

**Chimäre Archonta? Vergleichend-morphologische Studien zur
Hyolaryngealregion**

Mit Brevia zur Dental- und Tarsalmorphologie.

D i s s e r t a t i o n
Zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften

Am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Peter Ralf Menke
geb. am 21.09.1977 in Mexiko-Stadt

Mainz, den 27.04.2007

Dekan:

1. Berichterstatter:

2. Berichterstatter:

Tag der mündlichen Prüfung: 19.09.2007

Für meine Eltern

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Stipendium der Landesgraduiertenförderung Rheinland-Pfalz finanziert.

„Ein Hauptziel der Primatologie ist die Erforschung der Stellung der Primaten zu den übrigen Säugetieren.“

H. Hofer, 1957

“Phylogenetic trees are not an end in themselves; they allow much more interesting questions to be addressed about patterns of adaptation and evolutionary change.”

D. T. Rasmussen und K. A. Nekaris, 1998

Inhaltsangabe

1. Hinführung zu den Fragestellungen	4
2. Primaten und ihren nächsten Verwandten aus phylogenetischer Perspektive: <i>Status quo</i>	10
3. Der Hyolaryngealapparat der Primates und diverser verwandter Säugetier-Ordnungen basierend auf ontogenetischen Daten	22
3.1 Einführung	22
3.1.1 Allgemeine Anmerkungen zu den Phänomenen Ontogenie und Phylogenie und ihrer wechselseitigen Beziehung	22
3.1.2 Historische Skizze zur Hyolaryngealforschung	22
3.1.3 Die phylogenetische Signifikanz des Hyolaryngealapparates	23
3.2 Material und Methoden	30
3.3 Deskription der Cartilagine	40
3.3.1 Artiodactyla	40
3.3.2 Chiroptera	42
3.3.3 Dermoptera	55
3.3.4 Primates	57
3.3.5 Rodentia	63
3.3.6 Scandentia	73
3.3.7 Soricomorpha	75
3.3.8 Die Definition der Merkmalszustände	78
3.4 Deskription der Larynx-Myologie	94
3.4.1 Artiodactyla	94
3.4.2 Chiroptera	94
3.4.3 Dermoptera	97
3.4.4 Primates	98

3.4.5 Rodentia	100
3.4.6 Scandentia	102
3.4.7 Soricomorpha	103
3.4.8 Die Definition der Merkmalszustände	103
4. Kladistische Analysen basierend auf den Befunden zur Hyolaryngealregion	106
4.1 Der Kladismus und einige seiner essentiellen Termini	106
4.2 Methodik	109
4.3 Resultate	110
4.4 Diskussion	119
4.5 Zusammenfassung	141
5. <i>Ad fontes</i>: Ordnungsspezifische Erläuterungen zur Filterung basaler Taxa für die Merkmalsanalyse der Dental- und Tarsalmorphologie	144
5.1 An der phylogenetischen Basis der Chiroptera	144
5.2 Dermoptera	173
5.3 Glires	174
5.4 Primates	175
5.5 Scandentia	176
5.6 Didelphidae, Marsupialia	177
6. Merkmalsanalyse basierend auf der vergleichenden Dental- und Tarsalmorphologie an Primaten und verwandten Ordnungen	178
6.1 Begründung der Auswahl der dentalen und der tarsalen Merkmale	178
6.1.1 Die Dentalmorphologie der Mammalia: Terminologie	178
6.1.2 Merkmalsliste: Dentalmorphologie orientiert an Asher <i>et al.</i> (2005)	181
6.1.3 Merkmalsliste: Dentalmorphologie orientiert an Ross <i>et al.</i> (1998)	189

6.1.4 Die Tarsalregion der Mammalia: Terminologie und Morphologie	211
6.2 Die Merkmalsanalyse	217
6.2.1 Material und Methoden	217
6.2.2 Resultate	221
6.2.3 Diskussion	236
6.3 Zusammenfassung	246
7. Synopsis der kladistischen Analysen der ontogenetischen und osteologischen Daten	247
7.1 Einführung: Die Bedeutung einer (quasi-)totalen Evidenz und die Form-Funktion-Thematik	247
7.2 Material und Methoden	248
7.3 Resultate	250
7.4 Diskussion	258
7.4.1 Diskussion zur „total evidence“-Annäherung	258
7.5 Zusammenfassung	263
8. Szenario des Primatenursprungs	266
9. Zusammenfassung und Conclusio	270
10. Literatur	273
APPENDICES	310

1. Hinführung zu den Fragestellungen

„In order to emphasize the hypothesis that the orders Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera and Primates have had a common origin, possibly from some Upper Cretaceous family resembling in many characters the Tupaiidae, these four orders may be embraced in a single superorder, which may be named **Archonta** in allusion to the fact that Linnaeus included in the Primates the genera *Homo*, *Simia*, *Lemur* (including the Lemuroids and the “Flying Lemur”), *Vespertilio*.” Die Definition auf Seite 322 bildet den Abschluss des Kapitels zur Interpretation der supraordinalen Beziehungen der Primaten des Paläontologen William King Gregory (1910) und hatte im Laufe des 20. Jahrhunderts einen enormen Einfluss auf die Mammalia-Systematik im Allgemeinen und auf *fons et origo* der Primaten im Speziellen. Nicht nur, aber vor allem durch die Resultate der molekularen Biologie katalysiert, bahnte sich eine Inkongruenz bzw. eine modifizierte Sichtweise der Primatenverwandtschaft an - ein prominentes Beispiel hierbei ist die Studie von Murphy *et al.* (2001a,b): Die Fledertiere (Chiroptera) werden konsistent aus dieser Überordnung entfernt und *grosso modo* durch die Glires (= Lagomorpha + Rodentia) ersetzt (Abb. 1.1, 1.2). Arbeiten von Asher *et al.* (2005) oder Nishihara *et al.* (2006) bestätigten diese Hypothese.

Der als *sensus communis* geltende Kladismus operiert mit der Methodik des Außengruppenvergleichs. Hierbei wird vorausgesetzt, dass zur Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb einer Innengruppe die (hypothetische) Kenntnis ihrer Verwandtschaft auf einer höheren Hierarchiestufe vorliegt. Im Kontext der Archonta-Problematik konstatierte Simmons (1993, S. 12) folgerichtig: „So what are appropriate outgroups for an analysis of archontan relationships? This represents a real problem because of the diversity of opinions concernig higher-level mammalian relationships.” Konkret ist damit ein weiterer komplizierender Faktor verknüpft, denn das Phänomen der Außengruppen-Wahl hat empirisch gesehen (u. a. Miller und Austin 2006, Sargis 2007) einen Einfluss auf die Topologie und somit die Systematik der Innengruppe. Die vorliegende Studie untersucht in diesem Zusammenhang den potentiellen Impact modifizierter Außengruppen auf die Systematik der Euarchonten und konzentriert sich auf den Bereich der Strukturforschung, v. a. auf die makroskopische Anatomie und Embryologie. Anhand von Museumsmaterial (rezente als auch fossile Taxa wie beispielsweise *Archaeonycteris*) wird - orientiert an den Studien von Ross *et al.* (1998) oder Hooker (2001) - die Dental- und Tarsalmorphologie herangezogen (Abb. 1.3), da diese Bereiche der Cranial- als auch der Postcranialanatomie entstammen und in der Formulierung potentieller Synapomorphien teilweise einen bedeutenden Status genießen (u. a. Novacek und Wyss 1986).

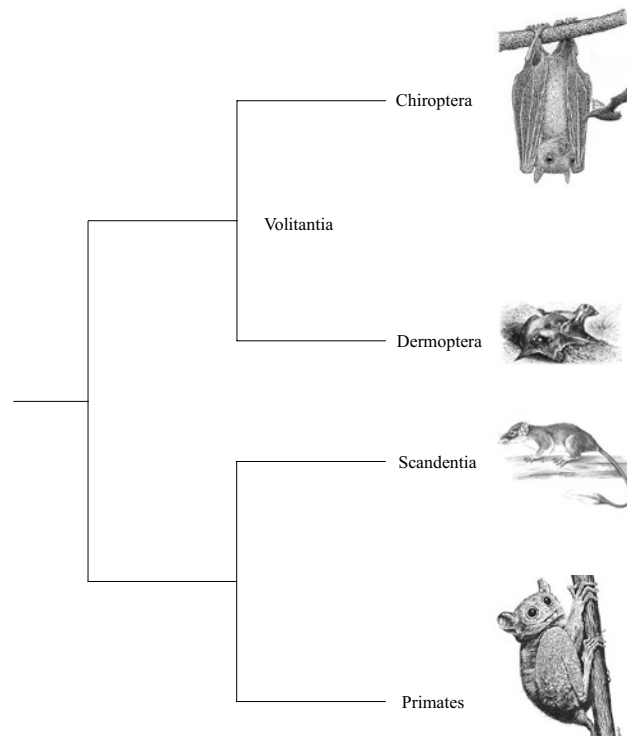


Abb. 1.1. Archonta-Hypothese nach Novacek (1992). Alle folgenden Tierzeichnungen oder Landkarten aus verschiedenen Quellen.

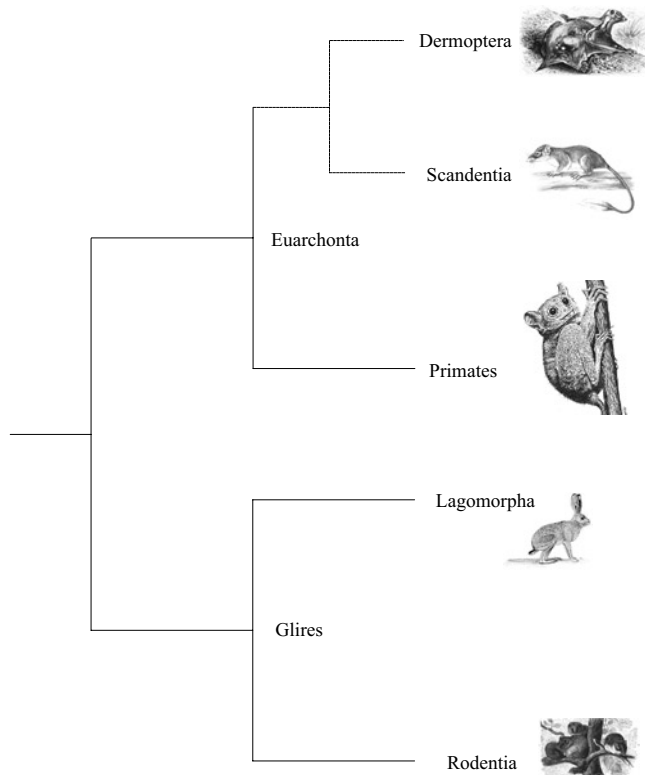


Abb. 1.2. Euarchontoglires-Hypothese nach Springer *et al.* (2004).

Abbildung aus
Copyrightgründen nur teilweise
verwendet.

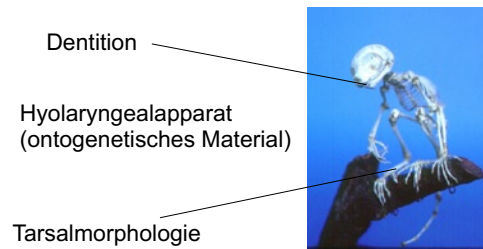


Abb. 1.3. Anhand von *Galago* demonstrierte Bereiche, die für Primaten und (potentiell) näher verwandte Ordnungen komparativ-morphologisch untersucht wurden. Quellen des Bildmaterials: http://www.wildlife-art.nl/artists/Looten_gerard/galago.jpg als auch <http://www.unipv.it/webbio/anatcomp/museo/galag2.jpg>.

Ein weiterer - intensiv bearbeiteter - Themenkomplex wird mit einem anderen Verfahren der phylogenetischen Systematik erörtert: Der Fokus liegt auf der dreidimensionalen Rekonstruktion des Hyolaryngealapparates basierend auf ontogenetischen Daten vor allem spätfetaler Natur. Hierbei handelt es sich um eine kladistische „Terra incognita“: Starck und Schneider (1960) haben sich in der Untersuchung der Zungenbein- und Kehlkopffregion besonders hervorgetan, ihr Hauptaugenmerk aber auf die Beschreibung adulter Exemplare gelenkt. Additiv ist aus aktueller phylogenetisch-systematischer Perspektive eine exaktere Deskription in Form genau definierter Merkmalszustände zur Erlangung einer effizienteren Auswertung unerlässlich. Aus paläoanthropologischer Sicht ist der Hyolaryngealapparat natürlich eine Schlüsselregion zur Erforschung der Sprachentwicklung (Laitman *et al.* 1979, Arensburg *et al.* 1990, Kay *et al.* 1998, Nishimura 2003, Nishimura *et al.* 2003, Alemseged *et al.* 2006).

Schwerpunkt vorliegender Studie sind klassische Archonta-Vertreter, aber auch Rodentia-Repräsentanten. Des Weiteren werden die erhobenen Daten summiert und partiell durch Merkmale aus der Literatur erweitert, um möglichst große und somit aussagekräftige Vektoren (= die Gesamtheit der Merkmale/Daten eines Taxon) zu kreieren. Die nachfolgende kladistische Analyse soll, basierend auf dem Parsimonie-Prinzip, das robusteste (und sparsamste) Kladogramm liefern im Hinblick auf der Suche nach *der* Konstellation der Verwandtschaftsverhältnisse basaler Primaten und ihren supraordinalen Relationen - ist es das erklärte Ziel der Biosystematik, die wahre Stammesgeschichte zu rekonstruieren. Das primäre Ziel dieser Studie besteht in der Detektion der Schwestergruppe der Primaten, um dadurch den Ursprung unserer Ordnung zu definieren (Abb. 1.4). Ein zentraler Begriff ist der des Grundplanes: Nach Mickoleit (2004) und anderen Autoren definiert er die Merkmalsausstattung der letzten gemeinsamen Stammart eines Monophylum. Basierend auf der errechneten Verwandtschaftshypothese kann eine Rekonstruktion des Ursprungsszenarios der

Primaten erfolgen und im vorliegenden Falle laryngeale Strukturen diskutieren, die selbst bei bedeutenden und relativ kompletten Fossilfunden (z. B. Bloch *et al.* 2007) nur unter höchst unwahrscheinlichen Konditionen zum Repertoire gehören könnten. Das Studium der Morphologie rezenten Materials bleibt daher eine wichtige Leitlinie.

In diesem Zusammenhang wird auch das funktional-adaptive Systematikkonzept nach Bock und von Wahlert (1965), welches besonders dem Mammalogen und Paläontologen Szalay (2000) als *spiritus rector* diente und das er als Instrument gegen den Kladismus umfunktionalisierte, untersucht.

In nuce-Übersicht der zu behandelnden Themenkomplexe:

1.

- a) Welches ist die Schwestergruppe der Primaten?
- b) Existiert ein Einfluss bei der Wahl der Außengruppe auf die Topologie der Euarchonten?
- c) Was bedeutet dies für den Ursprung der Primates bzw. für ihren Grundplan?
- d) Welche Rolle spielt dabei die Divergenz der Galagidae und Lorisidae?

2.

- a) Welche stammesgeschichtliche Konstellation ergibt sich für Primaten und verwandte Taxa unter Berücksichtigung des Hyolaryngealapparates als auch der Dental- und Tarsalmorphologie?
- b) Liefern die unterschiedlichen morphologischen Bereiche einander widersprechende phylogenetische Signale?
- c) Handelt es sich bei der Superordo „Archonta“ um ein valides Taxon?

3.

- a) Welche Topologien ergeben sich innerhalb der Rodentia und der Chiroptera?
- b) Ist anhand der Hyolaryngealregion ein phylogenetisches als auch ein adaptives Signal zu konstatieren?
- c) Wird eine Korrelation zwischen Form und Funktion indiziert?
- d) Was für Aussagen können bezüglich der Evolution des Echolotsystems bei Fledertieren gemacht werden?

4.

- a) Kann der Hyolaryngealapparat - beispielsweise im Gegensatz zur potentiell hoch-abgeleiteten Postcranialanatomie - aufgrund seiner phylogenetischen Herleitung aus dem Hyalbogen und den Branchialbögen als ein „konservativer“ Merkmalskomplex definiert werden?
- b) Welchen Einfluss hat die Überbetonung der funktionell-adaptiven Analyse *sensu* Szalay (2000) für die Systematik?

5.

- a) Welche Konstellation ergibt sich - unter Berücksichtigung der Dental- und Tarsalmorphologie - für die Strepsirrhini-Systematik?
- b) Wie verhält sich die Topologie unter der Verwendung molekularer Resultate (Yoder *et al.* 1998 oder Roos *et al.* 2004)?

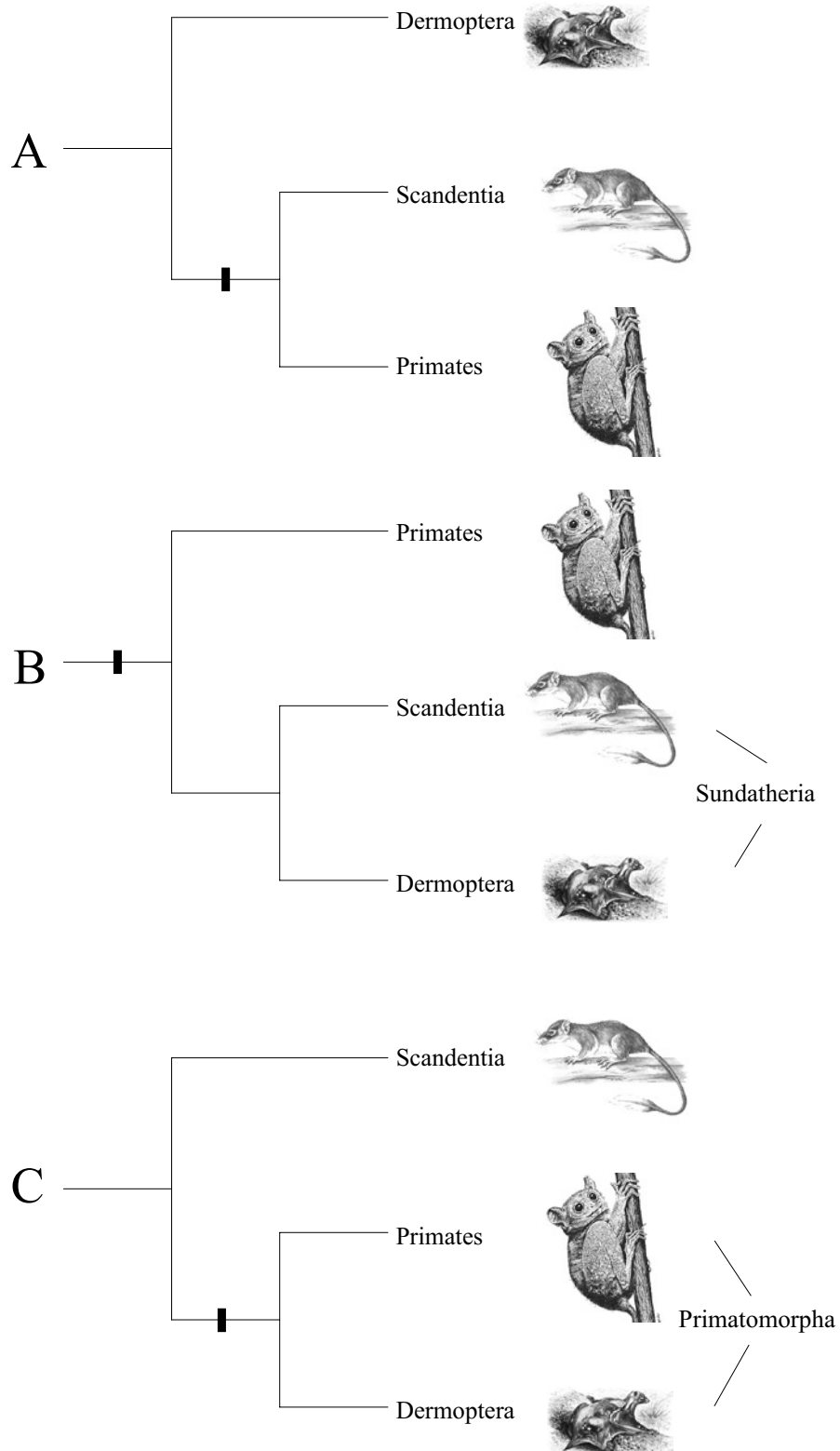


Abb. 1.4. Potentielle Grundpläne: A nach Wible und Martin (1993); B nach Olsen *et al.* (2005); C nach Beard (1993a) oder Bininda-Emonds *et al.* (2007). Der schwarze Balken symbolisiert den Grundplan.

2. Primaten und ihre nächsten Verwandten aus phylogenetisch-systematischer Perspektive: *Status quo*

Leche (1886) folgerte ebenso wie Darwin (1859), dass die Dermopteren als nächste Verwandte der Chiropteren zu gelten haben. Der dänische Zoologe Winge (1941; die ursprüngliche Version wurde zwischen 1887-1918 geschrieben) widersprach den Ergebnissen Leches und interpretierte Details aus dessen Arbeit in modifizierter Form. Winge deutete die Dermoptera als basale Insektivoren und verneinte somit das Illigersche Modell (1811) einer engen Assoziation von Fledertieren und Flattermakis („Volitantia“). Abb. 2.1 auf Seite 21 präsentiert eine Übersicht zu neueren Hypothesen der Primatenverwandtschaft, die im Verlauf des Kapitels erwähnt werden.

Das Archonta-Konzept entstand im Jahre 1910 mit einer Studie über die evolutionären Beziehungen innerhalb der Mammalia: William King Gregory publizierte „The orders of mammals“. Ein großer Teil der Arbeit basierte auf der post-darwinischen vergleichenden Morphologie der letzten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Betrachtet man die Konstellation anthropozentrisch, dann wurden hier die nächsten Verwandten der Primaten eingeordnet, der Kern dieser Superordo ist jedoch die oben erwähnte enge Beziehung zwischen Dermopteren und Chiropteren, deren Konstellation für die Erklärung der Flugentstehung innerhalb der Mammalia fungierte (dies wird im Laufe der Arbeit noch erörtert werden).

Matthew und Simpson, die beiden anderen Vertreter des Triumvirates des American Museum of Natural History, fühlten sich durch Gregorys Vorstoß provoziert, wenn es sich um die phylogenetischen Konstellationen palaeogener Taxa, wie etwa Vertreter der Mixodectidae, Microsyopidae und diverser anderer Gruppen, handelte. Simpson (1937) befürwortete enge Beziehungen der Mixodectidae und der Microsyopidae (welche er als primatenartig definierte) und war von der Möglichkeit ihrer nahen Verwandtschaft zu den Plagiomenidae fasziniert. Simpson (1937, S. 131) notierte aber, dass „... inconclusive evidence of possible relationship of the plagiomenids to the Dermoptera has not been significantly altered since Matthew (1918) wrote. The chain of evidence thus tending to link the mixodectids with the Dermoptera is so weak at every point as not to merit serious consideration at present.“ Simpson (1945) verneinte ein potentielltes Schwestergruppen-Verhältnis von Dermopteren und Chiropteren und rückblickend wurde dies von Szalay und Lucas (1996, S. 27-28) wie folgt kommentiert: „... failed to see the special form-function connection between the finger-gliding colugos and the hand-flying bats, judging from his comments on the differences of „soaring“ (which all gliders do) vs. „flying adaptations“ (which does not specify the anatomical means of this flight). It is obvious that a fully functional-adaptive approach, in spite of his numerous insights into the

adaptive strategies of many mammals, was not consistently employed by him.”

Szalay (1969) erörterte die Geschichte der systematischen Zuordnungen relevanter Fossilgruppen. Er verneinte mögliche Affinitäten zwischen Dermopteren und Mixodectiden. Szalay bevorzugte, basierend auf dentalem Nachweis, eine Annäherung früher Primaten (*sensu lato*) und der Mixodectidae, definierte die Tupaiidae als Teil der „Insectivora“ und somit als eine phylogenetisch weiter entfernte Gruppe. In einer eigenen Retrospektive (Szalay und Lucas 1996, S. 28) relativierte er seine Aussagen und konstatierte, dass „his views were based largely on an inadequate understanding of the dental (molar) evidence, without any consideration of the postcranial morphology of these forms.“

Szalay and Decker (1974) befürworteten aufgrund funktionsmorphologischer Aspekte eine phylogenetische Hypothese, deren Kern eine gemeinsame Abstammung der Primates, der Dermoptera und der Chiroptera - unter Ausschluss der Macroscelididae - in der Kreidezeit postuliert. Sie basierte auf limitiertem, tarsalem Beweismaterial. Beard (1989) beispielsweise unterstützte ebenfalls die funktionell-adaptive Komponente.

McKenna (1975) modifizierte Gregorys Archonta-Konzept, indem er sie als Teil der Tokotheria definierte - aber ohne jeglichen Bezug auf identifizierende Merkmale. Die Tupaiidae entsprachen in dieser Version dem Stamm der Archonten, einem Stamm, der partiell terrestrisch als auch arborikol gewesen sein soll. McKennas (1966) Studie des ersten bekannten Schädels eines Microsypiden und Russells (1959, 1964) Untersuchungen des *Plesiadapis*-Cranium verursachten weitere Komplikationen durch offensichtliche morphologische Differenzen zu rezenten Archonta-Gruppen (Szalay 1969, Gingerich 1976, MacPhee *et al.* 1988, Wible und Martin 1993).

Szalay *et al.* (1975) untersuchten die plesiadapide Postcranialanatomie und bescheinigten *Plesiadapis* arboreale Adaptationen, die *en detail* Ähnlichkeiten mit verschiedenartigen, abgeleiteten Merkmalen der Euprimates des Paläogen teilen. Das Resultat garantierte ein „expandiertes“ Verständnis der Primaten, das die Plesiadapiformes als integrierten Part betrachtete. Szalay und Lucas (1996, S. 28) resümierten: „In retrospect, these resemblances may be archontan-level homologies, ...“

Basierend auf der Publikation von Szalay und Decker (1974) und auf vergleichenden Gelenkanalysen studierten Szalay (1977) und Szalay und Drawhorn (1980) die (angeblich) gemeinsam abgeleiteten Archonten-Merkmale in der Tarsal-Region. Während Tupaiidae, Euprimates und Plesiadapiformes diskutiert wurden, wurde die Chiropteren-Morphologie nicht berücksichtigt und die Korrektheit der Arbeiten Leches (1886) und Gregorys (1910) - also die nahe Verwandtschaft der Colugos und der Fledertiere - vorausgesetzt. Das diagnostizierte Tarsal-Material aus dem Paläogen wurde *de facto* ohne die Bezugnahme

von Chiropteren-Exemplaren studiert.

Van Valen (1979) zeigte Verbindungen zwischen Mixodectiden, Plagiomeniden und Dermopteren auf und verwarf die Smithsche (1976, 1977) Hypothese einer Diphylie der Chiroptera, berücksichtigte aber weder das Volitantia- noch das Archonta-Konzept. Die Arbeit wies ein Defizit bezüglich eines Dentalmorphologie-Vergleiches zwischen Tupaiidae und Chiroptera auf.

Nicht überzeugt von den tarsalen Merkmalen à la Szalay (1977) waren Cartmill und MacPhee (1980, S. 127, meine Betonung), die sich aber auf die Cranialanatomie und die Arteria carotis der Tupaiidae konzentriert hatten, um die potentielle Realität der Archonta-Überordnung zu überprüfen: „Although we have not investigated bat morphology, what we know about primates, tree shrews, and colugos indicates that the last common ancestor of these three groups had a largely unossified bulla and retained complete lateral and medial internal carotid systems. With respect to cranial anatomy, *the archontan morphotype is therefore indistinguishable from the eutherian morphotype*. The evidence we have personally examined supports Simpson’s (1945) assessment of Archonta as ‘almost surely an unnatural group’”.

Novacek publizierte eine Reihe von Studien, die sich mit der Phylogenie der Eutheria auf Ordnungsniveau befassten und die Archonta-Problematik erörterten. Im Gegensatz zu Szalays Arbeiten (1969, 2000) wurde hier eine andere methodische Auffassung hinsichtlich der Vorgehensweise bei der Rekonstruktion phylogenetischer Bäume vertreten. Novacek (1980, S. 86) kritisierte die methodologischen Perspektiven, die Szalay (1977) und Szalay und Drawhorn (1980) angewandt hatten, als auch die präsentierten Merkmale des letzten gemeinsamen Archonta-Vorfahren: „Only three tarsal characters support a close interrelationship between tupaiids, primates, and dermopterans. There is virtually no convincing evidence to support a concept of the Archonta which includes chiropterans. Lastly, the acceptance of a close relationship between tupaiids, macroscelids, and leptocids requires independent evolution of the supportive apomorphs in dermopterans and bats.” Novacek (1982) befürwortete vehement die Examination der Dermoptera-Chiroptera-Beziehung, die Szalayschen Tarsal-Merkmale bezweifelte er aber dennoch weiterhin (S. 23-24): „...forcing one to the conclusion that tupaiids, primates, and insectivorans represent three distinct ordinal-level taxa of uncertain relationships among themselves and with other Eutheria.“ 1986 bestätigte Novacek seine skeptische Sichtweise hinsichtlich der Archonta-Gruppierung, v. a. basierend auf cranialen Merkmalen. Die Volitantia-Hypothese hielt er jedoch für korrekt. Im gleichen Jahr publizierten Novacek und Wyss eine Eutheria-Phylogenie, die die Superordo Archonta rehabilitierte und *via* zweier Merkmale diagnostizierte. Ein exzellent

recherchiertes Lehrbuch der phylogenetischen Vertebraten-Systematik (Mickoleit 2004, S. 513) definierte die Überordnung ebenfalls basierend auf der Publikation von Novacek und Wyss (1986) folgendermaßen: (1) Durch Ablösung der Praeputialfalte, welche den Penis mit der Bauchdecke verbindet, entwickelt sich ein Penis pendulus und (2) am Astragalus ist die Sustentacularfacette mit der Astragalocuboidfacette zu einem L-förmigen Facettenband verschmolzen.

Das zweite Merkmal rehabilitiert auf den ersten Blick die Bedeutung der tarsalen Region, wurde aber von Szalay und Lucas (1996, S.28-29) mit den Worten bewertet: „Implicitely, however, they qualified it by sidestepping the issue of an explicit analysis of the traits they did not condone... The osteological feature given by Novacek und Wyss (1986) is present in several ordinal groups of eutherians other than archontans; it is not unequivocally present in the latter.“ Ein Manko der Studie von Novacek und Wyss (1986) ist, was selbstverständlich auch mit den Anfängen der Computeranwendung zu tun hat, dass keinerlei Datenmatrix aufgeführt ist, die eine Reanalyse ermöglichen würde.

Eine relativ detaillierte Diskussion der relevanten Literatur, auch mit Betonung der cranialen Merkmale und mehrerer Erstbeschreibungen dieser, findet sich bei Wible und Covert (1987). Sie befürworteten enge Relationen zwischen Tupaiiden und Primaten, auf der Ebene der Überordnungen favorisierten sie aus pragmatischen Gründen - ebenfalls an der Arbeit von Novacek und Wyss (1986) orientiert - das Archonta-Arrangement. Vor allem die Chiroptera-Dermoptera-Klade unterstützten sie. Wible und Novacek (1988) untersuchten die Fledertier-Monophylie und wiesen die als „flying primate“ kolportierte Hypothese zurück (siehe auch Kapitel 5, Abschnitt 1), nach der die Chiropteren durch eine Diphylie charakterisiert sind (Pettigrew 1986). Wible und Novacek (1988) führten zur Unterstützung der Monophylie 26 Merkmale auf, für Volitania definierten sie sieben, für die Euprimates-Scandentia-Gruppe vier und die Archonta wurden mit den traditionellen zwei aus der Novacek und Wyss (1986)-Publikation diagnostiziert. MacPhee *et al.* (1988) untersuchten hinsichtlich der Frage nach dem Ursprung der Primates anhand von neuem Material basicraniale Merkmale. Ein Jahr später erschien die Studie von MacPhee *et al.* (1989) und untersuchte die auditorische Region des früheozänen *Plagiomene* im Vergleich zu rezenten Dermopteren und konnte keine gemeinsam abgeleiteten Merkmale erkennen, die eine Positionierung des Fossils innerhalb der Ordo Dermoptera rechtfertigen würde. Die Ähnlichkeiten in der Dentalanatomie wurden als konvergente Phänomene eingestuft.

Gunnell (1989) konzentrierte sich auf die dentale Region von Arten aus dem Paläozän bzw. Eozän, die er als Plesiadapiformes klassifizierte. Die Apatemyidae ordnete er innerhalb der Plesiadapiformes ein, die Mixodectidae in die Insectivora und ein erweitertes

Konzept der Microsyopidae innerhalb der Primates (*sensu lato*). Szalay und Lucas (1996, S. 29) bezeichneten seine Klassifizierung als „uncorroborated“.

Beard (1989, 1993a) untersuchte in einer ausgedehnten, funktionell-adaptiven Analyse des Postcranialskeletts Vertreter der Plesiadapiformes, Dermoptera, Scandentia und Primates. Fossile Bestandteile entstammten dem Paläogen. Seine Schlussfolgerungen favorisierten die Primatomorpha- und Eudermoptera-Konzepte. Die Plesiadapiformes definierte er ohne die Microsyopidae oder Mixodectidae und gruppierte sie mit den Dermopteren. Innerhalb der Dermoptera vereinigte er die Galeopithecidae und die Paromomyidae zu den Eudermoptera. Die Primates sollten das Schwester-Taxon zu den erweiterten Dermopteren darstellen. Nicht Teil der Primatomorpha waren die Scandentia als auch die Chiroptera - die Archonta-Realisierung blieb im übergeordneten Rahmen dieses Resultats eine potentielle Möglichkeit. Beard (1990) publizierte eine kurze Publikation über die (angeblich) finger-gleitenden plesiadapiformen Paromomyiden: Sie sollten der Schwestergruppe der rezenten Dermopteren entsprechen. Die gleiche Ausgabe von *Nature* publizierte die Arbeit von Kay *et al.* (1990), die das Cranium des Paromomyiden-Vertreters *Ignacius grabullianus* untersucht hatte und zu der Annahme eines Entotympanicum - statt eines Petrosum-Anteiles - an der Bulla kam. Entsprechend der Funktion hoch-impaktierender Journale gab es eine kurze Phase verstärkter Aufmerksamkeit in der semi-populärwissenschaftlichen Literatur (Martin 1990, Shipman 1990, Zimmer 1991). Szalay und Lucas (1996, S. 29) resümierten ironisch (und völlig zu recht) „... although it is difficult to understand what aspect of the evidence or conclusions these popular endorsed.“ Krause (1991) kritisierte Beards gleitende, „dermopteren“ Plesiadapiformes heftig.

1993 publizierte MacPhee ein Band über die unterschiedlichen Hypothesen bezüglich der phylogenetischen Stellung der Primaten innerhalb der Mammalia. Drei Beiträge befassten sich mit osteologisch-myologischen Datensätzen (Beard, Thewissen und Babcock, Szalay und Lucas), einer diskutierte neuroanatomische Muster (Johnson und Kirsch), einer zog Daten der Fetalmembran hinzu (Luckett), ein Beitrag befasste sich mit der Ontogenese der Basicranial-Morphologie (Wible und Martin), zwei lieferten molekulare Daten (Adkins und Honeycut, Stanhope *et al.*) und Simmons schließlich untersuchte methodologische Aspekte der Kladistik und ihre Auswirkungen auf die resultierenden Kladogramme.

Thewissen und Babcock (1991, 1993) arbeiteten an der Innervation des propatagialen Muskelkomplexes, u. a. bei Flattermakis und Fledertieren, und eruierten eine Innervation durch den siebten Cranialnerven. Das reexaminierte Beweismaterial erschien ihnen hinsichtlich der Volitantia-Hypothese als konsistent. Sie bekräftigten Leches (1886)

Pionier-Leistung, in der die Dermopteren die geeigneten anatomischen Konditionen aufzeigen, um als adäquater Übergang zum weiterentwickelten propatagialen Muskelkomplex der Chiroptera zu fungieren. Thewissen und Babcocks (1993) Arbeit ist eine der Studien, die für die Bejahung der Volitantia-Hypothese und somit für die Fortführung der Überordnung Archonta die schwerwiegendsten Argumente liefert: Anhand dreier Megachiropteren, fünf Microchiropteren (darunter 137 fossile Überlieferungen der Messeler Art *Palaeochiropteryx tupaiodon*), *Cynocephalus volans* (Dermoptera), *Glaucomys volans* (Sciuridae, Rodentia), *Petaurus breviceps* (Petauridae, Marsupialia) und *Turdus migratorius* (Muscicapidae, Aves) wurden vergleichend-anatomische Untersuchungen absolviert. Zu einem Großteil bestätigen sie die Pionierleistung Leches (1886), konnten aber dennoch leicht modifizierte Resultate hinsichtlich ihrer Exemplare liefern. Auffallend ist die wohlwollende, graduelle Interpretation und die „Obliteration“ des morphologischen Hiatus zwischen Flattermakis und Fledertieren.

Exkurs: Tractatus primato-systematicus bzw. ein kurzer Blick „über den Tellerrand“

„So dacht ich: ist ein Geist erwacht,
Der alles so lebendig macht
Und der mit tausend schönen Waren
Und Blüten sich will offenbaren?
Ich wußte nicht, wie mir geschah,
Und wie das wurde, was ich sah.
Vielleicht beginnt ein neues Reich.
Der lockre Staub wird zum Gesträuch
Der Baum nimmt tierische Gebärden
Das Tier soll gar zum Menschen werden.
Ich wußte nicht, wie mir geschah,
Und wie das wurde, was ich sah.“

Novalis, Frühromantik

Wyder (1998) begann ihre Dissertation mit einem Goethe-Gedicht aus dem Jahre 1822, das sich an zwei eifrige, junge Brüder richtete, die die Natur erforschten. Sie bemerkte, dass sich in der Reihenfolge Fels - Moos - Blumen - Insekt - Schaf - Rinderherde - Mensch eine hierarchische

Anordnung widerspiegelt, die seit Aristoteles Gültigkeit hatte: die natürliche Stufenleiter oder *Scala naturae*.

