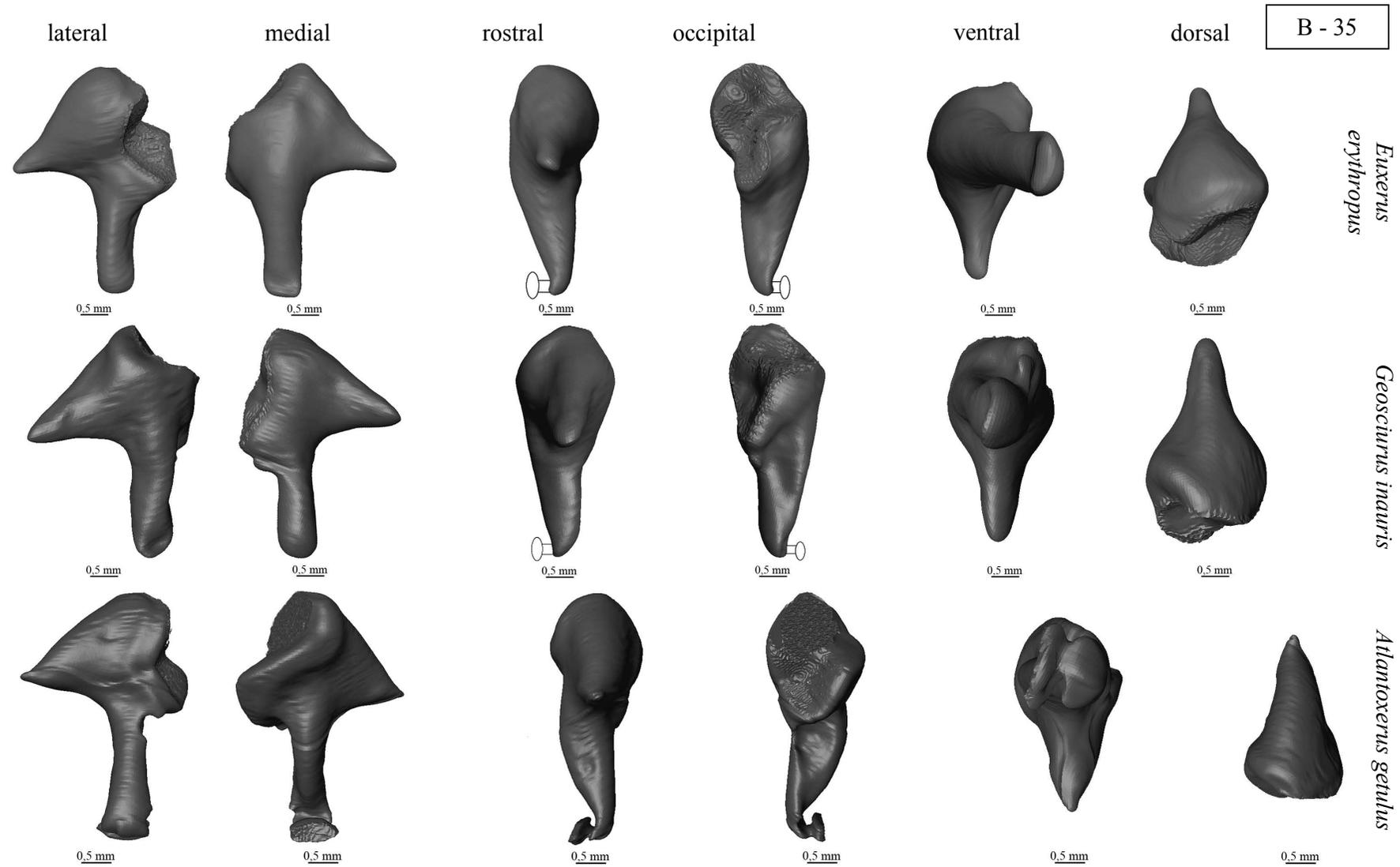
Appendix

B - 33



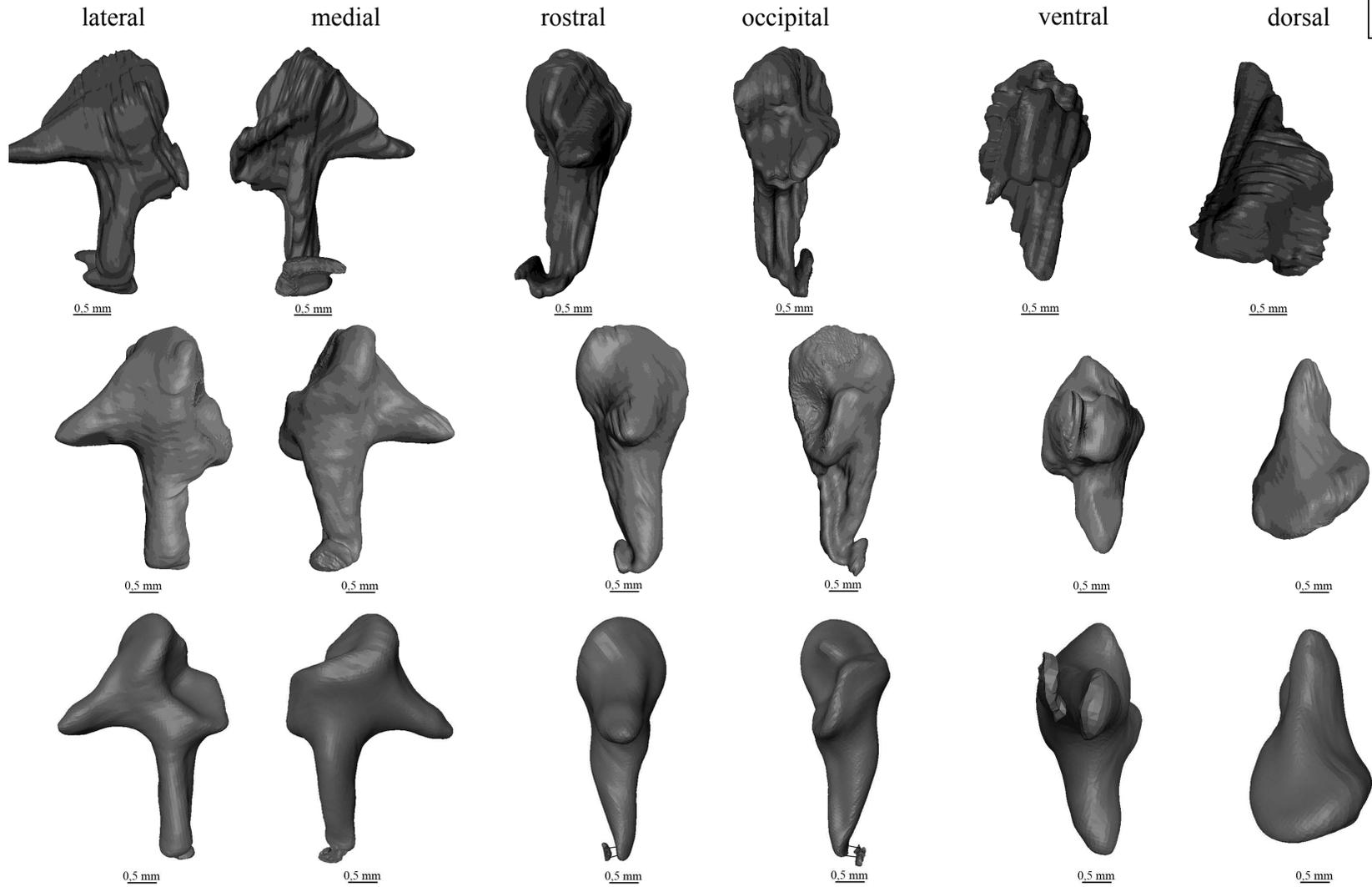
Appendix



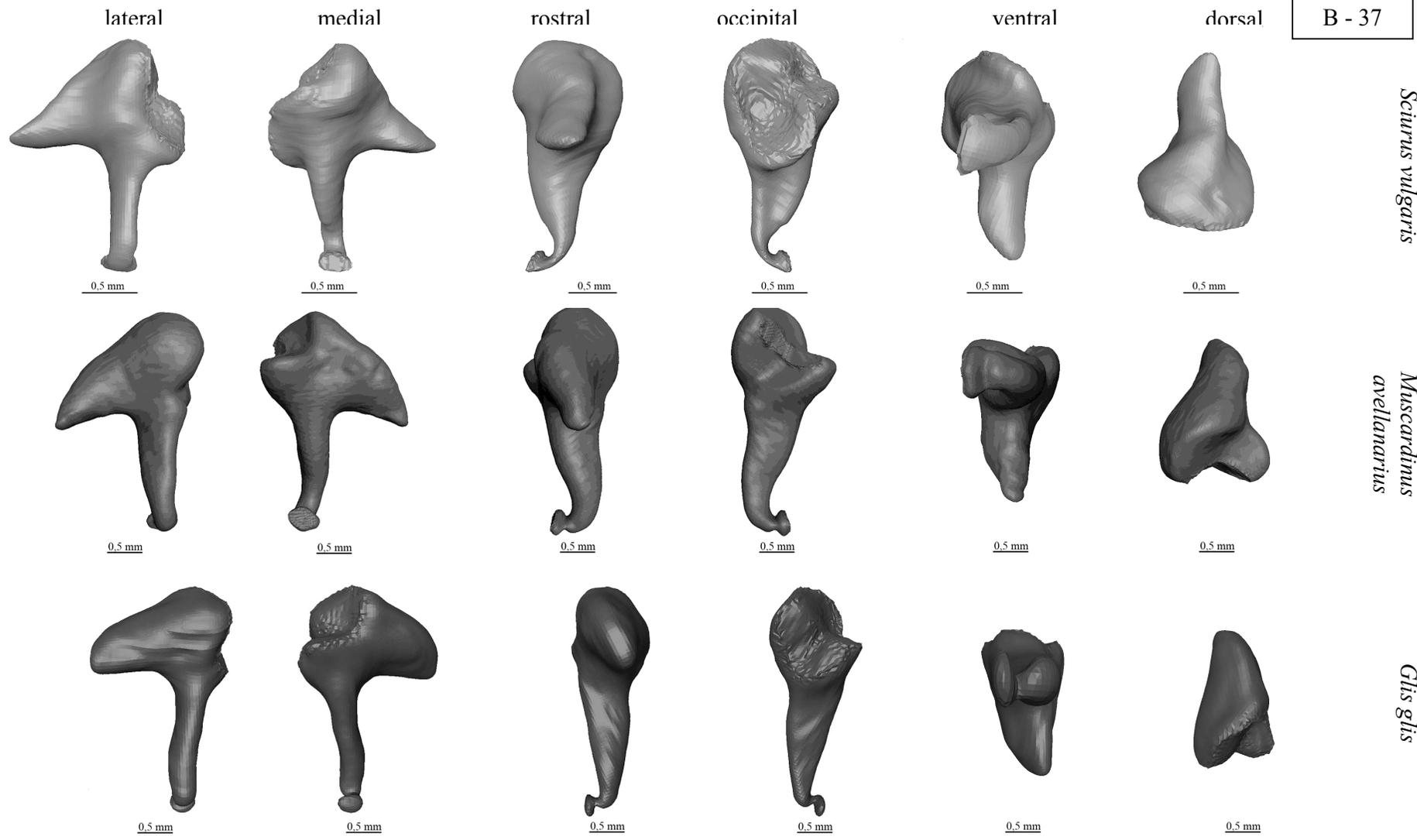


Appendix

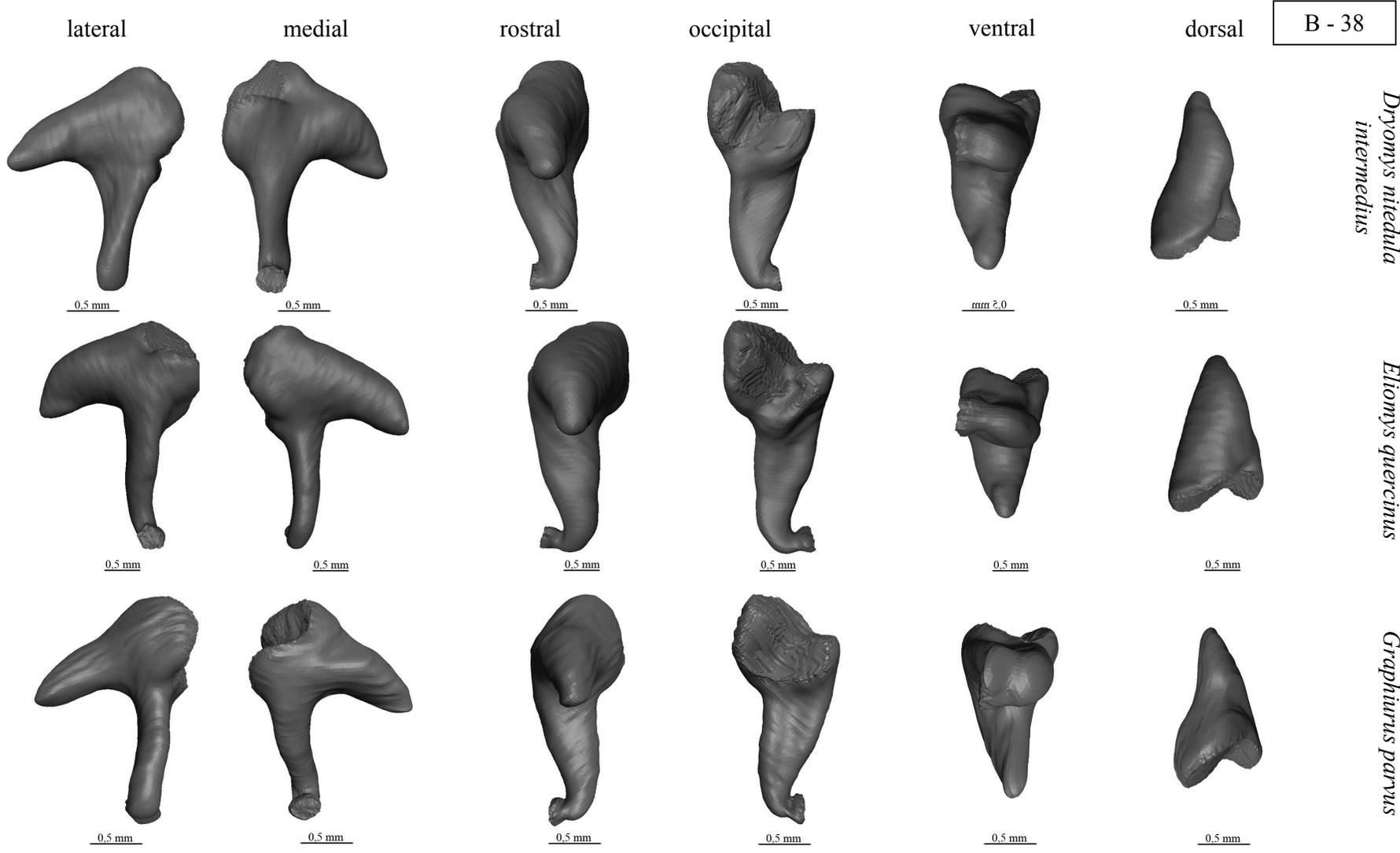
B - 36

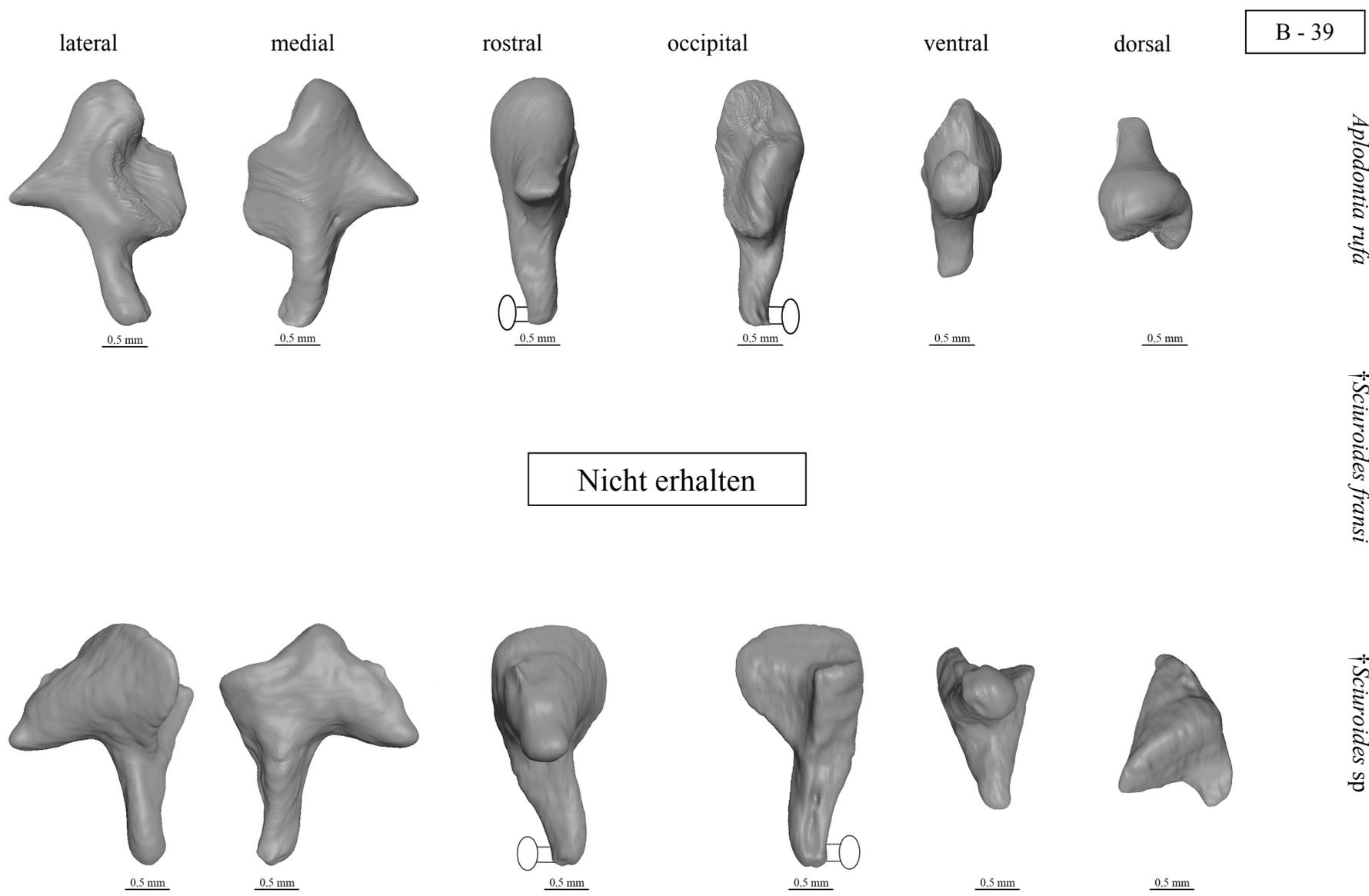


Appendix



Appendix





Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

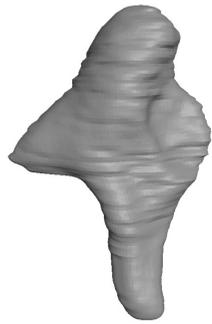
B - 40

Nicht erhalten

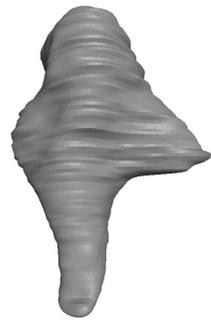
†*Adelomyx* sp

†*Ischyromys typus*

†*Cylindrodon fontis*



0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



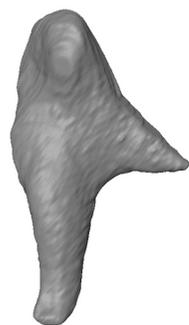
0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



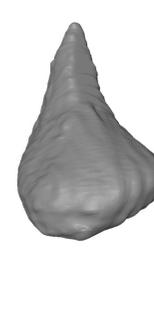
0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm



0.5 mm

Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

B - 41

Nicht erhalten

† *Arctomys occidentalis*

B - 42