Im 18. Jahrhundert verstand man darunter eine hierarchische Anordnung konstanter Arten, die alle von Gott geschaffen worden waren und lückenlos von den Elementen über die drei Naturreiche und den Menschen zu den Engeln als auch Gott reichte. Diekmann (1992) fasste die konstituierenden Elemente wie folgt zusammen:

1. Hierarchische Abstufung (auf Platon zurückgehend)
2. Konstanz der Arten
3. Prinzip der Kontinuität
4. Prinzip der Fülle
5. Existenz von Zwischenformen
6. Gott als höchste Stufe und Leiter

Lovejoy (1961) demonstrierte mit seinem Werk „The great chain of being“ die tiefen philosophischen Wurzeln dieses Konzeptes. Martin (1973, 1990) hatte sich intensiv mit dieser Thematik befasst und sie auf unsere Ordo übertragen („Herrentiere“ spricht für sich). Ein Beispiel ist die frühere Separierung in *Prosimii* und *Simii*. Martin (1973, S. 336) bestimmte daher folgerichtig: „If we are going to talk about evolution, loose use of the *Scala naturae* can only lead to misconceptions about the actual process of evolution.“

Es ist daher nur eine konsequente Fortführung, diesen Gedanken bei der 1910 durch Gregory begründeten Superordo „Archonta“ anzuwenden: Bei der zu Beginn dieser Dissertation zitierten Definition Gregorys wurde nicht die Fußnote erwähnt, die der Paläontologe bei der Namensgebung indiziert hatte (S. 322): „**Ἀρχων** chief, cf. German *Herrenthiere*.“

Archonten entsprachen privilegierten Beamten der griechischen Antike (Brockhaus online) und sind daher ein Indiz für *Scala naturae*-spezifisches Denken. Der Kern der traditionellen Überordnung besteht aus der Schwestergruppen-Beziehung der Dermopteren und der Chiropteren, eine Relation, die auch Charles Darwin (1859) nutzte (aber auch schon vor ihm gehandhabt worden war), um die Existenz fliegender Säugetiere *via* einer intermediären Gleitform zu erklären. Selbst bei Akzeptanz molekularer Resultate wird diese Idee noch in Kladogrammen fortgeführt (Gunnell und Simmons 2005).

Gregory (1910) hatte in seinem fundamentalen Werk die ersten 100 Seiten „nur“ über systematische Konzepte aus der Historie referiert und versucht, deren Beeinflussungen, u. a. aus der griechischen Antike heraus, zu definieren. Aber wie es jedem Autoren oder Wissenschaftler ergeht (siehe auch Kisiel 1971 zu einer Hermeneutik des naturwissenschaftlichen Entdeckens), so müssen wir uns mit Gadamer (1968, S. 64)

fragen lassen: „Bestimmt sich nicht auch unsere Erwartung und unsere Bereitschaft, das *Neue* zu hören, notwendig von dem Alten her, das uns schon eingenommen hat?“

Der kurze Hinweis will keine *ad absurdum*-Relativierung und auch kein narratives Element darstellen, sondern möchte lediglich auf Heideggers Aussage - *Wissenschaft denkt nicht* - reagieren.

Beard (1993b) stellte die funktionalen Aspekte der Hand bezüglich der Motorik des Patagium dar und verknüpfte diese Beobachtung mit den intermediären Phalangen der Vorderextremität bei *Ignacius* und *Tinimomys*. Er wiederholte bei dieser Gelegenheit sein in vorherigen Arbeiten (1989, 1993a) befürwortetes Modell der Primatomorpha und das erweiterte Dermoptera-Konzept. Er platzierte die rezenten Colugos in der neuen Unterordnung Colugodontiformes, das mit dem Konzept der Paramomyiformes (Paramomyidae und Micromomyidae) die Eudermoptera bildet - diese Gruppe soll von den Plesiadapiformes (Plesiadapidae, Carpolestidae und Saxonellidae) „holophyletisch“ unabhängig sein, welche wiederum Teil der Dermoptera sind. Die Volitantia-Hypothese empfand Beard als unnatürlich.

Die Ontogenese des Tympanicum und die morphologischen Details des Basicranium studierten Wible und Martin (1993) hinsichtlich ihrer phylogenetischen Signifikanz. Polemisch kommentierten Szalay und Lucas (1996, S. 29): „They implied (in a somewhat anticlimatic manner that appeared to have robbed their study of its inherent power) that while basicranial ontogeny supports various arrangements within the Archonta (such as Scandentia and Euprimates clade), any real support depends on a complete phylogenetic analysis, echoing the theoretical dicta of an a posteriori weighting perspective.“ Als angebliches Beispiel zitieren sie die Aussage auf Seite 117: „Determining the homology of these cartilages requires phylogenetic analysis (i.e., taxic analysis of all traits)... because homologous features are those that characterize monophyletic groups (Patterson 1982).“ Wible und Martin (1993, S. 144) akzeptierten die Entotympanicum-Identifizierung bei *Ignacius* von Kay *et al.* (1990), waren aber von den unterstützenden Merkmalen aus der basicranialen Region, die für ein erweitertes Dermoptera-Konzept sprachen, nicht überzeugt: „If euprimates share a special relationship with any archontans, it is with scandentians based on the basicranial evidence.“

Johnson und Kirsch (1993) erläuterten die Bedeutung neurobiologischer Merkmale für die Säugetier-Phylogenie. Sie beschrieben eine große Anzahl von Eigenschaften, der analytische Aspekt der Studie betonte die Aussagekraft der dem Parsimonie-Prinzip folgenden zahlreichen Kladogramme.

Luckett (1993) studierte die besser erforschte Region der Fetalmembran, wobei er die Differenzen der Primates und Chiroptera konstatierte. Seine Daten verhielten sich konträr zu den Nukleotid- und Aminosäure-Sequenz-Daten von Stanhope *et al.* (1993) und auch zu den Resultaten von Miyamoto und Goodman (1986) oder Murphy *et al.* (2001a,b). Ergo war das Fazit der Arbeit von Luckett (1993, S. 181): „In conclusion, developmental evidence from the fetal membranes and placenta, while confirming monophyly of the orders Primates and Chiroptera, provides no corroboration for hypotheses of superordinal relationships among “archontans”. These ontogenetic data do not falsify an archontan hypothesis, because none of the orders traditionally included in Archonta (Primates, Dermoptera, Scandentia, and Chiroptera) can be shown to be cladistically related to any other eutherian order by analysis of the fetal membrane evidence...”

Rose *et al.* (1993) beschrieben dentales Material der Plesiadapiformes-Vertreter *Tinimomys* und des Microsyopiden *Niptomomys*. Im Rahmen dieser Arbeit wiesen sie auf die spezialisierten, zentralen Incisivi der Plesiadapiformes hin, integrierten aber auch die Microsyopiden, denen diese Besonderheit fehlt. Die Studie diskutierte die phylogenetischen Hypothesen über die Beziehungen der Plesiadapiformes und der Microsyopiden und die potentielle Relevanz der Incisivi. Andere paläontologische Arbeiten wie die von Godinot und Prasad (1994) und Prasad und Godinot (1994) addierten weitere essentielle Funde zum Fossilreport und erweiterten somit den Datensatz. Die beiden Beschreibungen des kreidezeitlichen Eutheriers *Decanolestes* entsprachen in einer besonders stark fokussierten Art und Weise den Vorstellungen von Szalay und Lucas (1996, S. 30): „...but also increasingly define and restrict what are and what are not significant remaining hypotheses to test - phylogeny from the bottom up. The two import contributions... raised not only the question of archontan ties based on tarsal and dental evidence, but also the entire nexus of issues related to early eutherian (and therian) phylogeny.“

Szalay und Lucas (1996) publizierten über die Postcranialmorphologie von *Chriacus* und *Mixodectes* aus dem Paläozän und in diesem Kontext über die phylogenetischen Relationen der archonten Mammalia. Die Funde stammen aus dem frühen Paläozän der Nacimiento Formation, dem San Juan Basin New Mexikos. Die Fossilien waren durch teilweise gut erhaltene Skelettelemente aus einer einzigen Lokalität (der Westflanke des Torreon Wash) formiert. *Chriacus* und *Mixodectes* wurden mit Arctocyoniden, zahlreichen Lipotyphla-Vertretern, Creodonten, Carnivoren, Rodentia, Plesiadapiformes, Scandentia und den Dermopteren vergleichend-anatomisch interpretiert. Beide Materialproben unterstützen die Arborikolie dieser Säuger; speziell das den Mixodectiden zugeordnete Postcranium soll mit den Plesiadapiformes, *Ptilocercus* und der hypothetischen

Postcranialmorphologie des Protoeuprimaten ein gemeinsames Archonta-Plateau bilden. Auf diesem Niveau teilten sie auch gemeinsam abgeleitete Merkmale mit den rezenten Colugos, v. a. die anatomisch-morphologischen Anpassungen an das langsame Klettern und das kopfabwärts hängende Rasten. Szalay und Lucas (1996) reexamierten auch die innerhalb der Archonta konkurrierenden phylogenetischen Hypothesen - wie etwa das Primatomorpha- und Eudermoptera-Modell - als auch die ältere Volitantia-Kreation. Basierend auf ihrer funktionell-adaptiven Analyse diverser osteologischer Komplexe entschieden sie sich für die Bevorzugung des Archonta-Konzepts (ohne die Macroscelididae, aber mit zahlreichen fossilen Gruppen wie den Plesiadapiformes, Mixodectidae und Microsyopidae) und des Volitantia-Modells nach Illiger (1811). Beards (1989, 1993a,b) Interpretationen wurden an vielen Punkten bestätigt, besonders was die Plesiadapiformes-Eigenschaften betraf, seine taxonomischen und phylogenetischen Thesen hingegen wurden nicht akzeptiert; v. a. die Monophylie der Primatomorpha, die Eudermoptera- und die Dermoptera-Konzeption. Gemeinsam abgeleitete Merkmale für Dermopteren und Chiropteren sahen sie in der Struktur des Ellenbogen-Komplexes als auch in Leches (1886) Identifizierung einer interdigitalen Membran des Manus. Die Realität der Archonta wurde als monophyletisch, aber nicht notwendig als holophyletisch bezeichnet. Als einzige Gruppe innerhalb der traditionellen Überordnung mit holophyletischem Status werteten sie die Volitantia und die beiden Untergruppen.

Simmons (1994) konnte bezüglich der Primatomorpha-Problematik belegen, dass zwei der 29 Beardschen (1993b) Merkmale falsche Beobachtungen zugrunde lagen. Zwei zusätzlich falsche Diagnosen erkannten Stafford und Thorington (1998) und eine wurde als nicht korrekt interpretiert eingestuft (siehe auch Sargis 2002d, 2007). Shoshani und McKenna (1998) verwendeten lediglich 12 der 29 Charakteristika, da Beard (1993b) selbst Zweifel geäußert hatte. Hamrick *et al.* (1999) reihten sich in die Reihe der Beard- und Primatomorpha-Kritiker ein und kamen anhand von Phalanx-Analysen zu dem Schluss, dass Paromomyidae keine Gleiter waren, sondern deren Charakteristika vermutlich eher Adaptationen an das vertikale Klettern und Festhalten auf größeren Substraten bildeten. Additiv wurde belegt, dass eine angebliche Synapomorphie der Paramomyidae und Dermoptera auch innerhalb der Chiropteren (Thewissen und Babcock 1992) ermittelt werden kann. Dies trifft auch auf ein zweites Merkmal zu. Die erwähnten Charakteristika sprachen also eher für ein modifiziertes Volitantia-Konzept nach Thewissen und Babcock (1992), Simmons und Quinn (1994) oder Simmons (1995) als für die Primatomorpha nach Beard (1993a,b), aber siehe Bloch und Silcox (1991) als auch Sargis (2007). Lemelin (2000) analysierte die Hautstruktur der Hohlhandseite und befand für die Volitantia das Fehlen u. a. einer sehr flach ausgebildete Kontaktzone zwischen Dermis und Epidermis

und belegte auch kaum bis gar keine Bildung von internen Leistenstrukturen. Sargis (2002d, 2007) integrierte den basalen Scandentia-Vertreter *Ptilocercus lowii* in die Archonta-Problematik und reinterpretierte 12 der 22 postcranialen Merkmale Beards (1993b), was ebenfalls für eine Schwächung der Primatomorpha-Hypothese sorgte. Durch narratives Ertasten befürwortete Godinot (2007) ein Primates-Scandentia-Monophylum innerhalb der klassischen Archonta.

Die molekularen Evidenzen schließen zum größten Teil die Chiropteren aus der nahen Verwandtschaft der Primaten aus und bestätigen allerdings eine nahe Verwandtschaft der Primaten, Scandentia und Dermopteren (Cronin und Sarich 1980, Adkins und Honeycutt 1991, 1993; Honeycutt und Adkins 1993, Allard *et al.* 1996, Porter *et al.* 1996, Liu und Miyamoto 1999, Liu *et al.* 2001, Murphy *et al.* 2001a,b; Arnason *et al.* 2002; Douady *et al.* 2002, Van den Bussche *et al.* 2002, Van den Bussche und Hooper 2004, Nishihara *et al.* 2006, Coulombe und Huntington 2007, Kriegs *et al.* 2007). Waddell *et al.* (1999) war die Arbeitsgruppe, die die Triade als „Euarchonta“ neologisierten.

Das „Euarchontoglires“-Taxon, also die Schwestergruppenbeziehung der Euarchonten und der Glires, wurde von Murphy *et al.* (2001b) entdeckt. Zuvor hatte eine Vielzahl an Arbeiten bereits eine phylogenetische Nähe der Lagomorphen und Rodentia zu den Rest-Archonten befürwortet (Bailey *et al.* 1992, Honeycutt und Adkins 1993, Stanhope *et al.* 1993, 1996; Goodman *et al.* 1994, Allard *et al.* 1996, Miyamoto 1996, Porter *et al.* 1996, Waddell *et al.* 1999, Madsen *et al.* 2001). Das Monophylum der Hasenartigen und der Nagetiere gilt inzwischen als die wahrscheinliche Schwestergruppe der Euarchonten. Die beispielsweise bei Nishihara *et al.* (2006) offen gelassene Konstellation innerhalb der Euarchonten kann natürlich im vorliegenden Kontext nicht befriedigen.

Graur *et al.* (1996) und Schmitz *et al.* (2000) beantworteten die Frage nach der Schwestergruppe der Scandentia tentativ mit den Lagomorpha. Letztere Arbeitsgruppe hatte jedoch keine Flattermakis integriert. Liu und Miyamoto (1999) bestätigten genau wie Liu *et al.* (2001), Kilian *et al.* (2001), Madsen *et al.* (2001), Murphy *et al.* (2001a,b) oder Olsen *et al.* (2005) ein Dermoptera-Scandentia-Monophylum. Letztere benannten das Taxon, auch unter Berücksichtigung paläoökologischer Indizien, als „Sundatheria“. Die Primatomorpha-Unterstützung ergab sich aus den Arbeiten von Waddell *et al.* (1999), Teeling *et al.* (2001), Kilian *et al.* (2001). Man beachte aber die Anmerkungen von Sargis (2007, S. 59) zu diesen Publikationen.

Ein Schwerpunkt der vorliegenden Studie ist der Identifizierung der Schwestergruppe der Primaten gewidmet (v. a. in Abhängigkeit von der Außengruppenwahl):

1. Dermoptera;
2. Scandentia;
3. Dermoptera + Scandentia (= Sundatheria).

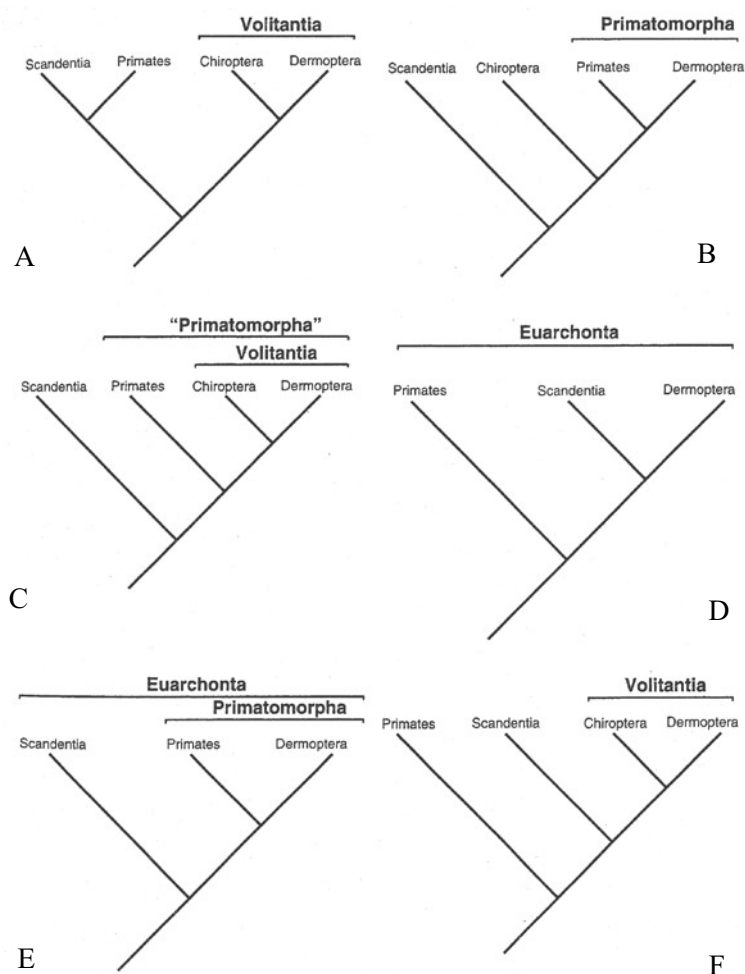


Abb. 2.1. Potentielle Schwestergruppen der Primaten. Modifiziert nach Sargis (2007): A nach Szalay (1977), Wible und Covert (1987), Wible und Novacek (1988), Novacek (1992); B nach Beard (1993b); C nach Shoshani und McKenna (1998); D nach Murphy *et al.* 2001a,b; Sargis (2007, Analyse 3); E nach Waddell *et al.* (1999) und F nach Sargis (2007, Analyse 2).

3. Der Hyolaryngealapparat der Primates und diverser verwandter Säugetier-Ordnungen basierend auf ontogenetischen Daten

3.1 Einführung

3.1.1 Allgemeine Anmerkungen zu den Phänomenen Ontogenie und Phylogenie und ihren wechselseitigen Beziehungen

Die historisch bekanntesten Werke zur heute als „evo-devo“ bezeichneten Forschungsrichtung entstammen dem 19. Jahrhundert und können von Baer und Haeckel zugeordnet werden. Der radikale phylogenetische Ansatz des berühmtesten Zoologen Jenas ist überholt, dennoch schrieb Arthur (2002, S. 757): „... evolution leads both to embryonic divergence and, in some lineages, to a lengthening of the ontogenetic trajectory leading to more complex adult phenotypes with greater numbers of cells, their embryos passing through simpler, quasi-ancestral forms.“ Die kontemporäre Aufgabe entspricht in etwa derjenigen zu Zeiten Carl Gegenbauers (einst als der wichtigste Morphologe der Welt betitelt und wegweisend bei methodologischen Annäherungen von vergleichender Anatomie und Embryologie), nämlich der Unterscheidung zwischen mehreren möglichen phylogenetischen Szenarien (Laubichler 2003).

Alberch (1982) hatte zu recht auf ontogenetische Limitierungen innerhalb evolutionärer Prozesse hingewiesen. Dennoch sollte der Vorteil synergistischer Effekte nicht unterschätzt werden (z. B. Britz und Bartsch 2003). Hall (2002, S. 8) definierte daher: „... evolutionary developmental biology is more than a name for an emerging subfield of biology. It is a reflection of a level of analysis, synthesis, and understanding not possible through the study of evolution or development alone.“

3.1.2 Historische Skizze zur Hyolaryngealforschung

Galen lebte zur Zeit des Niedergangs griechischer Kultur. Er lenkte sein Forschungsinteresse auf den Zusammenhang zwischen neurobiologischer Steuerung der Muskeln und der Funktion des Larynx hinsichtlich der Suche nach dem Ursprung der menschlichen Sprache. Leonardo da Vinci erforschte auf genaueste Art und Weise die Kehlkopf-anatomie der Carnivora. Belon (1551) untersuchte bereits die modifizierte Epiglottisfunktion der Cetacea. 47 Jahre später untersuchte Ruini akribisch die laryngeale Anatomie des Pferdes. Über Fabricius, Casserius, Harvey, Malpighi, Tyson und

Swammerdan könnte eine imaginäre Linie zu Hunter gezogen werden. Die Gründung zoologischer Gesellschaften und natürlich Darwins Hauptwerk (1859) beeinflussten die Hyolaryngealforschung sehr (Negus 1949, Harrison 1995).

3.1.3 Die phylogenetische Signifikanz des Hyolaryngealapparates

A. Einleitende Worte zum Hyobranchialskelett der Vertebrata

Die unabhängige Funktion von Speise- und Luftweg ist durch die Evolution des Larynx (Kehlkopf) aufgrund einer Abgliederung des Respirationstraktes des Darmkanals bei den luftatmenden Tetrapoden vollzogen worden. Ebenfalls als ein Sicherheitsgarant dient dieser Komplex basierend auf dem potentiellen Verschluss der Luftwege, wie beim Husten oder bei Tauchgängen aquatischer Mammalia-Vertreter beobachtet werden kann. Der Larynx kennzeichnet sich aber auch durch die Entwicklung der Tonbildung und ist somit für die Entwicklung der Sprache von entscheidender Bedeutung. Die Konstruktion des Hyolaryngealskeletts erinnert an ein relativ starrwandiges Rohr, in das zwei Stimmfalten - schwingungsfähige Schleimhautfalten - hineinragen. Die bei der Expiration vorbeiströmende Luft versetzt diese in Schwingungen, die sie dann auf eine über ihnen positionierte Luftsäule transferieren (einer Pfeife vergleichbar). Die (1) Spannung der Stimmfalten und die (2) Breite des Luftraumes zwischen ihnen (die Stimmritze) sind zu einem Großteil für die Frequenz und die Amplitude der produzierten Töne verantwortlich. Die hochdifferenzierte Muskulatur und das aus mehreren Einzelteilen bestehende Knorpelskelett müssen also diversen elementaren Funktionen genügen. Der Großteil von Muskulatur und Skelett entstammen dem Material des Branchialapparates (Negus 1929, Negus 1962, Laitman und Heimbuch 1982).

Das Zungenbein der „Reptilien“ umfasst den 1. und 2. Branchialbogen als auch den Hyalbogen. Der 2. und 3. Branchialbogen erhält sich bei den Mammalia und liefert den Baustoff für das säugetierspezifische Thyreoid, wobei das 5. Branchialbogen-Material den Cricoarytenoid-Komplex entspricht (siehe Tab. 1). Schneider (1965) betonte basierend auf Gegenbaur (1892) die Ausnahmestellung von *Manis*: hier lasse sich keine Komponente des 4. Branchialbogens als Teil der Larynx nachweisen, aber eventuell als Part der Epiglottis. Gegenbaur (1892) interpretierte die bereits sehr vollständige Ausbildung des Kehldeckels der Monotremata in diesem Sinne.

Die autochthone Entstehung der Kehldeckel-Knorpel als Sekundärknorpel befürwortete allerdings Schaffer (1907). Seine Hypothese unterstützte er durch das

Konstatieren des ontogenetisch wesentlich späteren Auftretens des Epiglottisskeletts im Vergleich zum eigentlichen Kehlkopfskelett und durch den ahyalinen Aufbau des Epiglottisskeletts (*Rattus* und Cetaceen bestätigen als Ausnahmen die Regel). Abgesehen von den erwähnten Fällen (also der Bildung des Epiglottisgerüsts durch Separation vom Thyreoid) ergibt sich keine strukturelle Übereinstimmung zwischen Branchialskelett und Epiglottisgerüst. Diesen Punkt kritisierten Starck und Schneider (1960) heftig und limitierten die Bedeutung der Gewebestruktur für die Identifizierung von Homologien: die Gewebestruktur ist spezifischen funktionellen Belangen exakt angepasst. Dieser plausiblen Begründung könnte zugestimmt werden. Dennoch wird in der vorliegenden Arbeit diese Argumentationskette nicht verfolgt und Gewebearten für oder gegen die Wahrscheinlichkeit bestimmter Verwandtschaftsverhältnisse verwendet und in Form des Merkmals 148 adaptiert, um eine *a priori*-Wertung möglichst zu begrenzen.

Tab. 1. Herkunft des Skelettmaterials einiger Vertebraten. Nach Schneider (1965).

	„Reptilia“	Aves	Mammalia*
Hyalbogen	Zungenbein		Zungenbein
1.Branchialbogen			Thyreoid
2.Branchialbogen			
3.Branchialbogen	fehlen	fehlen	Thyreoid
4.Branchialbogen			Epiglottis?
5.Branchialbogen	Larynxskelett	Larynxskelett	Larynxskelett

* Eine Differenzierung sollte beachtet werden: Es ist zwischen der rostral gelegenen Pars hyoidea (= Zungenbein: Hyalbogen + 1. Branchialbogen) und dem weiter caudal gelegenen (eigentlichen) Larynxskelett zu unterscheiden (= 2., 3. und 5. Branchialbogen).

B. Das Hyobranchialskelett der Mammalia

Morphogenetische und funktionelle Gründe differenzieren drei Knorpelkomplexe am Larynx:

- (1) das **Thyreoid** (Cartilago thyreoidea, Schildknorpel),
- (2) der **Cricoarytenoidkomplex** (Cartilago cricoidea, Ringknorpel + Cartilago arytenoidea, Gießbeckenknorpel, Stellknorpel + Cartilago interarytenoidea +

Cartilago postarytenoidea) mit dem Santorinischen Knorpel und
(3) der **Epiglottiskomplex** (Epiglottis + Wrisbergscher Knorpel)

Im Folgenden werden in Kürze essentielle morphologische Charakteristika für exemplarische Säugergruppen angegeben, um eine Orientierung und Plattform für die im weiteren Verlauf angegebenen Resultate zu liefern (nach Fürbringer 1875, Göppert 1894, 1937; Starck und Schneider 1960, Schneider 1965, Wind 1970, Negus 1929, 1962; Harrison 1995, Nishimura *et al.* 2003):

Innerhalb der **Monotremata** besteht das Thyreoid aus zwei Spangenpaaren, die auf der ventralen Seite mit der Thyreoidcopula verbunden sind. Das Cornu branchiale I ist mit dem dorsalen bzw. knorpeligen Abschnitt der cranialen Spange (2. Branchialbogen) verschmolzen. Ein bindegewebiger Kontakt besteht zwischen dem Cricoid und dem knorpeligen Ende der caudalen Spange (3. Branchialbogen). Die Cartilago cricoidea ist innerhalb der beiden Familien unterschiedlich gebaut: Die Ornithorhynchidae sind dadurch gekennzeichnet, dass das craniale Drittel der Ringknorpelplatte einheitlich gebildet ist und sich ein Spalt nur zwischen den caudalen zwei Dritteln findet. Bei den Tachyglossidae ist die Ringknorpelplatte durch einen sich nach caudal verbreiternden Spalt gekennzeichnet, der eine komplette Teilung in cranio-caudaler Richtung verursacht. Der Arcus cricoideus reicht mit einem dreieckigen Fortsatz nach cranial bis kurz vor die caudale Thyreoidspange. Die Monotremata besitzen an den Aryknorpeln keine Proc. vocales. In der Mittellinie berühren sich die Proc. dorsomediales und eine Cartilago interarytenoidea ist in regelmäßiger Form vorhanden. Eine den Proc. dorsomediales von caudal anliegende Cartilago postarytenoidea findet sich nur gelegentlich bei *Tachyglossus*, aber immer bei *Ornithorhynchus*. Mit je einem Fortsatz ihres Skeletts ragt die schildförmige Epiglottis in die Plicae aryepiglotticae. Da keine Stimmfalten ausgeprägt sind, ist das Cavum laryngis auch nur spärlich gegliedert.

Die Kehlkopfmuskulatur betreffend wurde eine Vielzahl an Besonderheiten dokumentiert: Dem M. thyreocricioideus der Eutheria homolog ist aufgrund der Innervationsverhältnisse vermutlich nur die Pars interna des M. cricothyreoideus, der nur an der 2. Thyreoidspange ansetzt. Ein M. interthyreoideus, der 1. und 2. Thyreoidspange miteinander verbindet, findet sich nur bei den Monotremen. Schneider (1965) spekulierte über eine potentielle Homologie zur Pars externa des M. cricothyreoideus der Eutheria basierend auf der Innervation durch den N. laryngeus superior. Das dorsale Segment des M. sphincter laryngis internus wird vom M. arycricoprocricoideus, das ventrale Segment vom M. thyreocricioarytenoideus gebildet. Durch die unterschiedlichen Ursprünge dieses Muskels

kann man einen *M. cricoprocrioideus* (er entspringt an der Dorsal- und Lateralfläche des Ringknorpels) und einen *M. aryprocrioideus* (entspringt am Proc. muscularis des Aryknorpels) separieren. Der *M. dilatator laryngis* wird vom *M. keratocricoaarytenoideus* gebildet, der von der Cartilago cricoidea und von der 2. Thyreoidspange ausgeht und am Proc. muscularis des Aryknorpels inseriert. Ein Eutheria-Homologon findet sich in Form des *M. cricoarytenoideus posterior*; er dehnt aber das Ursprungsfeld nicht oft auf die Innenseite des Thyreoidunterhorns aus.

Der Thyreoidknorpel der **Marsupialia** ist einheitlich definiert. Über einen längeren Verlauf verschmilzt auf der Ventralseite in der Nähe zur Medianlinie der Thyreoidunterrand mit dem Cricoid. Die Pars interlaminaris ossifiziert im Allgemeinen nicht, wohingegen der Schildknorpel v. a. in der Lamellenregion verknöchert. Interessant ist das Phänomen des blasenförmig formierten cranio-medialen Teils des Schildknorpels (*Bulla thyreoidea*) bei einer Reihe von Beuteltieren – dies kommt bei *Phascolarctus* und *Didelphis* nicht vor. Vollständig geschlossen ist das Cricoid bei allen Marsupialia-Vertretern mit Ausnahme von *Phalanger (Trichosurus?)*, wo in der Dorsalregion ein Lücke existieren soll. Bei einem Großteil der Spezies endet der untere Rand der Lamina cricoidea mit einer nach caudal konkaven bogenförmigen Incisur. Der Ringknorpel hat dorsal und ventral beinahe die gleiche Höhe und die typische Eutheria-Siegelringmorphologie ist nicht vorhanden. Stark verbreitert ist der den Schildknorpel tragende Gelenkflächen-Abschnitt. Auffallend groß sind die Aryknorpel in Relation zu den übrigen Teilen des Kehlkopfskeletts, die gut entwickelten Proc. dorsomediales sind beim Großteil der Säugetiere *via* Bindegewebe miteinander verknüpft. Eine kammartige Verlängerung und das weite Hineinragen in das Kehlkopflumen hinein lassen sich für eine Vielzahl an Arten konstatieren. In cranialer Richtung erreicht der Proc. dorsomedialis beinahe die Spitze des Aryknorpels. In den *M. interarytenoideus* integriert und den Proc. dorsomediales von cranial her auflagernd wird eine Cartilago interarytenoidea dokumentiert. Lediglich für einige Macropodidae ist ein Postarytenoidknorpel festgestellt worden.

Die Plicae aryepiglotticae entspringen von der Basis der Pars medialis epiglottidis, wobei die Seitenteile der Epiglottis klein sind und diese frontal steht und plattenförmig gestaltet ist. Der kammförmig verlängerte Apex der Arytenoide ragt in die aryepiglottischen Falten. Für *Perameles* und *Didelphis* wird berichtet, dass durch die Verlängerung der Aryknorpel und der Plicae aryepiglotticae das Vestibulum laryngis erheblich vergrößert wurde. Ähnlich den Monotremata ist das Cavum laryngis nur etwas aufgegliedert. Eine Begrenzung der Stimmritze wird größtenteils durch die nach ventral projizierten Proc. vocales der Aryknorpel geliefert. Die relativ kurzen Stimmfalten entspringen an den Proc. vocales und heften sich auf der Ventralseite in der Fovea centralis caudal des Sinus

thyreoideus an und springen schließlich nur wenig in die Kehlkopfflichtung vor.

Der *M. cricothyreoideus* ist bei allen Marsupialia-Vertretern möglicherweise aufgrund der ausgedehnten Verwachsung zwischen Cricoid und Thyreoid nicht vorhanden. Der *M. thyreoarytenoideus* und der *M. cricoarytenoideus lateralis* bilden das ventrale Segment des *M. sphincter laryngis internus* (homolog zum bzw. entspricht dem *M. thyreocricarioarytenoideus* der Monotremen). Bei einigen Macropodidae erreicht der *M. thyreoarytenoideus* den Thyreoidknorpel nicht komplett; die caudo-lateralen Fasern in der ventral gelegenen Region inserieren am ventralen Teil der Seitenfläche der *Cartilago cricoidea*. Der vom Aryknorpel (exakter: *Proc. muscularis*) entspringende Muskel zeigt keine Beziehung zur Stimmfalte und zum *Proc. vocalis*. Entsprechend den Monotremata finden sich beim dorsalen Segment des *M. sphincter laryngis internus* zwei Muskeln: der *M. cricoprocricoideoarytenoideus* ist dem *M. cricoprocricoideus* der Monotremen als homolog anzusehen und der von der *Crista lateralis* des *Proc. muscularis* zum Procricoide ziehende *M. aryprocricoideus* wird als Homologon des *M. interarytenoideus* der Eutheria interpretiert.

Der Kehlkopf der **Chiroptera** ist in Relation zur Körpergröße sehr groß. Der untere Rand der *Cartilago cricoidea* erreicht bei den meisten Spezies den vierten Halswirbel. Offensichtlich ein Unikum stellt *Epomorphus* dar: das komplette Cricoid und der caudale Schildknorpelabschnitt sind innerhalb des Thorax positioniert - dadurch befindet sich der Larynx-Unterrand in unmittelbarer Nachbarschaft des Zwerchfells. Hier sind auch die Santorinischen Knorpel verwachsen. Die stark entfaltete Kehlkopfmuskulatur sorgt für eine Reihe von Besonderheiten (= Apomorphien), die sich in großen Vorsprüngen und Knorpelleisten der *Cartilago thyreoidea* bzw. *cricoidea* widerspiegeln, um geeignete Ansatzflächen zu liefern. Die *Proc. musculares* der Aryknorpel sind häufig kräftig strukturiert. In die Rachenwand erstreckt sich bei ein paar Formen die *Cartilago lateralis faucium*, ein langer Knorpelstab, der sich vom Oberrand der *Cartilago thyreoidea* erstreckt. Die meisten Arten weisen den Interarytenoidknorpel auf. Verglichen mit den allgemein erforschten Verhältnissen der Eutheria lassen sich keine konstitutiven Aberrationen ermitteln. Für den Flughund *Pteropus* wird berichtet, dass auf den oberen Teil der Trachea Zacken des *M. cricothyreoideus* übergreifen.

Ein interessantes Phänomen wurde für eine Vielzahl an „Microchiropteren“ erörtert: Kehlsäcke als Ausstülpungen des Kehlkopflumens. Eine von der Trachea ausgehende Schallblase, dicht unterhalb des Larynx nach beiden Seiten Hohlräume abgebend, findet sich bei *Nycteris* und den Rhinolophidae. Die Wand ist durch Knorpel-elemente stabilisiert. Das Vorkommen einer dritten Schallblase ist für ein paar *Hipposiderus*-Arten und für

Rhinolophus dokumentiert worden. Sie liegt auf der Dorsalseite der Luftröhre. Membranartig ausgezogene und hohe Stimmfalten charakterisieren das Cavum laryngis.

Für die Ordo **Primates** lässt sich zeigen, dass die Lamellen der Cartilago thyreoidea in dorso-ventraler Richtung relativ breit ausgerichtet sind und dass das Ausmaß der Konstruktion der unteren als auch oberen Schildknorpelhörner fluktuiert. Die generell konstantere Bildung ist das Cornu thyreoideum inf. *Pithecia* und *Leontocebus* präsentieren sehr kleine untere Schildhörner, wohingegen relativ gut ausgebildete untere und obere Schildknorpelhörner für *Indri*, *Lemur*, *Papio* und *Pan* demonstriert werden konnten. *Avahi laniger* ist nicht im Besitz eines oberen Hornes. Im Allgemeinen sollen die Cartilago cricoidea und die Cartilago thyreoidea keine Spezifika aufweisen. Wrisbergsche und Santorinische Knorpel existieren in der gesamten Bandbreite der Ordnung und sind partiell sehr gut formiert. *Alouatta* bildet durch starke Vergrößerung der Wrisbergschen Knorpel einen Stützmechanismus für die rinnenförmig gebogenen, extrem verlängerten Epiglottisknorpel. Santorinische Knorpel fehlen allerdings. *Aotus* und *Saimiri* dokumentieren innerhalb der Plicae aryepiglotticae in Form der Wrisbergschen Knorpel eine knorpelige Verbindung, die sich von den Aryknorpeln zur Epiglottis erstreckt. Dieses Prinzip stabilisiert die Umrahmung des Kehlkopfeingangs auf erhebliche Weise. Generell ist der Kehlkopfeingang - zumindest im ventralen Bereich - oft weit geöffnet. Die Taschenfalten, der Recessus laryngis und die Plicae vocales sind innerhalb des Cavum laryngis deutlich ausgeprägt; Variation lässt sich vor allem durch das Kehlsack-Phänomen belegen: (1) dorsale Kehlsäcke entdeckte man bei Lemuriden, bei (2) Cercopitheciden oft einen unpaaren ventralen Kehlsack (bei Meerkatzen wird gelegentlich der obere Sternalrand caudal überragt), eine (3) Differenzierung der unpaaren unteren ventralen Kehlsäcke innerhalb der Callitrichidae und die (4) starke Tendenz bei Pongiden zur Formation paariger, lateraler Kehlsäcke, die vom Recessus laryngis ausgehen.

Die **Scandentia**, lange als basale Primaten eingeordnet, weisen einen wohlausgebildeten M. cricothyreoideus auf. Der M. thyreoarytenoideus ist in einen medialen und einen lateralen Part separierbar.

Definitiv bestätigte Differenzen am Kehlkopfskelett der **Lagomorpha** gibt es lediglich für *Oryctolagus* und *Lepus* an den Aryknorpeln und damit verbunden an den dort aufsitzenden Proc. Santorini. Sie verwachsen bei beiden Gattungen: beim Kaninchen identifizierte man als Verbindungsstück eine schmale Knorpelbrücke, beim Hasen einen nach caudal orientierten Knorpelfortsatz. Beide Gattungen besitzen keine Wrisbergschen Knorpel. Rec. laryngis des Cavum laryngis fehlen *Lepus*. Anhand von *Oryctolagus*-Schnitten lässt sich ein schlitzförmiger Eingang zur Morgagnischen Tasche erläutern.

Eine Bulla thyreoidea (z. B. *Agouti paca*) konnte für einige **Rodentia** nachgewiesen

werden und entsteht durch einen weit nach pharyngeal umgebogenen Schildknorpel-Oberrand. Der oft röhrenartig ausgezogene Eingang des Kehlkopfs wird durch die verlängerten cranialen Teile der Aryknorpel unterstützt. Häufig ist die Existenz eines Interarytenoidknorpels. Viele Rodentia-Vertreter präsentieren einen in cranio-caudaler Richtung besonders entfalteten M. thyreoarytenoideus (für *Hystrix* wird der Ansatz mit $\frac{3}{4}$ der Schildknorpel-Höhe angegeben). Es wird berichtet, dass sich in seltenen Fällen als Abspaltung des M. cricoarytenoideus posterior ein M. keratoarytenoideus definieren lässt. Des Weiteren ergibt sich ein nach cranial röhrenähnlich modifizierter Kehlkopfeingang - hervorgerufen durch eine Elongation der Plicae epiglotticae laterales und der Partes laterales epiglottidis - bei zahlreichen Myomorpha und bei *Agouti paca*. Für viele Nagetiere konnten enge Relationen zwischen dem Epipharynx und dem Kehlkopfeingang konstatiert werden. Außerdem gilt für eine Vielzahl ein geschlossener, den Aditus laryngis umschließender Ring, der eine kausale Folge der Union der Plicae palatopharyngeae (dorsal des Kehlkopfeingangs) darstellt und der Protektion der retrovelaren Lage des Aditus laryngis dient. Innerhalb der Muridae, Xerini und bei *Arvicola* stülpt sich vom Cavum laryngis nach ventral eine Fovea centralis vor.

Da ein Bestandteil der 3D-Rekonstruktionen auch zwei Exemplare (*Moschus*) aus der Ordo **Artiodactyla** (Paarhufer) beinhaltet, sollen einige Spezifikationen berücksichtigt werden: Eine Bulla thyreoidea kann durch die blasenförmige Form auf der ventralen Seite des Schildknorpels bei einigen Vertretern der Caprini, Cerviden und Tragelaphinen vorkommen. Diese Position weist eine Vorwölbung des Cavum laryngis zu einer Aussackung auf, die einer Trichterform ähnelt. Die Insertion der Stimmfalten erfolgt an der tiefsten Stelle. Bei *Ammotragus lervia* können die oberen Trachealknorpel durch einen nach caudal gerichteten Processus, der von der Ringknorpelplatte ausgeht, überlagert werden. Innerhalb der Ruminantia ist der Arcus cricoideus in starkem Maße abgeflacht. Die Suidae demonstrieren an den Spitzen der Arytenoide eine Verwachsung und eine nach caudal verlaufende Biegung. Der große Teil der Artiodactyla präsentiert jedoch ein kontinuierliches Fortführen der Aryknorpel in die in ventro-dorsaler Richtung kammartig verlängerten Proc. Santorini. Die Proc. dorsomediales sind oft vertreten und können nahtlos an beiden Seiten miteinander oder aber auch durch das Lig. arytenoideum transversum verwachsen sein. Das Reh und der Dammhirsch besitzen einen M. cricoarytenoideus posterior, der mit der Pharynxwand in Verbindung steht. Besonders deutlich, aber nicht nur bei den Suidae, existiert eine fast komplette zweite Umrahmung des Aditus laryngis. Diese Eigenschaft bewerkstelligen die kräftigen Plicae epiglotticae laterales. Bei den Camelidae und den Suidae sind die lateralen Teile der Epiglottis gut entwickelt; die Partes laterales epiglottidis der Bovidae, Cervidae und Giraffidae hingegen

sind kleiner gestaltet. Die verbreiterten Santorinischen Knorpel engen den dorsalen Teil des Kehlkopfeingangs spaltförmig ein. Die Artiodactylen-Stimmfalten verlaufen beinahe in einem rechten Winkel zur Längsachse des Kehlkopfs. Das Phänomen eines oberen medianen Kehlsacks zeigen *Rangifer* und *Tayassu*.

3.2 Material und Methoden

Die vergleichende Ontogenetik und die Methodik der dreidimensionalen Rekonstruktion morphologischer Strukturen blicken auf eine lange Tradition zurück. Die Bornsche Plattenmodelliermethode (1883) bildete das Fundament zu einer Reihe von Studien zur komparativen Morphogenese; wichtige Arbeiten repräsentieren z. B. Starck und Schneider (1960), MacPhee (1981), Zeller (1986a), Wible und Martin (1993) bzw. die von Maier modifizierte Plattenmodelliermethode, in der nicht mehr Wachsplatten, sondern Styroporplatten Verwendung fanden. Erweitert wurde die Methodologie durch das Potential der computergenerierten 3D-Rekonstruktion.

Mehrere Schnittserien lagen der folgenden Arbeit zugrunde, die dankenswerterweise aus den Beständen der Zoologischen Institute der Universitäten Tübingen und Jena zur Verfügung gestellt wurden. Das Material repräsentiert ontogenetische Stadien des Hyolaryngealapparates - zumeist spätfetale - von diversen Spezies aus den Ordnungen der Chiroptera, Dermoptera, Primates, Rodentia, Scandentia und Artiodactyla (Tab. 2).

Tab. 2. Daten zum bearbeiteten Material. Man beachte: Falls bekannt, dann wurden die Studien erwähnt, die dasselbe Exemplar verwendeten. Die Hyolaryngealregion stand aber bei diesen Arbeiten - wenn überhaupt modelliert - nicht im Zentrum des Interesses.

Taxon	Scheitel-Steiß-Länge (SSL) in mm	Kopf-Länge (KL) in mm	Vergröße- rung
Artiodactyla			
<i>Moschus moschiferus</i>	113,0	39,0	1,6 fach
<i>Moschus moschiferus</i>	232,0	70,0	

Fortsetzung der Tab. 2. Daten zum bearbeiteten Material.

Taxon	SSL in mm	KL in mm	Vergröße- rung
Chiroptera	partiell siehe Göbbel (1998)		
<i>Chaerephon pumilus</i> (= <i>Tadarida pumilus</i>)	24,5 (pränatal)	12,5	3,2 fach
<i>Molossops temminckii</i>	15,5 (pränatal)	10,0	
<i>Platyrrhinus lineatus</i> (= <i>Vampyrops lineatus</i>)	20,0 (pränatal)	11,5	2,5 fach
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	unbekannt	15,0 (pränatal)	2,5 fach
<i>Tonatia bidens</i>	20,0 (pränatal)	13,0	3,2 fach
Dermoptera			
<i>Cynocephalus volans</i>	45,0 (pränatal)	keine Angabe	1,6 fach
<i>Cynocephalus volans</i>	63,0 (pränatal) Halbsguth (1973)	keine Angabe	1,2 fach
Primates			
<i>Galago demidoff</i>	43,0 (pränatal)	20,0	1,6 fach
<i>Loris</i> sp.	60,0 (neonatal)	29,0	1,25 fach
<i>Tarsius bancanus</i>	Von MacPhee als („stage II“) bezeichnet	keine Angabe	2,0 fach
<i>Tarsius bancanus</i>	59,0	keine Angabe	1,6 fach
Rodentia			
<i>Anomalurops beecrofti</i>	44,0	21,5	1,25 fach
<i>Castor canadensis</i>	28,0	14,0	1,6 fach
<i>Ctenodactylus</i> sp.	siehe Schrenk (1989)	23,0	1,25 fach
<i>Eliomys</i> sp.	26,0	13,0	2,5 fach
<i>Glis glis</i>	65,0 (entspricht dem Stadium 2 bei Klingler 2003)	32,0	1,25 fach
Scandentia			
<i>Tupaia glis</i> (Tübingen)	59,0 (neonatal)	25,0	1,25 fach
<i>Tupaia glis</i> (Jena)	44,0 (pränatal; kurz vor Stadium III nach Spatz 1964)	keine Angabe	3,2 fach
Soricomorpha			
<i>Crocidura russula</i>	21,0	13,0	2,5 fach

Das Studium des Materials verlangte in Tübingen die Untersuchung durch ein System aus Binokular (Schott©KL 1500 LCD), montierter Kamera (Fuji ©Digital Camera HC-300Z) und eines für digitale Bildaufnahmen adaptierten Durchlichtkastens samt Kaltlichtquelle (Stemi 2000C mit 1500 LCD); die Bilder konnten mit dem Programm Photgrab © festgehalten werden. Am Jenaer Institut wurde mit dem Binokular Stemi SV11 der Firma

Zeiss © gearbeitet und das Programm analySIS SVII lieferte die Software für die Bearbeitung sowie Speicherung der Fotografien. Die Art der Einbettung erläutert Tab. 3.

Tab. 3. Informationen zu den Schnittserien. Für die jeweiligen Modelle wurde nicht jeder Schnitt verwendet, sondern jeder zweite oder dritte, etc.

Taxon	Färbung bzw. Fixierung/Einbettung	Schnittdicke und Anzahl der verwendeten Schnitte für das 3D-Modell	Schnittebene	Inventar-nummer
<i>Anomalurops beecrofti</i>	Azan; Celloidin-Paraffin	14 µ; 100 Stück	transversal	-
<i>Castor canadiensis</i>	Azan; Celloidin-Paraffin	10 µ; 92 Stück	transversal	-
<i>Chaerephon pumilus</i> (= <i>Tadarida pumila</i>)	Paraffin	10 µ; 109 Stück	transversal	SB 61036
<i>Crocidura russula</i>	Azan; Formalin-Fixierung; Paraffin-Einbettung	10 µ; 92 Stück	sagittal	-
<i>Ctenodactylus</i> sp.	Azan; Celloidin-Paraffin	10 µ; 85 Stück	transversal	-
<i>Cynocephalus volans</i> (45 mm-Stadium)	keine Angaben	15 µ; 72 Stück	transversal	4927
<i>Cynocephalus volans</i> (63 mm-Stadium)	Azan; ansonsten keine Angaben	40 µ; 58 Stück	sagittal	4926
<i>Eliomys</i> sp.	Azan; Celloidin-Paraffin	10 µ; 88 Stück	transversal	-
<i>Galago demidoff</i>	Azan; Paraffin-Einbettung	15 µ; 75 Stück	transversal	-
<i>Glis glis</i>	Azan; fixiert in Formalin; Paraffin-Einbettung	15 µ; 77 Stück	transversal	-
<i>Loris</i> sp.	Azan; fixiert in Formalin; Paraffin-Einbettung	10 µ; 75 Stück	transversal	-

Fortsetzung der Tab. 3.

Taxon	Färbung und Einbettung	Schnittdicke/ Anzahl der Schnitte	Schnittebene	Inventar- nummer
<i>Micronycteris minuta</i>	Azan	10 μ ; 87 Stück	transversal	-
<i>Molossops temminckii</i>	keine Angaben	10 μ ; 55 Stück	transversal	SB 72269
<i>Moschus moschiferus</i> (39 mm)	Azan; Fixierung mit FEA; Einbettung in Celloidin	40 μ ; 88 Stück	transversal	-
<i>Moschus moschiferus</i> (70 mm)	Azan; Formolfixation→ HNO ₃ →Celloidin- Einbettung	30 μ ; 50 Stück	transversal	-
<i>Platyrrhinus lineatus</i> (= <i>Vampyrops lineatus</i>)	Azan; Paraffin	10 μ ; 83 Stück	transversal	OSE 184
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	keine Angaben	10 μ ; 78 Stück	transversal	-
<i>Tarsius bancanus</i> (fetal)	Azan; FEA	40 μ ; 49 Stück	transversal	4883
<i>Tarsius bancanus</i> (59 mm-Stadium)	Fixiert in 70%igem Alkohol. Originalaufschrift: „Der Kopf war zuerst in Paraffin eingebettet, wurde dann in Celloidin eingebettet, und weil sich das dann nicht schneiden ließ, wieder in Paraffin eingebettet.“	20 μ ; 97 Stück	sagittal	4933 bzw. M P I H - P63/8
<i>Tonatia bidens</i>	Paraffin	10 μ ; 78 Stück	transversal	-
<i>Tupaia glis</i> (Tübingen)	Azan	12 μ ; 72 Stück	transversal	-

<i>Tupaia glis</i> (Jena; wurde vorher als <i>Tupaia</i> <i>belangeri</i> definiert)	Azan	15 µ; 82 Stück	transversal	4900
---	------	-------------------	-------------	------

Die bearbeiteten histologischen Schnittserien dienen also als Basis für die dreidimensionalen Rekonstruktionen. Der Großteil der Schnittserien wurde mit Adobe © Photoshop CS modifiziert, ein geringer Teil mit dem Programm ACDSee 7.0 ©, mit dem keine Stapelverarbeitung nötig gewesen wäre. Das Procedere wird daher für Adobe © Photoshop CS dokumentiert. Dieser erste Bildbearbeitungsschritt mit diesen Programmen ist erforderlich, um die Bilder in den Graustufen-Modus zu konvertieren, damit die notwendigen Regionen in einem zweiten Schritt im Rekonstruktionsprogramm AMIRA 3.1.1 © koloriert werden können.

Konvertierung in den Graustufenmodus via Adobe © Photoshop CS:

1. Erstellung eines Ordners in einem beliebigen Verzeichnis (hier werden die in einem späteren Schritt umgewandelten Bilder gespeichert).
2. Öffnen des Programms Adobe © Photoshop CS.
3. Unter dem Menüpunkt „*Fenster*“ den Punkt „*Aktionen*“ wählen, ein neues Menüfenster wird geöffnet.
4. Das Symbol „*Neue Aktion*“ wählen (ein neues Menüfenster öffnet sich), eine passende Bezeichnung wählen (je nach Schnittserie) und durch das Anklicken von „*Aktion*“ bestätigen.
5. Nach dem vierten Schritt leuchtet in der Funktionsleiste des Menüfensters „*Aktionen*“ ein roter Punkt auf: dies zeigt an, dass die Arbeitsschritte ab diesem Zeitpunkt aufgezeichnet werden.
6. Öffnen des ersten Bildes der Schnittserie, danach unter der oberen Menüleiste von Adobe © Photoshop CS *Bild > Modus > Graustufen* wählen und die Eingabebestätigung des Verwerfens der Farbinformationen bejahen. Als Dateiformat wurde wegen der Datengrößen das *jpg*-Format beansprucht.
7. Das Speichern des Bildes erfolgt in dem anfangs erstellten Ordner.
8. Datei schließen und das quadratische Symbol im Menüfenster „*Aktionen*“ wählen: die Aufzeichnung wird beendet.

9. In der Liste der aufgezeichneten Arbeitsschritte, die unter „*Aktionen*“ zu sehen sind, wird der Punkt „*Öffnen*“ gewählt und durch das Mülleimersymbol gelöscht

10. Beginn der eigentlichen Stapelverarbeitung:

a) Zuvor muss aber das eben abgespeicherte Bild aber wieder aus dem anfangs erstellten Ordner gelöscht werden;

b) In Adobe © Photoshop den Arbeitsschritt *Datei > Automatisieren > Stapelverarbeitung* wählen, ein neues Fenster wird geöffnet;

c) Unter dem Punkt „*Ausführen*“ steht unter „*Aktion*“ die Bezeichnung der spezifischen Aktion. Unter dem Punkt „*Quelle*“ ist nun der Ordner zu wählen, in dem die umzuwandelnden Bilder gespeichert sind. Unter „*Ziel*“ ist der anfangs erstellte Ordner einzugeben

d) „*OK*“ wählen und die Stapelverarbeitung beginnt;

e) Resultat: Der Ordner enthält die durch den Graustufenmodus modifizierte Schnittserie (Abb. 3.1).

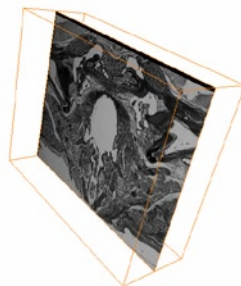


Abb. 3.1. 3D-Demonstration eines histologischen Schnittes von *Galago* (Schnitt 35) im Graustufenmodus-konvertierten Zustand.

Zwischenschritt: Die Integration des korrekten Massstabes durch das Errechnen der dritten Dimension des potentiellen 3D-Modells

Bevor die modifizierte Schnittserie bzw. der „Bilderstapel“ mit AMIRA © konkret bearbeitet werden kann, muss der *z-Wert* - die dritte Raumrichtung bzw. Ausdehnung des Bildes - angegeben werden (nach persönlicher Kommunikation mit PD Dr. Klaus Honomichl der Universität Mainz, dem an dieser Stelle herzlich gedankt sei):

Beim Einlesen eines Bilderstapels in AMIRA © 3.1.1 taucht das Menü „*Image Read*

Parameters“ auf. Unter „*Resolution*“ ergibt sich die Möglichkeit der „*Bounding Box*“, die markiert werden muss. In der zweiten Zeile erkennt man unter „*max koord*“ die in Pixeln angegebene Ausbildung eines jeden Bildes in allen drei Raumrichtungen. Vom Programm bereits vorgegeben sind die beiden ersten Pixel-Werte in x- und y-Richtung. Die „Dicke“ der Bilder erfährt das Programm also durch die Eingabe des z-Wertes (in Pixeln) in das dritte Kästchen. Als Dicke eines jeden Bildes nimmt das Programm zunächst 1 Pixel an, daher steht im letzten Kästchen zunächst eine Zahl, die der Anzahl der eingelesenen Bilder entspricht. Es macht empirisch gesehen keinen nennenswerten Unterschied, ob man die Dicke von allen n Bildern oder nur die Dicke von $n-1$ Bildern eintragen muss.

Zuerst ist zu berechnen, wie viel die Dicke eines Schnittes in Pixeln ist. Dazu braucht man die Information, wie breit (oder hoch) die Bilder in μ sind; dies erfährt man durch ein Bild eines Massstabs in gleicher Vergrößerung. Eine exemplarische Rechnung möge das veranschaulichen:

Die Schnittdicke der Serie beträgt 40μ . Ist ein Bild 500μ breit, dann kann man anhand des Eintrages im ersten Kästchen des Menüs „*Image Read Parameters*“ (s. o.) definieren, wie viele Pixel das Bild in x-Richtung hat (z. B. 1000). Nun weiß man: 500μ entsprechen 1000 Pixeln. Hieraus lässt sich berechnen, wie viele Pixel die 40μ sind: $1000 \cdot 40 / 500 = 80$. In das dritte Kästchen des Menüs ist also $80 \cdot n$ als Wert einzutragen, wenn n der Anzahl der Bilder entspricht.

Eines ist noch zu beachten: Normalerweise wird nicht jeder Schnitt verwendet, sondern nur jeder zweite, dritte, etc. Dies ist in der Kalkulation zu berücksichtigen, indem man die Schnittdicke zuvor mit der Anzahl der verwendeten Schnitte multipliziert (also $\cdot 2$ oder $\cdot 3$), da sich ansonsten ein inkorrekt z-Wert ergibt (Abb. 3.2 und Tab. 4).

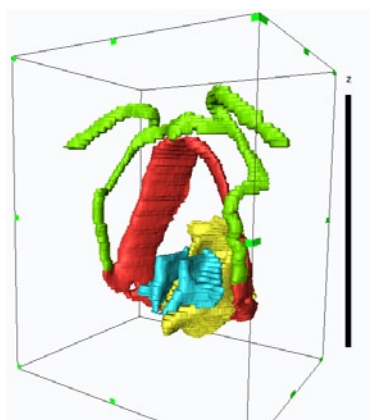


Abb. 3.2. Demonstration des 3D-Modells von *Tonatia bidens* und der z-Wert in graphischer Form.

Tab. 4. Angaben der spezifischen dritten Raumwerte.

Taxon	z-Wert (gerundet)	Modelllänge in mm
<i>Anomalurops beecrofti</i>	567	2,856
<i>Castor canadensis</i>	463	1,840
<i>Chaerephon pumilus</i> (= <i>Tadarida pumila</i>)	1050	2,200
<i>Crocidura russula</i>	731	1,840
<i>Ctenodactylus</i> sp.	698	3,480
<i>Cynocephalus volans</i> (45 mm-Stadium)	245	2,130
<i>Cynocephalus volans</i> (63 mm-Stadium)	387	-
<i>Eliomys</i> sp.	699	1,760
<i>Galago demidoff</i>	457	2,250
<i>Glis glis</i>	930	2,310
<i>Loris</i> sp.	878	4,880
<i>Micronycteris minuta</i>	849	1,780
<i>Molossops temminckii</i>	963	2,240
<i>Moschus moschiferus</i> 39 mm	726	6,720
<i>Moschus moschiferus</i> 70 mm	700	-
<i>Platyrrhinus lineatus</i> (= <i>Vampyrops lineatus</i>)	462	-
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	450	1,560
<i>Tarsius bancanus</i> (59 mm-Stadium)	410	-
<i>Tarsius bancanus</i> (spätfetal)	585	3,920
<i>Tonatia bidens</i>	1473	3,200
<i>Tupaia glis</i> (Jena)	541	2,460
<i>Tupaia glis</i> (Tübingen)	480	2,664

Die Erstellung eines dreidimensionalen Modells via AMIRA □ 3.1.1:

Ist die Schnittserie eingelesen worden, so erscheint ein grün hinterlegtes Symbol mit dem Dateinamen. Ein fundamentaler und kritischer Schritt ist das „Alignment“, der automatisch ablaufende oder manuelle Versuch, die Schnittbilder in Kongruenz zu bringen. Durch den Rechtsklick auf das bereits erschienene grüne Dateinamensymbol öffnet sich ein Menüfenster. Das Wählen von „Compute“ führt zur Option „Align slices“. Im rechten unteren Feld ergeben sich wiederum drei Optionen. Das Betätigen von „Edit“ verwirklicht ein neues Arbeitsfenster, das speziell für das Alignment konzipiert ist („Slice Aligner“). Ist die Schnittserie von guter Qualität, dann sollte unter „Align“ der Menüpunkt „Align all slices“ gewählt werden. Das Programm versucht eine maximale Abdeckung zu erreichen. Bei einigen Schnittserien kann der Fall auftreten, dass die Schnitte nicht adäquat übereinander gelegt werden. Hier hilft die Option „Align current pair“, in der Schrittweise aligned werden kann und auch eine manipulative Kontrolle (z. B. das Handsymbol) möglich ist. Durch „Options“ und „Save Transformation“ wird das Arrangement gespeichert. Im vorher betätigten rechten, unteren Arbeitsfenster sind die Optionen „Resample“ und „Resample to

Result“ zu realisieren. Anschließend erscheint ein neues, grünes Symbolfenster.

Durch das Betätigen der rechten Maustaste erscheint ein neues Fenster, in dem „*Labelling*“ angegeben ist. Hier kommt man zu „*LabelField*“: Dadurch öffnet sich auf der linken Hälfte ein neues Arbeitsfenster, indem man den ersten Schnitt sehen kann und einige „*Tools*“-Optionen vorhanden sind. An dieser Stelle ergeben sich mehrere Umrandungswerkzeuge, in dem zweckmäßigerweise die Pinselfunktion zu wählen ist. Die gewünschte Region wird wunschgemäß koloriert. Nach der erfolgten Farbgebung muss das „+“-Symbol auf der „*Tools*“-Arbeitsfläche aktiviert werden; daraus ergibt sich im Gegensatz zur vorherigen Füllfläche lediglich eine dünne Umrandung des markierten Objektes, eine konkret definierte Fläche ist nun für das Programm erkennbar. Dies wird Schnitt für Schnitt wiederholt und dabei am Ende (oder aber zwischendurch) wird das kleine „3D“-Kästchen über den „*Tools*“ mit einem Haken versehen, so dass die markierten Ebenen zu einer dreidimensionalen Einheit konzipiert werden können. Sollten gewisse Details korrigiert werden, dann ist das Markieren der Umrandungslinie mit dem virtuellen Pinsel möglich und je nach Bedarf durch das „+“-Symbol oder das „-“-Symbol variierbar.

Durch das in einem früheren Arbeitsschritt aktivierte „*LabelField*“ wurde im rechten Arbeitsfenster das grün hinterlegte Symbol geöffnet, das auf „-*labels**“ endet. Durch die Wahl der rechten Maustaste erscheint ein neues Auswahlfenster, welches die Option „*SurfaceGen*“ bietet. Im unteren, rechten Arbeitsfenster erscheint nun der Punkt „*Triangulate*“: Durch das Anklicken dieser Möglichkeit wird das Modell errechnet. Nach der Berechnung erscheint ein neues, grün hinterlegtes Symbol mit der Endung „-*surf**“. Darauf erneut ein rechter Mausklick und die Option „*SurfaceView*“ wählen. Das Modell wird zwar nun angezeigt, aber durch das „*LabelField*“-Arbeitsfenster quasi versperrt. Durch das Schließen kann das Modell begutachtet werden. Sollte an dem Modell weitergearbeitet werden müssen, dann braucht nur per linker Maustaste auf das grün hinterlegte Symbol „-*labels**“ geklickt zu werden und im unteren Fenster das Bleistiftspitzen-Symbol aktiviert werden. Sollten Modifikationen vorgenommen worden sein, dann müssen die Arbeitsschritte wiederholt werden, die das neue Modell berechnen lassen. Da der Hyolaryngealkomplex in der neueren wissenschaftlichen Literatur kaum computermodelliert wurde, präsentiert Tab. 5 den Vorschlag einer Farbcodierung.

Tab. 5. Farbcodierung

Modelliertes Element des Hyolaryngealapparates	Farbcodierung
Cartilago arytenoidea	blau
Cartilago cricoidea	gelb
Cartilago thyreoidea	rot
Os hyoideum (noch nicht ossifiziert)	grün

Die Deskription der Resultate: In einem ersten Schritt wurde jedes 3D-Modell aus sechs unterschiedlichen Perspektiven betrachtet und die morphologischen Charakteristika wurden dokumentiert. Die sechs Betrachtungsebenen sind (siehe Abb. 1-2 in den Appendices):

- 1) von cranial;
- 2) von caudal;
- 3) von rechts;
- 4) von links (aufgrund der Bilateralsymmetrie werden nur die Besonderheiten erwähnt, die von der zuvor beschriebenen Seite abweichen);
- 5) von ventral;
- 6) von dorsal;

Der zweite Schritt bildete den Versuch, beschriebene Merkmalszustände nicht zu duplizieren, also Überflüssiges herauszufiltern. Denn es ist selbstverständlich möglich, ein und denselben Merkmalzustand aus diversen Richtungen zu beschreiben. Dieses Vorgehen ermöglicht eine eindeutig definierte Merkmalsliste, die schließlich in eine Datenmatrix überführt werden kann.

3.3 Deskription der Cartilagine

3.3.1 Artiodactyla

***Moschus moschiferus* (39 mm-Stadium; Moschidae); Abb. 3 (Appendices)**

Cranialer Aspekt:

Der Gesamteindruck wird *prima facie* von der schrägen Anordnung der Thyreoid-, Cricoid- und Arytenoidknorpel beeinflusst. Auffällig sind die eine starke (vermeintliche) Biegung ausführenden und sich nach dorsal immer mehr vergrößernden Cornua hyalia, die dann eine beinahe vertikale Orientierung aufweisen. Das Corpus ossis hyoidei demonstriert ventro-zentral einen sich deutlich zuspitzenden Processus auf. Die Cornua branchialia I wirken definitiv schlanker als die oberen Zungenbeinhörner. Nur auf der linken Seite erreichen Cornu branchiale I und Cornu superius des Thyreoids eine gemeinsame Schnittebene (kompletieren aber auch hier nicht die Hyothyreoidverbindung). Auf der linken Seite verdecken das Cornu branchiale I und das Cornu superius in communio zu einem gewissen Teil das Cornu hyale. Das Cornu superius ist etwas vor der zentralen Höhe der Cartilago thyreoidea angelegt. Im linken, vorderen Bereich des Schildknorpels ist eine Öffnung definierbar. Der ventrale, verschmolzene Part des Thyreoids ist relativ deutlich ausgeprägt. Nach der Separierung der Seitenlamellen findet peu à peu eine Verschmälerung statt, die im letzten, hinteren Drittel konstant bleibt: die linke Seite zeigt einen erst vertikalen Verlauf, um sich dann stark nach innen zu drehen. Der entsprechende kontralaterale Part erscheint kürzer und in seiner Biegung homogener. Das linke Foramen thyreoideum ist angedeutet. Die Cartilago cricoidea ist rundlich gestaltet und weist dorsal einen kielartigen Auswuchs auf. Die Arytenoidknorpel bedecken partiell die vordere Hälfte; das ventral höchst gelegene horizontale Niveau liegt etwa im Bereich der höchst gelegenen (horizontalen) Ebene der Cartilago cricoidea. Die ventrale Cranialregion der Stellknorpel weist vertikal orientierte, leistenförmige Strukturen auf. Dorsal nähern sie sich einander *via* dorso-medianer Fortsätze an.

Caudaler Aspekt:

Auch diese Perspektive lässt den obliquen Verlauf erkennen. Die Hypohyalia rahmen den sich vom Corpus ossis hyoidei erstreckenden asymmetrischen Processus ein. Die Cartilago thyreoidea weist dicht unterhalb des ventralen Randes eine horizontale Kante auf, die nach lateral hin abfällt. Entlang des linken (hier: rechts) abfallenden Grates sind hintereinander positionierte Öffnungen zu dokumentieren. Die Thyreoidlamellen divergieren ca. am

Ende des vordersten Schildknorpel-Viertels. Zwischen den beiden Schildknorpel-Seitenteilen sind die Gießbeckenknorpel als auch die Cartilago cricoidea eingelagert. Von den Aryknorpeln ist praktisch nur der ventrale Bereich sichtbar. Restliche Elemente sind in der Apertur des Cricoidknorpels erkennbar. Etwas unterhalb der Thyreoid-Mitte breitet sich die craniale, bogenförmige Spange aus. Das dorsale Ende der Cartilago cricoidea demonstriert den nach rechts (hier: links) verschobenen Kielendpunkt.

Von rechts:

Ähnlich wie bei *Galago* erscheint die Aufeinanderfolge von Os hyoideum, Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea in einer Schrägstellung. Besonders charakteristisch ist der sich vom Zungenbeinkörper relativ lang nach caudal orientierende, vertikale Fortsatz. Dieser definiert im medianen Ventralbereich eine Erhöhung. Das Cornu branchiale I ist größtenteils gleichmäßig strukturiert und nach dorso-cranial verlagert. Die Hyothyreoidverbindung befindet sich dorsal des caudalen Endes des Cornu hyale. Dieses ist in besonderer Weise geformt: etwa vom Beginn des hinteren Cornu hyale-Drittels bildet sich eine nach ventro-caudal ausbreitende Partie, die die craniale Region des unteren Zungenbeinhorns teilweise verdeckt. Das Foramen thyreoideum ist relativ groß und oval gestaltet und beginnt im hinteren Drittel. Die ventrale Region der Cartilago cricoidea zeigt einen gratförmigen Verlauf, der sich in die dorso-caudale Richtung fortsetzt. Ab dessen Mitte definiert der vordere Rand eine vertikale Linie. Caudal bildet der Schildknorpel im oberen Drittel eine Ausbuchtung, während er im Verlauf der restlichen beiden einen starken caudalen Einschnitt erfährt und schließlich ein prominentes - vertikales - Horn ausbildet (= Cornu inferius). Der dorso-craniale Rand zeigt, bis auf das mittlere Drittel, einen kontinuierlichen Verlauf zum Cornu superius. Die Cartilago cricoidea definiert ihren vordersten Punkt etwa auf der Ebene direkt unterhalb des Cornu thyreoideum superius. Der Ringknorpel veranschaulicht im Großen und Ganzen eine Formgebung, die parallel zum medianen, dorsalen Kantenverlauf des Thyroids steht. Die dorsale Partie befindet sich unterhalb des basalen Schildknorpelhorns. Der Arytenoidknorpel ist durch das Foramen thyreoideum hin erkennbar. Die cranialen Regionen der Stellknorpel können unterhalb des Cornu superius demonstriert werden.

Von links:

Die dorsale Basis des Cornu hyale ist in zwei Portionen geteilt, die „poden“-artig wirken. Das kontralaterale obere Zungenbeinhorn ist erkennbar. Die hornförmige Basis des Schildknorpels (= Cornu inferius) ist weniger deutlich vertikal langgezogen. Die Cartilago cricoidea präsentiert im ventralen Bereich einen kleinen Fortsatz.

Dorsal fehlt ein zugespitztes Ende, so dass der Schildknorpel die hinterste Ebene des Kehlkopfmateriels widerspiegelt - nicht die kielartige Struktur des Cricoids.

Ventraler Aspekt:

Deutlich erkennbar ist die Asymmetrie des Os hyoideum: Das rechte Cornu hyale (hier: links) ist derart angewinkelt, dass das entsprechende Cornu branchiale I nicht zu sehen ist. Vom medianen Part des Corpus ossis hyoidei ausgehend ist der charakteristische caudale Fortsatz, der auf der linken Seite (hier: rechts) „angeschwollen“ wirkt, zu registrieren. Die Cornua superiores lassen auch keine ideale Bilateralsymmetrie dokumentieren. Intermediär zum caudalen Os hyoideum-Processus und dem linken Cornu hyale sind kleine, noch ungeschlossene, Sektionen im ventro-lateralen Thyreoidknorpelmaterial konstatierbar. Thyreoidmaterial ist auch cranial des Zungenbeins zu erkennen. Caudal erzeugen die beiden Thyreoidlamellen einen Einschnitt. Lateral und auf der rechten Seite auch leicht caudal zum Thyreoid-Vorderende sind Elemente der Cartilago cricoidea diagnostizierbar. Vor allem das hier als Apex interpretierte Element des linken Stellknorpels ist ohne Obstruktionen sichtbar.

Dorsaler Aspekt:

Diese Perspektive offenbart ebenfalls die deutlich ausgeprägte Asymmetrie: Das linke Cornu hyale ist auf einem wesentlich caudaleren Niveau belegbar als der Gegenpart. Ähnliches lässt sich für das Cornu superius der Cartilago thyreoidea belegen. Der Apex des linken Stellknorpels demonstriert eine prominente Wirkung. Der dorsale Part des rechten Aryknorpels ist komplett zu sehen. Von der linken Thyreoidlamelle ist auch ein Teil der lateralen Region identifizierbar, von der rechten beobachtet man hingegen die Innenseite. Explizit asymmetrische Eigenschaften definiert auch die Cartilago cricoidea-Konstellation: Der Kielfortsatz hat seinen Schwerpunkt auf der rechten Seite. Interessant ist auch der nach interior verlaufende Wulst der cranial positionierten Spange. Durch die Ringöffnung hindurch ist zu einem Großteil die Cartilago thyreoidea dokumentierbar.

3.3.2 Chiroptera

***Chaerephon pumilus* (= *Tadarida pumila*; Molossidae); Abb. 8**

Cranialer Aspekt:

Der Habitus des Zungenbein- und Kehlkopfkomplexes ist durch eine langgestreckte,

schlanke Formgebung definierbar. Das Zungenbein ist lediglich durch das Corpus ossis hyoideum sowie das Cornu branchiale I zu beschreiben, die Konsequenz ist eine hufeisenförmige Gestaltung. Der Zungenbeinkörper zeigt ventral eine kontinuierliche Erhöhung und auf der anderen Seite eine nach dorsal fortschreitende Knorpelfläche. Nur auf der rechten Seite ist eine Hyothyreoidverbindung erkennbar. Die Cartilago thyreoidea erinnert in aller Deutlichkeit an das entsprechende Element bei *Molossops*: Eine streng horizontal verlaufende Kante im ventro-cranialen Bereich, im oberen Drittel der Seitenlamellen steile - von ventro-interior nach dorso-lateral interpretierbare - Kantenverläufe, die posterioren Enden des Thyreoids sind in Relation zur oberen Region weiter lateral positioniert. Die Cornua superiores sind leicht nach cranio-lateral orientiert. Ähnlichkeiten zu *Molossops* sind auch an der Cartilago cricoidea identifizierbar: Sichtbar sind die leicht nach außen strebenden, hornartigen Strukturen der Kopfreion. Am Ende des ersten Drittels erweitert sich der Ringknorpel durch pyramidal-konstruierte Partien. Tendenziell verlaufen parallel zu diesen Ausläufern auch die Arytenoidknorpel. Die dorso-interioren Fortsätze sind sehr prominent und berühren sich beinahe. Additiv verdecken sie teilweise die hintere Zuspitzung der Cartilago cricoidea. Relativ zentral weist der linke Gießbeckenknorpel einen noch ungefüllten Bereich auf.

Caudaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist durch die ventrale Region der Cartilago thyreoidea verdeckt. Die Cornua branchialia I wirken wie herabhängende Elemente, sie sich zentral knotenartig verdicken (v. a. anatomisch rechts). Sie orientieren sich eng an den Thyreoid-Außenrändern. Sehr charakteristisch ist auch der Ventralbereich des Schildknorpels, der am Ende des vorderen Drittels einen horizontalen, abgeschlossenen Dorsalpart ausgebildet hat und caudal eine noch nicht komplett konkretisierte Schließung formuliert. Am vorderen Ende des hinteren Drittels existieren laterale Ausbuchtungen (siehe auch *Molossops*). Die Caudalregion entspricht einer plattformartigen Hinterlegung der caudo-lateralen Ausläufer der Cartilago cricoidea. Die Cartilago cricoidea macht etwa die Hälfte der Thyreoidlänge aus und demonstriert eine komplizierte räumliche Struktur: An den lateralen Enden der ventralen Region entspringen kleine Fortsätze, zur Mitte hin verjüngt sich der Ringknorpel, lässt aber anschließend eine extreme Verbreiterung erkennen, die einen erheblichen Teil der thyreoidalen Dorsalregion verdeckt. Dorsal schließt sich der Ring mit einer sich nach lateral verbreiternden und basal leicht asymmetrisch endigenden Knorpelmasse. Über fast die gesamte Ringknorpelöffnung ist der nach cranio-interior orientierte Part der Gießbeckenknorpel zu sehen.