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

Tomys horsfieldii thomsoni

Glaucomys volans

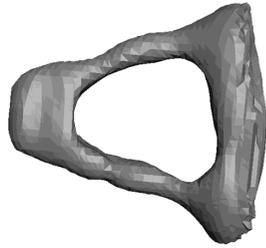
Petaurista petaurista



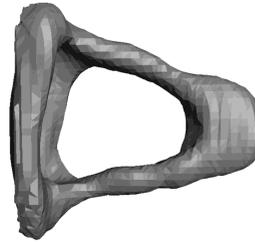
0.5mm



0.5mm



0.5mm



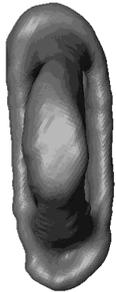
0.5mm



0.5mm



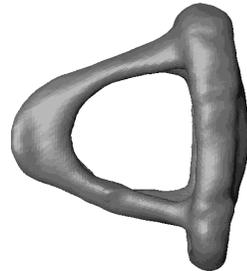
0.5mm



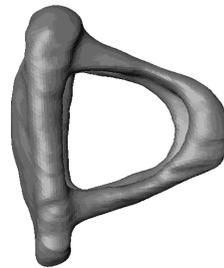
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



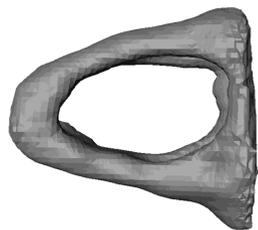
0.5mm



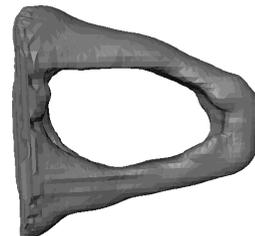
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

B - 43

lateral

medial

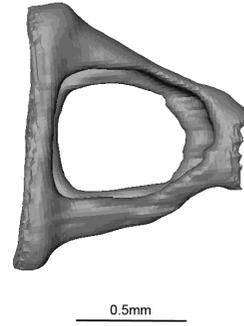
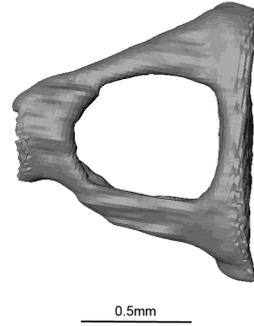
rostral

occipital

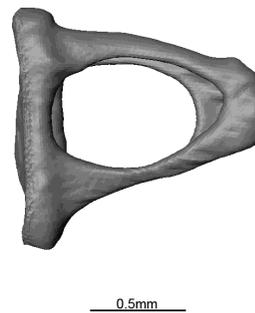
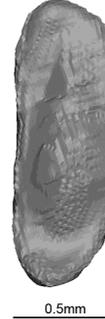
ventral

dorsal

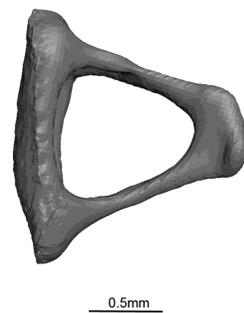
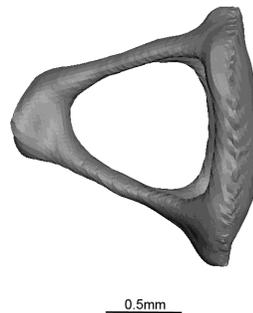
Hylopetes sagitta