Von rechts:

Der Zungenbeinkörper liegt auf einer Höhe mit der Kopfregion der Cartilago thyreoidea. Nach cranial ist eine prominente Ausprägung diagnostizierbar. Das Os hyoideum demonstriert im vorderen Drittel zwei nach caudal zeigende Ausbuchtungen. In der medianen Region lokalisiert man eine leichte, mit einer Verdünnung versehenen, Versetzung des Cornu branchiale I-Verlaufs. Das dorsale Ende ist durch zwei besonders stark betonte Hornbildungen dargestellt: Zwischen Cornu superius, dem unteren Zungenbeinhorn und dem dorsalen Rand der Cartilago thyreoidea bildet ein „approximatives“ Dreieck das Sichtfenster auf den cranialen Part des Arytenoidknorpels. Unterhalb des Cornu superius sind zwei unterschiedliche Fortsätze ein und desselben Gießbeckenknorpels sichtbar. Ein caudaler Teil des Stellknorpels ist zwischen dem Schild- und dem Ringknorpel deutbar. Die sich nach ventral erstreckende Hornbildung (= Cornu inferius) des Thyreoidknorpels bildet das größte Gebilde innerhalb der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Modelle: Das caudale Ende weist einen Einschnitt auf, der den rundlichen superioren Teil und den noch weiter nach caudalwärts langgezogenen Part separiert. Die Cartilago cricoidea erinnert an das *Molossops*-Exemplar, demonstriert jedoch in der dorso-caudalen Region eine sockelartige Ausbreitung. Der caudale Rand an sich wirkt höchst heterogen. Die lateralen Ausläufer des Ringknorpels erzeugen eine von dorso-cranial nach ventro-caudal ziehende imaginäre Linie.

Von links:

Das Cornu branchiale I präsentiert median eine weniger fragile Strukturierung, vollendet aber nicht die Hyothyreoidverbindung. Das Cornu superius der Cartilago thyreoidea weist im cranio-medianen Bereich einen auffällig eckigen Einschnitt auf. Die lateralen Ausläufer der Cartilago cricoidea lassen nur schwer einen homogenen Verlauf konzeptionieren, da ein Knick feststellbar ist.

Ventraler Aspekt:

Anhand des Corpus ossis hyoidei ist caudal eine Einbuchtung und cranial ein konvexer Rand erkennbar. Der Gesamteindruck tendiert zur Semizirkularität. Die Cornua branchialia I demonstrieren erst eine Tendenz nach oben, dann nach caudal, setzt sich dann nach cranio-lateral und schließlich nach caudal fort - hin zum Cornu superius der Cartilago thyreoidea (dies ist am rechten, hier links, Zungenbeinhorn eindeutiger definierbar). Ein Großteil des Thyroids ist sichtbar. Etwa im medianen Bereich der Cornua branchialia I sind laterale, dreieckförmige Ausstülpungen zu registrieren. An der Ventralregion des Schildknorpels erkennt man noch unverschlossene Zonen. Caudalwärts

dokumentiert lässt sich, ähnlich wie bei *Rousettus* oder *Molossops*, ein markanter Einschnitt feststellen. Dieser ist am vorliegenden Exemplar allerdings heterogener gestaltet. Die zum Ringknorpel ausstrebenden Cornua des Thyreoids befinden sich etwa auf einer horizontalen Höhe mit dem ventro-caudalen Part des Schildknorpels. Der Einschnitt zwischen den beiden Thyreoiden ist explizit ausgeprägt und nur partiell ist Ringknorpelmaterial sichtbar. Die Cartilago cricoidea unterstreicht den Eindruck, mehr oder minder semizirkulär aufzutreten. Das caudale Ende lässt sich eher als (idealisiert) geradlinig-horizontal beschreiben. Direkt im cranialen Anschluss an den Zungenbeinkörper ist von den Aryknorpeln lediglich der Apex identifizierbar.

Dorsaler Aspekt:

Vom Zungenbein sind nur wenige Aspekte der Cornua branchialia I auszumachen, auf der linken Seite interior und auf der anderen Seite lateral zum Cornu superius befindlich. Die Cartilago cricoidea zeigt in ihrer caudalen Hälfte eine laterale Verbreiterung, die von Ausläufern des Thyreoids partiell verdeckt werden; sie erreichen etwa den medianen Bereich der unteren Hälfte. Der craniale Part des Ringknorpels demonstriert keine Tendenz zur Verjüngung oder gar Zuspitzung. Konträr lässt sich ein konkaves Muster in der Medianen belegen. Ähnlich wie bei *Molossops* ist ein großer Teil der Gießbeckenknorpel sichtbar, lediglich der caudale Abschnitt ist durch den Ringknorpel bedeckt. Die Spitzen der Aryknorpel scheinen einander zu tangieren und enden ca. auf der horizontalen Höhe der Cornua superiores. Eine leichte Asymmetrie dokumentiert sich in der Ausgestaltung der seitlichen Thyreoidlamellen, die zu den dorsalen Hörnern führen: der rechte Seitenflügel vermittelt weniger Substanz an Knorpelmasse und erwirkt einen größeren Leerraum. Die Cornua inferiores der Cartilago thyreoidea präsentieren eine leichte Außenbiegung, der caudale Part nimmt an Substanzgehalt zu.

***Micronycteris minuta* (Phyllostomidae); Abb. 11**

Cranialer Aspekt:

Vom Corpus ossis hyoidei aus erhebt sich ein markanter Fortsatz nach ventral, dessen Vertex asymmetrisch formiert ist. Ein weiteres - noch auffälligeres Merkmal - ist der in die entgegengesetzte Richtung verlaufende, schmalere und spitzer zulaufende Processus. Die Cornua hyalia erstrecken sich konsequent in die jeweiligen dorso-lateralen Richtungen. Die Cornua branchialia I extendieren, bis auf eine Position zu Beginn des vorderen Drittels, homogen-bogenförmig. Die Cartilago thyreoidea charakterisiert

sich durch einen dreieckigen Grundriss, posterior sind zwei Phänomene zu belegen: beiderseitig jeweils (1) die Andeutung des Foramen thyreoideum und (2) eine nach interior gekrümmte Partie, die intermediär zu den hinteren Enden der Cartilago cricoidea und Cartilago arytenoidea befindlich ist. Im vorderen Drittel der Cartilago thyreoidea sind zwei kleine Ausstülpungen zu erkennen. Die Ringöffnung der Cartilago cricoidea ist zu einem großen Teil sichtbar und wird durch die Aryknorpel kaum bedeckt. Der Ringknorpel weist im ventralen Bereich eine median sich etwas vertiefende Partie auf, so dass zwei Höckerchen an den Seiten entstehen - diese sind nicht so prominent ausgeprägt wie bei *Molossops*. Der mediane Teil der Cartilago cricoidea bläht sich nach lateral auf, erreicht aber im Gegensatz zu *Molossops* nicht ganz dasselbe Ausmaß. Nach dorsal hin ist eine Zuspitzung zu beobachten, die nur knapp hinter der Aryknorpel-Basalpartie endet. Die Gießbeckenknorpel sind sehr komplex gestaltet: Der laterale Rand gliedert sich in zwei sich nach posterior ausstreckende Partien, die hintere Regio dabei weiter lateral (etwa auf derselben ideellen Ebene wie der Ringknorpel-Außenrand) positioniert. Der cranio-vertikale Rand bildet wulstartig-verdickte, kommaförmige Partien. Entsprechend dem *Molossops*-Exemplar berühren sich die dorso-cranialen Bereiche beinahe.

Caudaler Aspekt:

Das dentritisch wirkende Zungenbein wird vom Thyreoidknorpel etwa an der Basis des Corpus ossis hyoidei erreicht. Der dorsal vom Zungenbeinkörper verlaufende Processus wird partiell von einem ebenfalls nach dorsal ausgerichteten thyreoidalen Fortsatz verdeckt, der aus der cranialen Perspektive nicht zu sehen war. Dieser breitet sich vom ventralen Apex der Cartilago thyreoidea aus. Das triangular strukturierte Gebilde zeigt im hinteren Drittel jeweils Ausbuchtungen, die lateraler als das seitliche Niveau der Cornua branchialia I verlaufen, dorsal aber wieder auf diese Höhe einschwenken. Die Arytenoidknorpel sind durch die Ringöffnung hindurch sichtbar. Der ventro-laterale Part des anatomisch linken kann zwischen dem Ring- und dem Schildknorpel nachgewiesen werden. Die Cartilago cricoidea demonstriert im ventralen Bereich einen turmartigen Aufbau, die dorsale Hälfte verbreitert sich stark und bedeckt den Schildknorpel teilweise. Die leicht asymmetrische Ringöffnung beschränkt sich auf das hintere Drittel und erreicht in ihrer Breite etwa die Dimension der vorderen Ringknorpelpartie. Hinter der dorsalen Öffnung wird der Ring durch eine sich kaum zuspitzende Knorpel Ebene geschlossen.

Von rechts:

Besonders auffällig ist der nach ventro-caudal (hier: rechts) orientierte Processus, der vom Corpus ossis hyoidei aus eine Art Kontinuität in einem noch längeren Fortsatz - nach dorso-

cranial hin - demonstriert. Das Cornu hyale ist gut ausgebildet und verläuft bogenförmig. Das Cornu branchiale I lässt im hinteren Drittel eine Verschmälerung erkennen, die aber wieder in einen breiteren Verlauf mündet. Die Hyothyreoidverbindung befindet sich relativ weit dorsal. Zwischen Cornu branchiale I und einem beträchtlichen Teil des cranialen Thyreoidknorpelrandes klafft eine große Lücke. Konträr zu *Molossops* liegt der Zungenbeinkörper der oberen Schildknorpelpartie nicht direkt auf. Diese weist in ihrer ventro-caudalen (hier: rechts) Region eine leichte Zuspitzung auf. Der mediane Part der Cartilago thyreoidea ist schlanker strukturiert, verbreitert sich dorsalwärts und demonstriert ein schmales, nach ventro-caudal verlaufendes Horn. Das Foramen thyreoideum ist unterhalb des (ideellen) horizontalen Niveaus der Hyothyreoidverbindung dokumentierbar. Ventral dazu verläuft in einer horizontalen Achse eine Ausstülpung. Die Arytenoidknorpel sind sichtbar: zwischen Cornu branchiale I und Cartilago thyreoidea, dorsal zur Cartilago thyreoidea, durch das Foramen thyreoideum hindurch und schließlich zwischen der Cartilago thyreoidea und der Cartilago cricoidea. Der Ringknorpel erstreckt sich bis ca. ins ventrale Drittel des Schildknorpels und wirkt nicht so kompakt wie das *Molossops*-Pendant. Der caudale Rand präsentiert einen unregelmäßigen Verlauf. Dorsal des Foramen thyreoideum existiert die knospenartige Basis der Cartilago cricoidea. Der Ringknorpel definiert in der dorso-caudalen Region einen leistenförmigen Ansatz.

Von links:

Das Foramen thyreoideum ist kleiner gestaltet und verläuft eher in einer cranio-caudalen Ebene.

Ventraler Aspekt:

Von den Arytenoidknorpeln sind lediglich die am cranialen Rand befindlichen Leistenstrukturen sichtbar. Zwischen die Gießbeckenknorpel hindurch und über sie hinaus erstreckt sich der cranial orientierte Fortsatz des Zungenbeinkörpers. Das Basibranchiale I bildet einen strikt-horizontalen Steg. Von diesem aus gliedert sich ein Fortsatz in ventro-caudaler Richtung ab. Beide erwähnten Fortsätze zweigen quasi in einem 90°-Winkel ab. Durch den unteren Processus bedingt erreichen das Zungenbein und der ventro-caudale Rand des Schildknorpels in etwa das gleiche horizontale Niveau. Die Cornua branchialia I werden partiell von den bogenförmigen Cornua hyalia verdeckt und verlaufen etwa das erste Drittel über parallel. Der Thyreoidknorpel ist cranial als auch caudal des Zungenbeinkörpers zu sehen. Deutlich erkennbar sind auch die basalwärts gerichteten Ausläufer der Cartilago thyreoidea. Die am stärksten lateral orientierten Ausläufer spitzen sich zu. Gut erkennbar ist der caudale Part der Cartilago cricoidea: Durch die sich

nach cranial verengende Ringöffnung hindurch - die auch *en miniature* die Formgebung des Ringknorpels wiedergibt - ist kein Knorpelmaterial definierbar.

Dorsaler Aspekt:

Die Cornua branchialia I, aber v. a. die gebogenen Cornua hyalia, sind dokumentierbar. Die Cartilago cricoidea bildet einen schlankeren Habitus aus. Die Ringöffnung tritt deutlich hervor als beispielsweise bei *Molossops*. Caudal ergibt sich ein konvexes Thema, welches auch die lateralen Partien bestimmt. In die seitlichen Einbuchtungen stoßen die dorso-caudalen Hornstrukturen vor. Zwischen diesen und dem Cricoidknorpel sind Freiräume definierbar. Der Ringknorpel zeigt dorsal eine Kielbildung. Die Spitzen streben auf relativ stark gekrümmte Art und Weise nach interior zu und befinden sich auf einem cranialeren ideellen Niveau als die am weitesten cranial orientierten Thyreoidknorpelpartien. Insgesamt wirkt der Gesamteindruck weniger kompakt (im Verhältnis zu *Molossops*).

***Molossops temminckii* (Molossidae); Abb.14**

Cranialer Aspekt:

Das Os hyoideum ist durch eine Gestalt gekennzeichnet, die vor allem durch ein deutlich abgesetztes und sehr tief (= posterior) entspringendes Cornu hyale geprägt ist. Das Cornu branchiale I mündet weit dorsal in die Cornu superiores des Schildknorpels. Die Cartilago thyreoidea demonstriert eine Glockenform. Der Schildknorpel ist lang und schlank gestaltet. Nach caudal entsteht eine Biegung der Cornua inferiores nach innen. Sie befinden sich hinter den Aryknorpeln, der Ringknorpel erstreckt sich aber noch hinter der Cartilago thyreoidea. Die lateralen Teile des unteren Ringknorpelstücks werden von den Cornua inferiores verdeckt. Die relativ kleine Öffnung der Cartilago cricoidea kann aufgrund der Aryknorpel kaum erkannt werden. Der Ringknorpel ist hinter den Gießbeckenknorpeln identifizierbar. Als kompliziert gestaltet erweisen sich die Aryknorpel: es handelt sich um einen äußerst abgeleiteten Habitus der pyramidalen Grundform. Die Processus muscularis cart. arytenoidei sind jeweils knotenartig verdickt; außerdem treten von interior verlaufende dominante Leisten an die Spitze. Die vorderen Spitzen sind nach schräg caudal orientiert und weisen eine caudale Abstufung auf. Posterior berühren sich die Gießbeckenknorpel fast.

Caudaler Aspekt:

Das Zungenbein ist dem ventralen Part des Schildknorpels dicht aufgelagert. Das

Os hyoideum und die sich dorsal abspaltenden Hörner weisen eine dendritische Struktur auf. Die Thyreoidlamellen sind nicht miteinander verwachsen. Zwischen dem ventralen Teil des Thyreoidknorpels und dem Cricoidknorpel erstreckt sich ein großer Abstand. Auf den ersten Blick entspricht die Figur einer turmartigen Struktur, die ventral zwei Erhebungen aufweist. Nach dorsal hin verbreitert sich der Ringknorpel stark und präsentiert einen Hohlraum, der sich in dorso-ventraler Richtung etwa bis zur Hälfte ausbreitet. Die Proc. musc. cart. arytenoidei als auch die ventralen Spitzen der Gießbeckenknorpel sind zu erkennen.

Von rechts:

Os hyoideum, Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea verfolgen in dorso-ventraler Richtung eine Ebene. Das Zungenbein steigt, vor allem durch die Projektion des Cornu branchiale I, in einem steilen Winkel nach cranial und erreicht das Cornu superius. Das Corpus ossis hyoidei lagert sich eng an den Schildknorpel an. Die Cartilago thyreoidea zieht in etwa parallel zum Cornu branchiale I. Ventral bildet es einen nach caudal orientierten Vorsprung. Dort bildet sich eine orthogonale Kante, die ab ca. der Hälfte der Thyreoidlänge parallel zum I. Branchialhorn verläuft und zum Ende hin wieder nach caudal eine Biegung erfährt, so dass dorsal ein Horn (= Cornu inferius) gebildet wird, das sich bis etwa zur Hälfte des Cricoidknorpels (in dorso-ventraler Richtung) erstreckt. Das Cornu thyreoideum superius entspringt in etwa dem oberen Abschnitt des hintersten Schildknorpeldrittels. Etwa in dieser Höhe ist eine laterale Ausbuchtung auszumachen. Es existiert kein Foramen thyreoideum. Die Cartilago arytenoidea ist zwischen Zungenbein, Schildknorpel und Ringknorpel sichtbar. Die Cartilago cricoidea entspricht in ihrer Länge etwa 50% der Schildknorpellänge.

Von links:

Hinter der Thyreoidlamelle ist ein Auswuchs der Cartilago cricoidea zu sehen.

Ventraler Aspekt:

Die Arytenoidknorpel sind zu einem großen Teil sichtbar. Zwischen den Aryknorpel-elementen ist die Cartilago cricoidea definierbar. Das Corpus ossis hyoidei zeigt nach cranial eine Ausbuchtung, nach caudal lässt sich eine in Relation kleinere, zweispitzige Formation abbilden. Nach beiden Seiten - fast horizontal - erstrecken sich die Cornua hyalia in prominenter Weise. Das Cornu branchiale I dehnt sich nach cranial aus und gelangt ca. bis zur ideellen Ebene der Endungen der Spitzen. Das Zungenbein wirkt durch seine Hörner stark dendritisch strukturiert. Die Thyreoidlamellen sind

separate Elemente. Der Schildknorpel ist cranial und caudal des Zungenbeins zu sehen. *Molossops* lässt deutlich die Übereinanderlagerung der drei größeren Knorpelstrukturen (Os hyoideum, Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea) erkennen.

Dorsaler Aspekt:

Lateral definierbar ist jeweils das ungefähr horizontal verlaufende Cornu branchiale I. Die Cartilago cricoidea demonstriert eine herzförmige Morphe, die partiell den dorsalen Teil des Thyreoidknorpels verdeckt. Die Aryknorpel sind kommaförmig gestaltet, die Spitzen befinden sich auf einer (ideellen) cranialen Linie mit den sich nach innen biegenden Ausläufern des Schildknorpels. Der Apparat entwickelt in seiner Formgebung einen beinahe quadratischen Habitus.

***Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae); Abb. 17**

Cranialer Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei erweckt einen balkenförmigen Eindruck, dem ein marginaler Processus aufsitzt. Die vorderen Hälften der Cornua hyalia bedecken die lateralen Hälften der Cornua branchialia I, entwickeln aber eine andere Direktion; diese Impression ist auch auf die sich peu à peu nach interior krümmenden, unteren Zungenbeinhörner zurückzuführen. Durch einen schmalen Zwischenraum separiert ist das haubenförmige Thyreoid - breiter und flacher als bei dem ähnlich aussehenden *Anomalurops* beispielsweise - zu deuten. Die Ventralregion des Schildknorpels zeigt zwei interessante Besonderheiten: (1) ein am Hinterrand ausgeprägter, waagrecht verlaufender Fortsatz und (2) weiter dorsal eine markante, eckig geformte Incisur, die den vorderen Ringabschnitt zumindest partiell sichtbar werden lässt. Die linke Thyreoidlamelle demonstriert im lateralen, hinteren Abschnitt eine Einkerbung. Die Lamellen erstrecken sich nach interio-caudal.

Caudaler Aspekt:

Das Os hyoideum erweist durch das balkenförmige Basibranchiale I und die sich nach dorso-lateral abspreizenden Zungenbeinhörner (v.a. der Cornua branchialia I) eine eher eckige Gestaltung. Zentral liegt dem Zungenbeinkörper die Andeutung eines Processus auf. An den lateralen Enden des Corpus ossis hyoidei präsentieren sich Erhebungen (Hyohyale?), die in die Cornua hyalia übergehen. Die ventrale Hälfte der Cartilago thyreoidea wirkt streng pyramidal, erfährt dann aber eine Abrundung und eine deutliche

Krümmung nach interior, die sich durch eine starke Biegung hornartiger Strukturen nach ventro-interior manifestiert. Die Cornua inferiores bedecken partiell die latero-caudalen Partien der Cartilago cricoidea. Die Cartilago thyreoidea ist das am tiefsten nach dorsal reichende Knorpel-element. Der Ringknorpel repräsentiert eine relativ cuboid formierte Gestalt mit einer mehr oder minder ovalen Öffnung. Der ventrale Part erscheint der Cartilago cricoidea wie eine verkleinerte Version des Corpus ossis hyoidei. Der dorsale Bereich mündet in einem zugespitzten Ringknorpelende. In der Ringknorpelöffnung sind ca. 50% der Arytenoidknorpel zu sehen, die sich etwa bis zur Hälfte der Öffnungslänge erstrecken.

Von rechts:

Abgesehen von der unterschiedlichen Abspreizung des Cornu branchiale I, der hier beinahe horizontal erscheint, zeigen sich deutliche Affinitäten zu dem *Galago*-Zungenbein: Das Corpus ossis hyoidei springt nach caudal vor und am Cornu branchiale I lässt sich ebenfalls eine caudale Erhebung definieren, die aber auf den kompletten Längenverlauf hin betrachtet im medianen Bereich angesiedelt ist (bei *Galago* im vorderen Drittel). Bei *Rousettus* entspringen die Cornua hyalia aber weiter ventral. Lücken zwischen dem Os hyoideum und dem Thyreoidknorpel sind ventral und dorsal des ventralen Fortsatzes des Cornu branchiale I dokumentierbar. Der caudale Rand des Schildknorpels fällt nach dorso-caudal ab und verläuft anschließend in einem Bogen nach cranial, bevor das Thyreoid dorsal ein prominentes Horn, das sich nach ventro-caudal orientiert, ausbildet (= Cornu inferius). Es ist kein Foramen thyreoideum registrierbar. Die Cartilago cricoidea repräsentiert grob gesprochen eine „Hybridform“ aus *Glis* und *Cynocephalus*: In einem nicht ganz so spitzen Winkel wie beim Flattermaki ist eine Kontinuität im Verlauf des unteren Thyreoidhorns und der dorsalen Cricoidbasis interpretierbar. Der Habitus ist schlanker als bei *Glis* und besitzt - zumindest in den beiden vorderen Dritteln des caudalen Randes - ein leicht konkaves Muster. Der Ringknorpel verläuft nicht ganz bis zum ventralen Rand des Schildknorpels.

Von links:

Der dorsale Rand der Cartilago thyreoidea erzeugt im zentralen Bereich eine Leistenbildung.

Ventraler Aspekt:

Auch die ventrale Perspektive erinnert teilweise an *Galago*: Der caudale Part des Corpus ossis hyoidei zeigt eine Einbuchtung - ebenso wie der untere Rand des Cricoidknorpels. Additiv demonstriert *Rousettus* nach caudo-interior prominente Hornstrukturen. In einem

spitzeren Winkel als bei *Galago* weichen die Zungenbeinhörner voneinander ab. Die Cornua superiores sind partiell sichtbar, werden aber größtenteils von den Cornua branchialia I verdeckt. Der Schildknorpel ist nur caudal des Zungenbeins erkennbar. Die Cartilago cricoidea ähnelt dem entsprechenden Knorpel bei *Castor*, demonstriert jedoch nicht dessen laterale Ausbuchtungen. Der caudale Rand lässt sich durch seinen strikt horizontalen Verlauf als balkenförmig beschreiben. Durch die Lücke zwischen Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea lässt sich der dorsale Boden des Ringknorpels erkennen.

Dorsaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist nicht zu sehen. Die Zungenbeinhörner hingegen sind deutlich erkennbar. Beachtenswert hingegen ist das laterale Umwinden des jeweiligen Cornu superius der Cartilago thyreoidea. Der Thyreoidknorpel dokumentiert sich via der leicht konvexen, dorsalen Hörner, die zentral die zuführenden Schildknorpellamellen erkennen lassen. Die Arytenoidknorpel sind kommaförmig ausgebildet. Ihre Spitzen existieren noch weiter cranial als der Oberrand der Cartilago thyreoidea. Die seitlichen Regionen der Stellknorpel durchbrechen die ideale vertikale Linie, die das laterale Limit bildet. Die Cartilago cricoidea wird im caudo-lateralen Bereich von den Cornua inferiores partiell verdeckt. Der Ringknorpel ist würfelförmig interpretierbar, definiert aber cranialwärts eine abgerundete Zuspitzung. In der oberen Region ist eine zirkuläre Öffnung erkennbar, durch die hindurch Schildknorpelmaterial sichtbar ist.

***Tonatia bidens* (Phyllostomidae); Abb. 22**

Cranialer Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei demonstriert in der Medianen eine gleichmäßige Ausdehnung nach ventral und dorsal, die jeweils einen processusartigen Charakter aufweist. Die lateralen Bereiche des Zungenbeinkörpers sind horizontal ausgebildet. An deren Enden entspringen die Cornua hyalia. Noch weiter lateral definiert sich der Ursprung der nach außen abgewinkelten Cornua branchialia I. In der zentralen Region wird ein knospenartiger Vorsprung erkennbar, von dort aus lässt sich ein quasi vertikaler Verlauf feststellen, der schließlich in das Thyreoid mündet. Die Cartilago thyreoidea ist leicht asymmetrisch zu interpretieren: der linke Seitenpart erscheint etwas breiter und durch die ventrale Kontur entfaltet er eine kantigere Wirkung. Der Ansatz der Hyothyreoidverbindung ist posterior tiefer positioniert und die Basis des Schildknorpels liegt ebenfalls weiter hinten als auf der kontralateralen Seite. Das Foramen thyreoideum ist rechts als auch links zu registrieren.

Die Cartilago cricoidea wirkt im oberen Drittel turmartig, median ist ein kleiner Fortsatz sichtbar; die linke Oberkante ist dorsaler gesetzt als die rechte, so dass auch hier eine asymmetrische Impression entsteht. Das mittlere Drittel ist nicht erkennbar, muß aber einen parallelen Verlauf zu den vorderen Kanten der Arytenoidknorpel haben, da der ventrale Bereich des hinteren Ringknorpel-Drittels die Thyreoid-Innenkanten erreicht und sich von dort aus die sich zuspitzende Knorpelbasis entwickelt. Die Gießbeckenknorpel sind derart positioniert, dass sie vom vorderen als auch vom hinteren Ende des Cricoidknorpels in etwa den gleichen Abstand haben. Die Oberkante ist wulstartig geformt und dehnt sich in der hinteren Hälfte nach interior aus, so dass sich die Stellknorpel posterior fast berühren. Der Proc. musculi cartilaginei arytenoidei ist auf der rechten Seite weiter ventral gelegen. Die Aryknorpel enden in etwa der horizontalen Ebene des dorsalen Schildknorpel-Endes.

Caudaler Aspekt:

Das anatomisch rechte Cornu hyale ist durch das höher gestaltete Hypohyale in einer deutlicher ventral befindlichen Position angesiedelt. Das „Mäandrieren“ der Cornua branchialia I ist aus dieser Perspektive besonders deutlich. Das unterschiedliche Ansetzen der unteren Zungenbeinhörner ist nicht erkennbar. Die Thyreoidlamellen sind nach dorso-lateral hin ausgebreitet und ihre jeweiligen dorsalen Enden liegen auf einem gemeinsamen Niveau. Das hintere Drittel der Cartilago thyreoidea ist approximativ gesehen horizontal ausgerichtet. Die Cartilago cricoidea ist etwa halb so groß wie der Schildknorpel. Den Ringknorpel kann man als eine „Mischkonstruktion“ aus der *Molossops*- und der *Micronycteris*-Version interpretieren: das hintere Drittel enthält eine ellipsenförmige Apertur und auch laterale Ausläufer sind dokumentierbar. Unterhalb des ventralen, processusartigen Vorsprungs findet man in der dorsalen Region des ventralen Drittels eine schlitzförmige Öffnung vor. Im medianen Bereich der Cartilago cricoidea sind lateral dazu Partien (Proc. musculi cartilaginei arytenoidei) der Stellknorpel auszumachen.

Von rechts:

Die Cornua hyalia repräsentieren einen homogenen, bogenförmigen Verlauf. Das Corpus ossis hyoidei deutet einen caudal orientierten Vorsprung an. Zur cranialen Seite ist ein rüsselartiger Vorsprung erkennbar. Die Cornua branchialia I zeigen in der ventralen Hälfte einen kurvenförmigen Verlauf, bevor zentral ein horizontaler und im finalen Bereich schließlich eine leicht caudale Progression erfolgt. Unterhalb des erwähnten rüsselartigen Fortsatzes schließt sich die ventrale Kante des Schildknorpels an. Die Cartilago thyreoidea weist eine hochgestaltete, schlanke Formgebung auf. Das Foramen thyreoideum findet sich zwischen dem Cornu superius und dem Cornu inferius. Die

Cartilago cricoidea dehnt sich nach ventro-caudal aus und definiert im ventralen Bereich einen leicht nach cranial orientierten Fortsatz. Der Arytenoidknorpel ist hauptsächlich zwischen dem Cornu branchiale I und dem Thyreoidknorpel registrierbar.

Von links:

Das Foramen thyroideum ist größer. Im dorsalen Abschnitt der Cartilago cricoidea ist ein apexähnliches Ende dokumentierbar.

Ventraler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist cranial durch einen Processus charakterisiert. Die Cornua hyalia sind - ähnlich zu *Micronycteris* - flügelartig abgespreizt. Das linke Horn (siehe Abb. 22; hier: rechts) ist konträr zum Gegenpart eckiger gestaltet und zeigt nicht in einen deutlichen homogen-bogenförmigen Verlauf. Auf dieser Seite ist auch keine Lücke - die Knorpelmaterial des Thyreoids erkennbar werden lässt - zwischen den beiden Zungenbeinhörnern deutbar. Auf beiden Seiten des Zungenbeinkörpers ist der Ventralteil des Schildknorpels sichtbar. Der caudale Bereich ist leicht konkav gestaltet und der craniale ist in betonterer Weise konkav strukturiert. Die caudalen Cornua der Cartilago thyroidea erreichen nicht ganz das horizontale Niveau des unteren Endes der thyreoidalen Ventralregion. Die Cartilago cricoidea ist in der Ventralen in deutlich exponierter Stellung: der untere Abschnitt wirkt semi-zirkulär, zum Thyreoidknorpel hin bleibt das Knorpelmaterial aber einer weiter nach lateral orientierten Linie, quasi als Fortführung der thyreoidalen Außenrandung, treu. Intermediär zu Thyreoid und Cricoid ist eine klar zu definierende Zone knorpellosen Materials observierbar. Zusätzlich ist eine kleine Öffnung auch im ventro-medianen Bereich zu diagnostizieren. Zwischen den Stellknorpeln sieht man den cranialen Apex der Cartilago cricoidea, der etwa zwei Drittel der Aryknorpel-Höhe erreicht. Aufgrund der lateralen Versetzung des dorsalen Processus am Zungenbein kann man eine leichte Asymmetrie des Os hyoideum notieren.

Dorsaler Aspekt:

Diese Perspektive wird durch die Cartilago cricoidea dominiert: der craniale Part spitzt sich zu und wird von den Aryknorpeln eingerahmt, die aber nicht komplett visibel sind. Deutlich erkennbar ist die annähernd ovale Apertur, die größtenteils von Thyreoid-Knorpelmaterial ausgefüllt wird. Sichtbar sind aber auch Spitzen und die Proc. musc. cart. arytenoidei sowie ein Zungenbein-Element. Die Cornua superiores als auch die Unterkanten der Thyreoidlamellen können identifiziert werden. Den lateral am stärksten positionierten Aspekt liefern die Cornua hyalia.

3.3.3 Dermoptera

***Cynocephalus volans* (45mm-Stadium; Cynocephalidae); Abb. 25**

Cranialer Aspekt:

Der Habitus des Hyolaryngealapparates wirkt *prima facie* flach und breit strukturiert. Das Basibranchiale I weist dorso-zentral eine konkave Formgebung auf, die an eine brückenartige Struktur erinnert. In der Fortsetzung des Corpus ossis hyoidei erzeugen die Cornua branchialia I eine gebogene Form. Relativ parallel verlaufen die leicht verlängerten Cornua hyalia. Der Thyreoidknorpel beschreibt einen semi-zirkulären Bogen, die Seitenlamellen der Cartilago thyreoidea verbreitern sich nach dorso-caudal hin und lassen beidseitig die Foramina thyreoidea erkennen. Einen deutlichen, cranio-lateralen Charakter dokumentieren die länglich-schmalen Cornua superiores, die mit den Cornua branchialia I im ventralen Bereich eine Hyothyreoid-Konnekction definieren. Der rundlich-ovale Cricoidknorpel ist lediglich partiell von den Arytenoidknorpeln verdeckt. Die Stellknorpel erreichen in etwa die Höhe der Basis der Öffnung der Cartilago cricoidea. Thyreoid-, Ring- und Stellknorpel dokumentieren ihr dorsales Ende in einer gemeinsamen horizontalen Ebene.

Caudaler Aspekt:

Das Basibranchiale I ist quasi durch den Cranialteil des Thyreoidknorpels verdeckt. Das linke (Abb. 25; hier: rechts) Cornu branchiale I ist zu etwa 50% sichtbar, wohingegen das kontralaterale Pendant nur im unteren Drittel nachzuweisen ist. Die Cornua hyalia flankieren die übrigen Knorpel-elemente des Hyolaryngealkomplexes. Zwischen dem ventralen Part der Cartilago thyreoidea und der Cartilago cricoidea ist eine sichelförmige Öffnung zu beschreiben. Mit prominenten Hörnern umschliesst der Schildknorpel die dorsale Basis des Ringknorpels. Der Cricoidknorpel bedeckt durch ventro-laterale Erweiterungen geringfügig den medianen Aspekt der Thyreoidlamellen. In der ventralen Region erkennt man leichte Einkerbungen, die die Ringöffnung etwas erweitern. Im dorsalen Drittel ist zwischen dem Cricoid- und dem Thyreoidknorpel ein knorpelloser Raum zu definieren. Dorsalwärts spitzt sich die Cartilago cricoidea durch eine fortsatzartige Struktur zu.

Von rechts:

Besonders auffällig ist die sehr kompakte und gedrungene Formation des Zungenbein- und Kehlkopfapparates. Cornu hyale und Cornu branchiale verlaufen nah aneinander angrenzend und parallel. Das Zungenbein und der Schildknorpel verlaufen im ventralen

Bereich auf etwa einem horizontalen Niveau. Die Hyothyreoidverbindung wird durch das sehr lange Cornu superius und die breite Ansatzstelle des Cornu branchiale I sehr betont. Zwischen diesem Zungenbeinhorn und dem etwa vom medianen Bereich sich nach dorso-caudal bzw. wieder nach dorso-cranial erstreckenden Thyreoidhinterrand existiert eine quasi-ovale Öffnung, in der auch die Arytenoidknorpel sichtbar sind. Das Foramen thyreoideum ist im unteren Drittel relativ zentral positioniert. Der caudale Rand der Cartilago thyreoidea besitzt einen halbkreisförmigen Einschnitt. Caudal dazu erscheint in durchgehender Verlängerung des Thyreoid-Unterrandes das sich von dorso-caudal nach ventro-cranial erstreckende Cricoid.

Von links:

Die Stellknorpel sind nicht erkennbar und auch nicht die Basis des Ringknorpels dorsal der Cartilago thyreoidea.

Ventraler Aspekt:

Auf den ersten Blick ähnelt die Gestalt an das *Anomalurops* (Rodentia)-Exemplar. Das Corpus ossis hyoidei ist relativ gerade gestreckt, weist jedoch an der caudalen Seite eine konkave Formgebung auf. Das anatomisch linke Cornu branchiale I ist im Gegensatz zum kontralateralen Part definierbar. Die Cornua hyalia erstrecken sich dorso-laterad. Direkt im ventralen Anschluss an das Zungenbein ist eine sich nach caudal verjüngende Cartilago thyreoidea dokumentiert, die medio-caudal eine Incisur demonstriert; zusätzlich ist ein länglicher, noch nicht geschlossener Bereich beschreibbar. Die Cartilago cricoidea lässt ihre Öffnung, die von einem sich nach ventro-cranial erstreckenden Fortsatz begrenzt wird, erkennen.

Dorsaler Aspekt:

Der Zungenbeinkörper ist partiell durch seinen dorsalen Teil dokumentiert. Registriert werden können die sich kontinuierlich fortsetzenden Zungenbeinhörner. Zwischen den Thyreoidlamellen und den Cornua branchialia I ist eine dreieckige Öffnung zu interpretieren. Die unteren Kanten des Thyreoidknorpels (= Cornua) demonstrieren einen ungebogenen Verlauf, der sich von latero-cranial nach caudo-interior erstreckt. Der craniale Rand des Schildknorpels definiert eine konkave Form. Die unteren Kanten der Cartilago thyreoidea erreichen beinahe das craniale Ende des Hyolaryngealkomplexes, welches durch den Cricoidknorpel festzulegen ist. Die Arytenoidknorpel wirken tropfenförmig und extendieren parallel zum zugespitzten cranialen Verlauf des Ringknorpels. Dessen Apex erreicht aber den craniale Abschnitt der Aryknorpel nicht in dem Maße, wie dies z.

B. bei *Anomalurops* der Fall ist.

3.3.4 Primates

***Galago demidoff* (Galagidae), Abb. 31**

Cranialer Aspekt:

Das Os hyoideum verläuft etwa hufeisenförmig. Die Hörner divergieren. Im vorderen Drittel des Schildknorpels existiert ein Ligamentum, das relativ stark ausgebildet ist und die Cartilago thyreoidea mit dem Hyoid verbindet. Es kann also als ein Ligamentum thyreo-hyoideum laterale interpretiert werden, welches ein Corpusculum triticeum beinhaltet (siehe Transversalschnitt 32-4-2). Der Habitus der Cartilago thyreoidea ist generell haubenartig geformt. Nach ventral entsteht eine Biegung der Cornua inferiores nach innen. Thyreoid-, Cricoid- und Aryknorpel befinden sich in einer transversalen Ebene. Die Cartilago cricoidea wird nicht von der Cartilago thyreoidea verdeckt und ist frei sichtbar. Die Öffnung der Cartilago cricoidea ist im ventralen Drittel breiter und spitzt sich zum dorsalen Ende hin zu. Der Ringknorpel ist dorsal zu den Gießbeckenknorpeln positioniert. Die Aryknorpel sind cranial etwas nach innen eingebuchtet und spitzen sich nach ventral hin zu. Die Aryknorpel haben ihr am weitesten frontal liegende Niveau im ventralen Drittel der Cricoidöffnung. Die Gießbeckenknorpel liegen nicht direkt beieinander und zeigen eine erkennbare Distanz.

Caudaler Aspekt:

Das Os hyoideum, die Cartilago thyreoidea und die Cartilago cricoidea sind fächerartig „übereinander“ angeordnet und weisen zwischen dem Os hyoideum und der Cartilago thyreoidea und zwischen dieser und der Cartilago cricoidea jeweils einen Zwischenraum auf. Das Cornu hyale wirkt knospenartig. Im mittleren Abschnitt des Schildknorpels erscheinen sich nach lateral ausbreitende, hornförmige Bildungen. Durch die Öffnung des Ringknorpels sind ca. 50% der Aryknorpel erkennbar. Die Cartilago cricoidea konnte nicht komplett modelliert werden, da sie nicht vollständig erhalten war.