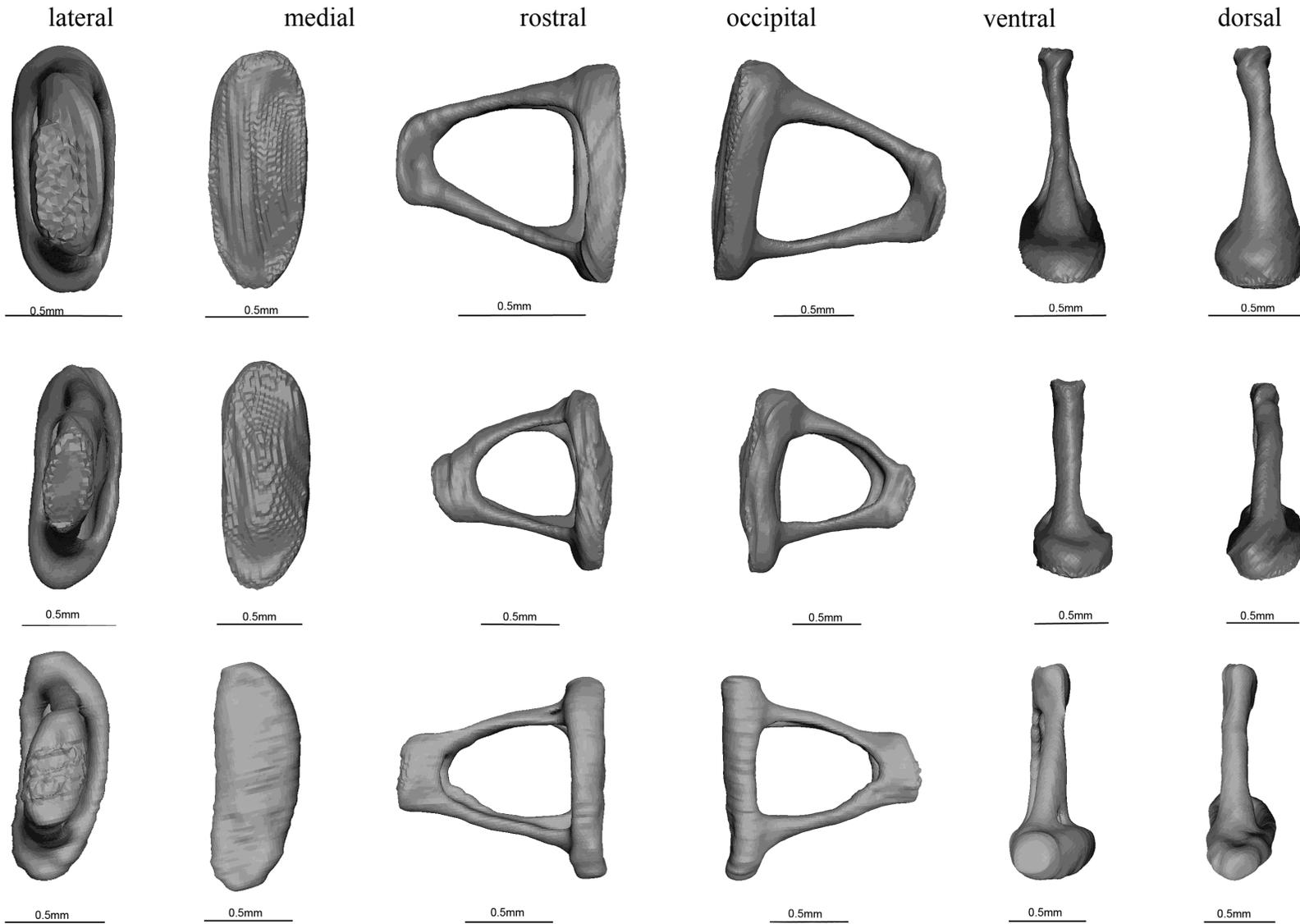
Pteromys volans



Tamiasciurus hudsonicus



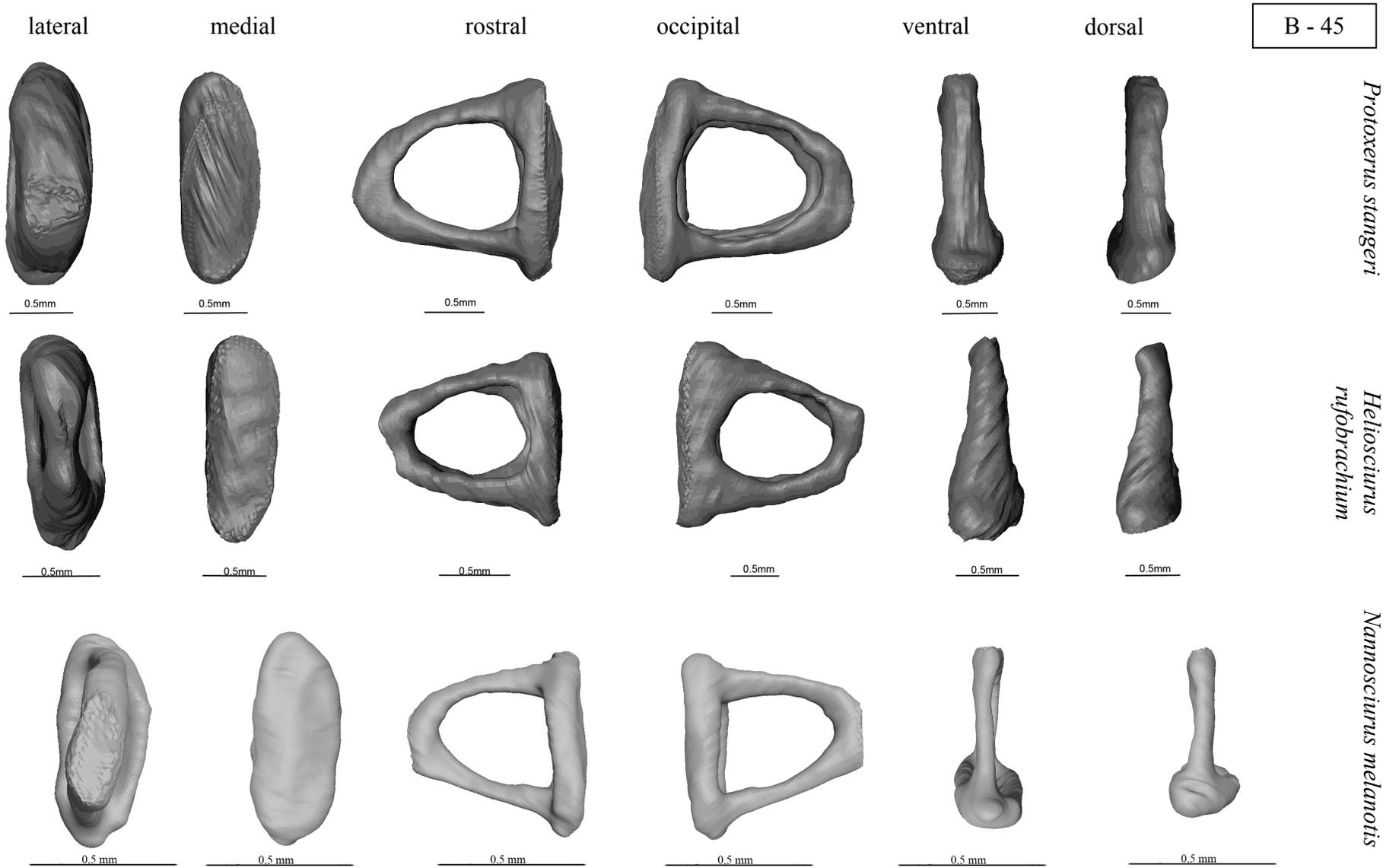
B - 44



Funambulus pennanti

Funisciurus anerythrus

Paraxerus cepapi



lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

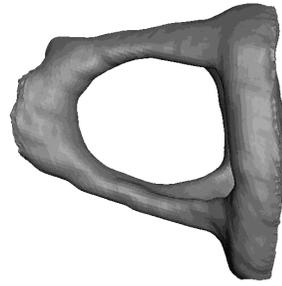
B - 46



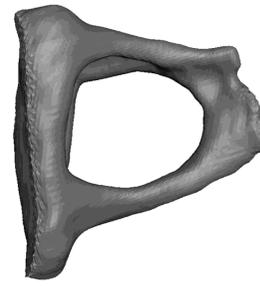
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

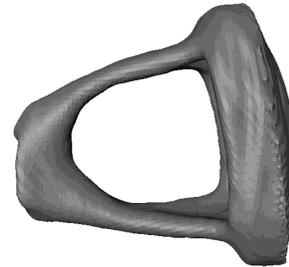
Tamnopsis meclellandii



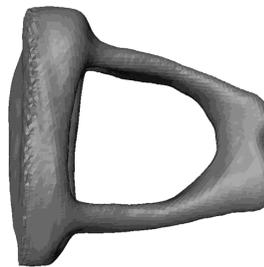
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

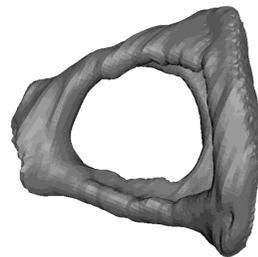
Callosciurus finlaysoni



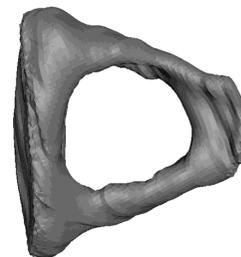
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Dremomys pernyi caldior

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

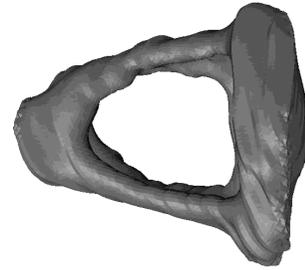
B - 47



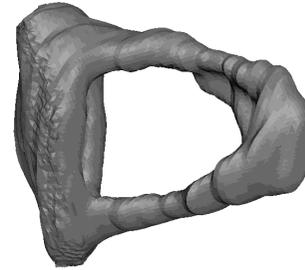
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

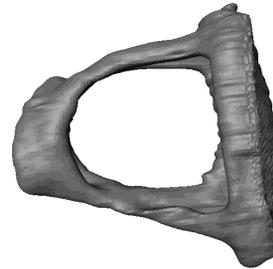
Ranufa bicolor



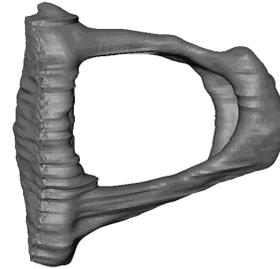
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

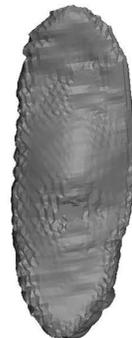


0.5mm

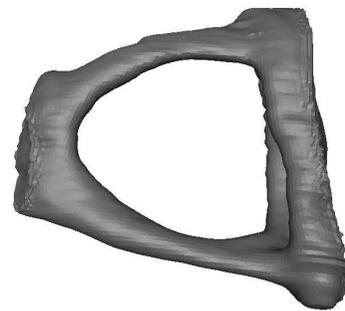
Eutamias sp



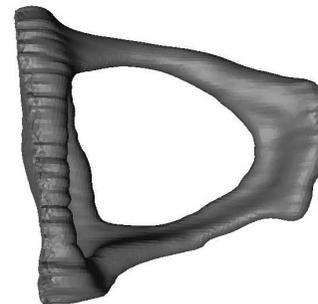
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Eutamias sibiricus

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

B - 48

Nicht erhalten

Neotamias townsendii

Cynomys leucurus

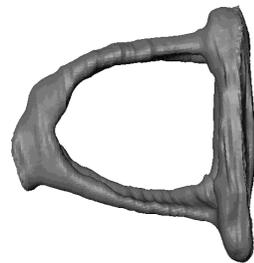
Cynomys ludovicianus



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



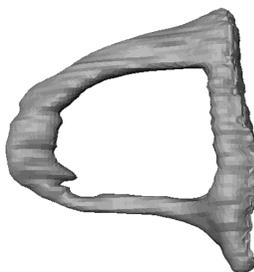
0.5mm



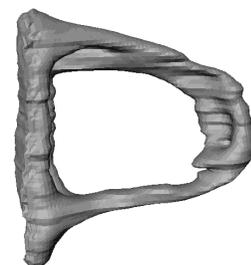
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

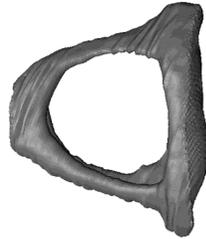
B - 49



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

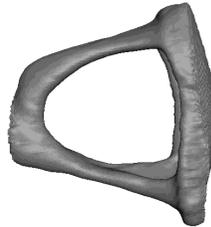
Spermothilus ciellus



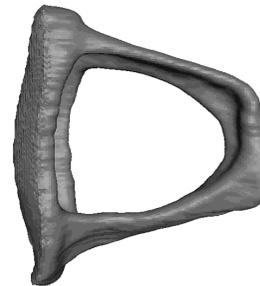
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

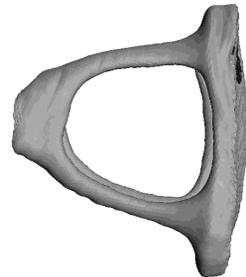
Spermothilus erythrogyens



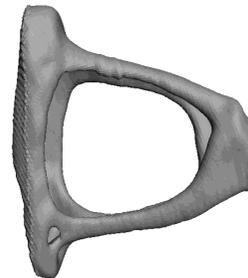
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Callospermophilus lateralis

lateral

medial

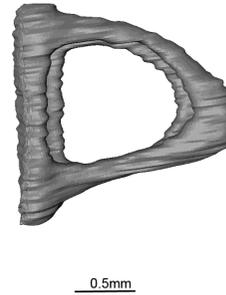
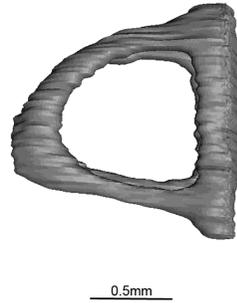
rostral

occipital

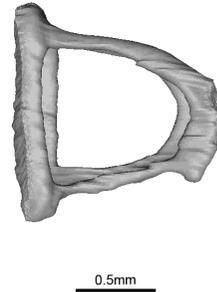
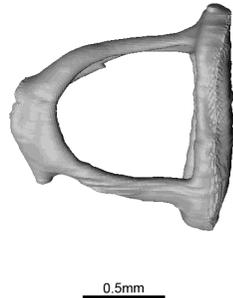
ventral

dorsal

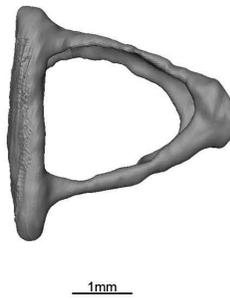
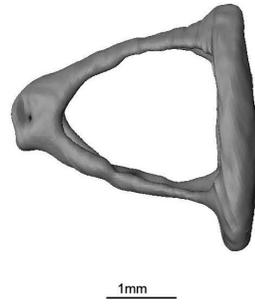
B - 50



Notocitellus annulatus



Urociellus undulatus



†*Urociellus undulatus*

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

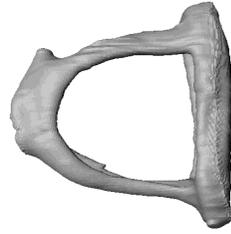
B - 51



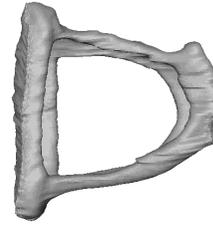
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

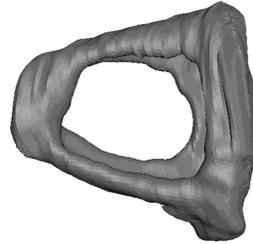
Spermophilus susiticus



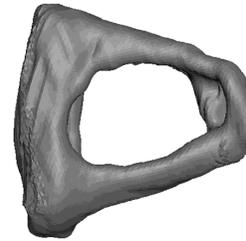
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

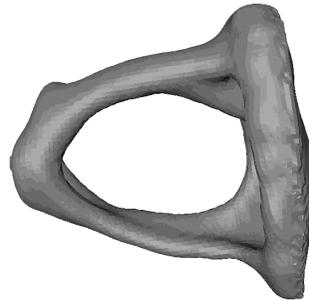
†*Palaeosciurus feignouxi*



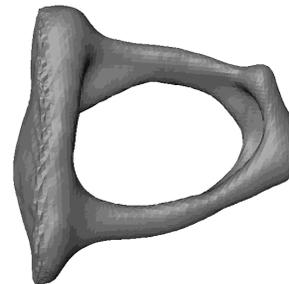
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Spermophilopsis leptodactylus

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

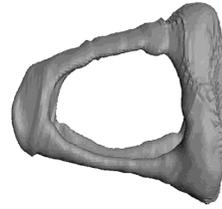
B - 52



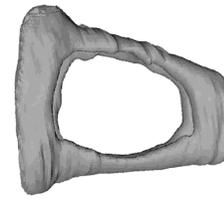
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

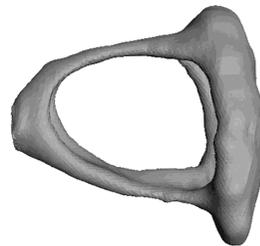
Euxerus erythropus



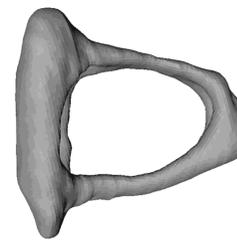
0.5mm



0.5mm



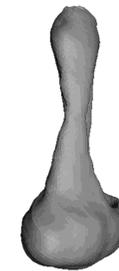
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Geosciurus inauris



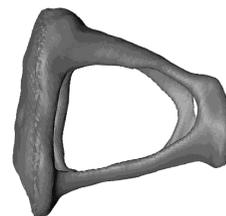
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Atlantoxerus getulus

lateral

medial

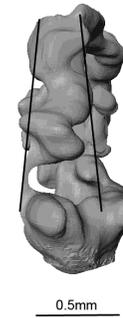
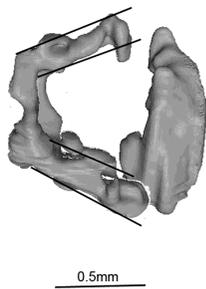
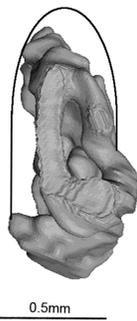
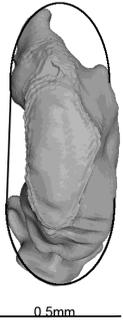
rostral

occipital

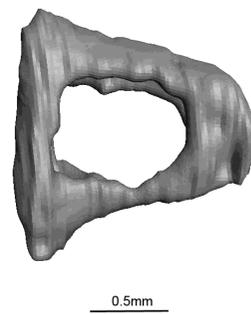
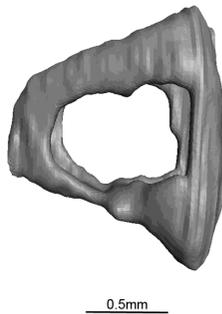
ventral

dorsal

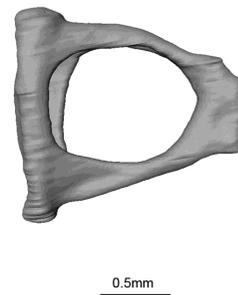
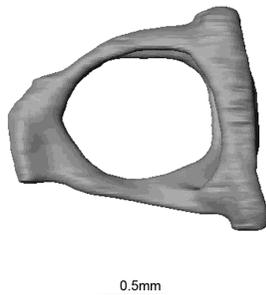
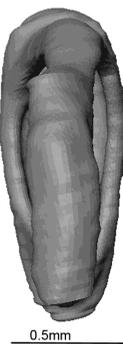
B - 53