Von rechts:

Das Cornu branchiale I und die Cartilago thyreoidea verlaufen in einer Schräge von ventro-cranial nach dorso-caudal. Das Cornu hyale erstreckt sich hingegen in dorso-cranialer Richtung. Zwischen dem Corpus ossis hyoidei und dem Cornu branchiale I erkennt man

eine Einbuchtung. Das Os hyoideum, die Cartilago thyreoidea und die Cartilago cricoidea sind sukzessiv in einer Schräge orientiert. An der dorsalen Basis des Modells ist eine Konjunktion der drei Bestandteile zu sehen. Der Schildknorpel zeigt kein Vorkommen eines Foramen thyreoideum, aber die ventrale Region des dorsalen Drittels weist eine Gratbildung auf. Das Cornu superius ist nicht sonderlich prominent ausgebildet und findet sich dorsal der Cartilago thyreoidea. Die Cartilago cricoidea demonstriert im zentralen Bereich eine große Incisur. Der Knorpel mündet ventral in eine Spitze. Die Interpretation ist an dieser Stelle problematisch, da das Material nicht vollständig konserviert war. Die Aryknorpel sind zwischen der Cartilago thyreoidea und dem Os hyoideum partiell sichtbar.

Von links:

Der Thyreoidknorpel reicht nicht so weit nach dorsal, dass er dort einen großen Teil der Basis der Cartilago cricoidea verdecken würde.

Ventraler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei bildet einen konkaven Verlauf. Nach caudal können zwei Ausbuchtungen lokalisiert werden. Cornu hyale und Cornu branchiale I entfernen sich in einem stumpfen Winkel voneinander. Nach lateral und v. a. nach caudal ergeben sich hornartige Bildungen, die den Cricoidknorpel im zweiten Fall lateral beinahe umschließen. Der caudale Aspekt des Ringknorpels ist konkav gebildet und beherbergt kelchartig den cranialer positionierten, dreieckartigen Rest des Cricoidknorpels. Die untere Region der Cartilago cricoidea muss aufgrund der bereits erwähnten Materialmängel undefiniert bleiben. Os hyoideum, Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea folgen in cranio-caudaler Richtung sukzessive aufeinander. Die Aryknorpel sind nicht zu erkennen.

Dorsaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist partiell sichtbar. Cranial sind die v-förmigen Verzweigungen des Cornu branchiale I und des Cornu hyale zu registrieren. Die Cartilago cricoidea ist in cranio-caudaler Richtung höher als breit. Die Seitenteile des Thyreoids erreichen beinahe das caudale Ende der Cartilago cricoidea. Die Aryknorpel sind kommaförmig gestaltet, die apicalen Regionen werden äußerst schlank und enden auf der Höhe des Corpus ossis hyoidei. Intermediär der Cartilago cricoidea, der Cartilago thyreoidea und den Arytenoidknorpeln ist jeweils ein Hohlraum sichtbar. Der Habitus ist in dorso-ventraler Richtung länger als breit.

Loris sp. (Lorisidae); Abb. 37*Cranialer Aspekt:*

In einem leichten Bogen ist der Zungenbeinkörper strukturiert. Rechts ist die Verzweigung der beiden Zungenbeinhörner weiter auseinander klaffend als am bilateralsymmetrischen Pendant. Die Cornua branchialia I erstrecken sich nach dorso-vertikal. Die Cartilago thyreoidea wirkt hufeisenförmig. Vollständig identifizierbar sind die Arytenoidknorpel. Caudal der Aryknorpel zeichnet sich die Cartilago cricoidea ab, ihre Kielbildung ist - relativ zu einer ideellen, horizontalen Linie - dorsal zu den Gießbeckenknorpeln definierbar.

Caudaler Aspekt:

Der gesamte Komplex bildet ein halbkreisförmiges Gebilde. Die Cornua hyalia sind gut erkennbar, die Cornua branchialia I weniger. Der Zungenbeinkörper ist verdeckt. Der Thyreoidknorpel erfährt einen Halbkreis. Die Aryknorpel sind sowohl zwischen Ring- und Schildknorpel als auch innerhalb der Öffnung des Ringknorpels definierbar. Die zugespitzte, kielartige Struktur in der dorsalen Region tritt deutlich hervor.

Von rechts:

Cornu hyale und Cornu branchiale I bilden en contraire zu *Galago* einen spitzen Winkel. Das Cornu hyale ist in einer horizontalen Ebene realisiert. Das Corpus ossis hyoidei wirkt durch die vertikale, hohe Wandung sehr betont. Zungenbein, Schild- und Ringknorpel sind sukzessive untereinander angeordnet. Kurz vor der Hyothyreoidverbindung klafft eine Lücke zwischen Cornu branchiale I und Cartilago thyreoidea. Der ventral vorderste Punkt des Thyreoidknorpels befindet sich vor der am stärksten ventral ausgerichteten Ebene des Zungenbeinkörpers. Es ist kein Foramen thyreoideum definierbar. Der Schildknorpel besitzt ein schlankes Erscheinungsbild. Die Cartilago cricoidea weist in der zentralen, basalen Region eine Lücke auf. Der Aryknorpel ist marginal interpretierbar.

Von links:

Dieser Aspekt lässt das rechte Cornu hyale erkennen. Der am weitesten ventral gelegene Thyreoidknorpel-Punkt ist bei weitem nicht so prominent wie dies aus der rechten Perspektive heraus zu deuten ist. Die Lücke, die ventral zur Hyothyreoidverbindung konstatiert werden kann, dokumentiert sich nicht in der von der anderen Seite bekannten Größe. Die Cartilago thyreoidea lässt nur ihren linken Part demonstrieren; von der rechten Seite ist auch der andere Flügel zu sehen.

Dorsaler Aspekt:

Das Zungenbein weist einen asymmetrischen Verlauf auf: Das strikt horizontale Plateau des Basibranchiale I ist auf der linken Seite etwas niedriger gestaltet. Der bogenförmige Verlauf des Corpus ossis hyoidei, wie wir ihn bei *Galago* finden, ist also nicht gegeben. Im linken Verzweigungsabschnitt der beiden Zungenbeinhörner ist ein größerer Abspreizungswinkel als im rechten zu dokumentieren. Das Cornu branchiale I mündet etwa im medianen Bereich der Cartilago thyreoidea in die Hyothyroidverbindung ein. Die spezifischen Ansätze sind bilateralsymmetrisch ungleich verteilt (auf der rechten Seite höher als auf der linken). Zwischen Os hyoideum und Cartilago thyreoidea ist keine Lücke zu erkennen. Die Schildknorpelgestalt wirkt wie ein leicht deformiertes Hufeisen; die linke untere Hälfte ist stärker nach interior abgewinkelt. Quasi umschlossen vom Thyroidknorpel werden der Cricoidknorpel als auch die cranial dazu positionierten Arytenoidknorpel. Die Cartilago cricoidea verbreitert sich in ihrer oberen Hälfte minimal und demonstriert im medianen Bereich eine vertikale Kielbildung. Die Arytenoidknorpel ähneln in ihrer dreieckig-orientierten Struktur an das *Galago*-Exemplar. Der linke Aryknorpel hat am latero-basalen Ende einen Überhang, der sich auf den Ringknorpel erstreckt. Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea sind nicht komplett konserviert. Die ersten Trachealknorpel wurden bei *Loris* ebenfalls modelliert.

Ventraler Aspekt:

Das Os hyoideum zeigt, wie bereits aus dorsaler Perspektive ersichtlich, ein nach anatomisch links abfallendes Plateau. Das linke Cornu branchiale I dokumentiert einen strikt-vertikalen Verlauf, während die rechte Seite parallel zum lateralen Thyroidrand in einem Bogen verläuft. Der ventrale Aspekt dokumentiert auf besonders intensive Art und Weise die bilateralsymmetrisch nicht stimmige Morphologie der Cartilago thyreoidea. Der linke Seitenflügel ist kompletter ausgebildet, dadurch erscheint die Distanz zum linken Aryknorpel geringer als auf der gegenüber liegenden Seite. Die Gießbeckenknorpel sind bis auf den basalen Bereich gut sichtbar. Der partiell unregelmäßig geformte Cricoidknorpel repräsentiert eine rohrartige Formation.

Tarsius bancanus* (Tarsiidae); Abb. 40Cranialer Aspekt:*

Auffällig ist die sehr betonte Krümmung des Corpus ossis hyoidei. Die Cornua hyalia

zweigen erst auf der Höhe des ventralen Endes der Cartilago cricoidea ab. Die Cornua branchialia I erstrecken sich mehr oder weniger vertikal. Der entstehende Winkel ähnelt dem von *Galago*. Ähnlich zu den beiden anderen Primatenspezies liegt der Cartilago thyreoidea das Os hyoideum eng auf. Der Schildknorpel wirkt schlanker gestaltet als bei *Galago*, aber eine Formähnlichkeit besteht zweifellos. Die Hyothyreoidverbindung ist am dorsalen Ende des Thyreoidknorpels lokalisierbar. Zwischen dem Os hyoideum und der Cartilago thyreoidea ist kaum eine Distanz zu definieren. In der Ventralregion ist ein nach dorsal abgesetzter Part zu erkennen. Die linke Schildknorpelhälfte ist noch in einem dorsaler befindlichen Bereich deutbar und demonstriert ihren posterioren Teil nach caudo-interior gedreht. Das linke Foramen thyreoideum ist sichtbar. Die Cartilago cricoidea ist hochgestaltet und hat eine mehr oder minder unregelmäßig geformte, ovale Öffnung. Ihre dorsale Gestaltung scheint im linken Bereich kompletter, ein gekielter Boden auf etwa dem Niveau der am stärksten dorsal definierbaren Thyreoidknorpelzone kann ebenfalls festgehalten werden. Die vorderen „Plateaus“ der Arytenoidknorpel befinden sich ca. in der Medianebene der Ringknorpelöffnung. Besonders der linke Gießbeckenknorpel wirkt im interio-medianen Part von irregulärer Konstruktion.

Caudaler Aspekt:

Das Basibranchiale I bedeckt partiell den ventralen Bereich der Cartilago thyreoidea, aufgrund der Asymmetrie dieses Zungenbeinabschnitts ist der anatomisch linke Part des Schildknorpels in einem größeren Maße abgedeckt. Ähnlich zu *Molossops* ist beispielsweise ein weit posterior entspringendes Cornu hyale definierbar. Besonders auffällig ist der Verlauf des Cornu branchiale I, das cranial zu den Seitenlamellen orientiert und daher kaum sichtbar ist. Zwischen Zungenbein, Schild- und Ringknorpel sind kaum knorpellose Räume zu identifizieren. Der Thyreoidknorpel ist in seinem ventralen Bereich bereits besonders ausgeprägt und vermittelt zu einem großen Anteil den schlanken, haubenförmigen Charakter mit. Das linke, dorsale Ende erstreckt sich noch auf ein weiter dorsal befindliches Niveau als das rechte. Beide finalen Teile münden leicht nach interior ein. Die Ringöffnung der Cartilago cricoidea wirkt im Vergleich zu *Galago* ovaler strukturiert. Die Gestalt erscheint relativ unregelmäßig mit einer ovalen Grundform, die Arytenoidknorpel sind durch den Anulus hindurch partiell erkennbar und erreichen ca. die mediane Höhe der Ringknorpel-Öffnung.

Von rechts:

Das Basibranchiale I lässt nach cranial-, als auch nach caudalwärts höckerartige Formationen sichtbar werden, die aber keine artspezifischen Fortsätze repräsentieren,

sondern Fragmente, die auf dem ontogenetischen Stadium basieren. Das Os hyoideum steigt nach cranial, wobei das Cornu hyale auf einem relativ stark dorsalwärts orientierten Niveau entspringt. Das obere Zungenbeinhorn verläuft primär vertikal, bildet dann einen horizontalen Knick und verbleibt in etwa in dieser Ebene. Relativ parallel, aber weiter caudal verläuft das Cornu branchiale I. Dieses Zungenbeinhorn zeigt eine Parallelität zur cranialen Kante des Thyreoidknorpels. Ähnlich wie bei *Galago* folgen Zungenbein, Thyreoid- und Cricoidknorpel sukzessiv in einer Schräglage. Am dorsalen Ende einer in der hinteren Hälfte verlaufenden Gratformation ist ein kaum sichtbares Foramen thyroideum vorhanden; dieses lässt sich aber anhand der histologischen Schnittbilder identifizieren. Im Gegensatz zum Exemplar von *Galago*, bei dem ein sehr prominentes, caudad orientiertes Horn zu finden ist, zeigt *Tarsius* zwar ebenfalls ein nach caudal hervortretendes Gebilde (= Cornu inferius), dieses ist aber nur leicht caudal (bezogen auf eine ideelle, horizontale Ebene) zum cranialen Thyreoid-Part positioniert. Das Cricoid ist auch unterhalb des hinteren Endes der Cartilago thyroidea definierbar, ca. im vorderen Bereich des dorsalen Drittels erkennt man eine Incisur. Das Verhältnis von Cricoid- zu Thyreoidhöhe ist näher an dem Wert 1 als beispielsweise bei *Galago*. Der Ringknorpel wirkt auch in seinem Habitus schlanker als bei *Galago* und der craniale Außenrand des Cricoids sowie dessen caudaler Innenrand verlaufen nicht parallel - die Ebenen würden in ihrer kontinuierlichen Fortführung keine Schnittebene bilden.

Von links:

Das dorsale Ende des Cricoidknorpels befindet sich nicht hinter, sondern vor dem Hinterende des Thyreoids. Die Distanz zwischen dem cranialen Rand des Thyreoidknorpels und dem caudalen Bereich des Cornu branchiale I ist kleiner als auf der kontralateralen Seite bemessen.

Ventraler Aspekt:

Die caudale Region wird nur marginal von der semizirkulären Form des Anulus des Cricoidknorpels dominiert; auffällig ist eher das Corpus ossis hyoidei, das nach cranial hin ebenfalls als ein Halbkreis interpretiert werden kann, bevor sich die Zungenbeinhörner abwinkeln. Das Basibranchiale I definiert nach unten eine Zuspitzung, jeweils lateral davon sind kleine Einschnitte dokumentierbar. Die Cartilago thyroidea ist zwar auf beiden Seiten des Corpus ossis hyoidei erkennbar, dominant ist aber zweifelsohne der craniale - semizirkuläre - Abschnitt. Der Cranialaspekt des thyreoidalen Oberrandes bildet eine leichte Ausbuchtung. Die anatomisch rechte Lamina ist im Gegensatz zu ihrem Kontrapart auch noch weiter oben zu sehen. Von den Thyreoidlamellen und den

Zungenbeinhörnern eingefasst, bilden die Arytenoidknorpel annäherungsweise pro Exemplar einen rechten Winkel. Zwischen den Gießbeckenknorpeln und lateral zu ihnen lässt sich partiell Ringknorpelmaterial ausmachen.

Dorsaler Aspekt:

Das Basibranchiale I ist nicht zu registrieren. Das Cornu hyale ist die einzig sichtbare Zungenbein-Region. Der Ringcharakter der Cartilago cricoidea ist durch eine ellipsenförmige Öffnung beschrieben. Die cranio-caudale Höhe ist größer als die laterale Breite. Die lateralen Partien zeigen konkave Züge, dieses Muster ist auch im Caudalbereich zu dokumentieren. Die Thyreoidlamellen zeigen Ähnlichkeit mit der *Galago*-Ausprägung. Intermediär zu diesen und zum Cranialbereich des Cricoids liegen die etwa - allerdings an den Enden abgerundet - triangulären Stellknorpel.

3.3.5 Rodentia

Anomalurops beecrofti (= *Anomalurus beecrofti*, *Anomaluridae*); **Abb. 47**

Cranialer Aspekt:

Die Hörner des Os hyoideum erzeugen einen halbkreisförmigen Bogen; das Basibranchiale I weist median einen niedrigen Fortsatz auf. Im Gegensatz zu *Castor* ist ein deutlicher Abstand zwischen Zungenbein und Schildknorpel erkennbar. Der Thyreoidknorpel bildet eine haubenartige Struktur und zeigt dorsal eine nach caudal und nach innen gerichtete Struktur (= Cornu inferius). Auf der dorsalen Seite lässt sich eine Abstufung des Thyreoidknorpels definieren. Der ventrale Part der Cartilago cricoidea ist partiell sichtbar. Der eher herzförmige Verlauf der Schildknorpel-Innenseite belegt den intermediär zwischen den Aryknorpeln verlaufenden Cricoidknorpel, der sich aber im Gegensatz zu *Castor* weiter nach dorsal erstreckt, also noch hinter der ideell verlaufenden, transversalen Ebene der Gießbeckenknorpel-Endpunkte. Eine deutliche Einbuchtung weist die dorsale Region auf. Das am weitesten frontale Niveau der Aryknorpel findet sich im hinteren Drittel der Cartilago cricoidea-Öffnung; die Öffnung selbst ist oval geformt (ähnlich zu *Castor*). Zwischen den Proc. vocales und der Dorsalregion der Gießbeckenknorpel ist ein konkaver Verlauf definiert.

Caudaler Aspekt:

Os hyoideum und Cartilago thyroidea weisen konträr zu *Castor* einen Abstand auf; das Cornu branchiale dehnt sich in den lateralen Bereichen auch nicht weiter aus als die Thyroidlamellen. Das Basibranchiale I weist median einen niedrigen Fortsatz auf. Die Cartilago cricoidea weist eine quadratische Form auf, die ventrale Region erscheint sogar mit leicht konvexer Seitenbildung. Eine leichte Asymmetrie zugunsten der linken Seite ist konstatierbar. Zwischen den u-förmigen Zungenbeinhörnern lässt sich ein Freiraum erkennen. Im Gegensatz zu *Castor* findet sich ein größerer Freiraum zwischen dem Cricoid- und dem Thyroidknorpel.

Von rechts:

Die Hörner des Os hyoideum verlaufen nach dorso-cranial, wobei das Cornu branchiale im dorsalen Bereich eine Biegung nach caudal aufweist. Cartilago cricoidea und Cartilago thyroidea liegen in einer Längsachse. Die Vorderkante der Cartilago cricoidea verläuft vertikal. Das Cornu thyroideum superius bildet eine abrupt erscheinenden Aufsatz. Die Hyothyroidverbindung verläuft (*via* einer ideell weitergeführten Linie) am vorderen Ende des Foramen thyroideum. Dieses ist im oberen, dorsalen Ende des oberen Drittels positioniert und oval geformt. Der caudale Verlauf des Schildknorpels beginnt von ventral nach dorsal gesehen mit einer Ausbuchtung und erstreckt sich im Verlauf leicht nach cranial, bevor sich im dorso-basalen Bereich eine prominente Hornbildung nach caudal ausbildet (in Richtung Cricoidknorpel; Cornu inferius). Sie liegt etwa unterhalb des Cornu thyroideum superius. Der Thyroidknorpel ist an der dorsalen Basis konisch zugespitzt, dorsal des Foramen thyroideum lässt sich eine parallel zum Kantenverlauf gebildete Öffnung definieren. Die Enden der ventralen und dorsalen Regionen der Cartilago cricoidea weisen nach caudal, zusätzlich findet sich am ventro-caudalen Ende eine knotenartige Struktur.

Von links:

Das Foramen thyroideum ist ebenfalls oval, aber kleiner. Die caudal dazu liegende Öffnung lässt sich in zwei Portionen unterteilen.

Ventraler Aspekt:

Nach caudal gebogenes Basibranchiale I, ein kleiner Teil der Cartilago thyroidea ist cranial noch definierbar. Ein Großteil des ventralen Aspektes des Schildknorpels ist

erkennbar. Der untere Rand verläuft in einem Bogen nach caudal, der obere nach cranial. Der Ringknorpel ähnelt in seiner Struktur der von *Castor*.

Dorsaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist praktisch nicht sichtbar; zu sehen sind lediglich die Hörner. Der Ringknorpel verschmälert sich in cranialer Richtung, wobei die Zuspitzung zwischen die kommaförmigen Aryknorpel mündet. Aus der dorsalen Perspektive ist besonders gut nachweisbar, dass die Cartilago cricoidea laterale Einbuchtungen aufweist, die teilweise vom Thyreoidknorpel verdeckt werden.

***Castor canadiensis* (Castoridae); Abb. 50**

Cranialer Aspekt:

Die Hörner des Os hyoideum geben ihm einen pyramidalen Zuschnitt. Sie verlaufen beinahe parallel. Dem Corpus ossis hyoidei sitzt deutlich abgesetzt ein größerer Processus auf. Die Cartilago thyreoidea zeigen einen haubenförmigen Charakter und haben an ihrem dorso-caudalen Ende eine leichte Krümmung der Seitenteile nach innen. Das vordere Ende des Schildknorpels verdeckt die frontale Region des Ringknorpels. Eine ovale Öffnung zeigt die Cartilago cricoidea und der Knorpel ist auch intermediär der Aryknorpel zu belegen. An ihrem hinteren Ende demonstrieren die Gießbeckenknorpel median eine leichte Dellenbildung. Der Habitus der Arytenoidknorpel erscheint an den diversen Enden der Fortsätze relativ rundlich. Das am weitesten frontal angesiedelte Niveau erreichen sie im unteren Drittel der Cricoidöffnung.

Caudaler Aspekt:

Das Os hyoideum, die Cartilago thyreoidea und die Cartilago cricoidea demonstrieren eine babuschkapuppenartige Konstellation. Es ist nur ein kleiner Zwischenraum sichtbar. Das Cornu hyale und das Cornu branchiale I erstrecken sich parallel zueinander und fallen in einem spitzen Winkel nach dorsal ab. Das Corpus ossis hyoidei weist ventral einen konusförmigen Absatz auf. Das Thyreoid zeigt eine Hufeisenform.

Von rechts:

Das Zungenbein lässt ein abgestuftes Muster erkennen, das sich von dem pyramidalen Fortsatz auf dem Corpus ossis hyoidei (erstreckt sich ventro-caudad) über ein zweifach-

kaskadisches Abzweigen der Hörner erstreckt. Die Cornua zeigen nach dorsal. Die Cartilago thyreoidea sowie Cartilago cricoidea sind in einer Längsachse positioniert. Die ventrale Kante der Cartilago cricoidea verläuft in einem Bogen. Das Cornu thyreoideum superius bildet zum Hyoid hin einen schmalen Steg. Die Hyothyroidverbindung befindet sich etwas dorsal (einer ideell weitergeführten Linie) des Foramen thyreoideum, welches sich relativ genau im Zentrum des Schildknorpels befindet und verästelt gestaltet ist. Die Basis des Schildknorpels enthält eine Incisur. Auf der dorso-caudalen Seite bildet sich zum Cricoid hin das Cornu inferius aus.

Von links:

Das Foramen thyreoideum zeigt keine Verästelungen auf, sondern erscheint oval bis rechteckig. An der dorsalen Basis der Cartilago thyreoidea existiert keine Incisur.

Ventraler Aspekt:

Balkenförmiges Corpus ossis hyoidei mit einem nach ventro-caudal orientiertem Auswuchs. Der Ursprung des Cornu hyale ist in dezidierter Weise abgesetzt und demonstriert eine horizontale Richtung, fast parallel zum Zungenbeinkörper. Der Schildknorpel wirkt relativ kompakt und verweist keine Einbuchtung des caudalen Randes. Die basal auftauchenden, rundlichen Hörner umfassen nur einen geringen Teil der lateralen Partes des Schildknorpels. Der Cricoidknorpel zeigt einen nach ventral aufstrebenden, kelchartigen Charakter, der allerdings wieder nach dorsal abfällt.

Dorsaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist teilweise sichtbar. Das Cornu branchiale I ist in deutlicher Weise exponiert und weitet sich lateralwärts aus, wohingegen das Cornu hyale deutlich durch den Schildknorpel verdeckt ist. Die Cartilago cricoidea wird nach cranial hin schmaler, besitzt aber dennoch eine würfelförmige Morphologie. Die Seitenteile der Cartilago thyreoidea bedecken nicht - auch nicht partiell - den Ringknorpel. Die Arytenoidknorpel sind zwischen dem Thyroidknorpel und dem Cricoidknorpel eingebettet. Sie sind oval geformt und verzeichnen keine processusartigen Charakteristika.

***Ctenodactylus* sp. (Ctenodactylidae); Abb. 53**

Cranialer Aspekt:

Das Cornu hyale erinnert in seinem Verlauf an das *Glis*-Exemplar, das erhöhte

Hypohyale als Mittler zum dorso-lateral abfallenden Horn widerspiegelnd. Das Cornu branchiale I präsentiert eine starke interiore Krümmung zur Vervollständigung der Hyothyreoidverbindung. Zwischen Ringknorpel und Zungenbein ist eine relativ große Distanz dokumentiert. Der Habitus der Cartilago cricoidea ist als intermediär zu *Anomalurops* und *Glis* zu beschreiben: weder haubenförmig noch quasi-pyramidal, sondern eher hufeisenartig, ebenfalls mit einer leichten Krümmung der Dorsalpartie nach interior. Die hinteren Enden sind in etwa - geht man von einer ideellen (transversalen) Ebene aus - auf einem Niveau mit der posterioren Basis der Gießbeckenknorpel. Hinter diesem Niveau endet der Ringknorpel zugespitzt. Die Cartilago cricoidea ist von ovaler Morphe. Aus dem cranialen Blickwinkel wirken die Aryknorpel nicht ausgeprägt definiert. Ähnlich zu *Glis* positionieren sie sich in einem relativ zentralen Bereich cranial zur Cartilago cricoidea und decken einen großen Teil von ihr ab.

Caudaler Aspekt:

Cornu branchiale I des Zungenbeins ist von massivem Bau und somit beispielsweise einen kompakteren Eindruck vermittelnd als beispielsweise bei *Anomalurops*. Das Corpus ossis hyoidei ist auf der rechten Seite (hier: links) noch defizitär ausgebildet, so dass sich eine asymmetrische Konstellation ergibt. Das Cornu hyale winkelt sich in etwa der Höhe des Beginns der Cartilago thyroidea nach lateral ab. Zwischen dem vorderen Rand des Schildknorpels und des Zungenbeins ist ein beträchtlicher Abstand konstatierbar. Der ventrale Bereich der Cartilago thyroidea ist ebenfalls asymmetrisch strukturiert, der Thyreoidknorpel als Ganzes gesehen wirkt hufeisenförmig; dorsal definieren sich caudo-interiore Partien (= Cornua inferiores). Das anatomisch rechte Foramen thyroideum ist zu diagnostizieren. Die Cartilago cricoidea demonstriert eine ovale Form, im hinteren Drittel der lateralen Region erkennt man Ausbuchtungen. Dorso-cranial spitzt sich der Ringknorpel zu. Durch dessen Öffnung ist vor allem der anatomisch rechte Aryknorpel deutlich zu sehen.

Von rechts:

Der vermeintliche Fortsatz auf dem Zungenbeinkörper repräsentiert lediglich den unvollständigen Charakter der Ausbildung. Das Cornu hyale verläuft ab der dorsalen Hälfte strikt horizontal. Durch das massive Cornu branchiale I wird ein Teil der Cranialregion verdeckt. Die Hyothyreoidverbindung existiert im anterioren Drittel. Das ventrale Drittel des Schildknorpels fällt steil nach caudal (hier: rechts) ab, bevor der Vorderrand in einem Bogen nach dorsal hin wieder eine prominente Ausbildung

erfährt. Der hintere, caudale Rand erstreckt sich im hinteren Drittel nach caudal, bevor er nach cranial zu den Cornua inferiores zieht. Das Foramen thyreoideum ist relativ groß, durch die Öffnung hindurch ist der Arytenoidknorpel zu erkennen. Die Cartilago cricoidea verläuft auch unterhalb des Thyreoidknorpels. Der nach dorso-cranial zulaufende Ringknorpel erscheint schlanker als z. B. in der *Glis*-Variante.

Von links:

Das Foramen thyreoideum ist kleiner ausgeprägt und der hintere, basale Randverlauf ist etwas prominenter. Der Aryknorpel ist auch dorsal zum Schildknorpel zu definieren.

Ventraler Aspekt:

Das Os hyoideum verläuft in einem Bogen, wobei sich das Cornu hyale im Verlauf abwinkelt: anatomisch rechts in einem bestimmten Winkel und anatomisch links horizontal. Die Cartilago thyreoidea ist auf beiden Seiten des Corpus ossis hyoidei existent. Cranial biegen sich die Ausläufer nach interior. Diese umfassen die Gießbeckenknorpel, die nicht ganz, aber zu einem großen Teil sichtbar sind. Die Cartilago cricoidea ist nur in der caudalen Region zu erkennen. Eine Öffnung zwischen Zungenbein und Ringknorpel ist vorhanden.

Dorsaler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist praktisch nicht zu sehen. Auch aus dieser Perspektive ist die Asymmetrie der Cornua hyalia deutlich. Nach cranial hin ist eine Zuspitzung zu definieren (ähnelt in etwa *Anomalurops*). Das Cornu branchiale I ist auf der rechten Seite erkennbar. Die craniale Hälfte demonstriert eine Art vertikale Kielbildung, der untere Bereich ist von einer rundlichen Öffnung geprägt, die zu zwei Dritteln mit dem caudale Anteil des Schildknorpels „gefüllt“ ist. Die lateralen Partes der Cartilago thyreoidea repräsentieren eine stark gebogene Formgebung, die wiederum die Aryknorpel nach caudal hin einschließen, wobei auf der rechten Seite eine Lücke zwischen Thyreoid- und Aryknorpel zu belegen ist. Die medianen Regionen der Gießbeckenknorpel sind nicht zu sehen.

***Eliomys* sp. (Gliridae); Abb. 57**

Cranialer Aspekt:

Der Zungenbeinkörper wirkt balkenförmig und bildet eine horizontale Achse. Laterad

verbreitert sich das Os hyoideum, die unvollständig ausgebildeten Cornua hyalia wirken aufgrund ihres präliminären Stadiums „traubenartig“. Basierend auf der etwas weiter ventralen Position des rechten Cornu hyale entsteht ein asymmetrischer Eindruck. Die massiv gestalteten Cornua branchialia I zweigen sich ungefähr in einem 90°-Winkel ab, dorsad entsteht eine Verbreiterung, die auf der medianen Höhe der Cartilago thyreoidea endet. Der Schildknorpel formiert sich in seiner vorderen Hälfte v-förmig, die Cornua superiores des Thyroids sind durch eine Zwei-Höcker-Bildung - der seitliche Höcker dabei mehr als doppelt so hoch strukturiert - kompliziert gestaltet. Die Cornua superiores demonstrieren auch einen nach interior gebogenen Verlauf. Die Aryknorpel sind bezogen auf eine ideelle transversale Linie ca. in einer Höhe zur hinteren Partie des Ringknorpels bzw. des Cornu superius befindlich. Die Cartilago cricoidea wird durch den Thyroidknorpel nur an den beiden oberen, hornartigen Fortsätzen bedeckt. Der basale Part des Ringknorpels entspricht einer stumpfen, flacheren Kielbildung. Die Arytenoidknorpel demonstrieren kein pyramidales Muster, sondern erscheinen als sich nach interior neigende, eiförmige Gebilde. Das höchste Niveau der Gießbeckenknorpel befindet sich im oberen Drittel der cricoidalen Öffnung.

Caudaler Aspekt:

Das asymmetrische Os hyoideum hat einen sehr kantigen Charakter. Entsprechend der cranialen Perspektive wirkt das Zungenbein wie die craniale Hälfte eines Würfels. Der mediane Bereich des Basibranchiale I ist in der dorsalen Region etwas verdünnt. Der Thyroidknorpel definiert ein kompaktes, fast pyramidal zu nennendes Corpus, dessen dorsale Ausläufer nach interior und cranial der Cartilago cricoidea enden. Die Cornua superiores der Cartilago thyreoidea sind kaum zu erkennen. Die Cartilago cricoidea erinnert durch ihren cuboidartigen Bau an den caudalen Aspekt von *Anomalurops*; die ventro-caudale Konnektion, die den Ring quasi schließt, ist nicht so massiv und der dorso-basale Teil verschmälert sich nicht nach interior zu, sondern verbreitert sich. Ähnlich zu *Glis* und *Ctenodactylus* demonstrieren die Arytenoidknorpel eine leichte Verschiebung nach links (hier: rechts). Bei *Eliomys* äußert sich dies durch das Sichtbarwerden der Aryknorpel (1) innerhalb der Ringöffnung als auch zwischen der (2) Seitenwand der Cartilago cricoidea und der Cartilago thyreoidea. Die caudale Öffnung des Cricoidknorpels verschmälert sich nach ventral hin.

Von rechts:

Was auf den ersten Blick wie ein Processus auf dem Corpus ossis hyoidei wirkt, entspricht lediglich dem Produkt der bereits beschriebenen Asymmetrie. Nach caudal spitzt

sich das Basibranchiale I zu. Nach cranial demonstriert das Zungenbein eine schräge Steigung. Das caudale Ende des Schildknorpels befindet sich deutlich vor dem des Os hyoideum - dieser Zustand erinnert an *Castor* und *Anomalurops*. Der ventrale Bereich des Schildknorpels bildet im ersten Drittel einen kontinuierlichen Bogen. Anschließend lässt sich ein stark nach cranial orientierter Schildknorpelrand belegen, der sich im hinteren Drittel wieder nach caudal bewegt. Das dorsale Ende liegt - wenn man eine ideell-verlaufende, horizontale Linie kreiert - deutlich cranial des unteren, prominentesten Punktes des Randes (ganz im Gegensatz zu *Castor*, *Anomalurops* oder *Glis*). Das Foramen thyreoideum ist marginal ausgeprägt und relativ dorsal positioniert.

Von links:

Drei Punkte können als different ausgemacht werden: (1) Der caudale Rand der Cartilago cricoidea macht einen deutlichen Knick, (2) die Regio zwischen dem ventralen und dem dorsalen Milieu ist partiell konvex gestaltet und (3) durch das Foramen thyreoideum und auch dorsal dazu ist der Arytenoidknorpel erkennbar.

Ventraler Aspekt:

Beinahe horizontal und balkenförmig ist der Verlauf des Zungenbeinkörpers gekennzeichnet. Das Cornu hyale leitet sich in einem mehr oder weniger rechten Winkel ab. Der Thyreoidknorpel ist cranial als auch caudal des Corpus ossis hyoidei definierbar. Cranial krümmen sich die Seitenteile des Schildknorpels nach interior. Die rundlichen Formen des zentral liegenden Ringknorpels und der lateral benachbarten Aryknorpel liegen auf einem konstruierten, horizontalen Niveau.

Dorsaler Aspekt:

Der Hyolaryngealkomplex besitzt *prima facie* eine pyramidale Gestalt. Das Corpus ossis hyoidei ist nicht auszumachen. Cornu branchiale I und Cornu hyale strahlen in einem rechten Winkel voneinander ab und kennzeichnen die jeweils basale und äußerste Partie. Die craniale Zuspitzung des Cricoidknorpels mündet in einer horizontal orientierten Leiste, die nach cranial hin und noch stärker nach caudal abfällt. Die Ringöffnung ist auf der caudalen Seite zu sehen, sie wird fast vollständig vom Thyreoidknorpel bedeckt. Die Arytenoidknorpel sind auf beiden Seiten der cranialen Ringknorpel-Endung aufzufinden.

Glis glis* (Gliridae); Abb. 60Cranialer Aspekt:*

Das Corpus ossis hyoidei wird von der ventralen Region des Thyreoidknorpels verdeckt. Lediglich ein Horn ist ausgebildet (Cornu hyale). Im Vergleich zu den Schildknorpeln von *Castor* und *Anomalurops* präsentiert sich hier eine wesentlich modifizierte Formgebung: die vordere Hälfte hat pyramidalen Charakter, der mediane Bereich - in seiner Intensität bilateralsymmetrisch ungleich verteilt (dies gilt auch für das Foramen thyroideum) - wird von dem jeweils weit nach lateral ausgedehnten Cornu thyroideum superius dominiert. Mit geringen mikroregionalen Ausnahmen ergibt sich eine vertikal orientierte hintere Hälfte, die sich dorsal nach caudo-interior erstreckt. Die als Cornua inferiores zu beschreibenden Endungen des Schildknorpels befinden sich, bezogen auf einer (ideellen) transversalen Linie, posterior zu den Gießbeckenknorpeln, aber in Längsachse des Ringknorpels. Die Cartilago cricoidea wird nicht vom Schildknorpel verdeckt und ist, abgesehen von den Aryknorpeln, frei sichtbar. Sie demonstriert posterior eine Art Kielbildung. Der hintere Teil ist stark asymmetrisch geformt; dies ist auf den inkompletten Erhaltungszustand zurückzuführen. Die Arytenoidknorpel wirken verglichen zu den *Anomalurops*- und *Castor*-Exponaten relativ dendritisch ausgebildet. Der Grund liegt in in der Zuspitzung und Verdünnung der einzelnen Fortsätze. Das ventrale Niveau der Gießbeckenknorpel liegt weiter vorn hinsichtlich der transversalen (ideellen) Ebene des anterioren Bereiches der Cricoidöffnung.

Caudaler Aspekt:

Am Os hyoideum ist das Cornu hyale aufgrund des nicht exakt definierbaren Hypohyale flügelartig geformt. Das Basibranchiale I erscheint porös gestaltet, was eine Folge des ontogenetischen Stadiums ist. Aufgrund der fragmentarischen Natur wurde auf eine Modellierung des Cornu branchiale I verzichtet. Der Thyreoidknorpel verdeutlicht im Vergleich zu *Anomalurops* und *Castor* einen schlankeren, mehr konisch strukturierten Bautypus. Die Cornua superiores des Thyroids sind bilateralsymmetrisch ungleich verteilt und nach lateral hin deutlich abgesetzt. Das anatomisch linke Foramen thyroideum ist zu erkennen. Der Cricoidknorpel ist dorso-caudal unvollständig erhalten. Craniad erstreckt die sich zuspitzende dorsale Region des Ringknorpels. Die caudale Öffnung erscheint - konträr zu *Anomalurops* und *Castor*, die rundlicher wirken - oval. Die Aryknorpel sind über die gesamte Öffnung sichtbar (vor allem der anatomisch rechte).

Von rechts:

Das Corpus ossis hyoidei demonstriert ventralwärts durch das Senken des caudalen Parts eine leichte Zuspitzung. Beachtenswert sind die sich auf derselben Höhe bzw. horizontalen Ebene befindenden caudalen Enden des Zungenbeins und des Schildknorpels. Während sich die Thyreoidknorpel von *Anomalurops* und *Castor* oberflächlich betrachtet ähneln, weicht der *Glis*-Repräsentant durch eine wesentlich schmalere Ventralregion ab. Der Aryknorpel ist durch das Foramen thyreoideum hindurch definierbar, welches auf der Höhe des prominenten Cornu superius liegt. Die Gestalt der Cartilago cricoidea entspricht einer schlankeren Version der beiden erwähnten Rodentia-Varianten. Der Ringknorpel verläuft mindestens (wie bereits angemerkt nur unvollständig erhalten) bis zum hinteren Ende des Schildknorpels und steigt ab der dorsalen, medianen Hälfte nach cranial.

Von links:

Basierend auf dem gegenüber der rechten Seite superior liegenden Foramen thyreoideum ist der andere Aryknorpel nicht zu sehen. Die Cartilago cricoidea breitet sich auch noch dorsal der Cartilago thyreoidea aus und besitzt eine Öffnung.

Ventraler Aspekt:

Hier zeigt sich ein in einem Bogen verlaufendes Corpus ossis hyoidei, das aus dieser Perspektive aufgrund der spezifischen ontogenetischen Phase besonders deutlich seinen intermediären Charakter darlegt. Das Cornu hyale winkelt in seinem Verlauf nach caudal ab. Die Cartilago thyreoidea ist nur cranial des Zungenbeins nachweisbar. An den oberen Enden spiegeln sich konkave Formen wider. Der Knorpel umfasst die ebenfalls sichtbaren Aryknorpel. Die Cartilago cricoidea ist sowohl ober- als auch unterhalb vorhanden und lässt im caudalen Bereich einen knorpellosen Part belegen, durch den hindurch kein Ringknorpelmaterial erfassbar ist.

Dorsaler Aspekt:

Der Zungenbeinkörper ist partiell zu definieren. Das Cornu hyale wird teilweise vom stark lateral positionierten Cornu superius des Thyreoidknorpels verdeckt. Der Ringknorpel zeigt ca. im zentralen Bereich einen noch nicht geschlossenen Bereich. Außerdem lässt sich ein dreispitziger Kiel erahnen. Die Cartilago cricoidea wird zur cranialen Seite hin schmaler, entwickelt aber nicht eine derart schlanke Spitze, wie sie bei *Anomalurops* ausgeprägt ist. Die caudalen Spitzen liegen nicht zwischen dem Cricoid- und dem Thyreoidknorpel (wie bei *Anomalurops*); dies liegt vor allem am weit zurückgezogenen Cranialrand des Schildknorpels.

3.3.6 Scandentia

***Tupaia glis* (44 mm-SSL-Stadium und Abweichungen des 59 mm-Stadiums; Tupaiaidae); Abb. 64**

Cranialer Aspekt:

Das Hypohyale ist an den Seitenenden des Basibranchiale I ausgeprägt. Das Corpus ossis hyoidei ist bogenförmig konstruiert. Von den Hypohyalia erstrecken sich die Cornua hyalia. Die oberen Zungenbeinhörner sind rudimentär ausgebildet. Die Cornua branchialia I erstrecken sich bogenförmig und gehen auf unterschiedlichem Niveau in die Hyothyreoidverbindung ein (dies ist beim 59 mm-Stadium nicht der Fall). Die Cartilago thyreoidea ähnelt der bei *Rousettus*, weist aber eine zugespitztere Ventralregion auf. Konträr zum älteren Stadium sind im vorderen Drittel noch nicht geschlossene Bereiche vertreten. Basal findet sich jeweils eine Hornstruktur, die sich nach caudo-interior krümmt, diese Regio hat aber im 59 mm-Stadium ihre Cornua „neutralisiert“, in dem zwischenzeitlich das Knorpelmaterial vermehrt wurde. Die Cartilago cricoidea kann - ebenso wie ihre Öffnung - als ovale Struktur beschrieben werden. Der Ringknorpel fehlt dem 59 mm-Stadium aufgrund der Erhaltungsweise. Die Arytenoidknorpel erreichen etwa die Hälfte der Länge der Ringknorpelöffnung. Der linke Stellknorpel ist noch nicht in dem Maße ausgeprägt wie sein kontralaterales Pendant. Aryknorpel und die sich minimal nach dorsal zuspitzende Cartilago cricoidea bilden das posterior gelegene, horizontale Niveau.

Caudaler Aspekt:

Diese Perspektive stellt das anatomisch linke Hypohyale prägnant dar, nicht jedoch auf der gegenüber liegenden Seite. Die Hypohyalia des älteren Stadiums zeigen eine bessere, da ausgebildetere, Definition des Hypohyale. Die Cornua branchialia I verlaufen ungefähr parallel zu den Seitenrändern der Cartilago thyreoidea, wobei der linke Vertreter eine stärkere Krümmung macht, um schließlich die Hyothyreoidkonnektion zu komplettieren. Zwischen der Cartilago thyreoidea und der Cartilago cricoidea existieren bis auf den Dorsalbereich keine Schnittpunkte. Die zirkuläre bis ovale Grundform des Ringknorpels bleibt erhalten. Die Öffnung erlaubt einen Blick auf etwa die Hälfte der Gießbeckenknorpel.

Von rechts:

Der Cranialrand des Basibranchiale I und der Hypohyalia befindet sich auf demselben horizontalen Niveau (das ältere Stadium verdeutlicht wesentlich höhere Hypohyalia).

Flügelartig erstreckt sich das Cornu hyale nach dorso-cranial. Das Cornu thyreoideum superius empfängt am cranialen Ende das untere Zungenbeinhorn. Dadurch entsteht zwischen der Thyreoidlamelle und dem Os hyoideum eine unregelmäßig geformte Struktur, die im 59 mm-Stadium stark sichelförmig gekrümmt erscheint. Das Foramen thyreoideum ist im hinteren Drittel zentral positioniert. Eine andere, größere Öffnung ist weiter caudal lokalisierbar (nicht im älteren Exemplar). Durch diese Aperturen hindurch ist der Arytenoidknorpel zu erkennen. Besonders diskrepant ist das Cornu inferius, eine Art Pendant zur parallel verlaufenden, cricoidalen Struktur: diese Formgebung weicht deutlich von dem 59 mm-Stadium ab. Hier ist kein Cornu - auch nicht tendenziell - dokumentierbar. Die Cartilago cricoidea bildet das caudal am tiefsten existierende Knorpel-element, Der ventrale Rand demonstriert eine deutlich konkave Morphologie. Der Ringknorpel macht etwa zwei Drittel der Thyreoidlänge aus.

Von links:

Die Cartilago cricoidea ist durch die weniger stark ausgebildete Thyreoidlamelle besser sichtbar. Das Foramen thyreoideum ist angedeutet, aber aufgrund der fragmentarischen Natur des Schildknorpels nicht geschlossen. Daher rührt auch die intensiv verbesserte Erkennbarkeit der Gießbeckenknorpel. Das Cornu branchiale I setzt hier eher am cranialen Rand - nicht von ventral - am Cornu thyreoideum superius an. Dies ist aus dieser Perspektive deutlich erkennbarer als auf der kontralateralen Seite.

Ventraler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei ist leicht gebogen und die Zungenbeinhörner demonstrieren eine intensiv ausgeprägte Asymmetrie (nicht so beim älteren Stadium): Das anatomisch linke Cornu hyale wirkt nach cranial versetzt, so dass die gebogene Form des entsprechenden Cornu branchiale I leicht zu erkennen ist. Das untere Zungenbeinhorn der kontralateralen Seite ist weniger gut sichtbar, deutet aber keine solch homogene Krümmung auf. Die Cartilago thyreoidea präsentiert im ventralen als auch im lateralen Bereich massive, noch nicht verschlossene, Regionen auf. Durch diese Öffnungen ist das sich nach caudal leicht zuspitzende Ringknorpel-element zu sehen. Die dorsalen Enden der Cartilago arytenoidea können dokumentiert werden. Das 59 mm-Stadium ist *prima facie* wesentlich homogener ausgebildet. Die Hyothyreoidverbindung stellt sich aus dieser Perspektive als ein direkter lateraler Kontakt von sich nach interior dehnenden Cornua branchialia I und parallelen Cornua superiores des Schildknorpels dar. Der Zungenbeinkörper ist lateral durch eine jeweils vertikal orientierte Wandung in abrupter Weise terminiert. Die caudal orientierten Enden der Cartilagines arytenoideae sind leichter identifizierbar.

Das rechte Cornu hyale ist in seinem lateralen Verlauf leicht geknickt.

Dorsaler Aspekt:

Diese Perspektive ähnelt dem *Rousettus*-Exemplar frappierend: Die Cartilago cricoidea hat an ihrem caudalen Rand eine konkave Formgebung, wird von den unteren Rändern der Thyroidlamellen partiell bedeckt (aber weiter cranial), besitzt einen nach cranial zeigenden, abgerundeten Apex und demonstriert schließlich etwa in diesem Bereich eine Öffnung (durch die hindurch aber nicht die Cartilago thyreoidea, sondern das Os hyoideum erkennbar ist). Auch diese Perspektive dokumentiert die asymmetrisch orientierten Zungenbeinhörner. Die Thyroidlamellen umfassen durch ihre Breite einen großen lateralen Part der Stellknorpel, konträr zu der Beobachtung, die für *Rousettus* gemacht werden kann - hier sind schmale Seitenlamellen auffällig. Die Arytenoidknorpel wirken nicht spezifisch definiert und lassen eine dreieckige Grundstruktur erahnen; der cranio-interiore Part wird durch den caudalen Part des Ringknorpels bedeckt. Die Gießbeckenknorpel enden caudal ungefähr auf der Höhe der Cranialkante des Schildknorpels. Das Thyreoid des 59 mm-Stadiums hat an drei unterschiedlichen Positionen unverschlossene Bereiche. Die nach cranial orientierten Enden der Stellknorpel sind weiter cranial exponiert als die angenommene horizontale Grenze des Cranialrandes der Cartilago thyreoidea. Ventral ist der Schildknorpel leicht konkav strukturiert.

3.3.7 Soricomorpha

***Crocidura* sp. (Soricidae); Abb. 68**

Cranialer Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei definiert sich durch einen streng horizontalen, median leicht verjüngenden Verlauf. Die Cornua branchialia I orientieren sich in vertikaler Form; vor allem auf der rechten Seite ist ein nach cranial zeigendes - beinahe parallel zu dem dorsad befindlichen Cornu superius der Cartilago thyreoidea - Element lokalisierbar. Auf der rechten Seite wird ein kontinuierlicher Anstieg des Zungenbeinkörpers deutlich, der über eine als Hypohyale zu interpretierende Komponente zu einem fragmentarischen Cornu hyale führt, welches nach ventral gerichtet ist. Auf der linken Seite ist der Übergang zum Hypohyale abrupt strukturiert. Das Thyreoid stellt eine im vorderen Verlauf etwas heterogene Oberfläche dar, die aber vermutlich auch auf die Alignment-Problematik zurückführbar ist (siehe Material und Methoden). Im ventralen Cranialbereich konstatiert

man median einen nach dorsal weisenden Vorsprung. Der Thyreoid-Habitus ist, wären nicht die ventro-lateral abgerundeten Partien, quadratisch geformt. Der ventrale Rand der cranialen Region der Cartilago cricoidea ist wulstartig verdickt. Die hinteren Enden des Schildknorpels sind nach interior gedreht, werden aber zu einem großen Teil von den Arytenoidknorpeln verdeckt. Diese demonstrieren eine relativ simple, dreieckige Grundform. Die Cartilago cricoidea ist rundlich strukturiert und erreicht in etwa zwei Drittel der Thyreoidlänge. Die Stellknorpel setzen ihr vorderstes Niveau auf ca. drei Viertel der Ringknorpellänge. Das hintere Ende der Cartilago thyreoidea, der Cartilago cricoidea und der Cartilagine arytenoides definiert eine gemeinsame, horizontale Ebene.

Caudaler Aspekt:

Auch diese Perspektive lässt den fragmentarischen Charakter dieses 3D-Modells erkennbar werden: Die Cornua hyalia beispielsweise konnten nicht komplett - auch nicht annähernd - modelliert werden. Die Cornua branchialia I werden cranial von der Cartilago thyreoidea verdeckt. Anatomisch rechts ist interior zum Thyreoid-Innenrand noch hyoidales Knorpelmaterial identifizierbar. Die Cartilago thyreoidea wirkt oberflächlich betrachtet beinahe wie ein Ω . Die Cartilago cricoidea ist von rundlicher Gestalt und zeigt im medio-dorsalen Bereich deutlich ihre fragmentarische Natur. Die Aryknorpel sind relativ gut erkennbar, sie erreichen fast die ventrale Region; auch lateral zum Ringknorpel sind die Stellknorpel zu beschreiben.

Von rechts:

Die Cornua hyalia verlaufen dorso-cranial, bevor eine abrupte Richtungsänderung nach dorso-caudal erfolgt. Die Cornua branchialia I demonstrieren quasi einen parallelen Trend zur Cartilago thyreoidea: erst die Progression nach dorso-caudal und dann die Modifizierung nach ventro-cranial; das Cornu thyroideum superius ist jedoch eher vertikal zu dokumentieren. Zwischen Zungenbein- und Schildknorpelmaterial lässt sich der rechte Aryknorpel registrieren. Nach ventrad dehnt sich an der Cartilago thyreoidea ebenfalls eine hornartige Bildung (= Cornu inferius) aus, die leicht dorsad gebogen ist. Die Cartilago cricoidea realisiert ventro-caudad und dorso-caudad exponiertere Elemente (wobei die caudale Partie als eine *Pseudo*-Fortsetzung des unteren thyreoidalen Horns gelten kann).

Von links:

Die Hyothyreoidverbindung wird hier erkennbarer dargestellt. Der laterale Part der Cartilago cricoidea ist schmaler strukturiert, daher ist die Apertur zumindest partiell zu

sehen.

Ventraler Aspekt:

Das Corpus ossis hyoidei präsentiert sich schmal und streng horizontal. Lateral erscheinen knotenartige Verdickungen, die als Hypohyalia interpretiert werden können. Daran schließen sich die Cornua hyalia in vertikaler Richtung an. Die Cornua branchialia I verlaufen ebenso in vertikaler Orientierung. Die Cartilago thyreoidea ist caudal als auch cranial zu dokumentieren. Der Hinterrand ist zentral leicht konkav strukturiert. Der untere Rand definiert sich semizirkulär und weist direkt im Anschluss an das Zungenbein noch nicht vollständig geschlossene Partien auf. In der cranialen Region erkennt man die partiell fragmentarisch wirkenden Cartilagine arytenoideae. Intermediär der beiden Stellknorpel ist bis auf halbe Höhe der caudale Rand der Cartilago cricoidea zu konstatieren. Das am weitesten nach caudal verlagerte Element bildet der Arcus der Cartilago cricoidea. Die Öffnung ist zu einem kleinen Teil sichtbar.

Dorsaler Aspekt:

Der Zungenbeinkörper ist median vom ventralen Rand der Cartilago thyreoidea verdeckt. Die Cornua hyalia verlaufen vertikal bis leicht nach außen gebogen. Die Hyothyroidverbindung ist relativ weit cranial angesiedelt. Die Cornua inferiores sind in einem bestimmten Winkel angeordnet: sie bedecken auch teilweise den dorso-caudalen Bereich des Ringknorpels. Zwischen dem ventro-caudalen Rand des Thyroids, den Cornua inferiores und den lateralen Rändern des Cricoidknorpels ist eine knorpellose Zone zu konstatieren, also keine Überschneidung erkennbar. Die Cartilago cricoidea dokumentiert einen heterogenen Verlauf der Ränder, insgesamt lässt sich eine ovale Grundform ableiten. Vor allem in der caudalen Region sind deutliche Einschnitte zu formulieren. Die Gießbeckenknorpel werden caudal vom Ringknorpel bedeckt, ansonsten erreichen die Aryknorpel nicht den Cranialrand der Cartilago thyreoidea. Der rechte Stellknorpel dokumentiert seinen intermediären Status durch einen tiefen Einschnitt.

3.3.8 Die Definition der Merkmalszustände

Zu jedem Merkmalszustand wird exemplarisch ein entsprechendes Taxon angegeben.

A. Cranialer Aspekt

1. Schräge Anordnung der Cartilago thyreoidea, der Cartilago cricoidea und der Cartilagine arytenoideae: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Moschus*).
2. Starke Biegung der Cornua hyalia: (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Moschus*).
3. Cornua hyalia vergrößern sich dorsalwärts: (0) nicht vorhanden (*Ctenodactylus*); (1) vorhanden (*Eliomys*).
4. Winkelbestimmung des Cornu hyale-Verlaufs in Relation zur Vertikalen (rechts): (0) 21-30° (*Moschus*); (1) 31-40° (*Ctenodactylus*); (2) 41-50° (*Cynocephalus*); (3) 51-60° (*Micronycteris*).
5. Winkelbestimmung des Cornu hyale (links) in Abweichung von Merkmal 4: (0) praktisch gleicher Wert (*Chaerephon*); (1) deutlich anders verlaufend (*Moschus*).
6. Corpus ossis hyoidei mit ventro-zentralem Processus: (0) nicht vorhanden (*Cynocephalus*); (1) vorhanden und marginal (*Rousettus*); (2) spitz zulaufend und relativ klein (*Moschus*); (3) kegelförmig und prominent (*Castor*); (4) sehr prominent (*Micronycteris*); (5) deutlich erkennbar, aber nicht spitz zulaufend (*Molossops*).
7. Definition einer Hyothyreoidverbindung: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden und bilateralsymmetrisch (*Crocidura*); (2) vorhanden und deutlich asymmetrisch (*Loris*); (3) von lateral ansetzend und ligamentös (Ligamentum thyreohyoideum laterale ?) (*Rousettus*); (4) vorhanden, aber nur auf einer Seite vorkommend (*Moschus*).
8. Partielles Verdecken des Cornu hyale durch Cornu branchiale I und Cornu superius des Thyreoids: (0) nicht vorhanden (*Eliomys*); (1) vorhanden und cranio-lateral ausgeprägt (*Moschus*).

9. Cornu superius des Thyreoids: (0) vorhanden und unauffällig (*Casitor*); (1) vorhanden und länglich/schmal strukturiert (*Crocidura*); (2) vorhanden und mit zwei Höckern ausgestattet (*Eliomys*); (3) vorhanden, nicht bilateralsymmetrisch und lateral deutlich exponiert (*Glis*).

10. Position des Cornu superius des Thyreoids: (0) etwas oberhalb des Zentrums der Cartilago thyreoidea (*Moschus*); (1) im dorsalen Drittel, auch im ventralen Abschnitt dessen (*Molossops*); (2) sehr dorsal (*Micronycteris*).

11. Im oberen, linken Bereich der Cartilago thyreoidea ist eine Öffnung definiert: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Moschus*).

12. Die ventrale Cranialregion der Cartilago thyreoidea zeigt dorsal einen horizontalen, kantigen Abschluss: (0) nicht vorhanden (*Galago*); (1) vorhanden (*Moschus*).

13. Nach der Separierung bzw. der Ausbildung der thyreoidalen Lamellen findet sukzessive eine Verschmälerung statt (rechts): (0) homogener Verlauf (*Chaerephon*); (1) heterogener Verlauf (*Glis*); (2) keine echte Verschmälerung, da ohnehin schmal (*Micronycteris*).

14. Nach der Separierung bzw. der Ausbildung der thyreoidalen Lamellen findet sukzessiv eine Verschmälerung statt (links): (0) homogener Verlauf (*Ctenodactylus*); (1) heterogener Verlauf (*Moschus*); (2) keine Verschmälerung (*Anomalurops*).

15. Gleiche Länge der beiden thyreoidalen Seitenlamellen (dorsale Enden auf einem horizontalen Niveau): (0) nicht vorhanden (*Glis*); (1) vorhanden (*Galago*).

16. Rundlich-ovale Gestalt der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Micronycteris*); (1) vorhanden (*Tupaia*).

17. Cartilago cricoidea mit kielartiger Struktur im dorsalen Bereich: (0) nicht vorhanden (*Cynocephalus*); (1) vorhanden (*Moschus*); (2) vorhanden und besonders betont (*Micronycteris*); (3) vorhanden und flach sowie breit ausgebildet (*Eliomys*).

18. Die Cartilagine arytenoideae demonstrieren in ihrer Ventralregion vertikal orientierte, leistenförmige Strukturen: (0) nicht vorhanden (*Loris*); (1) vorhanden (*Moschus*).

19. Die relative Lage der medio-dorsalen Partien der Cartilagine arytenoideae: (0) nah aneinander positioniert (*Molossops*); (1) distanziert (*Galago*).
20. Vom Corpus ossis hyoidei nach dorsal verlaufender prominenter Processus: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).
21. Cornua branchialia I-Verlauf: (0) bilateralsymmetrisch (*Micronycteris*); (1) asymmetrisch (*Loris*).
22. Grundform der Cartilago thyroidea: (0) dreieckig (*Micronycteris*); (1) approximativ hufeisenförmig (*Moschus*); (2) glockenförmig (*Molossops*); (3) haubenförmig (*Rousettus*); (4) semi-zirkulär (*Cynocephalus*); (5) dreieckig mit modifizierter, caudaler Hälfte (*Glis*); (6) approximativ omegaartig (*Crocidura*).
23. Foramen thyroideum (rechts): (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Castor*); (1) vorhanden (*Anomalurops*).
24. Foramen thyroideum (links): (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Tonatia*).
25. Dorsale Morphologie der Cartilago thyroidea: (0) stark nach interior gebogen (*Micronycteris*); (1) nicht nach interior gebogen (*Moschus*).
26. Im oberen Drittel sind laterale Ausstülpungen der Cartilago thyroidea lokalisierbar: (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).
27. Ringöffnung der Cartilago cricoidea wird von den Cartilagine arytenoideae verdeckt: (0) kaum oder gar nicht (*Micronycteris*); (1) deutlich (*Molossops*).
28. Ventralregion der Cartilago cricoidea mit zwei lateral positionierten Höckerchen: (0) nicht vorhanden (*Moschus*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).
29. Laterale Ausläufer der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Moschus*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).
30. Lateraler Rand der Cartilagine arytenoideae: (0) kontinuierlich

verlaufend (*Moschus*); (1) in zwei Stufen verlaufend (*Micronycteris*).

31. Cranio-vertikaler Rand der Cartilagine arytenoideae wulstartig verdickt: (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).

32. Relativ dorsal positioniert entspringendes Cornu hyale: (0) nicht vorhanden (*Galago*); (1) vorhanden (*Molossops*).

33. Cornua inferiores des Thyroids verdecken Partien der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden (*Molossops*).

34. Cartilago cricoidea-Elemente dorsal der Cartilagine arytenoideae lokalisierbar: (0) nicht vorhanden (*Castor*), (1) vorhanden (*Molossops*).

35. Knotenartige Verdickung des Proc. musc. cart. arytenoidei: (0) nicht vorhanden (*Moschus*); (1) vorhanden (*Molossops*).

36. Die ventralen Spitzen der Cartilagine arytenoideae definieren nach latero-caudal orientierte Ausläufer: (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Molossops*).

37. Die Cornua hyalia bedecken partiell den ventralen Part der Cornua branchialia I: (0) nicht vorhanden (*Tonatia*); (1) vorhanden (*Rousettus*).

38. Bereich zwischen der Cartilago thyreoidea und den Cornua branchialia I: (0) praktisch kein Zwischenraum vorhanden (*Tarsius*); (1) kleiner Zwischenraum (*Rousettus*); (2) großer Zwischenraum (*Micronycteris*).

39. Ventrale Region der Cartilago thyreoidea: (0) ein am Hinterrand ausgeprägter, horizontal verlaufender Fortsatz und dorsal mit eckig geformter Incisur (*Rousettus*); (1) horizontaler Verlauf des Unterrandes (*Tadarida*); (2) am Hinterrand ausgeprägte, horizontal verlaufende kleine Leiste und ein ventraler Oberrand, der einen nach caudal zeigenden Vorsprung aufweist (*Tarsius*); (3) wulstartige Ausgestaltung des Randes (*Crocidura*); (4) homogen-bogenförmig (*Anomalurops*); (5) Hinterrand mit horizontaler Leiste und einer ventral unregelmäßigen Formgebung (*Ctenodactylus*); (6) ventraler Rand konkav und dorsal bogenförmig eingeschnitten (*Galago*); (7) spitz zulaufend geformt (*Micronycteris*); (8) Rand ist dorsal konkav geformt, ventral eher horizontal (*Tonatia*).

40. Cornua hyalia: (0) nicht vorhanden (*Chaerephon*); (1) vorhanden (*Tupaia*).
41. Corpus ossis hyoidei mit gleichmäßig ventraler als auch dorsaler Steigung: (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Chaerephon*).
42. Parallelität der Seitenränder der lateralen Ausläufer der Cartilago cricoidea sowie der Cartilagine arytenoideae (tendentiell): (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Chaerephon*).
43. Cornu branchiale I mit lateralem Ausläufer: (0) nicht vorhanden (*Loris*); (1) vorhanden (*Tonatia*).
44. Abstand der ventralen und dorsalen Enden der Cartilagine arytenoideae zu den ideellen horizontalen Ebenen der Cartilago cricoidea: (0) etwa gleich (*Tonatia*); (1) Aryknorpel in der dorsalen Hälfte des Ringknorpels positioniert (*Anomalurops*); (2) tendentiell zur ventralen Hälfte neigend (*Glis*).
45. Ventralregion der Cartilago cricoidea mit centro-ventralem Proccus: (0) nicht vorhanden (*Crocidura*); (1) vorhanden (*Tonatia*).
46. Corpus ossis hyoidei mit centro-basaler Konkavität: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Cynocephalus*).
47. Deutliche Einbuchtung der Dorsalregion der Cartilagine arytenoideae: (0) nicht vorhanden (*Eliomys*); (1) vorhanden (*Anomalurops*).
48. Einbuchtung im centro-interioren Randbereich der Cartilagine arytenoideae: (0) nicht vorhanden (*Galago*); (1) vorhanden (*Anomalurops*).
49. Incisuren an den Übergängen von Corpus ossis hyoidei zu Cornu branchiale I: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Anomalurops*).
50. Ventralregion der Cartilago thyreoidea bedeckt die ventrale Region der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Chaerephon*); (1) vorhanden (*Loris*).
51. Die Spitzen der Fortsätze der Cartilagine arytenoideae sind deutlich abgerundet: (0)

nicht vorhanden (*Ctenodactylus*); (1) vorhanden (*Castor*).

52. Cornua branchialia I dokumentieren kurz vor der Hyothyreoid-Konnektion eine markante Krümmung: (0) nicht vorhanden (*Molossops*); (1) vorhanden (*Ctenodactylus*).

53. Cornua branchialia I mit massiver Verbreiterung nach dorsalwärts: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Eliomys*).

54. Cartilagine arytenoideae mit dreieckiger Grundstruktur: (0) nicht vorhanden und eiförmig (*Eliomys*); (1) vorhanden, aber v. a. nur in der Transversalebene (*Crocidura*); (2) vorhanden, aber nicht auf eine Ebene limitiert (*Tarsius*).

55. Corpus ossis hyoidei wird partiell von der ventralen Spitze der Cartilago thyreoidea verdeckt: (0) nicht vorhanden (*Eliomys*); (1) vorhanden (*Glis*).

56. Definition der Hypohyalia: (0) nicht vorhanden (*Chaerephon*); (1) vorhanden und als Erhöhung interpretierbar (*Crocidura*); (2) vorhanden und mit „tafelbergartigem“ Anteil strukturiert (*Tupaia*).

B. Caudaler Aspekt

57. Ventralregion der Cartilago thyreoidea mit dicht unter dem Oberrand befindlicher horizontaler Kante: (0) nicht vorhanden (*Glis*); (1) vorhanden (*Moschus*).

58. Beginn der Separierung der Seitenlamellen der Cartilago thyreoidea: (0) ca. am Ende des vorderen Drittels (*Moschus*); (1) äußerst ventral positionierte Trennung (*Chaerephon*); (2) ca. am Ende des vorderen Viertels (*Glis*); (3) von Beginn an separiert (*Molossops*); (4) zwischen erstem Drittel und der Hälfte (*Eliomys*).

59. Ventrale Region der Cartilago thyreoidea mit dorsal orientiertem Processus: (0) nicht vorhanden (*Loris*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).

60. Laterale Ausbuchtungen im hinteren Drittel der Cartilago thyreoidea: (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) vorhanden (*Micronycteris*).

61. Ringöffnung der Cartilago cricoidea: (0) approximativ ellipsenförmig, im posterioren Drittel positioniert (*Micronycteris*); (1) semi-zirkuläre Formgebung, die in der hinteren Hälfte positioniert ist (*Molossops*); (2) sich über einen Großteil der Cartilago cricoidea erstreckend (*Tupaia*); (3) sich tentativ über die Gesamthöhe des Cricoids ausbreitend, nach caudal hin offen (*Eliomys*); (4) Öffnung lässt große Teile des Thyreoidknorpels und der Aryknorpel erkennen (*Loris*).

62. Mediane Dorsalregion der Cartilagine arytenoideae: (0) nicht sichtbar/vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Galago*).

63. Cornua inferiores der Cartilago thyroidea bedecken partiell die Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Glis*); (1) vorhanden (*Rousettus*).

64. Die ventralen Regionen der Cartilagine arytenoideae sind komplett erkennbar: (0) nicht vorhanden (*Micronycteris*); (1) vorhanden (*Rousettus*).

65. Medio-dorsale Partien der Cartilagine arytenoideae sind zu sehen: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden (*Chaerephon*).

66. Vento-laterale Erweiterungen der Cartilago cricoidea bedecken partiell die Seitenränder der Cartilago thyroidea: (0) nicht vorhanden (*Molossops*); (1) vorhanden (*Cynocephalus*).

67. Ventralregion der Cartilago cricoidea mit kleiner, schlitzartiger Öffnung: (0) nicht vorhanden (*Eliomys*); (1) vorhanden (*Tonatia*).

68. Asymmetrische Verteilung der Knorpelmasse der Cartilago thyroidea-Seitenlamellen: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Loris*).

69. Asymmetrische Verteilung der Knorpelmasse des Os hyoideum (v. a. des Corpus ossis hyoideum): (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Tarsius*).

70. Grundform der Cartilago cricoidea (jeweils maximal möglicher Abstand): (0) breiter als hoch (*Micronycteris*); (1) höher als breit (*Anomalurops*).

71. Ungleiches Sichtbarwerden von Partien der beiden Cartilagine aryte-

noideae: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Ctenodactylus*).

72. Foramen thyreoideum (links; hier: rechts) erkennbar: (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Tonatia*); (1) vorhanden (*Glis*).

73. Foramen thyreoideum (rechts; hier: links) erkennbar: (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Ctenodactylus*).

74. Dorsalregion der Cartilago cricoidea nach lateral ausgedehnt: (0) nicht vorhanden (*Glis*); (1) vorhanden (*Eliomys*); (2) vorhanden und betont (*Micronycteris*).

75. Äußerst dünn definierte Konnektion im ventro-zentralen Bereich der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Anomalurops*); (1) vorhanden (*Eliomys*).

76. Partielles Erkennen der Cornua superiores der Cartilago thyreoidea: (0) nicht vorhanden (*Loris*); (1) vorhanden (*Eliomys*).

77. Im Zentrum der Dorsalfläche der Cartilago cricoidea ist eine dellentartige Formation zu dokumentieren: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden und klein (*Glis*); (2) vorhanden und groß (*Chaerephon*).

78. Die dorsale Region der Cartilago cricoidea verläuft primär horizontal: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Tupaia*).

79. Dorso-zentrale Einbuchtung an der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden (*Crocidura*).

C. Von rechts

80. Ausmaß der Länge des sich vom Corpus ossis hyoidei nach ventral absetzenden Processus (Relation der Processus-Länge zur Gesamtlänge des Corpus ossis hyoidei inkl. des Processus): (0) nicht vorhanden (*Tonatia*); (1) 10-20% (*Rousettus*); (2) 21-30% (*Anomalurops*); (3) 51-60% (*Micronycteris*); (4) 61-70% (*Castor*).

Tab. 6. Messwerte zu Merkmal 80 (ausgewählte Taxa).

	Länge des Processus (a in cm)	Gesamtlänge des Corpus ossis hyoidei (b in cm)	a:b (in Prozent; gerundet)
<i>Anomaluropus</i>	0,3	1,1	27,0
<i>Castor</i>	0,9	1,3	69,0
<i>Micronycteris</i>	1,5	2,9	51,7
<i>Molossops</i>	0,1	0,4	25,0
<i>Rousettus</i>	0,2	1,7	11,8

81. Existenz/Form des Foramen thyreoideum (Größenverhältnis berechnet sich nach Foramenbreite:Thyreoidbreite): (0) nicht vorhanden (*Galago*); (1) vorhanden und klein (*Cynocephalus*); (2) approximativ oval und groß (*Moschus*); (3) approximativ oval und sehr groß (mehr als 10%, *Ctenodactylus*); (4) groß und unregelmäßig (*Castor*).

82. Ausmaß des Cornu inferius (Höhe des Cornu zur Gesamthöhe des Thyreoids): (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) 11-20% (*Tupaia*, *Moschus*); (2) 21-30% (*Rousettus*); (3) 31-40% (*Micronycteris*); (4) > 41% (*Chaerephon*).

Tab. 7. Messwerte zu Merkmal 82 (ausgewählte Taxa).

	Länge des Cornu inferius (a in cm)	Ges.höhe der Cartilago thyreoidea (b in cm)	a:b (in Prozent; gerundet)
<i>Anomaluropus</i>	1,9	8,2	23,2
<i>Castor</i>	0,5	3,1	16,1
<i>Chaerephon</i>	6,8	12,3	55,3
<i>Crocidura</i>	1,0	6,4	15,6
<i>Ctenodactylus</i>	0,6	5,2	11,5
<i>Cynocephalus</i>	1,2	8,3	14,5
<i>Eliomys</i>	1,1	6,2	17,7
<i>Galago</i>	1,1	2,9	37,9
<i>Glis</i>	1,1	5,9	18,6
<i>Micronycteris</i>	1,9	6,1	31,1
<i>Molossops</i>	1,0	3,3	30,3
<i>Rousettus</i>	1,9	8,4	22,6
<i>Tupaia</i> (Jena)	1,3	7,0	18,6

83. Winkel des Cornu branchiale I (gemessen in Relation zur Horizontalen): (0) nicht vorhanden; (1) 0° (*Rousettus*); (2) 11-20° (*Chaerephon*); (3) 21-30° (*Castor*); (4) 31-40° (*Micronycteris*); (5) 41-50° (*Molossops*); (6) > 60 < 90° (*Loris*); (7) > 90° (*Crocidura*).

Tab. 8. Messwerte zu Merkmal 83 (ausgewählte Taxa).

	Winkel in Grad
<i>Anomalurops</i>	35
<i>Castor</i>	23
<i>Chaerephon</i>	20
<i>Cynocephalus</i>	17
<i>Galago</i>	100
<i>Glis</i>	-
<i>Rousettus</i>	0
<i>Tupaia</i> (Jena)	19

84. Winkel des Cornu hyale (gemessen in Relation zur Horizontalen): (0) nicht vorhanden (*Chaerephon*); (1) 0-10° (*Crocidura*); (2) 11-20° (*Cynocephalus*); (3) 21-30° (*Castor*); (4) 31-40° (*Micronycteris*); (5) 41-50° (*Rousettus*); (6) 51-60° (*Eliomys*); (7) 61-70° (*Galago*); (8) $\geq 90^\circ$ (*Tarsius*).

Tab. 9. Messwerte zu Merkmal 84 (ausgewählte Taxa).

	Winkel in Grad
<i>Anomalurops</i>	40
<i>Castor</i>	23
<i>Chaerephon</i>	-
<i>Cynocephalus</i>	18
<i>Galago</i>	18
<i>Glis</i>	51
<i>Rousettus</i>	46
<i>Tupaia</i> (Jena)	48

85. Zu sehen ist durch das Foramen thyreoideum: (0) partiell die Cartilago arytenoidea (*Castor*); (1) Cartilago arytenoidea füllt es komplett aus (*Moschus*); (2) Aryknorpel nicht erkennbar (*Anomalurops*); (3) Foramen thyreoideum nicht vorhanden (*Rousettus*).

86. Position des Foramen thyreoideum: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*), (1) vorhanden und relativ knapp dorsal zur Hyothyreoidverbindung befindlich (*Micronycteris*), (2) vorhanden und dorsal der Hyothyreoidverbindung (*Tonatia*); (3) ventral der Hyothyreoidverbindung (*Cynocephalus*); (4) ca. auf gleicher Höhe (*Tarsius*).

87. Verlauf des dorsalen Randes zum Cornu superius der Cartilago thyreoidea (Winkel gemessen zur Vertikalen): (0) geradlinig in einem bestimmten Winkel verlaufend (*Moschus*); (1) konvexer Verlaufscharakter (*Micronycteris*); (2) in etwa vertikal verlaufend (*Crocidura*); (3) stark exponiert (*Glis*).

88. Winkel des sich nach ventro-caudal orientierenden Processus am Corpus ossis hyoidei (gemessen in Relation zur Vertikalen): (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) 0°, also vertikal verlaufend (*Moschus*), (2) einen spitzen Winkel bildend (*Micronycteris*).

89. Winkel des sich nach dorsal orientierenden Processus am Corpus ossis hyoidei (gemessen in Relation zur Horizontalen): (0) Processus nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) 41-50° (*Micronycteris*); (2) 51-60° (*Tonatia*).

90. Caudal positionierter Cranialrand der Cartilago thyreoidea: (0) nicht deutlich nach caudal abgesetzt (*Castor*); (1) zumindest die untere Hälfte ist nach caudal abgesetzt (*Galago*); (2) in deutlicher Weise komplett nach caudal abgesetzt (*Molossops*).

91. Kontinuierlicher Verlauf des Cornu inferius der Cartilago thyreoidea und der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Moschus*); (1) vorhanden (*Molossops*).

92. Die Ventralregion der Cartilago thyreoidea und des Os hyoideum liegen in einer vertikalen Ebene: (0) nicht vorhanden (*Tonatia*); (1) vorhanden (*Chaerephon*).

93. Die dorso-caudale Region der Cartilago cricoidea verdeutlicht eine Ausbuchtung: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) vorhanden (*Anomalurops*).

94. Distanz zwischen dem Caudalrand der Cartilago thyreoidea und dem Cranialrand der Cartilago cricoidea: (0) marginal (*Eliomys*); (1) deutlich (= das Zusammentreffen der rechten, vorderen Kante erfolgt ab der Mitte oder eher stark dorsal ausgerichtet) (*Rousettus*).

95. Übergang der Thyreoid-Seitenlamelle zu den thyreoidalen Cornua: (0) ohne Verschmälerung einhergehend (*Castor*); (1) mit einer Verschmälerung einhergehend (*Molossops*).