Heteroxerus costatus



Sciurus sp



Sciurus carolinensis

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

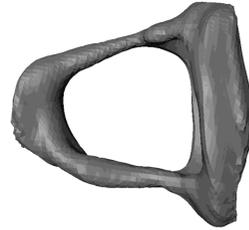
B - 54



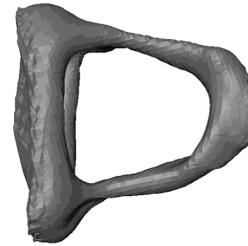
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

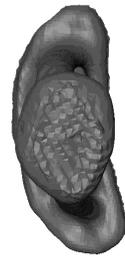


0.5mm



0.5mm

Scirurus vulgaris



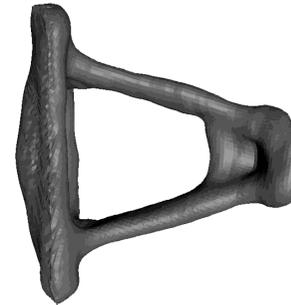
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

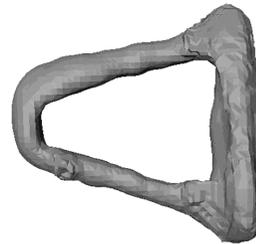
Muscardinus avellanarius



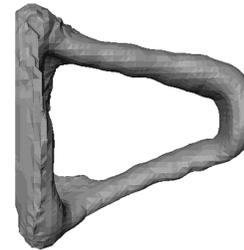
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Glis glis

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

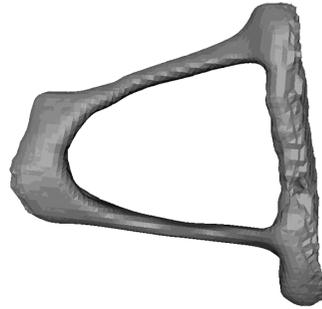
B - 55



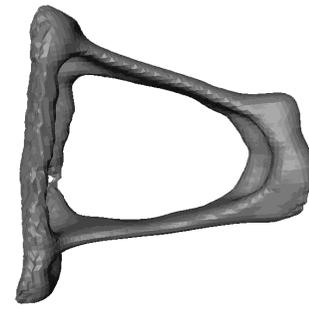
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

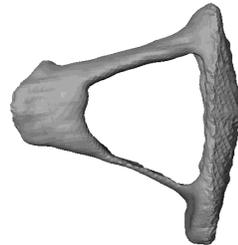
Dryomys nitidula
intermedius



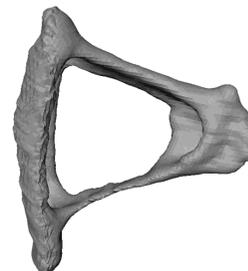
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

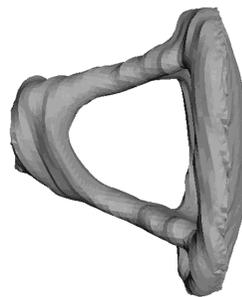
Eliomys quercinus



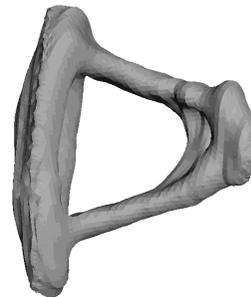
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

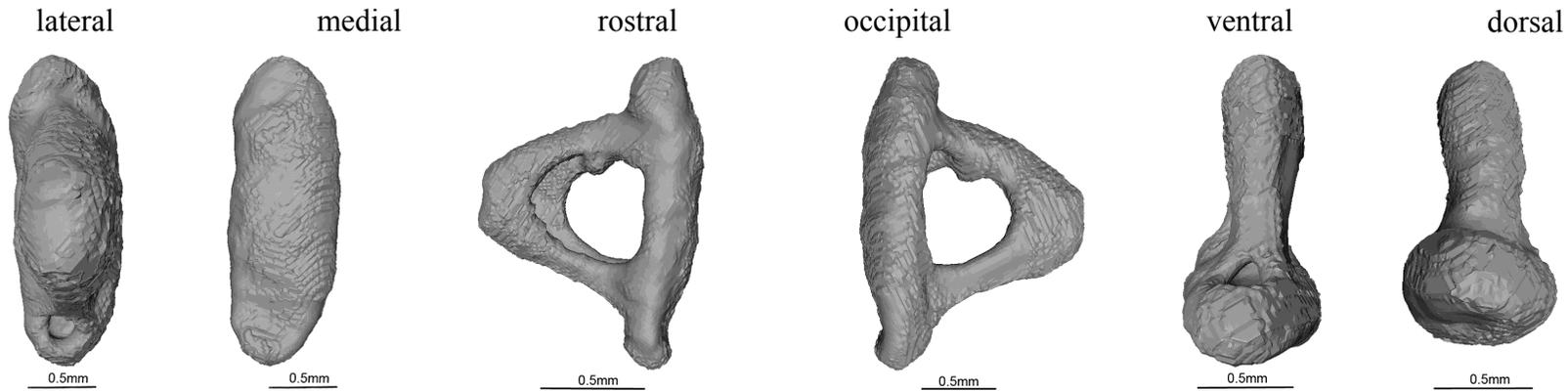


0.5mm



0.5mm

Graphiurus parvus

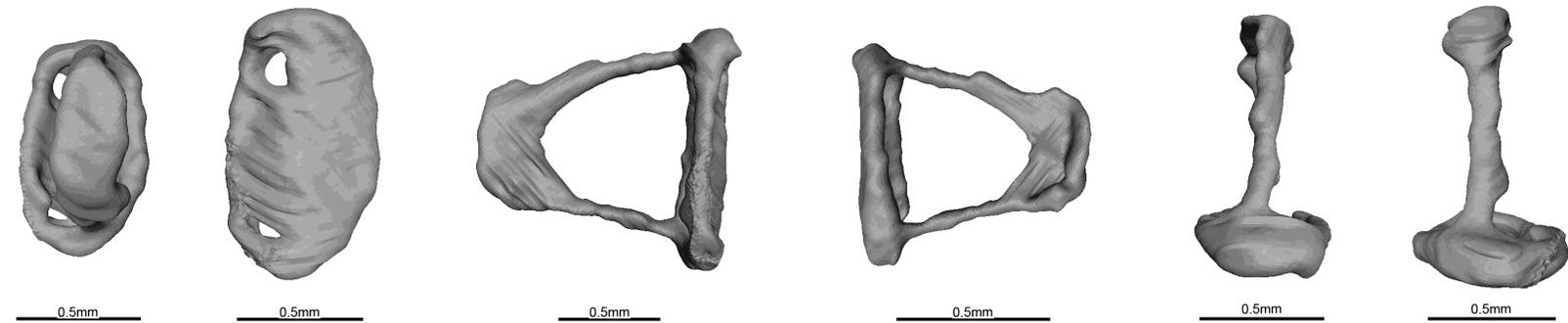


B - 56

Aplodontia rufa

Nicht erhalten

†*Sciuroides fransi*



†*Sciuroides* sp

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

B - 57

Nicht erhalten

†*Adelomys* sp.

†*Ischyromys typus*

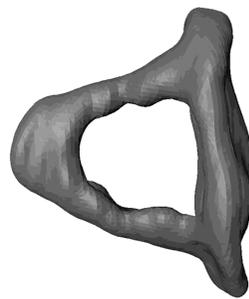
†*Cylindrodontia fontis*



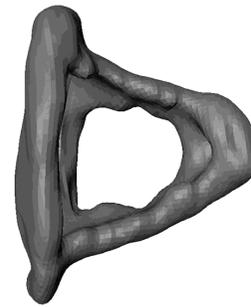
0.5mm



0.5mm



0.5mm



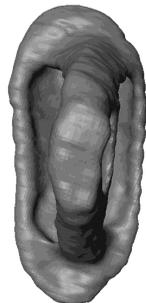
0.5mm



0.5mm



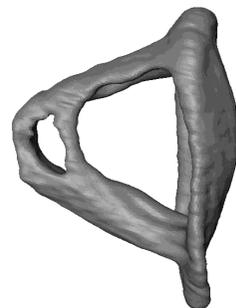
0.5mm



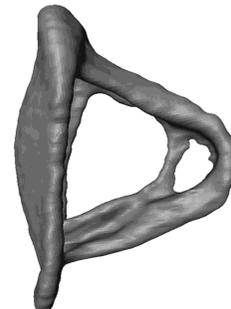
0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm



0.5mm

Appendix

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

B - 58

Nicht erhalten

†*Ardynomys occidentalis*

lateral

medial

rostral

occipital

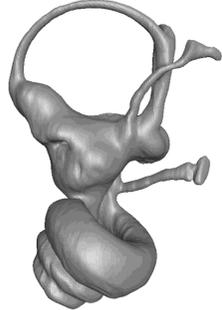
ventral

dorsal

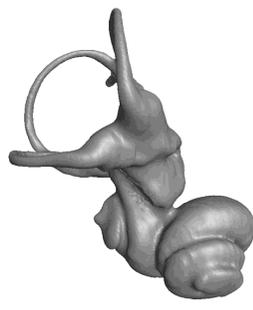
Iomys horfieldii thomsoni



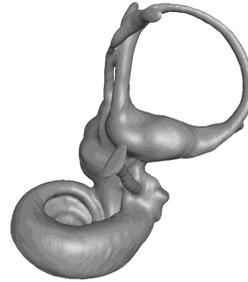
1 mm



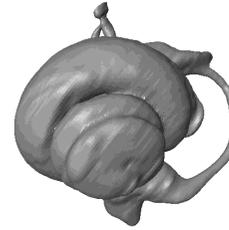
1 mm



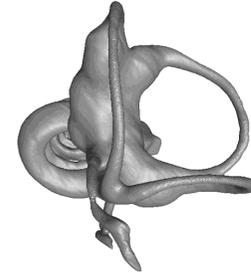
1 mm



1 mm



1 mm

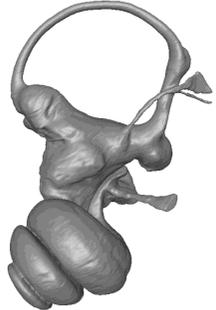


1 mm

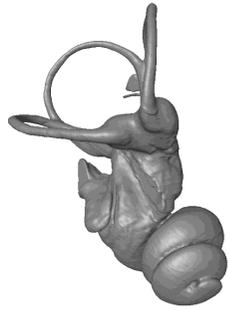
Glaucomys volans



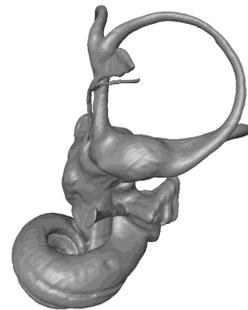
1 mm



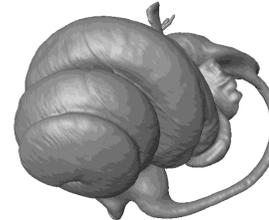
1 mm



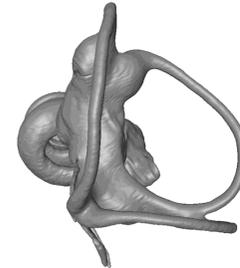
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