96. Ventro-cranialer Rand der Cartilago thyreoidea verdeutlicht eine Ausbuchtung: (0)

nicht vorhanden/erkennbar (*Castor*); (1) vorhanden (*Tonatia*).

97. Relation der Länge der Cartilago cricoidea zur Cartilago thyreoidea: (0) $\leq 50\%$ (*Chaerephon*); (1) $> 50 \leq 60\%$ (*Glis*); (2) $> 60 < 70\%$ (*Moschus*); (3) $> 70\%$ (*Tupaia*).

Tab. 10. Messwerte zu Merkmal 97 (ausgewählte Taxa).

	Länge der Cartilago cricoidea (a in cm)	Gesamthöhe der Cartilago thyreoidea (b in cm)	a:b (in Prozent; gerundet)
<i>Anomalurops</i>	6,2	10,2	60,8
<i>Castor</i>	2,4	3,7	64,9
<i>Chaerephon</i>	7,0	14,5	48,3
<i>Crocidura</i>	4,4	5,7	77,2
<i>Ctenodactylus</i>	6,6	9,3	71,0
<i>Cynocephalus</i>	3,9	5,0	78,0
<i>Eliomys</i>	5,9	8,4	70,2
<i>Galago</i>	2,7	3,4	79,4
<i>Glis</i>	7,5	12,5	60,0
<i>Micronycteris</i>	7,3	10,0	73,0
<i>Molossops</i>	3,1	6,2	50,0
<i>Rousettus</i>	6,3	7,5	84,0
<i>Tupaia</i> (Jena)	4,8	6,8	70,6

98. Form des Cornu superius: (0) kurz und deshalb weniger prominent (*Tonatia*); (1) lang und prominent (*Cynocephalus*).

99. Prägnante Incisur in der ventro-zentralen Region der Cartilago cricoidea: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Galago*).

100. Verlauf des Caudalrandes der Cartilago thyreoidea und des Dorsalrandes der Cartilago cricoidea: (0) approximativ parallel (*Tarsius*); (1) deutlich aparallel verlaufend (*Crocidura*).

101. Additiv zum Foramen thyreoideum ist in der Cartilago thyreoidea eine Öffnung definierbar: (0) nicht vorhanden (*Castor*); (1) dorsal zum For. thyreoideum vorhanden und länglich, parallel zum dorso-cranialen Rand der Cartilago thyreoidea verlaufend (*Anomalurops*); (2) zusätzliches Loch (*Tupaia*, Jenaer Exemplar).

102. Starke Biegung des Cornu branchiale I, bevor es in das Cornu superius der Cartilago thyreoidea mündet: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden und kurz davor (*Anomalurops*); (2) vorhanden und relativ ventral positioniert (*Tonatia*).

103. Bezogen auf ideelle vertikale Linien sind das Cornu superius und das Cornu inferius wie folgt zueinander positioniert: (0) Cornu superius befindet sich weiter ventral positioniert (*Anomalurops*); (1) Cornua befinden sich approx. auf einer Höhe (*Galago*); (3) Cornu inferius ist weiter ventral positioniert (*Cynocephalus*).

104. Incisur am dorsalen Rand der Cartilago thyreoidea: (0) nicht vorhanden (*Ctenodactylus*); (1) vorhanden (*Castor*).

105. Struktur des Cornu hyale ist zweistufig abgesetzt: (0) nicht vorhanden (*Chaerephon*); (1) vorhanden (*Castor*).

106. Relative Lage der Cartilago cricoidea zur Cartilago thyreoidea: (0) eher in der dorsalen Hälfte der Cartilago thyreoidea (*Eliomys*); (1) ca. auf gleicher Höhe (*Crocidura*); (2) eher in der ventralen Hälfte vorzufinden (*Anomalurops*).

D. Von links

107. Form/Existenz des Foramen thyroideum: (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) vorhanden und klein (*Moschus*); (2) approximativ oval und groß (*Moschus*); (3) an weiter ventraler Position und daher kein Aryknorpel zu sehen (*Glis*); (4) kleiner and in anderer Weise geformt als rechts (*Micronycteris*).

108. Dorsal des Foramen thyroideum ist in der Cartilago thyreoidea eine Apertur erkennbar: (0) nicht vorhanden (*Loris*); (1) vorhanden und in zwei unterschiedlich große Öffnungen separiert (*Anomalurops*).

109. Incisur am dorso-zentralen Rand der Cartilago thyreoidea: (0) nicht vorhanden (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Tupaia*).

E. Ventraler Aspekt

110. Caudale Formgebung der Cartilago thyreoidea: (0) nicht erkennbar oder keine Konkavität (*Tonatia*); (1) wohldefinierte, kleine Einbuchtung (*Moschus*); (2) wohldefinierte, große Einbuchtung (*Rousettus*).

111. Elemente der Cartilagines arytenoideae: (0) nicht erkennbar (*Cynocephalus*); (1) erkennbar ist vom cranial orientierten Fortsatz der linke (*Moschus*); (2) erkennbar sind die Spitzen der cranial orientierten Fortsätze und große Teile der Aryknorpel (*Molossops*); (3) erkennbar sind die Spitzen der cranial orientierten Partien (*Tupaia*); (4) große Teile der Aryknorpel erkennbar (*Crocidura*); (5) komplett sichtbar (*Loris*).

112. Cornua superiores der Cartilago thyreoidea: (0) nicht erkennbar (*Anomalurops*); (1) ein Horn ist definierbar (*Castor*); (2) beide Hörner sind definierbar (*Chaerephon*).

113. Ventralregion der Cartilago thyreoidea: (0) cranial und caudal des Os hyoideum definierbar (*Moschus*); (1) nur caudal definierbar (*Chaerephon*); (2) nur cranial erkennbar (*Glis*).

114. Cornua inferiores der Cartilago thyreoidea: (0) nicht erkennbar (*Ctenodactylus*); (1) erkennbar (*Galago*).

115. Zentrale Öffnung der Cartilago cricoidea: (0) nicht sichtbar (*Moschus*); (1) sichtbar und die dorsale Basis der Cartilago cricoidea ebenfalls (*Chaerephon*); (2) sichtbar, aber nicht die Basis der Cartilago cricoidea (*Micronycteris*); (3) siehe (1), aber aufgrund der Unvollständigkeit der Cartilago thyreoidea (*Tupaia*).

116. Verlauf der Cornua hyalia: (0) rechts und links gleich (*Anomalurops*); (1) rechts und links divergierend (*Ctenodactylus*).

117. Verlauf der Cornua branchialia I: (0) Bilateralsymmetrie zeigend (*Molossops*); (1) rechts und links divergierend (*Tupaia*).

118. Die Cartilagines arytenoideae in Relation zur Cartilago cricoidea: (0) nicht erkennbar (*Anomalurops*); (1) Cartilagines arytenoideae befinden sich weiter cranial als die Cartilago cricoidea (*Tarsius*); (2) etwa auf gleicher Höhe

(*Eliomys*); (3) Cartilago cricoidea weiter cranial befindlich (*Ctenodactylus*).

119. Caudale Formgebung des Corpus ossis hyoidei: (0) keine Konkavität (*Castor*); (1) wohldefinierte, kleine Einbuchtung (*Molossops*); (2) wohldefinierte, große Einbuchtung (*Galago*).

120. Cranio-median orientierte Fortsätze und Proc. cart. musc. arytenoidei bilden approximativ einen rechten Winkel zueinander: (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Rousettus*); (1) vorhanden (*Tarsius*).

121. Ventralregion der Cartilago cricoidea: (0) erkennbar (*Loris*); (1) nicht erkennbar (*Anomalurops*).

122. Gestalt des Corpus ossis hyoidei: (0) approximativ geradlinig strukturiert (*Eliomys*) oder nach cranial gebogen (*Chaerephon*); (1) leicht nach caudal gebogen (*Tupaia*); (2) stark nach caudal gebogen (*Anomalurops*); (3) „caudal“ wirkend (*Loris*).

123. Konkavität der cranialen Enden der Cartilago thyreoidea: (0) nicht vorhanden/erkennbar (*Eliomys*); (1) vorhanden (*Glis*).

124. Interarytenoidknorpel (anhand der Schnittserien konstatierbar): (0) nicht vorhanden (*Molossops*); (1) vorhanden (*Tarsius*).

F. Dorsaler Aspekt

125. Öffnung der Cartilago cricoidea: (0) nicht erkennbar (*Galago*); (1) erkennbar (*Micronycteris*).

126. Gestalt der Cartilago cricoidea: (0) approximativ herzförmig (*Molossops*); (1) approximativ cuboid/rechteckig mit evtl. cranialer Zuspitzung (*Castor*); (2) von der Öffnung stark dominiert (*Moschus*).

127. Relation der Breite der Cartilago cricoidea zu ihrer Länge (es wurden jeweils die potentiell größten Distanzen gewählt): (0) länger als breit (*Galago*); (1) breiter als lang (*Molossops*).

128. Cartilago cricoidea mit kleiner, zirkulärer Öffnung im dorso-cranialen Bereich: (0) nicht vorhanden (*Eliomys*); (1) vorhanden (*Rousettus*).

129. Formgebung (tentativ) der Cartilagine arytenoideae: (0) kommaförmig (*Galago*); (1) tropfenartig (*Tupaia*); (2) oval (*Castor*); (3) kaum erkennbar (*Moschus*); (4) inkomplettes Dreieck (*Chaerephon*); (5) komplettes Dreieck (*Tarsius*).

130. Die „Dorsallamellen“ (= Cornua) der Cartilago thyreoidea und ihre Beziehung zur Cartilago cricoidea: (0) Dorsallamellen der Cartilago thyreoidea bedecken partiell die Cartilago cricoidea (*Tupaia*); (1) Die Cartilago cricoidea liegt dorsal der Dorsallamellen der Cartilago thyreoidea (*Tonatia*); (2) kaum/kein Kontakt (*Castor*).

131. Basibranchiale I: (0) beinahe komplett erkennbar (*Loris*); (1) weniger deutlich erkennbar (*Galago*) oder gar nicht.

132. Dorsale Basis der Cartilago cricoidea: (0) horizontal orientierte Leiste (*Eliomys*); (1) gebogene Leiste (*Tonatia*); (2) vertikal orientierte Leiste (*Ctenodactylus*); (3) vertikal orientierter, dreispitziger Kiel (*Glis*); (4) kaum/keine Kielstruktur zu definieren (*Anomalurops*).

133. Caudales Ende der Cartilago cricoidea: (0) konkav (*Molossops*); (1) horizontal (*Castor*); (2) konvex (*Micronycteris*).

3.4 Deskription der Larynx-Myologie

3.4.1 Artiodactyla

Moschus moschiferus (39 mm-SSL- und 70 mm-Stadium; Moschidae); Abb. 4-7 der Appendices

Der **M. cricothyroideus** hat seinen Ursprung in der lateralen Region der Cartilago cricoidea. Seine Insertion kann im ventro-lateralen Bereich der Thyreoidlamellen lokalisiert werden. Eine Separierung in zwei Portionen ist nicht dokumentierbar (Transversalschnitt 158-2 oder Sagittalschnitt 380). Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert praktisch an der kompletten Lateralregion der Cartilago arytenoidea, also auch an der Fovea (Sagittalschnitt 380). Der Ursprung des Muskels ist im dorsalen Aspekt der Cartilago cricoidea (Transversalschnitt 152-2) zu definieren. Der **M. thyreoarytenoideus** weist keine Separation in eine Pars medialis und in eine Pars lateralis, sondern tritt als homogene Muskelportion auf (Sagittalschnitt 356). Der Transversalschnitt 148-2 lässt unter anderem den **M. arytenoideus transversus** erkennen, der keinen Eutheria-abweichenden Bauplan aufweist. Der **M. cricoarytenoideus posterior** (siehe auch Sagittalschnitt 390) lässt eine rundlich-ovale Formgebung der caudalen Partie der Cartilago cricoidea unbedeckt.

3.4.2 Chiroptera

Chaerephon pumilus (= *Tadarida pumila*; Phyllostomidae); Abb. 9-10

Mächtig entwickelt ist der **M. cricothyroideus**, der aufgrund seiner externen Portion bis an das Cornu branchiale I heranreicht. Der Ursprung erfolgt in der lateralen bzw. ventro-lateralen Region, und die Insertion der Portio interna ist im ventro-medianen Milieu der Thyreoidlamellen zu dokumentieren. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert entlang der ventro-lateralen Region der Cartilago arytenoidea. Der **M. thyreoarytenoideus** differenziert sich klar in zwei Abschnitte (Transversalschnitt 25-4-2): in die deutlich abgegrenzte Pars medialis als auch in die Pars lateralis. Einen stark entwickelten Eindruck hinterlässt der **M. arytenoideus transversus**, der bereits sehr früh auf einem relativ weit cranial orientierten Niveau des Larynx auftritt (Transversalschnitt 25-4-2). Der **M. cricoarytenoideus posterior** ist sowohl dorsal als auch ventral des

Cricoidknorpels zu sehen (Transversalschnitt 29-1-2). Es konnte nicht eruiert werden, inwiefern eine Ringknorpelfläche unbedeckt bleibt.

***Micronycteris minuta* (Phyllostomidae); Abb.12-13**

Der **M. cricothyreoideus**-Ursprung befindet sich cranial der beiden Spitzen der Cartilago cricoidea und der lateralen bzw. ventro-lateralen Region (Transversalschnitt 17-4-5). Am Muskel können drei Partien konstatiert werden (Transversalschnitt 19-1-4): ein hier als „Pars medialis“ benannter, direkt am Cricoid entspringender Anteil, eine Portio interna, die in der dorso-medialen Regio der Thyroidlamelle ansetzt, und schließlich die Portio externa, die am dorso-lateralen Rand der Cartilago thyreoidea als auch am dorso-lateralen Part des Cornu branchiale I inseriert. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** orientiert sich vom dorso-lateralen Bereich des Ringknorpels zur lateralen, partiell eine Fovea bildenden, Region der Cartilago arytenoidea. Der **M. thyreoarytenoideus** entspricht einem allgemeinen Eutheria-Typus und weist keine Besonderheiten, etwa in Form einer Inhomogenität der Myologie, auf. Der **M. arytenoideus transversus** verläuft auch über den Interarytenoidknorpel, lässt aber ebenfalls keine ungewöhnliche Strukturierung erkennen. Der **M. cricoarytenoideus posterior** schließlich entspringt an den Proc. musculares der Cartilagine arytenoideae. Caudad verjüngt sich der Ringknorpel auf eine Art und Weise, die den Muskel in eine ventrale Position geraten lässt.

***Molossops temminckii* (Molossidae); Abb. 15-16**

Der **M. cricothyreoideus** ist mächtig entwickelt und kann *prima facie* in zwei Partien gesondert werden: in die Portio interna und in die Portio externa (Transversalschnitt 15-1-3, 15-5-4 oder 16-2-5). Der Muskel entspringt im ventro-lateralen und lateralen Bereich und inseriert in der dorsalen Region der Cartilago thyreoidea als auch am Cornu branchiale I. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** entspringt im dorso-lateralen Bereich und inseriert in einem kleinen, ventro-lateralen Abschnitt der Cartilago arytenoidea. Der **M. thyreoarytenoideus** wird durch einen medialen und einen lateralen Teil partitioniert (Transversalschnitt 15-1-3). Der Ursprung ist an der ventro-medialen Kante der Cartilago thyreoidea lokalisierbar; der Muskel inseriert vor allem an den Proc. musculares der Cartilagine arytenoideae. Der **M. arytenoideus transversus** inkorporiert auch die ausgeprägt entwickelte Cartilago interarytenoidea. Der **M. cricoarytenoideus posterior**

ist nur dorsalwärts der Aryknorpel zu verzeichnen (Transversalschnitt 16-6-1).

***Platyrrhinus lineatus* (= *Vampyrops lineatus*, Phyllostomidae)**

Der **M. cricothyroideus** ist in zwei Bereiche teilbar: lateral befindet sich die Portio externa und median zur Cartilago thyreoidea die Portio interna. Diese inseriert caudalwärts beinahe an der kompletten Innenseite der Schildknorpellamelle. Der äußere Muskelanteil inseriert am dorso-lateralen Rand der Cartilago thyreoidea als auch am Cornu branchiale I (Transversalschnitt 39-2-2). Der **M. cricoarytenoideus lateralis** zeigt gegenüber der Eutheria-Konstellation keinerlei Abweichung. Der **M. thyreoarytenoideus** unterteilt sich in eine Pars medialis als auch in eine Pars lateralis (Transversalschnitt 39-2-2). Der **M. arytenoideus transversus** weist ebenfalls keine Besonderheiten auf (Transversalschnitt 44-1-3). Der **M. cricoarytenoideus posterior** ist auf die Region limitiert, die sich ventral zu den Stellknorpeln befindet. Es kann im caudalen Bereich keine muskel-unbedeckte Region der Cartilago cricoidea konstatiert werden.

***Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae); Abb. 18-21**

Der **M. cricothyroideus** entspringt an der Unterseite, an der Seitenfläche und an der dorsalen Region der Cartilago cricoidea (Transversalschnitt 31-4-2). Die Insertion erfolgt im ventro-lateralen Milieu der Thyreoidlamellen. Der Muskel teilt sich nicht in eine Portio interna bzw. externa auf. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** verdeutlicht seinen Ursprung im dorsolateralen Bereich der cricoidalen Partes (Transversalschnitt 33-2-4). Dieser Muskel greift auf die ventro-laterale Zone der Cartilago arytenoidea über. Der **M. thyreoarytenoideus** demonstriert interessanterweise eine Separation in eine Pars medialis und in eine Pars lateralis. Die Pars medialis definiert sich durch eine auffallende Musterung via transversal orientierter Muskelfasern (Transversalschnitt 32-2-4). Der **M. arytenoideus transversus** stellt auf der Dorsalseite eine Verbindung der Aryknorpel her (Transversalschnitt 34-3-5). Der **M. cricoarytenoideus posterior** entspringt an der cranio-caudad orientierten Knorpelleiste der Cartilago cricoidea (Transversalschnitt 34-4-4) und lässt eine oval geformte Region des Ringknorpels unbedeckt.

***Tonatia bidens* (Phyllostomidae); Abb. 23-24**

Der Ursprung des **M. cricothyroideus** ist an den lateralen Partien der Cartilago cricoidea diagnostizierbar (Transversalschnitt 38-1-1). Die Portio externa des M. cricothyroideus inseriert sowohl an der dorso-lateralen Spitze der Cartilago thyroidea als auch am Cornu branchiale I des Zungenbeins. Die Portio interna setzt etwa im medianen Bereich des Schildknorpels an. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert am seitlichen Rand des Stellknorpels und definiert seinen Ursprung im dorso-lateralen Gebiet des Cricoidknorpels. Anhand des **M. thyreoarytenoideus** lässt sich eine Pars medialis als auch eine Pars lateralis aufzeigen (Transversalschnitt 40-1-1). Der **M. arytenoideus transversus** präsentiert keine spezifischen Charakteristika, die von der Norm innerhalb der Eutheria abweichen würde (Transversalschnitt 40-1-1). Der Transversalschnitt 41-2-4 demonstriert den **M. cricoarytenoideus posterior**, der die nach caudalwärts boomerangförmig werdende Cartilago cricoidea bedeckt. Der Muskel ist dorsal zum Ringknorpelende positioniert.

3.4.3 Dermoptera***Cynocephalus volans* (45 mm- und 63 mm-Stadium; Cynocephalidae);
Abb. 26-30**

Der Ursprung des **M. cricothyroideus** ist an den Außenflächen der Cartilago cricoidea lokalisierbar (Transversalschnitt 85-2-2). Eine Portio interna ist nicht auszumachen. Der Muskel lässt eine Differenzierung in eine Pars recta und in eine Pars obliqua zu (Transversalschnitt 82-2-2). Der **M. cricoarytenoideus lateralis** entspringt von der dorsalwärts orientierten Ringknorpelleiste und inseriert an den lateralen Flächen der Arytenoidknorpel. Der **M. thyreoarytenoideus** dokumentiert seinen Ursprung auf der Innenseite der Cartilago thyroidea und seine Insertion an der Oberfläche sowie an der dorso-lateralen Region der Cartilagine arytenoideae. Auffällig ist die Separation in eine Pars medialis und in eine Pars lateralis (Transversalschnitt 86-1-3; Sagittalschnitt 61-1). Der **M. arytenoideus transversus** entspringt jeweils an den Zentren des dorsalwärts zeigenden Partes der Cartilago arytenoidea. Transversal verlaufende Fasern verbinden die beiden Knorpel-elemente (Transversalschnitt 91-1-3). Der **M. cricoarytenoideus posterior** entspringt am lateralen (Transversalschnitt 92-1-3; Sagittalschnitt 75-1) als auch am caudalen Bereich der Cartilago cricoidea.

3.4.4 Primates

Galago demidoff (Galagidae); Abb. 32-36

Der Ursprung des **M. cricothyroideus** weist hier ein interessantes Spezifikum auf: der Muskel entspringt nicht nur an der Außenfläche und dem Unterrand der Ringknorpelspange, sondern auch an der ersten Trachealspange. Daher wird er auch als **M. thyreotrachealis** bezeichnet. Dieser Muskel weist eine Pars interna als auch eine Pars externa auf. Starck und Schneider (1960) dokumentieren, dass die Portio interna nur in unmittelbarer Nähe des Unterrandes inseriert. Diese Beobachtung kann anhand des Transversalschnittes 34-4-2 bestätigt werden. Die Portio interna entspringt von den vertieften, lateralen Partien der Cricoidknorpelspange. Der Ursprung der Portio externa m. cricothyroidei ist derart gestaltet, dass sich die Muskeln beider Seiten im ventralen Milieu der Cartilago cricoidea in der Medianen berühren (siehe Transversalschnitt 33-3-3). Die Andeutung der Portio externa in eine Pars recta und in eine Pars obliqua ist angedeutet. Der Ursprung des **M. cricoarytenoideus lateralis** greift auf die laterale Region der Ringknorpelspange über (Transversalschnitt 37-2-3). Der **M. thyreoarytenoideus** lässt sich in eine Pars superior und in eine Pars inferior separieren (Transversalschnitt 36-1-1). Er deckt die gesamte Seitenwand des Recessus laryngis ab und entspringt von der Medianen und definiert seine Insertion an der ventralen und superior gelegenen Regio des Proc. musc. cart. arytenoid. in kontinuierlicher Nachfolge des M. cricoarytenoideus lateralis. Der **M. arytenoideus transversus** verbindet die Arytenoidknorpel auf der Dorsalseite. Die Muskeln des **M. cricoarytenoideus posterior** haben ihren Ursprung an den lateralen Flächen der cranio-caudal orientierten Knorpelleiste der Cartilago cricoidea.

Loris sp. (Lorisidae); Abb. 38-39

Der **M. cricothyroideus** lässt sich, da keine Portio interna nachzuweisen ist, nur durch einen einheitlichen Part belegen. Die Portio „externa“ gliedert sich in die Pars recta und in die Pars obliqua. Der Muskel entspringt vom Unterrand und der Außenfläche der Ringknorpelspange. Eine Besonderheit zeigt sich im Ursprung des **M. cricoarytenoideus lateralis**, der sich auf die komplette obere Kante der Cartilago cricoidea hin ausdehnt und konsequenterweise nicht nur bis zu zwei Drittel der dorsalen Hälfte einnimmt. Konträr zu *Tarsius* und *Galago* greift der Ursprung nicht auf die Seitenfläche der Ringknorpelspange über. Der **M. thyreoarytenoideus** definiert eine ungeteilte, in sich geschlossene

Muskelmasse, die dem Lumen des Kehlkopfs seitlich auflagert. Es kann keine Partitionierung in Pars superior und Pars inferior konstatiert werden. Der Ursprung des *M. thyreoarytenoideus* ist nahe an der Medianen und in der caudalen Region (zwischen 50% und etwa zwei Drittel der Höhe) der interior gelegenen Seite der *Cartilago thyreoidea* lokalisiert. Eine Abspaltung des *M. thyreoarytenoideus* existiert in Form des ***M. aryepiglotticus***. Der ***M. arytenoideus transversus*** verbindet dorsalwärts die Arytenoidknorpel. An den lateralen Flächen der cranio-caudal orientierten Knorpelleiste der *Cartilago cricoidea* setzen die Ursprünge der Muskeln des ***M. cricoarytenoideus posterior*** an.

***Tarsius bancanus* (fetal und 59 mm-Stadium; Tarsiidae); Abb. 41-46**

Der ***M. cricothyreoideus*** weist eine Portio interna auf. Sie nimmt nur einen Teil der Schildknorpellamelle ein (siehe auch Transversalschnitt 50-2-1), verläuft daher nicht bis zum Oberrand des Thyreoids bzw. des Cornu superius. Die Portio interna entspringt von den seitlichen, oft vertieften Partien der Ringknorpelspanne. An der Außenseite, am Unterrand der Thyreoidlamelle und am Cornu inferius setzt die Portio externa an, die sich in eine Pars recta mit einem steilen Faserverlauf und eine Pars obliqua mit einem fast horizontalen Faserverlauf separieren lässt (Sagittalschnitt 202). Der ***M. cricoarytenoideus lateralis*** entspringt von einem Teil des Oberrandes als auch von der Seitenfläche der Ringknorpelspanne. Der Muskel inseriert an Regionen der ventralen und lateralen Fläche des Proc. muscularis. Es kann ein Übergreifen des Ursprungs auf die Seitenfläche der Cricoidspanne konstatiert werden. Der dorsale Abschnitt entspringt direkt unterhalb des Proc. muscularis, daher ist eine beträchtliche Abweichung von der Parallelordnung der Fasern erkennbar. Der ***M. thyreoarytenoideus*** entspringt dicht neben der Medianen von der Innenseite der *Cartilago thyreoidea*. Die Insertion ist auf der Oberseite und der Ventralfläche des Proc. muscularis im Anschluss an den *M. cricoarytenoideus lateralis* in der Fovea oblonga zu erkennen. Es kann zwischen einer Pars medialis und einer Pars lateralis differenziert werden (Sagittalschnitt 138). Der *M. thyreoarytenoideus* demonstriert eine komplette Abdeckung der Recessus laryngis-Seitenwand und reicht sogar noch lateral über sie hinaus. Die lateralen Abschnitte entspringen partiell auch von den seitlichen Partien der Thyreoidlamelle. Der ***M. arytenoideus transversus*** bildet auf der dorsalen Seite eine Verbindung der beiden *Cartilagine arytenoideae* in Form von rein transversal orientierten Fasern (Transversalschnitt 50-2-1). Seine Muskelfasern entspringen im dorsalen Bereich des jeweiligen Zentrums des Proc. muscularis. Die Muskeln des ***M. cricoarytenoideus posterior*** haben ihren Ursprung an den lateralen

Flächen der cranio-caudal orientierten Knorpelleiste der Cartilago cricoidea.

3.4.5 Rodentia

Anomalurops beecrofti (Anomaluridae); Abb. 48-49

Der Ursprung des **M. cricothyroideus** ist in der ventro-lateralen Region zu dokumentieren. Der Muskel unterteilt sich nicht in deutlich abgrenzbare Partes. Die Insertion okkupiert den ventro-lateralen Teil der Cartilago thyreoidea (Transversalschnitt 112-1-3). Der **M. cricoarytenoideus lateralis** entspringt der dorso-lateralen Zone des Cricoidkorpels und inseriert am Proc. musc. der Cartilago arytenoidea, vornehmlich an der eher ventral positionierten Partie desselben (Transversalschnitt 116-2-2). Der Ursprung des **M. thyroarytenoideus** ist in der Medianen der Cartilago thyreoidea zu konstatieren. Weiter caudal ist die Differenzierung in eine Pars vocalis und in eine Pars ventricularis durchführbar (Transversalschnitt 112-1-3). Die Insertion erfolgt am dorso-lateralen Part der Cartilago arytenoidea, nahe am Proc. muscularis. Der **M. arytenoideus transversus** und der **M. cricoarytenoideus posterior** (Transversalschnitt 119-2-2) repräsentieren keine diagnostisch auffälligen Merkmale. Eine oval geformte Ringknorpelzone bleibt vom M. cricoarytenoideus posterior unbedeckt.

Castor canadiensis (Castoridae); Abb. 51-52

Der **M. cricothyroideus** entspringt von einem Großteil der lateralen Fläche der Thyreoidlamellen und setzt am ventro-lateralen Bereich der Cartilago thyreoidea an. Die Separierung in eine externe und in eine interne Partie kann nicht vollzogen werden. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert an der lateralen Region der Cartilago arytenoidea, die - auffälliger Weise - keinen Proc. muscularis aufweist. Der Ursprung des Muskels ist mit einer dorso-lateralen Lage gekennzeichnet. Der **M. thyroarytenoideus** weist keinen komplizierten Bauplan - etwa durch eine Partitionierung - auf und ist in diesem Stadium nicht genauer zu interpretieren (Transversalschnitt 44-1-3). Anhand des **M. arytenoideus transversus** ist keine Verbindung der beiden Knorpel dokumentierbar (Transversalschnitt 46-3-4). Der **M. cricoarytenoideus posterior** hinterlässt keine freie Ringknorpelzone und die beiden Muskeln bleiben auch eindeutig zu trennen (Transversalschnitt 44-1-3).

***Ctenodactylus* sp. (Ctenodactylidae); Abb. 54-56**

Lokalisiert werden kann der Ursprung des **M. cricothyreoideus** an den lateralen Regionen der Cartilago cricoidea (Transversalschnitt 101-3-3); die Insertion erfolgt hauptsächlich an der ventralen Kante des Schildknorpels. An der dorso-lateralen Regio definiert sich der Ursprung des **M. cricoarytenoideus lateralis**, der im ventro-lateralen Bereich (auch am Proc. muscularis) der Cartilago arytenoidea inseriert. Der **M. thyreoarytenoideus** ist von homogener Struktur und lässt keine spezifischen Charakteristika erkennen (Transversalschnitt 101-3-3), was ebenso für den **M. arytenoideus transversus** zu gelten scheint (Transversalschnitt 106-2-1). Der **M. cricoarytenoideus posterior** hinterlässt keine muskelfreie Ringknorpelzone.

***Eliomys* sp. (Gliridae); Abb. 58-59**

Der Ursprung des **M. cricothyreoideus** ist in der ventro-lateralen Region der Cartilago cricoidea angesiedelt (Transversalschnitt 28-1-5). Viel mehr lässt sich anhand dieses Muskels aufgrund des Erhaltungszustandes der Schnittserie nicht belegen. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** entspringt im dorso-lateralen Milieu des Thyreoidrandes und inseriert am Proc. muscularis der Cartilago arytenoidea (Transversalschnitt 29-2-3). Der Bau des **M. thyreoarytenoideus** ist bei dieser Spezies mit einer hochkomplexen Strukturierung verknüpft: Hierarchisch betrachtet unterteilt sich der Muskel in (1) eine Pars ventricularis, die wiederum in eine Pars medialis und in eine Pars lateralis (wovon diese in eine Portio interna und externa differenziert werden kann) separierbar ist und (2) in eine mit horizontalen Fasern ausgebildete Pars vocalis (Transversalschnitt 28-1-5). Der **M. arytenoideus transversus** präsentiert hingegen keine spezifischen Charakteristika. Der **M. cricoarytenoideus posterior** inseriert im dorso-lateralen Bereich des cricoidalen Knorpels (Transversalschnitt 30-3-1); exaktere Informationen sind aufgrund des Konservierungszustands nicht mitteilbar.

***Glis glis* (Gliridae); Abb. 61-62**

Der **M. cricothyreoideus** entspringt vom Unterrand und einem kleinen Bereich der Außenfläche des Ringknorpels. Es lässt sich deutlich eine Portio interna als auch eine Portio externa belegen (Transversalschnitt 162-2-1). Der Muskel inseriert am ventralen

Rand der Cartilago thyreoidea als auch in der Medianen; hier nimmt er bis zu 50 % der laminaren Fläche ein. Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert am Proc. musc. cart. arytenoidei als auch an der ventral orientierten Fovea (diese etwa zur Hälfte bedeckend). Anhand des **M. thyreoarytenoideus** kann keine Unterteilung in eine Pars medialis bzw. eine Pars lateralis vollzogen werden. Der Muskel wirkt wie eine homogene Muskelmasse. Der **M. arytenoideus transversus** definiert eine Konnektion und beinhaltet auch die Cartilago interarytenoidea (Transversalschnitt 162-2-1). Anhand des **M. cricoarytenoideus posterior** kann eine außergewöhnliche Interaktion zwischen der markanten, in drei Richtungen ausstrahlenden, Caudalpartie der Cartilago cricoidea und den beiden Muskeln dokumentiert werden: erst ist auf der einen Seite eine prägnante Einbuchtung des Ringknorpelmaterials mit einer Eindringung des Muskelmaterials zu dokumentieren, dann ein kompletter Durchbruch und schließlich eine Delle auf der kontralateralen Seite.

3.4.6 Scandentia

***Tupaia* sp. (Tupaïidae; Jenaer Exemplar); Abb. 65-67**

Der **M. cricothyreoideus** entspringt vom Unterrand und der Außenfläche der Ringknorpelspanne. Der Muskel trennt sich in eine Portio interna und eine Portio externa, wobei die letztere durch ihren parallelfaserigen Verlauf eine homogene Myologie repräsentiert (Transversalschnitt 63-1-1). Der Ursprung des **M. cricoarytenoideus lateralis** greift auf die laterale Region der Ringknorpelspanne über. Der **M. thyreoarytenoideus** entspringt von der Innenseite der Cartilago thyreoidea dicht neben der Medianen und inseriert an der Oberseite und Ventralfläche des Proc. musc. cart. arytenoidei im Anschluss an den **M. cricoarytenoideus lateralis** in der Fovea oblonga. Es kann zwischen einer Pars medialis und einer Pars lateralis differenziert werden (Transversalschnitt 60-2-2). Der **M. thyreoarytenoideus** demonstriert eine komplette Abdeckung der Recessus laryngis-Seitenwand und reicht sogar noch lateral über sie hinaus. Die lateralen Abschnitte entspringen partiell auch von den seitlichen Partien der Thyroidlamelle. Der Ursprung des **M. thyreoarytenoideus** ist nur in unmittelbarer Nähe des Unterrandes der Cartilago thyreoidea zu beschreiben. Der komplette Muskel inseriert an der Ventralseite des Knorpels über dem Proc. vocalis. Der **M. arytenoideus transversus** bildet auf der dorsalen Seite eine Verbindung der beiden Cartilagine arytenoideae (Transversalschnitt 64-2-2). Er weist noch einen zusätzlichen Ursprung vom

unteren Abschnitt der dorso-lateralen Kante der Cartilago arytenoidea auf. Die Muskeln des **M. cricoarytenoideus posterior** (Transversalschnitt 66-1-1) haben ihren Ursprung an den lateralen Flächen der cranio-caudal orientierten Knorpelleiste der Cartilago cricoidea. Am cranialen Rand der Cartilago cricoidea bleibt noch ein herzförmiges Feld von der Muskelmasse unbedeckt. Hier kann eine schildförmige Verdickung dieses Feldes demonstriert werden. Die Seitenränder der Platte der Cartilago cricoidea bilden ebenfalls den Ursprung für die lateralen Partes des M. cricoarytenoideus posterior.

3.4.7 Soricomorpha

***Crocidura russula* (Soricidae); Abb. 69-70**

Die Larynx-Myologie von *Crocidura* weist keine stärker abweichenden Charakteristika auf: Anhand des **M. cricothyreoideus** können beispielsweise keine größeren Anomalitäten bezüglich der Eutheria-Konstellation festgehalten werden (Sagittalschnitte 24-2-5 und 28-1-4). Der **M. cricoarytenoideus lateralis** inseriert in der ventro-caudalen Region des Stellknorpels und definiert den Ursprung im ventro-caudalen Milieu. Der **M. thyreoarytenoideus** teilt sich in den Pars medialis und in den Pars lateralis (Sagittalschnitte 24-2-5 und 25-1-5). Der **M. arytenoideus transversus** ist in dieser sagittalen Schnittserie v. a. cranial zu den Cartilagine arytenoideae deutlich lokalisierbar (Sagittalschnitt 24-2-5). Der **M. cricoarytenoideus posterior** ist anhand der Sagittalschnitte 24-2-5, 25-1-5 und 28-1-4 zu belegen.

3.4.8 Die Definition der Merkmalszustände

134. M. cricothyreoideus: (0) keine Insertion am Cornu branchiale I (*Rousettus*); (1) Insertion am Cornu branchiale I (*Chaerephon*).

135. M. cricothyreoideus: (0) homogene Muskelportion (*Castor*); (1) homogen, aber in Pars recta und Pars obliqua zu differenzieren (*Cynocephalus*); (2) Separation in Portio interna und Portio externa (*Tupaia*); (3) Separation in drei Portionen (*Micronycteris*).

136. M. cricothyreoideus: (0) Ursprung erfolgt nur von der Cartilago

cricoidea (*Tupaia*); (1) Ursprung erfolgt auch von der ersten Trachealspange, bildet also einen M. thyreotrachealis (Aberration?) (*Galago*).

137 (nach Starck und Schneider 1960). M. cricoarytenoideus lateralis: (0) Ursprung greift nicht auf die Seitenfläche der Ringknorpelspanne über; (1) Ursprung greift auf die Seitenfläche der Ringknorpelspanne über.

138. M. thyreoarytenoideus: (0) homogene Muskelportion (*Castor*); (1) Separation in Pars medialis als auch Pars lateralis (*Rousettus*); (2) Separation in Pars superior als auch Pars inferior (*Galago*); (2) Separation in Pars vocalis als auch Pars ventricularis; (3) hierarchisch betrachtet unterteilt sich der Muskel in (a) eine Pars ventricularis, die wiederum in eine Pars medialis und in eine Pars lateralis (wovon diese in eine Portio interna und externa differenzierbar ist) separiert werden kann und (b) in eine mit horizontalen Fasern ausgebildete Pars vocalis (*Eliomys*).

139 (nach Starck und Schneider 1960). M. thyreoarytenoideus und seine Relation zur Recessus laryngis-Seitenwand: (0) komplette Abdeckung (*Galago*); (1) komplette Abdeckung dieser sowie laterales Hinausreichen (*Tarsius*).

140. M. thyreoarytenoideus und eine Abspaltung in Form des M. aryepiglotticus: (0) nicht vorhanden (*Tarsius*); (1) vorhanden (*Loris*).

141. M. cricoarytenoideus posterior: (0) beide Muskeln eindeutig differenzierbar (*Anomalurops*); (1) Muskeln nicht eindeutig differenzierbar (*Glis*).