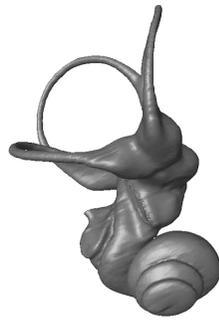
Petaurista petaurista



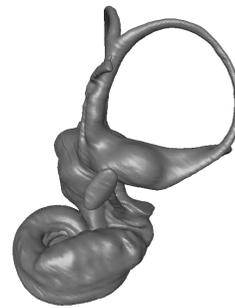
1 mm



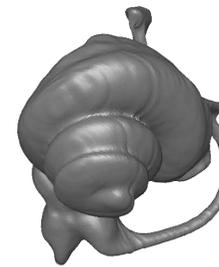
1 mm



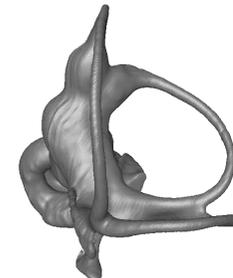
1 mm



1 mm

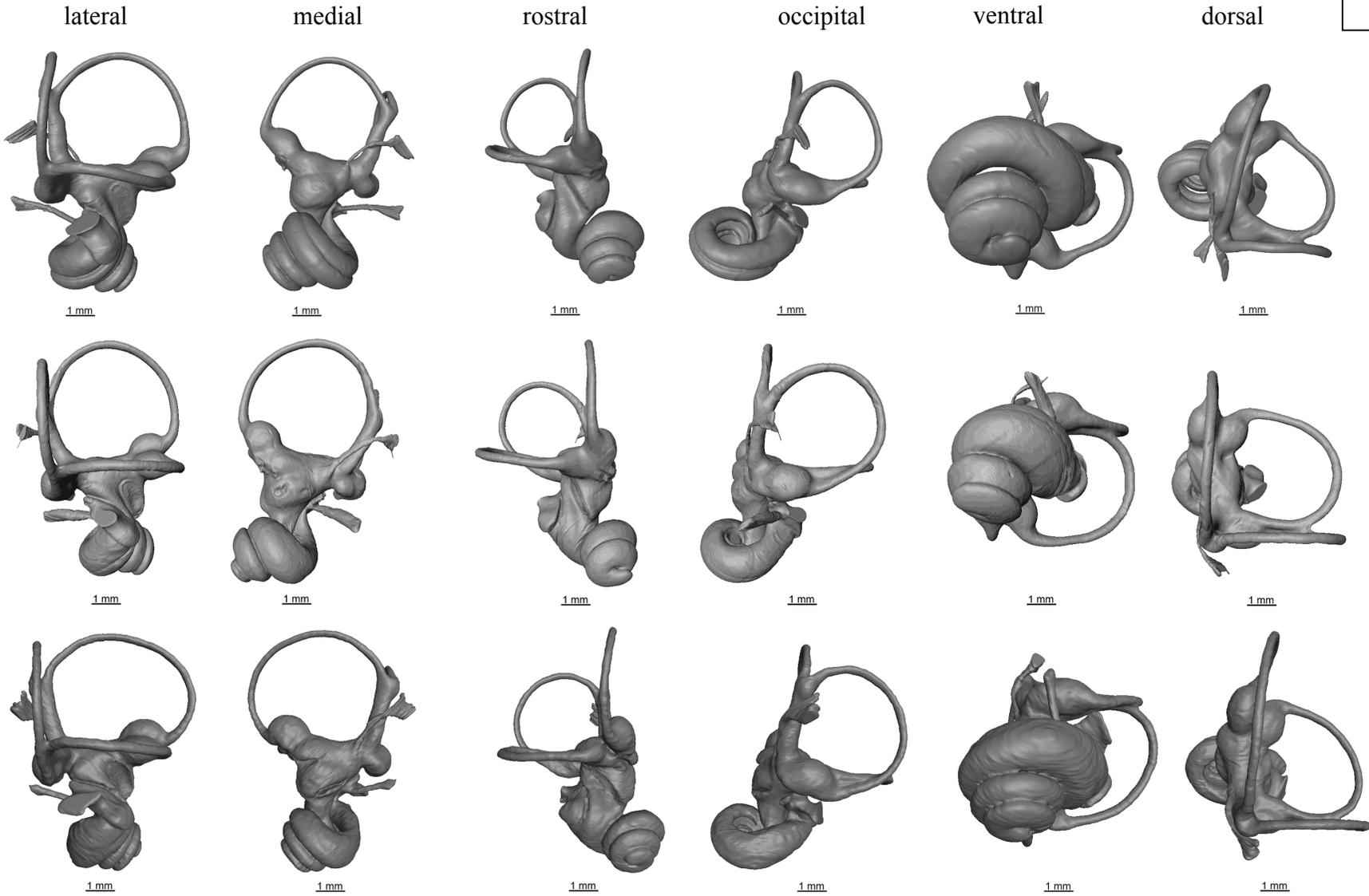


1 mm



1 mm

B - 60



B - 61

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

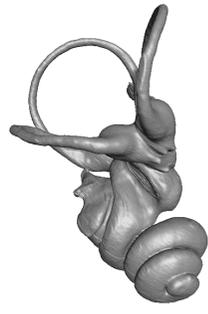
dorsal



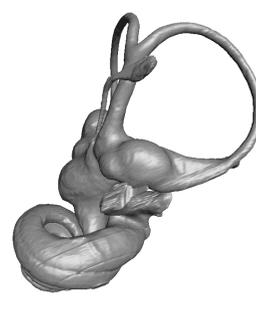
1 mm



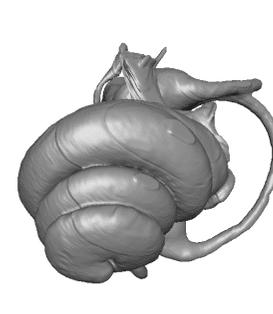
1 mm



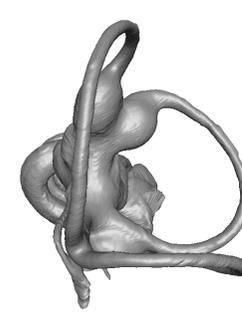
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

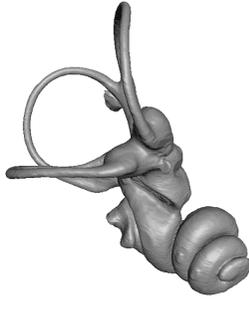
Funambulus pennanti



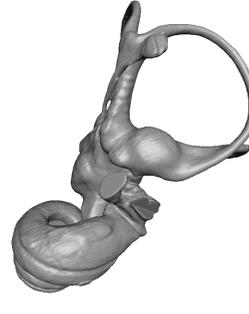
1 mm



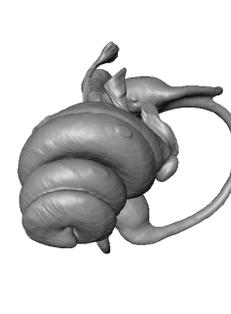
1 mm



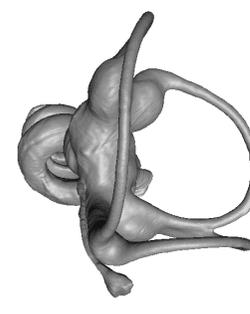
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

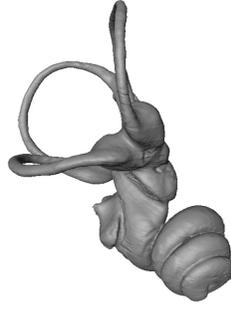
Funisciurus anerythrus



1 mm



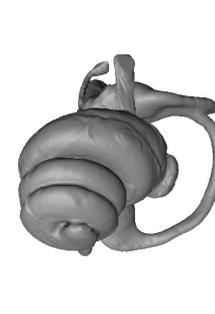
1 mm



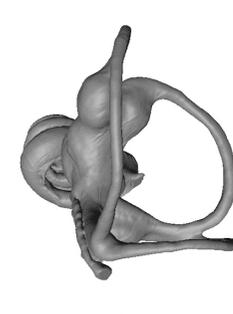
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

Paraxerus cepapi

B - 62

lateral

medial

rostral

occipital

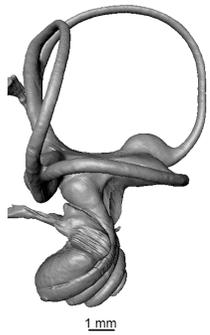
ventral

dorsal

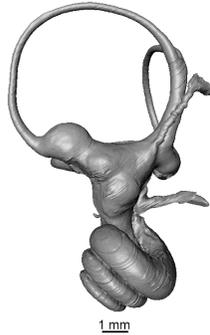
Protoxenus stangeri

Heliosciurus rufobrachium

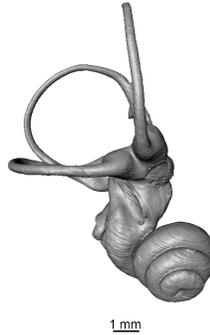
Nannosciurus melanotis



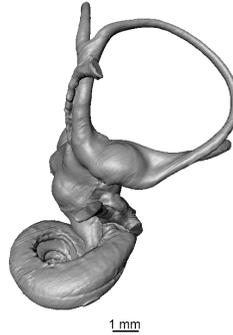
1 mm



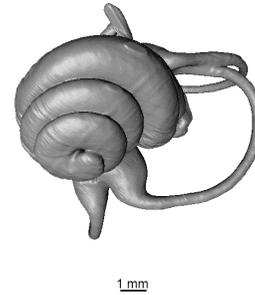
1 mm



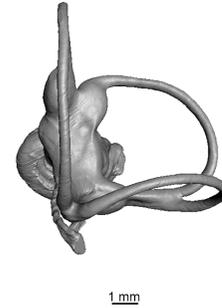
1 mm



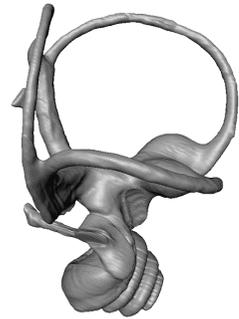
1 mm



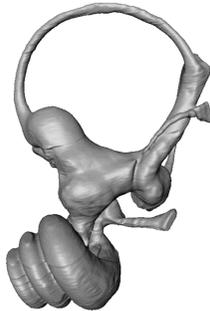
1 mm



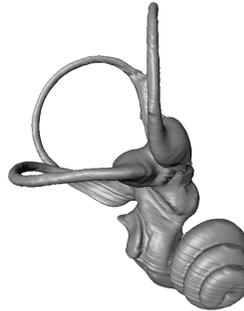
1 mm



1 mm



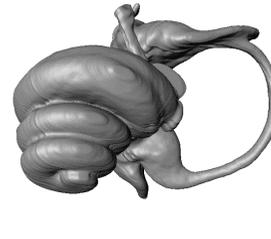
1 mm



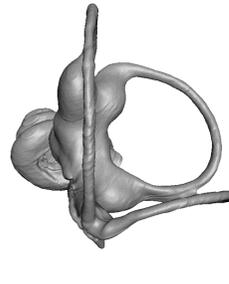
1 mm



1 mm



1 mm



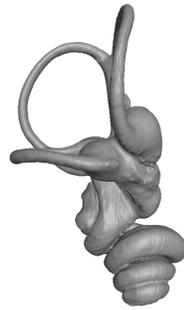
1 mm



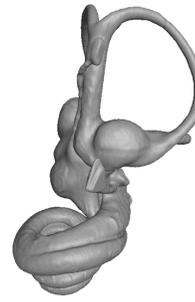
1 mm



1 mm



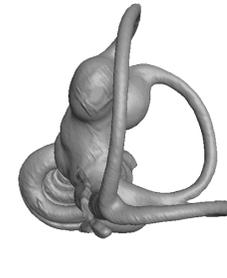
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

B - 63

lateral

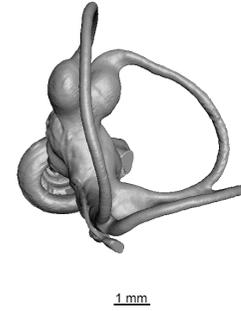
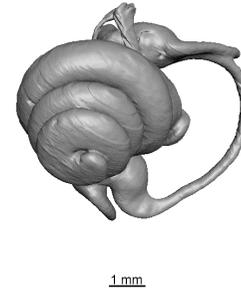
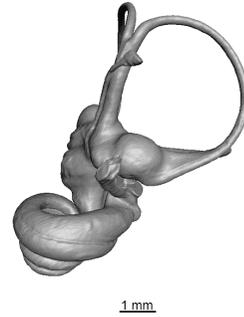
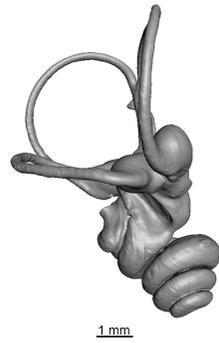
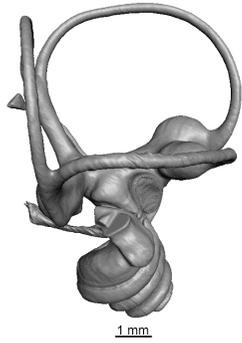
medial

rostral

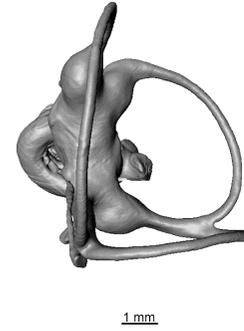
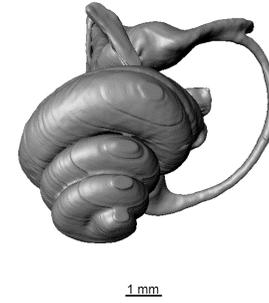
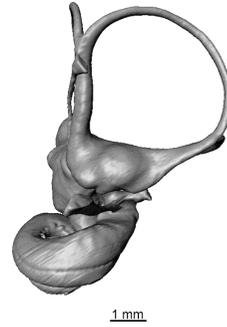
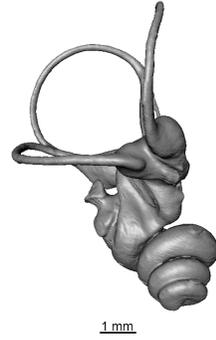
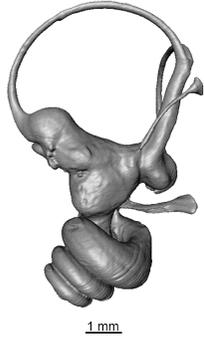
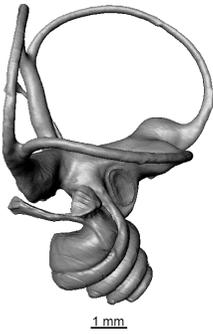
occipital

ventral

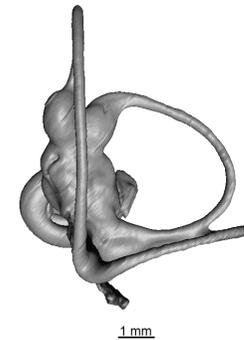
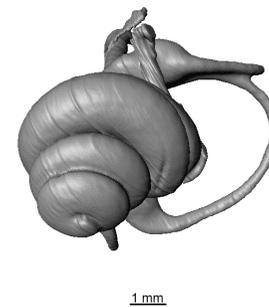
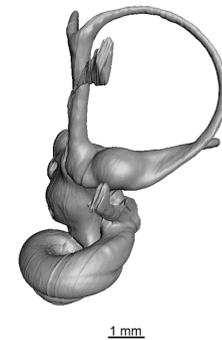
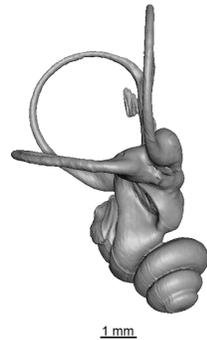
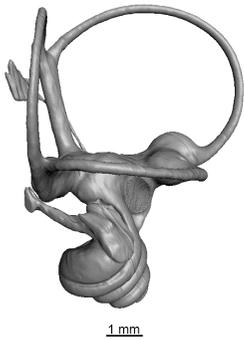
dorsal



Tamiops meclellandii



Callosciurus finlaysoni



Dremomys pernyi caldior

B - 64

lateral

medial

rostral

occipital

ventral

dorsal

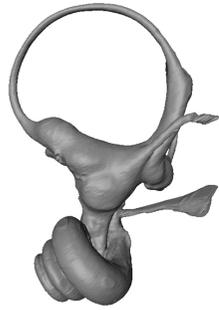
Rana bicolor

Eutamias sp

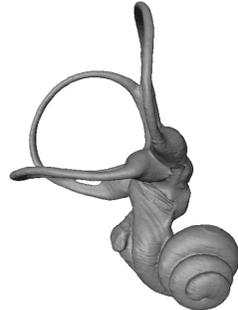
Eutamias sibiricus



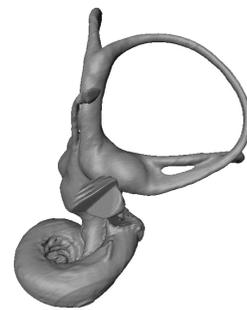
1 mm



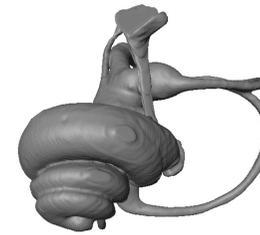
1 mm



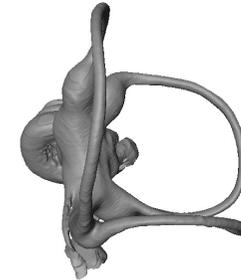
1 mm



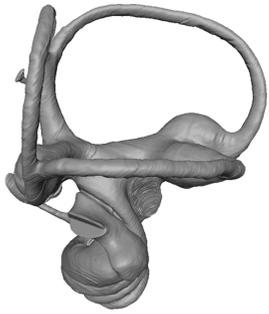
1 mm



1 mm



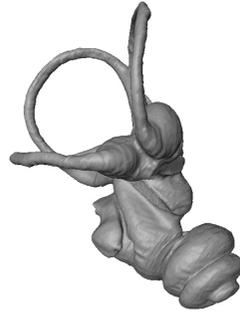
1 mm



1 mm



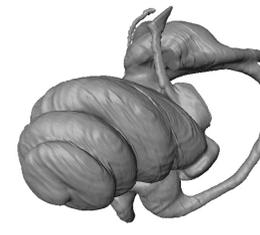
1 mm



1 mm



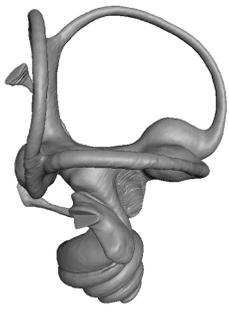
1 mm



1 mm



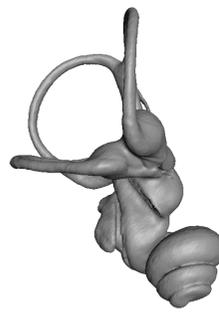
1 mm



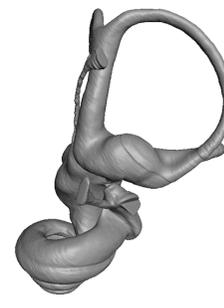
1 mm



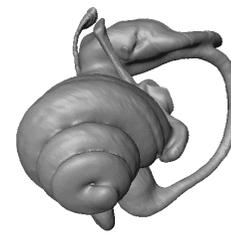
1 mm



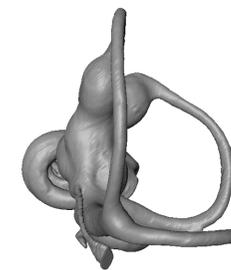
1 mm



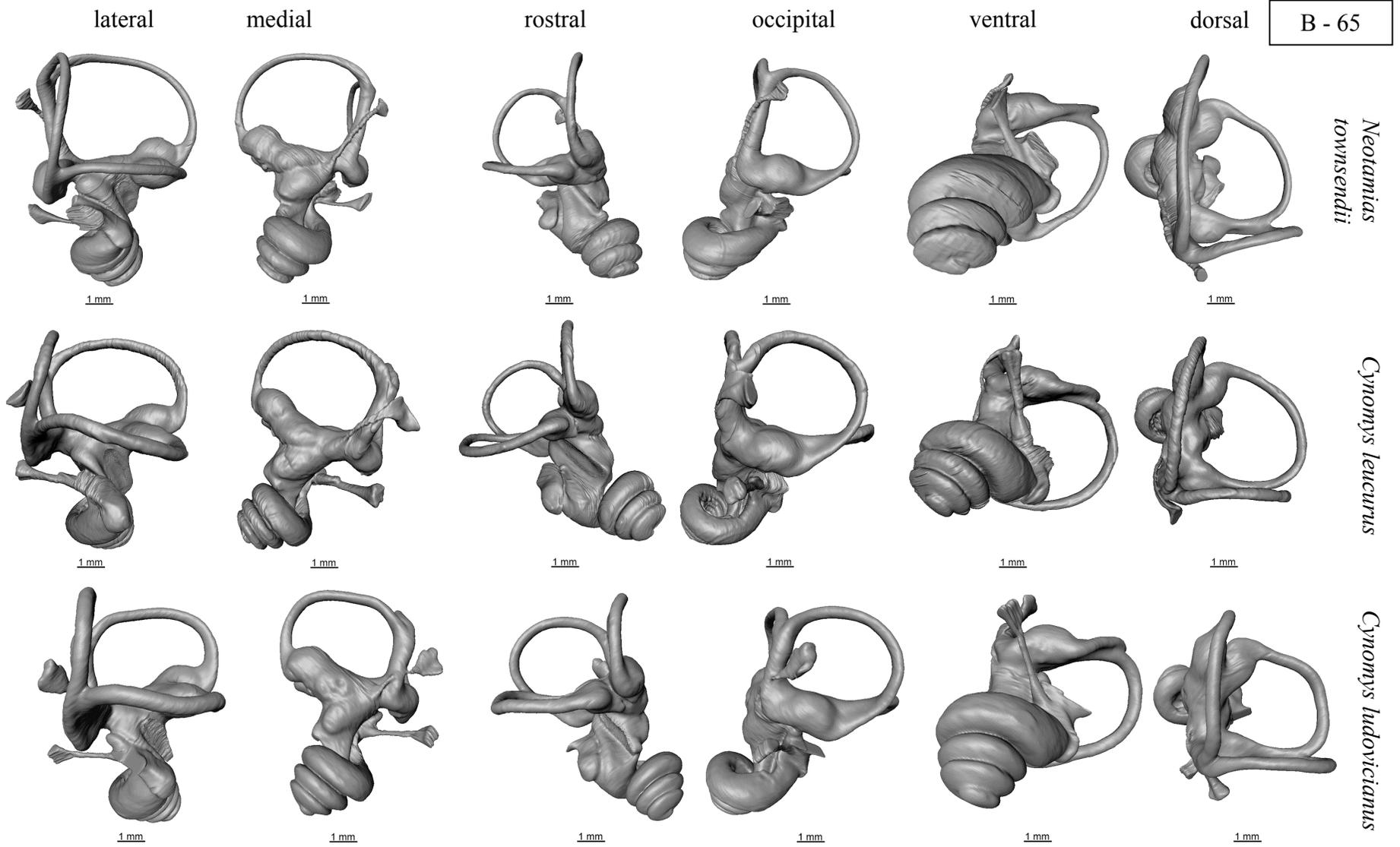
1 mm



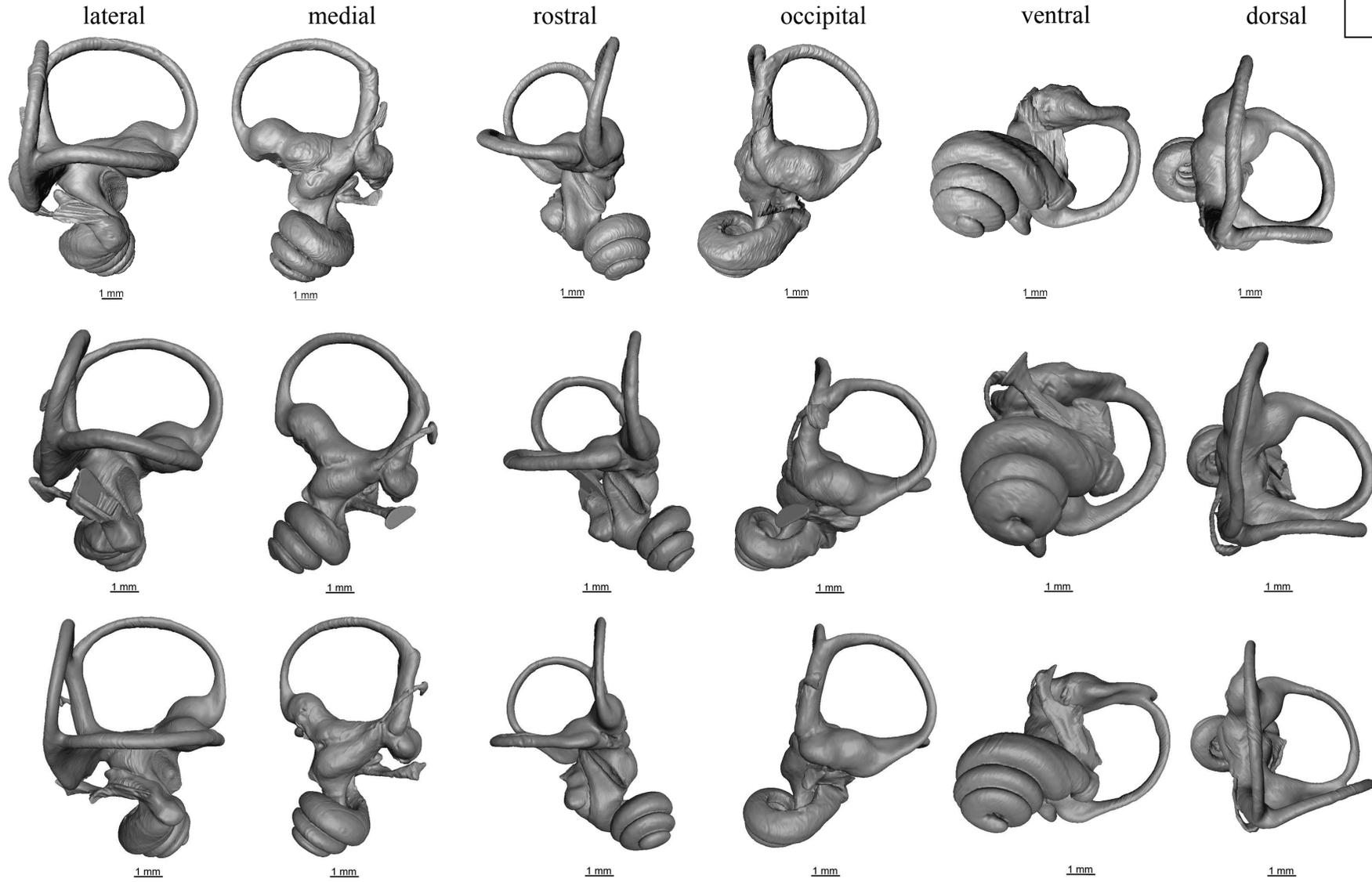
1 mm



1 mm



B - 66



B - 67

lateral

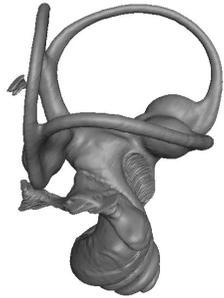
medial

rostral

occipital

ventral

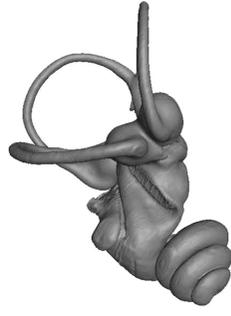
dorsal



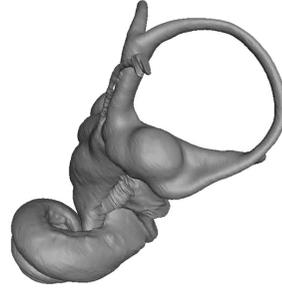
1 mm



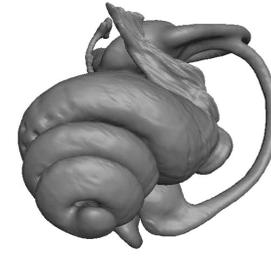
1 mm



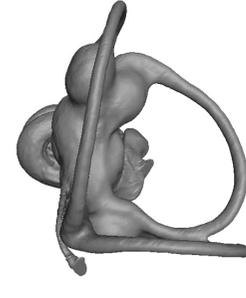
1 mm



1 mm



1 mm

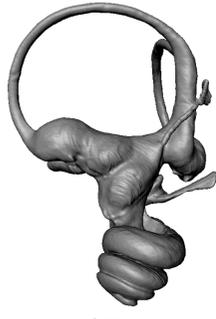


1 mm

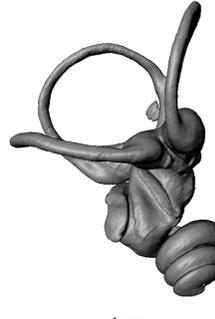
Notocitellus annulatus



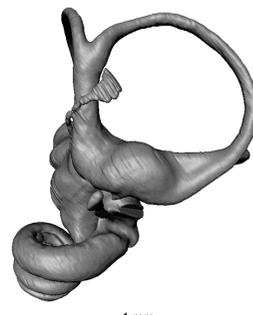
1 mm



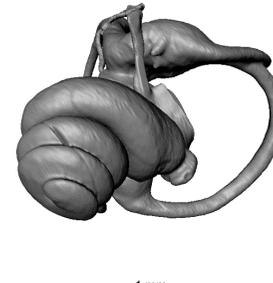
1 mm



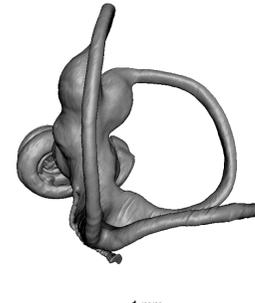
1 mm



1 mm

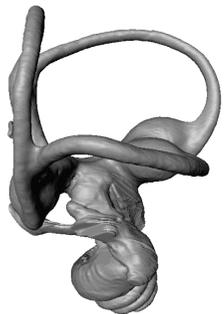


1 mm

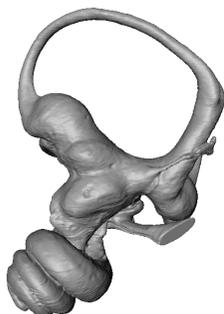


1 mm

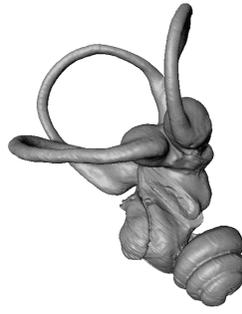
Urocitellus undulatus



1 mm



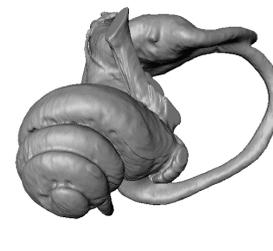
1 mm



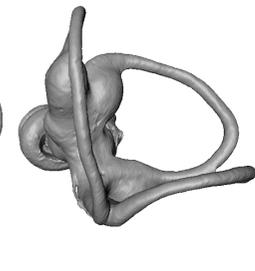
1 mm



1 mm



1 mm



1 mm

†*Urocitellus undulatus*

B - 68

lateral

medial

rostral

occipital

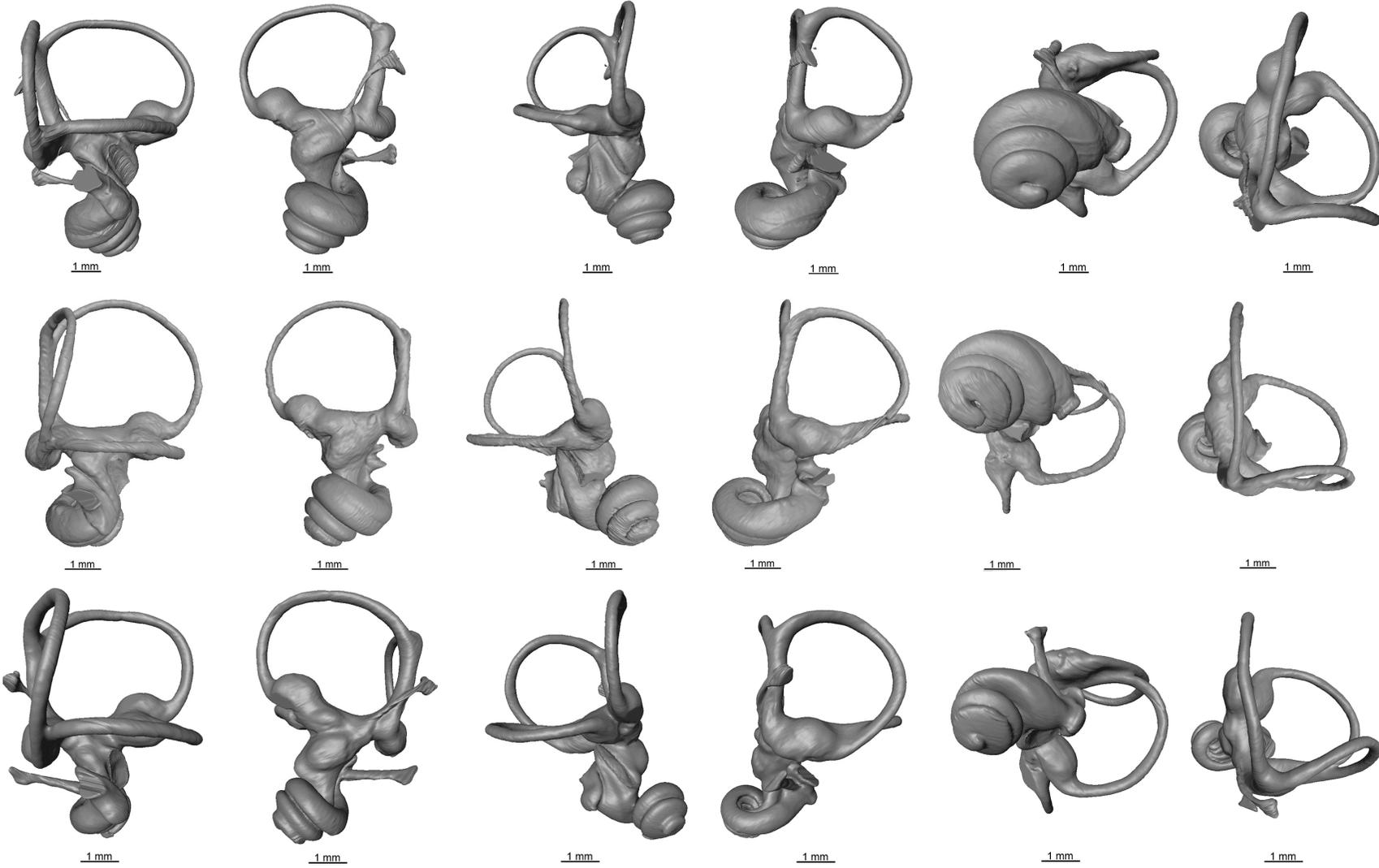
ventral

dorsal

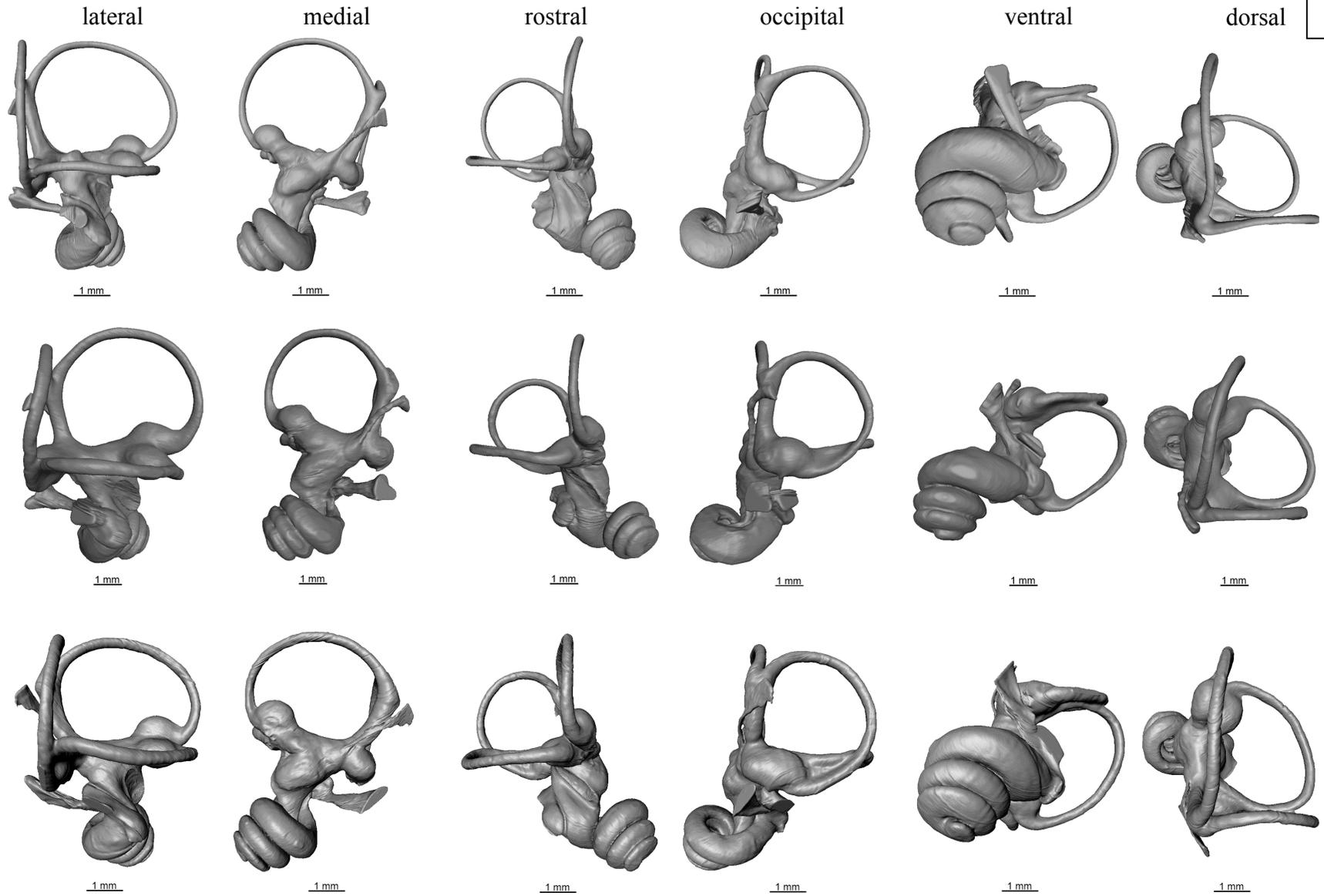
Spermophilus suslicus

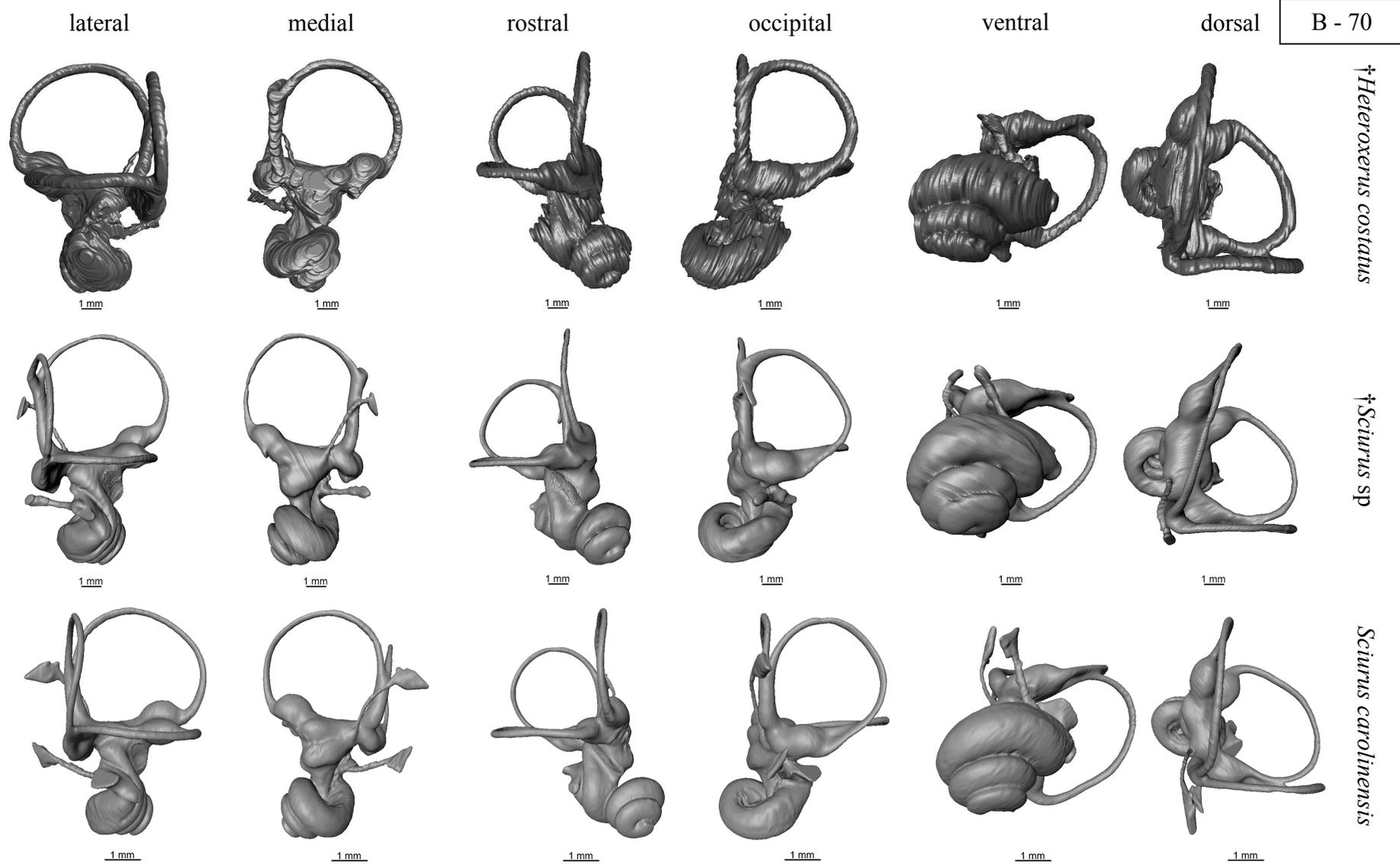
†*Palaeosciurus feignouxii*

Spermophilopsis leptodactylus



B - 69





lateral

medial

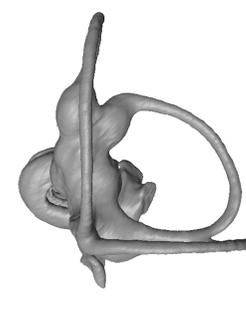
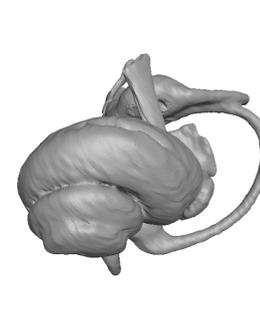
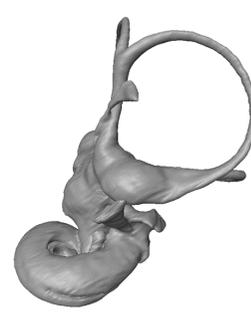
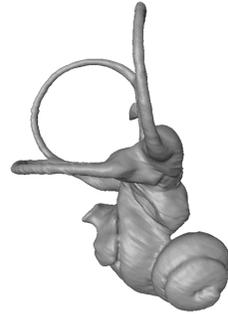
rostral

occipital

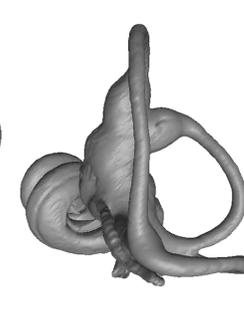
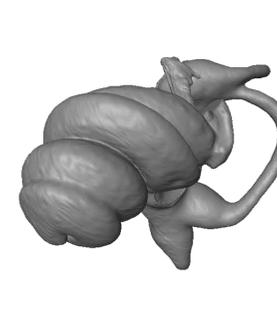
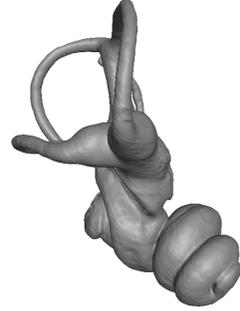
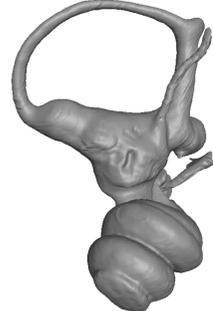
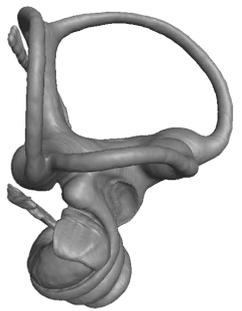
ventral

dorsal

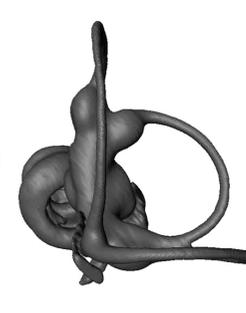
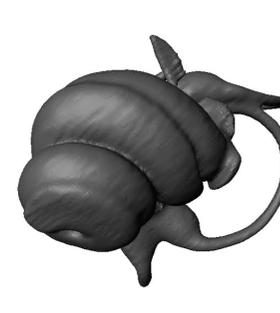
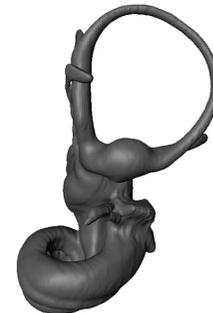
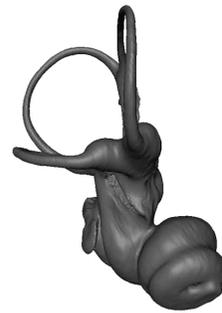
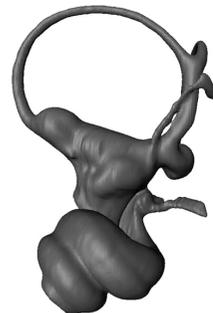
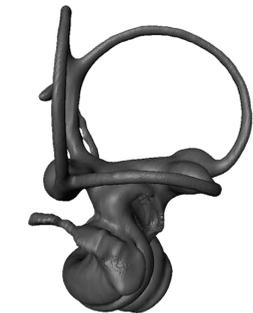
B - 71



Scirurus vulgaris

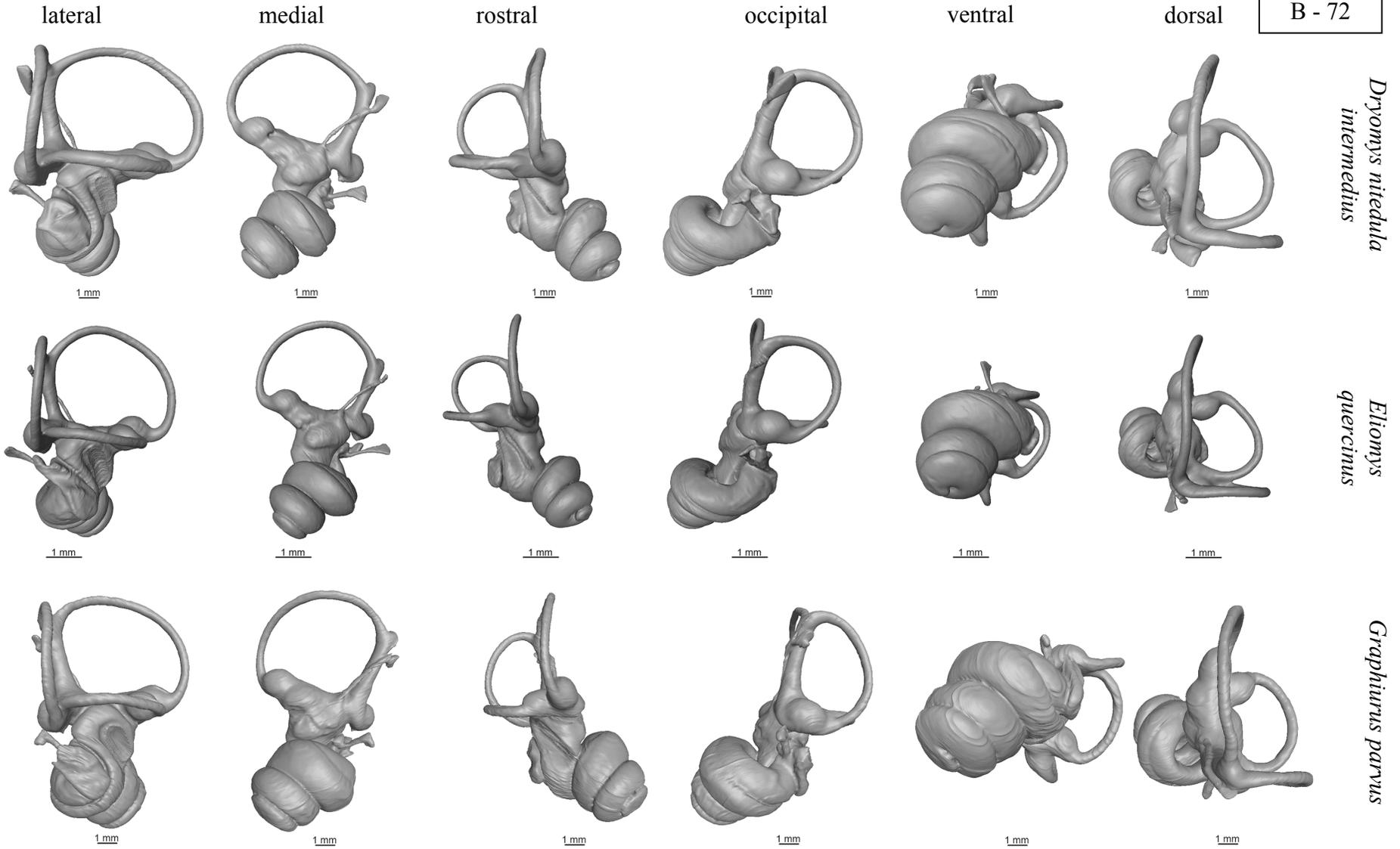


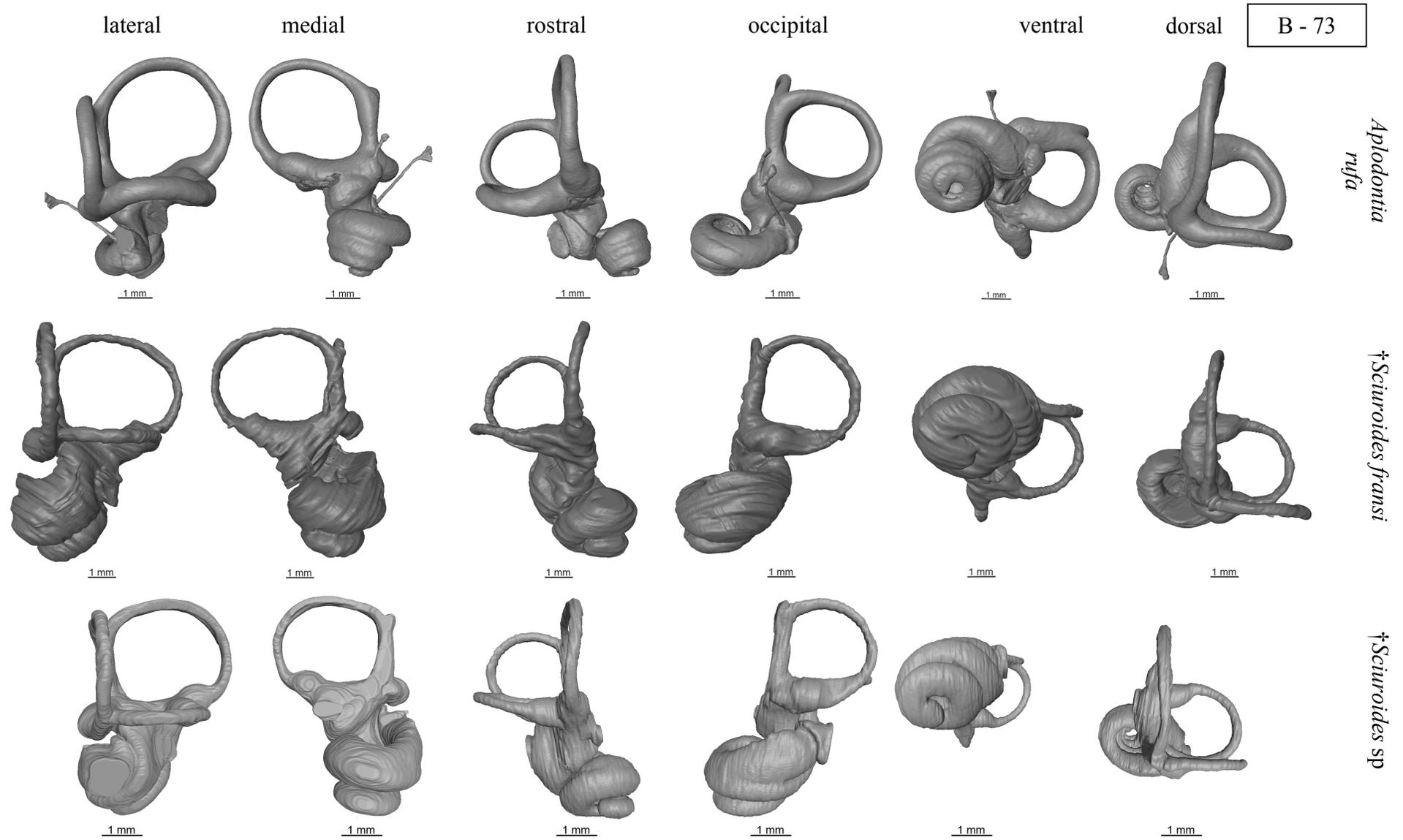
Muscardinus avellanarius

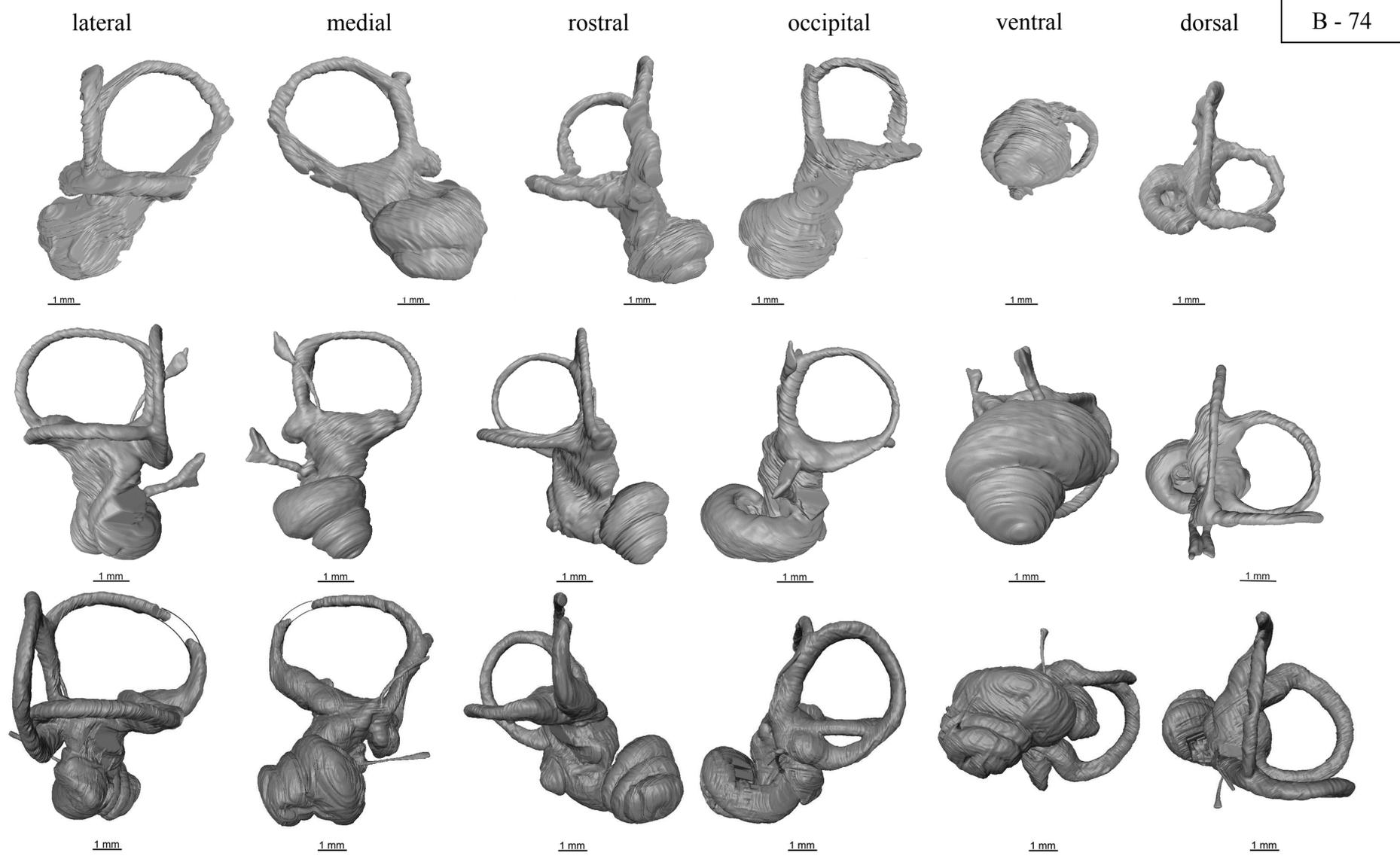


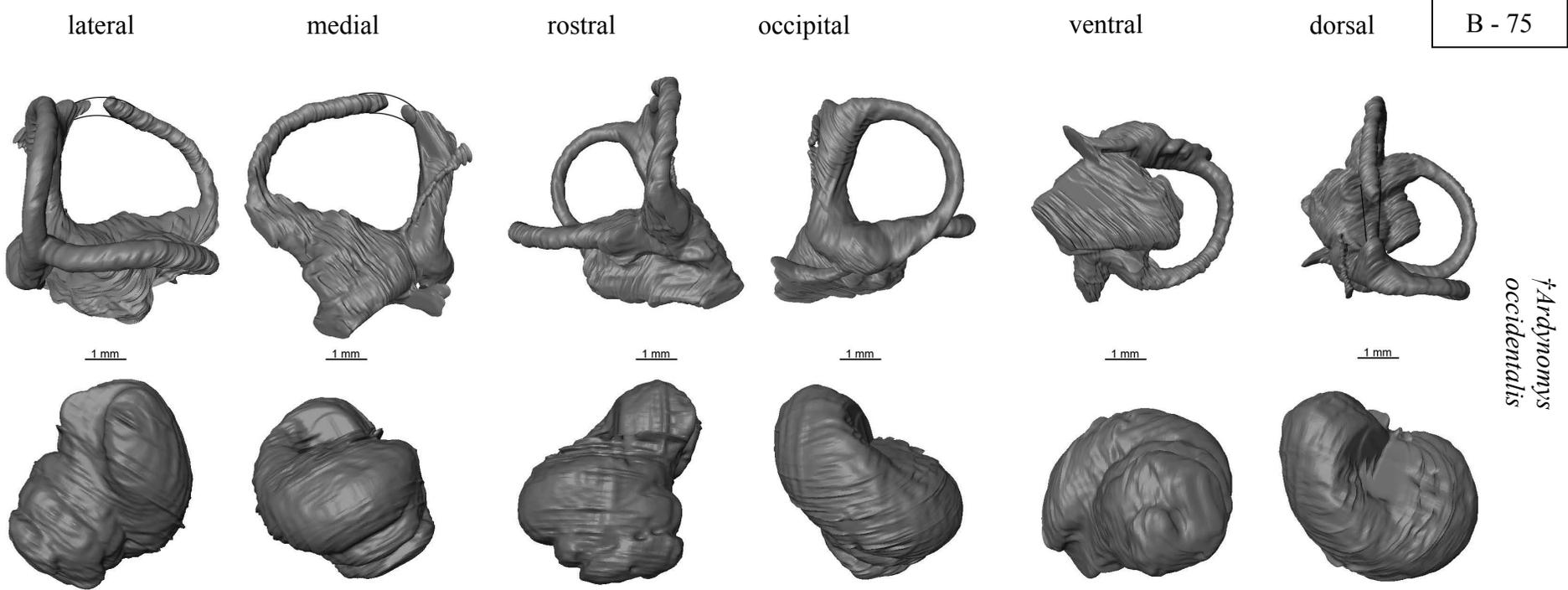
Glis glis

B - 72









Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

Bonn, Juli 2012

Cathrin Schwarz