142. M. cricoarytenoideus posterior: (0) komplette Bedeckung der Cartilago cricoidea (*Ctenodactylus*); (1) rundlich-ovale Ringknorpelform bleibt frei (*Moschus*); (2) ovale Ringknorpelform bleibt frei (*Rousettus*); (3) herzförmige Ringknorpelform bleibt frei (*Tupaia*).

143. M. cricoarytenoideus posterior: (0) sowohl ventral als auch dorsal der Cartilago cricoidea erkennbar (*Chaerephon*); (1) nur ventral erkennbar (*Platyrrhinus*); (2) nur dorsal erkennbar (*Tonatia*).

Merkmale aus Starck und Schneider (1960), die hier kladistisch definiert werden:

144. Labium vocale (definiert als oberer Rand der Plica vocalis): (0) nicht vorhanden (*Tarsius; Galago*); (1) vorhanden (*Loris, Tupaia*).

145. Incisura interarytenoidea: (0) seicht (*Tupaia*); (1) tief (*Loris, Galago, Tarsius*).

146. Cartilaginee cuneiformes und Cartilaginee arytenoideae verschmolzen: (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) vorhanden (*Tarsius*).

147. Seitenteile des Epiglottisskeletts (0) nicht vorhanden (*Tupaia*); (1) als Wrisbergsche Knorpel ausgebildet (*Galago, Loris*).

148. Epiglottisgewebe: (0) Inseln von chondroidem Gewebe im Sinne von Schaffer (*Tupaia*); (1) entsprechend *Homo sapiens* ein elastischer Knorpel; dicht gedrängt liegende Zellen werden von einer dicken, basophilen Kapsel mit oxyphilem Hof umgeben; in die interterritoriale Substanz lagern sich viele elastische Netze ein; der Knorpel ist besonders in den basalen Partien stark zerklüftet und durch Pakete muköser Drüsen aufgeteilt (*Galago*); (2) in den Randpartien elastisches Knorpelgewebe, im Zentrum chondroides Gewebe mit einzelnen elastischen Netzen; laut Göppert (1894) soll hyalines Knorpelgewebe vorkommen; (*Loris*).

149. Fibröse Verankerung von Epiglottis und Thyreoid, die nur durch eine dünne Perichondriumlamelle getrennt ist: (0) nicht vorhanden (*Loris, Tupaia, Tarsius*); (1) vorhanden (*Galago*).

150. Muköse Drüsen in der Epiglottis: (0) im chondroiden Gewebe der Epiglottis sind muköse Drüsen eingelagert, die auf der laryngealen Seite des Kehldeckels münden; diese vermehren sich nach den Plicae aryepiglotticae zu; hier treten vereinzelt noch seröse Drüsen auf (*Tupaia*); (1) Größere, muköse Drüsenpakete liegen auf der lingualen Seite des Epiglottisskeletts; diese münden zu einem großen Teil in die linguale Seite des Epiglottisskeletts; basal findet sich ein perforiertes, spitz zulaufendes, Feld (*Galago*); (2) Größere, muköse Drüsenpakete liegen auf der lingualen Seite des Epiglottisskeletts, durchbohren den Epiglottisknorpel und münden auf der laryngealen Seite aus; der basale Abschnitt des Epiglottisskeletts ist auf der kompletten Breite durchlöchert und von mukösen Drüsen besetzt (*Loris*).

4. Kladistische Analysen basierend auf den Befunden zur Hyolaryngealregion

4.1 Der Kladismus und einige seiner essentiellen Termini

In genere und nicht zu Unrecht wird das 1950 erschienene Werk „Grundzüge der phylogenetischen Systematik“ von Willi Hennig, einem unter anderem an der Universität Tübingen tätig gewesene Entomologe, als der Startpunkt einer systematischen Richtung gewertet, die heute als Gemeingut erscheint, aber längere Zeit brauchte, um sich durchzusetzen. Zugespitzt formuliert wurde die Redewendung „*Docti male pingunt*“ („Gelehrte schreiben schlecht“) Hennig oft unterstellt - schlecht verständlich würde es eher treffen, da eine Vielzahl an Neologismen die Aufnahmebereitschaft drosselte. Der Vortrag von Dieter Schlee im Jahre 1971 vor der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft war ein Werbeversuch für diese neue Art der Phylogenese-Rekonstruktion, machte die Methodologie aber nicht wesentlich populärer. Ernst Mayr tat sich besonders hervor, diese Systematik-Version zu kritisieren, da Hennigs Konzept z. B. auch mit einem anderen Artkonzept operierte (Rieppel 1999, Meier und Willmann 2000).

Im Jahre 1966 erschien die Übersetzung von Hennigs Werk ins Englische („Phylogenetic Systematics“) durch Mitarbeiter des Field Museum of Natural History in Chicago und leitete *de facto* einen Paradigmenwechsel ein, auch wenn dieser von wenigen Stimmen abgelehnt wird (Hull 1988, Szalay 2000). Die kladistische Rezeption der Angelsachsen beinhaltete auch eine Auseinandersetzung mit den Schriften Karl Poppers, da nun ein Weg aufgezeigt worden war, den Autoritäten wie George Simpson oder Ernst Mayr und ihren „Szenarien“ (die im Grunde genommen nichts anderes als „Meinungen“ waren) durch den Falsifikationismus entgegenzutreten. Meier und Willmann (2000, S. 170) fragten an der richtigen Stelle: „We have to conclude that Mayr’s Biological Species Concept remains unable to delimit species along the time axis. How could species *sensu* Mayr then be real historical units? How could they be used in a historical discipline such as phylogenetic systematics?“ In der Evolutionsbiologie besteht die wissenschaftsphilosophische Problematik allerdings darin, dass ein strenger Falsifikationismus nicht angewandt werden kann; dieser orientiert sich an Hypothesen, die „testbare und potentiell falsifizierbare Voraussagen leisten“ (Rieppel 1999, S. 13). Wie Wiesemüller *et al.* (2003) richtig betonten, ist es mit Hilfe der Methoden der phylogenetischen Systematik möglich, Merkmalsmuster hypothetischer Vorfahren partiell zu rekonstruieren und Prognosen abzugeben: solche quasi-experimentellen Konditionen sind durch das Auffinden von Fossilien praktisch überprüfbar.

Erklärtes Ziel der Kladistik ist das Identifizieren monophyletischer Gruppen (= „natürliche“ Gruppen, die den Vorfahren und ausnahmslos alle dessen Nachfahren einschließen) und das Vermeiden von paraphyletischen Gruppierungen, also von Konstrukten, die nicht alle Abkömmlinge eines hypothetischen Vorfahren umfassen und daher di- bzw. polyphyletisch sind. Der Gabelpunkt in einem Kladogramm entspricht einem hypothetischen gemeinsamen Vorfahren, stellt erst einmal nur eine Hierarchie abgestufter Ähnlichkeit dar, „die im Sinne relativer Verwandtschaft erklärt werden kann.“ (Rieppel 1999, S. 26). Ein bezüglich der hypothetischen Erklärung höheres Niveau erreicht man durch die Phylogenie: sie repräsentiert den Versuch, die Beziehungen eigentlicher historischer Vorfahren bzw. Nachfahren zu klären. Die Phylogenie - häufig als ein Szenario bezeichnet - entfernt sich weiter von dem Beobachtungsfundament eines Kladogramms, lässt sich aber auf dieses zurückführen.

Den berühmten Prozess „descent with modification“ abzubilden kann die kladistische Methodik jedoch nicht, diese wichtige Limitation ist durch das taxonomische Paradox nach Woodger erklärbar (Goldstein und DeSalle 2000): Nach Darwin (1859) entsteht eine neue Art durch die graduelle Transformation einer Vorfahrenart infolge von Variation und Selektion, entspricht also einer populationsbiologischen Entwicklung. In sich repräsentiert eine Art wiederum eine Generationenfolge, eine in der Zeitachse existierende Fortpflanzungsgemeinschaft. Das Vorfahren-Nachfahren-Phänomen demonstriert nun, angewandt auf ein Kladogramm, dass Segmente ein- und derselben durch die Zeit kontinuierlich kohärenten Fortpflanzungsgemeinschaft der Nachfahrenart sukzessive ähnlicher werden (= näher miteinander verwandt sind) als die zuvor erschienenen Segmente der Vorfahrenart - der Vorfahre als Paraphylum. Ein Individuum kann letztlich nur *einer* Art angehören und somit ermöglicht dies nur eine Schnittstelle einer Generation der Vorfahrenpopulation zur ersten Nachfahrgeneration. Die Erfassung aktueller historischer Vorfahren entspricht demnach einer *contradictio per se*. Dies ist der Grund dafür, dass viele Systematiker darauf verzichten, die Kriterien einer monophyletischen Gruppe auch auf das Artkonzept zu transferieren. Unter anderem Meier und Willmann (2000) definierten eine Art als Nachkommen-Vorfahren-Linien von potentiell oder sich *de facto* kreuzenden Populationen, die aus biologischen Gründen komplett reproduktiv von anderen solchen Linien isoliert sind. Durch die Aufspaltung ihrer Stammart aufgrund ausgebildeter Reproduktionsbarrieren oder wegen eines nachkommenlosen Aussterbens erlöschen diese. Mag die phylogenetische Systematik auch nicht die Prozesshaftigkeit erfassen, so ist sie doch in der Lage, aufgrund ihres seriösen Festhaltens an der Merkmalsevidenz, essentielle *Muster* zu konstatieren.

Die Qualität eines Kladogramms wird anhand bestimmter Messwerte eruiert.

Sparsamkeit ist dadurch gekennzeichnet, dass sich die Anzahl der Transformationsschritte minimalisiert. Gleichzeitig soll aber der Informationsgehalt vergrößert werden. Die Kladogrammlänge (TL=tree length) ist definiert durch die sparsamste Verteilung der Merkmale auf einem Kladogramm; über die Passung dieser Merkmale auf die Hierarchie kann aber nichts Näheres ausgesagt werden. Diese Lücke wird durch den Konsistenz-Index gefüllt (CI=consistency index). Der berichtigte Konsistenz-Index (RC=rescaled consistency index) versucht den Einfluss uninformativer Merkmale auf den CI zu reduzieren (Kluge und Farris 1969, Farris 1990, Rieppel 1999).

Ein Beispiel: Im Jahre 1985 erschien „Evolutionary Relationships among Rodents“, in dem Novacek (1985b) einen Datensatz aus cranialen Merkmalen verwendete. In der Buchbesprechung in „Science“ erläuterte der einflussreiche Mammaloge McKenna jedoch, dass seine Analyse der Novacek-Daten zeige, dass die Primaten die Schwestergruppe zu den Dermoptera, Rodentia und Lagomorpha bilden. Dies wäre im Grunde eine interessante Beinahe-Vorwegnahme der molekularen Ergebnisse. Untersucht man jedoch die Datenmatrix, dann lässt sich für McKennas Aussage kein stichhaltiger Beweis finden, da die oben erwähnten Kriterien nicht für seine Konstellation sprechen, sondern höchstens gleich gut „passen“ (siehe TL, CI und RC). Diese sollen helfen, „Meinungen“ von Autoritäten bzw. das Phänomen des „story telling“ in seiner Tragweite zu reduzieren. Nach der hier als Datensatz II bezeichneten Datenmatrix liefert McKennas Kladogramm mit TL=97, CI=0,61 und RC=0,35 weniger deutliche Werte als Novaceks Kladogramm mit TL=91, CI=0,65 und RC=0,35. Selbst nach dem RC-Wert passen die Hierarchien lediglich gleich gut. Die Studien wurden für mehrere unterschiedliche Datensätze Novaceks durchgeführt und sind in den elektronischen Appendix integriert.

4.2 Methodik

Für die Erstellung der Datenmatrix und die Eruiierung der TL-, CI- und RC-Werte wurde MacClade ® 4.06 (Maddison und Maddison 2003) und für die Errechnung der Kladogramme die PAUP ® -Version 4.0b10, jeweils in der Macintosh-Version (OS X), verwendet. Mit MacClade konnten unter der Option *Tracing characters* potentielle Syn- und Autapomorphien *a posteriori* detektiert werden (siehe Analyse 5); die angegebenen Ziffern beziehen sich auf die eruierte Merkmalsliste und entsprechen jeweils dem Merkmal und dem Merkmalszustand. Sämtliche Merkmale wurden weder geordnet noch unterschiedlich gewertet. Das Auftreten der invarianten Merkmale hängt mit dem Ausschluss einiger Taxa (z. B. *Moschus*) zusammen. TL-, CI- und RC-Werte wurden unter Berücksichtigung informativer Merkmale nur für ausgesuchte Analysen angegeben. Folgende phylogenetisch-systematische Analysen (heuristische und „erschöpfende“ Suchoption) wurden unter Berücksichtigung der Konsensus-Kladogramme nach der 50%-Majorität-Regel und nach der Strikten Konsensus-Regel durchgeführt:

- A1. Nur die Chiropteren-Vertreter mit *Rousettus aegyptiacus* als Außengruppe wurden verwendet;
- A2. Nur die Rodentia-Vertreter mit *Glis glis* als Außengruppe wurden verwendet;
- A3. Die Euarchonten-Vertreter samt allen modellierten Primaten (*Galago demidoff*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus*) und der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus*;
- A4. Volitantia-Hypothese: Sämtliche Chiropteren mit *Cynocephalus volans* als Außengruppe;
- A5. Testen der Taxonabhängigkeit in der Innengruppe: *Glis glis* als Außengruppe und Euarchonten mit wechselndem Primaten-Repräsentanten (*Loris* sp. bzw. *Galago demidoff*);
- A6. Testen der Taxonabhängigkeit in der Außengruppe: *Galago demidoff*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus* mit jeweils *Cynocephalus volans* oder *Tupaia glis* als Außengruppe;
- A7. Quartett Puzzling mit *Galago demidoff*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus* mit jeweils *Cynocephalus volans* oder *Tupaia glis*.

Die Datenmatrix zur Hyolaryngealapparat-Morphologie ist Teil des elektronischen Appendix, ebenso wie alle im weiteren Verlauf der Studie verwendeten Datenmatrices.

4.3 Resultate

I. Kladogramme zur Hyolaryngealapparat-Morphologie (Abb. 4.1-4.7)

A1. Nur die Chiropteren-Vertreter mit *Rousettus aegyptiacus* als Außengruppe wurden verwendet. In dieser wie in den Analysen 2-5 zeigten die Konsensuskladogramme sowohl in der mit der 50%-Majorität-Regel als auch in der Strikten Konsensus-Version ein kongruentes Verhalten.

Bewertung des Kladogramms: Der Konsensus wurde aus zwei Kladogrammen gebildet. TL=143; CI=0,92; RC=0,62.

Die einzig genauer definierbare Relation besteht in der Schwestergruppen-Beziehung aus *Micronycteris minuta* und *Tonatia bidens*. *Molossops temminckii* und *Chaerephon pumila* bilden eine Polytomie.

A2. Nur die Rodentia-Vertreter und *Glis glis* als Außengruppe wurden verwendet.

Bewertung des Kladogramms: Es wurde ein Kladogramm errechnet. TL=145; CI=0,88; RC=0,45.

Die basale Position wird von *Eliomys* sp. eingenommen, anschließend folgt *Ctenodactylus* sp. und schließlich das Monophylum aus *Anomalurops beecrofti* und *Castor canadiensis*.

A3. Die Euarchonten-Vertreter samt allen modellierten Primaten (*Galago demidoffi*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus*) mit der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus*.

Bewertung des Kladogramms: Es wurden zwei Kladogramme errechnet. TL=158; CI=0,89; RC=0,61.

Die Primaten teilen sich nicht in Lorisiformes und Tarsier auf, und es lässt sich - abgesehen vom basalen Zweig der Innengruppe, der von den Flattermakis (*Cynocephalus volans*) formiert wird - nur eine Polytomie bestehend aus Scandentia und Primates konstatieren.

A4. Volitantia-Hypothese: Sämtliche Chiropteren mit *Cynocephalus volans* (Dermoptera) als Außengruppe.

Bewertung des Kladogramms: Es wurde ein Kladogramm errechnet. TL=178; CI=0,83; RC=0,46.

Der basale Zweig wird von *Rousettus aegyptiacus* verkörpert, die nachfolgenden Segmente bilden *Chaerephon pumila* und *Molossops temminckii*. *Micronycteris minuta* und *Tonatia bidens* bilden ein Schwestergruppenverhältnis.

A5. Testen der Taxonabhängigkeit in der Innengruppe: *Glis glis* als Außengruppe und Euarchonten mit variierenden Primaten-Repräsentanten (*Loris* sp. bzw. *Galago demidoff*).

Es wurde je ein Kladogramm errechnet. Werden die beiden Lorisiformes-Vertreter *Galago demidoff* und *Loris* sp. ausgetauscht, dann zeigt dies auch in der Schwestergruppen-Beziehung der Primaten Wirkung: Bei der Integration von *Loris* sp. bilden *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und *Tupaia glis* (Scandentia) ein Monophylum (Bewertung des Kladogramms: TL=127; CI=0,94; RC=0,50 und unter Ausschluss der nicht-informativen Merkmale: TL=13; CI=0,92; RC=0,68). Definiert man *Galago demidoff* als Repräsentanten der Primates (Bewertung des Kladogramms: TL=125; CI=0,94; RC=0,40 und unter Ausschluss der nicht-informativen Merkmale: TL=11; CI=0,91; RC=0,68), dann entsprechen den nächsten Primaten-Verwandten die Dermopteren (*Cynocephalus volans*).

A. Potentielle Grundplanmerkmale, falls *Loris* sp. als Primaten-Repräsentant gewählt wird

Grundplanmerkmale (aufreiner Strukturforschung basierende) der Innengruppe Euarchonta:

7(2), 27(0), 38(0), 56(0), 71(0), 76(0), 77(0), 107(0), 116(0), 120(0), 122(1), 124(0), 125(0) und 141(0).

Grundplanmerkmale der Sundatheria (= Dermoptera + Scandentia):

10(2), 13(2), 14(2), 16(1), 17(0), 19(1), 21(0), 44(2), 55(0), 61(2), 62(0), 83(2), 87(2), 97(3), 98(1), 123(0), 130(0), 132(4) und 138(1).

Merkmale des Primaten-Repräsentanten *Loris* sp.:

10(2), 13(0), 21(1), 23(0), 24(0), 44(1), 68(1), 69(1), 84(8), 85(3), 86(0), 87(1), 111(5), 118(3), 121(0), 129(3), 130(2), 133(2), 135(0), 140(1), 143(2), 145(1), 147(1), 148(2) und 150(2).

Merkmale des Dermoptera-Repräsentanten *Cynocephalus volans*:

4(2), 7(1), 9(1), 15(1), 22(4), 34(0), 58(0), 66(1), 73(0), 84(2), 85(2), 86(3), 91(1), 94(1), 95(1), 96(1), 103(2), 107(1), 110(2), 111(0), 112(1), 113(1), 115(1), 119(2), 122(0), 126(1), 133(1), 135(1) und 143(1).

Merkmale des Scandentia-Repräsentanten *Tupaia glis*:

4(3), 9(0), 22(3), 38(1), 56(2), 78(1), 81(2), 84(5), 93(1), 103(1), 109(1), 111(3), 113(0), 115(3), 115(3), 118(1), 126(0), 128(1), 142(3), 145(0), 147(0), 148(0) und 150(0).

B. Grundplanmerkmale, falls *Galago demidoff* als Primaten-Taxon gewählt wird

Grundplanmerkmale der Innengruppe Euarchonta:

9(0), 13(2), 16(1), 19(1), 22(3), 27(0), 38(2), 44(2), 55(0), 61(2), 71(0), 76(0), 77(0), 83(2), 87(2), 97(3), 103(1), 107(0), 120(0), 122(1), 123(0), 124(0), 125(0), 130(0), 132(4), 138(1) und 141(0).

Grundplanmerkmale der Primatomorpha (Primates + Dermoptera):

7(1), 15(1), 47(0), 56(0), 91(1), 94(1), 95(1), 110(2), 111(0), 113(1), 115(1), 116(0), 119(2), 126(1) und 133(1).

Merkmale des Primaten-Repräsentanten *Galago demidoff*:

13(0), 23(0), 24(0), 39(6), 58(1), 81(0), 82(3), 83(6), 84(7), 85(3), 86(2), 90(1), 99(1), 112(0), 114(1), 132(2), 136(1), 138(2), 139(0), 144(0), 145(1), 147(1), 148(1), 149(1) und 150(1).

Merkmale des Dermopteren-Repräsentanten *Cynocephalus volans*:

4(2), 9(1), 22(4), 34(0), 38(0), 48(1), 58(0), 65(1), 66(1), 73(1), 84(2), 85(2), 86(3), 90(2), 96(1), 103(2), 107(1), 112(1), 122(0), 135(1) und 143(1).

Merkmale des Scandentia-Repräsentanten *Tupaia glis*:

4(3), 7(2), 38(1), 56(2), 78(1), 81(2), 84(5), 109(1), 111(3), 115(3), 126(0), 128(1), 131(1), 133(0), 139(1), 142(3), 144(1), 145(0), 147(0), 148(0), 149(0) und 150(0).

A6. Testen der Taxonabhängigkeit in der Außengruppe: *Galago demidoff*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus* mit jeweils (a) *Cynocephalus volans* oder (b) *Tupaia glis* als Außengruppe.

Je Versuch wurde ein Kladogramm berechnet: (a) TL=107; CI=0,93 und RC=0,53 sowie für (b) TL=117; CI=0,95 und RC=0,43.

Die Kladogramme bilden eine taxonomische Inkongruenz ab: Die Lorisiformes-Vertreter bilden in beiden Versionen kein monophyletisches Verhältnis.

A7. Quartett Puzzling (1000 Puzzling-Schritte) mit *Galago demidoff*, *Loris* sp. und *Tarsius bancanus* mit jeweils (a) *Cynocephalus volans* oder (b) *Tupaia glis*.

Loris sp. bildet in beiden Versuchen nicht mit *Galago demidoff* eine Klade, sondern zeigt eine größere Ähnlichkeit zu *Tarsius bancanus* oder zu *Tupaia glis*.

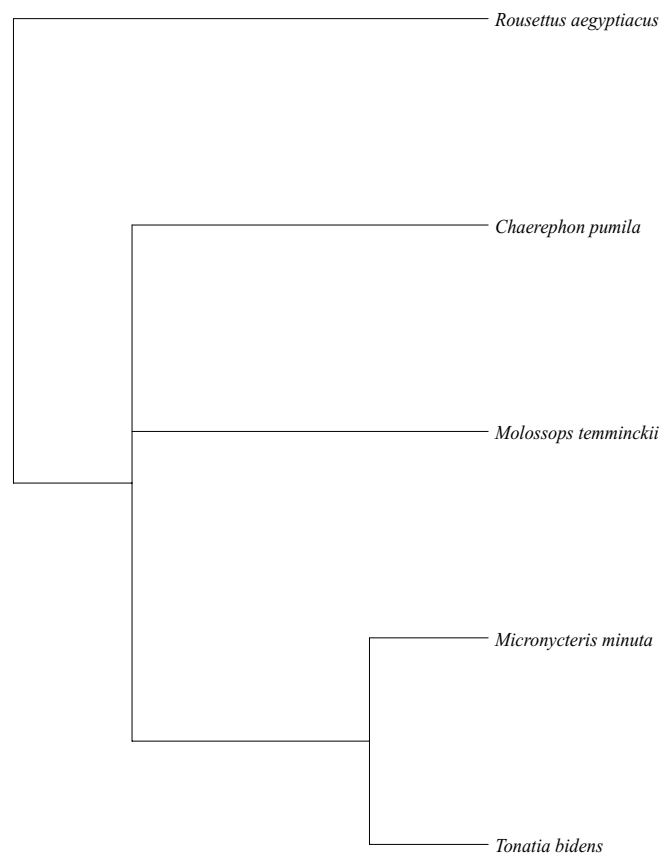


Abb. 4.1. A1. Strikter Konsensus aus zwei Kladogrammen. TL=143; CI=0,92 und RC=0,62.

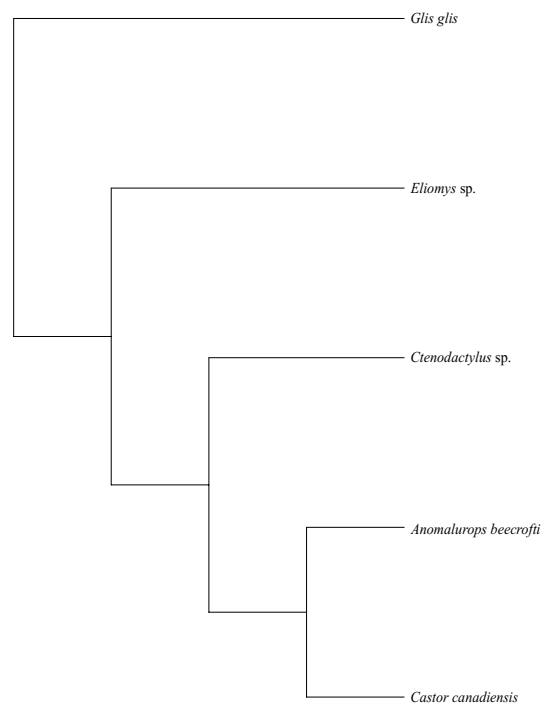


Abb. 4.2. A2. Strikter Konsensus aus zwei Kladogrammen. TL=145; CI=0,88 und RC=0,45.

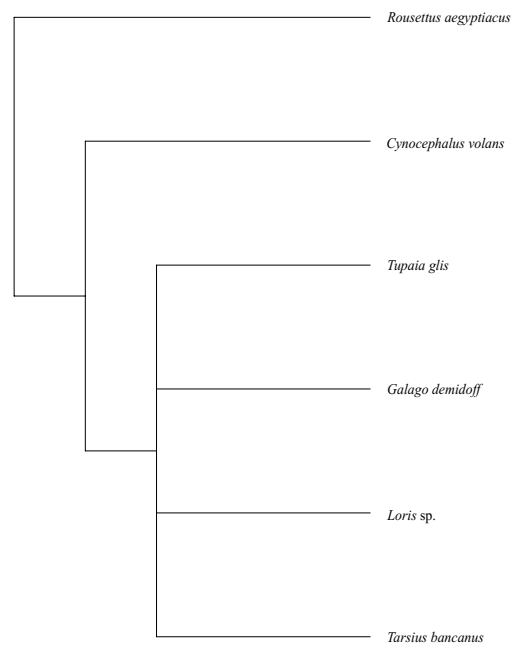


Abb. 4.3. A3. Strikter Konsensus aus zwei Kladogrammen. TL=158; CI=0,89 und RC=0,61.

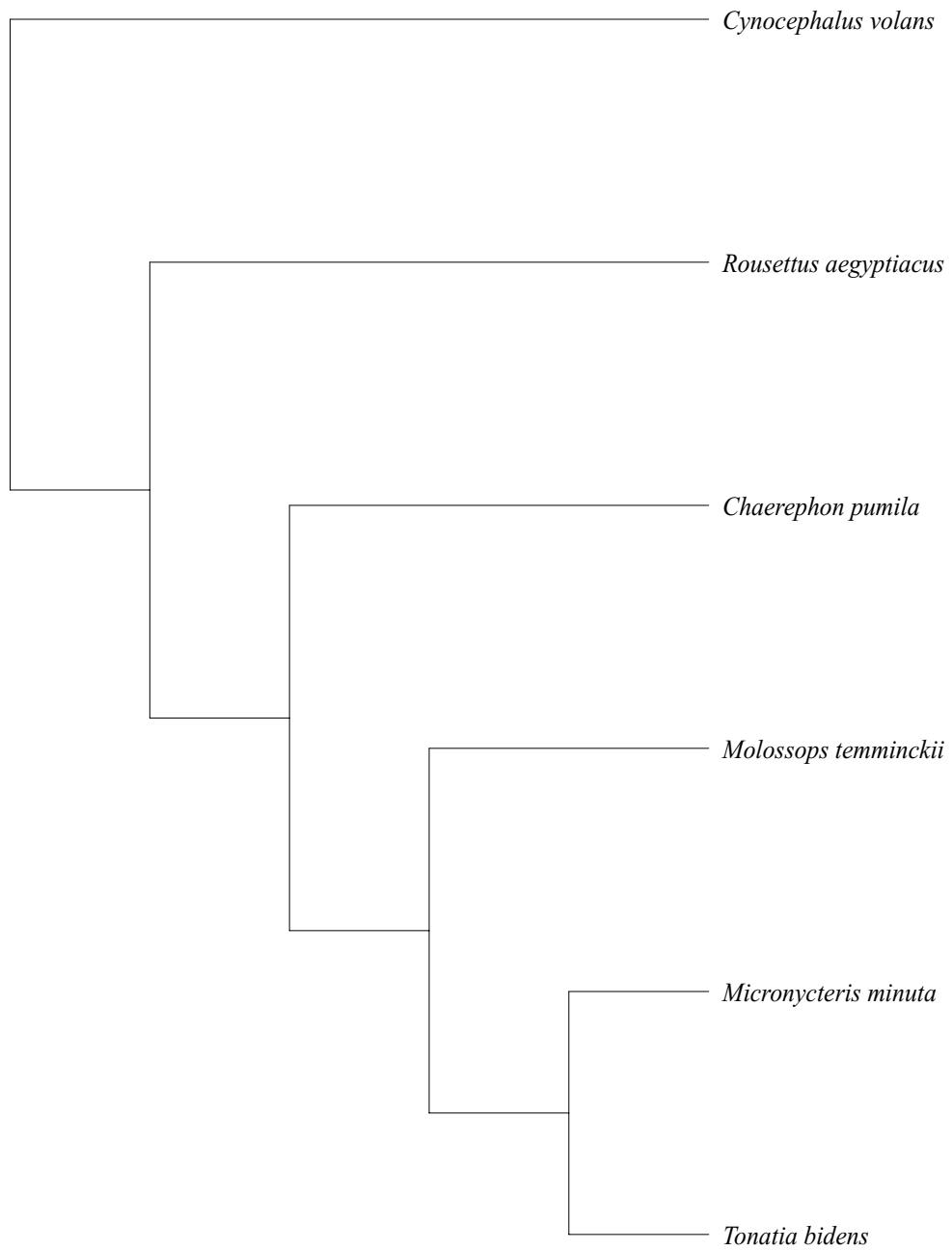


Abb. 4.4. A4. Ein Kladogramm wurde errechnet. TL=178; CI=0,83 und RC=0,46.

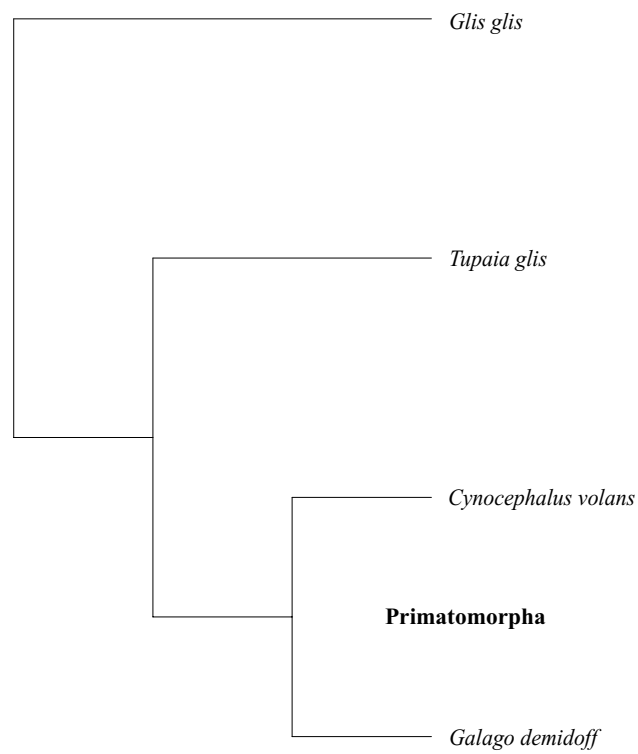
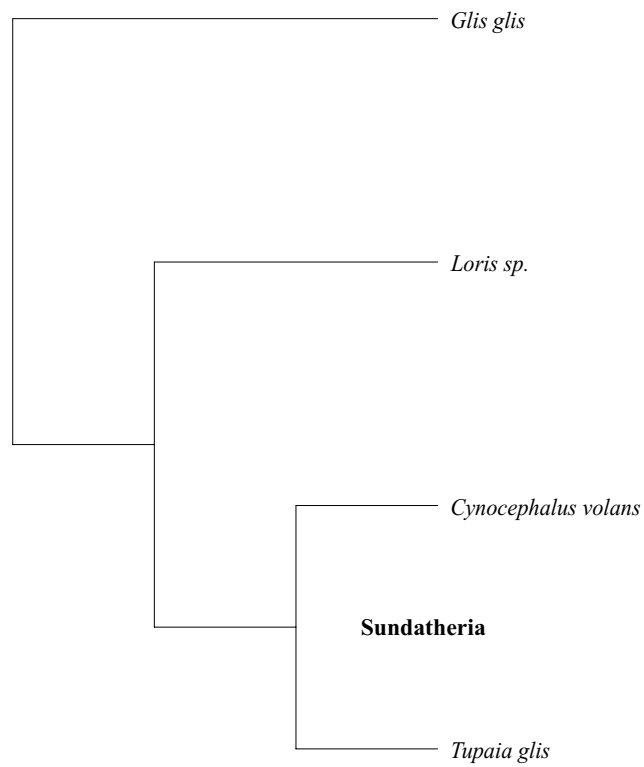


Abb. 4.5. A5. Je ein Kladogramm wurde errechnet. Oben: TL=127; CI=0,94 und RC=0,50. Unten: TL=125; CI=0,94 und RC=0,40.

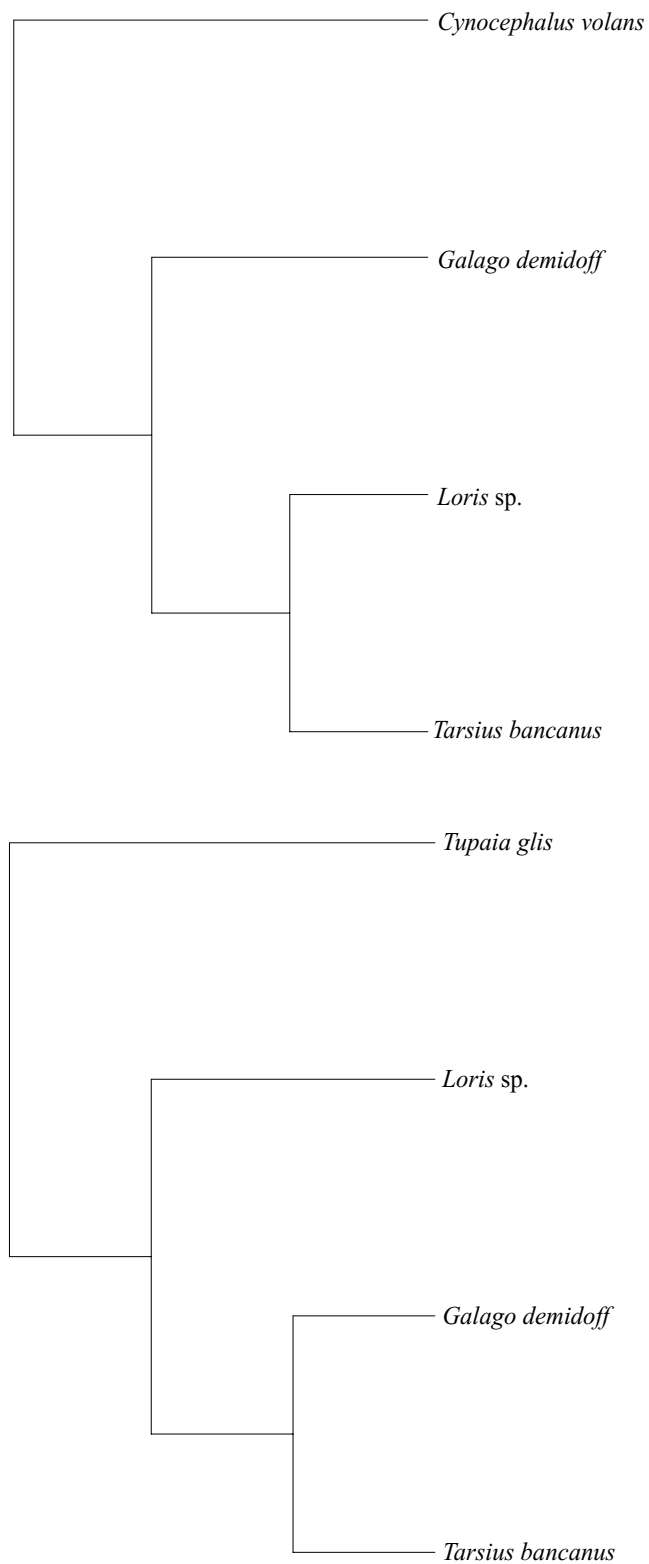


Abb. 4.6. A6. Je ein Kladogrammen wurde errechnet. Oben: TL=107; CI=0,93 und RC=0,53. Unten: TL=117; CI=0,95 und RC=0,43. Beachte: keine Realisierung der Lorisiformes.

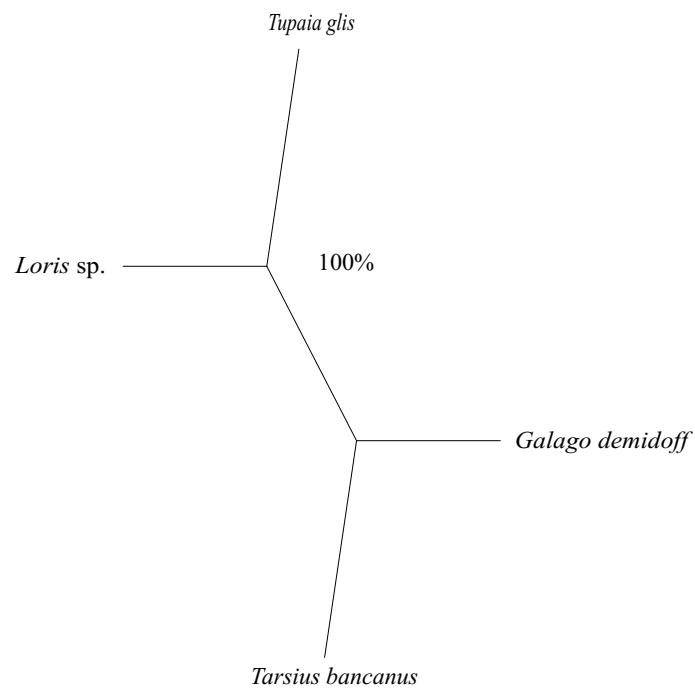
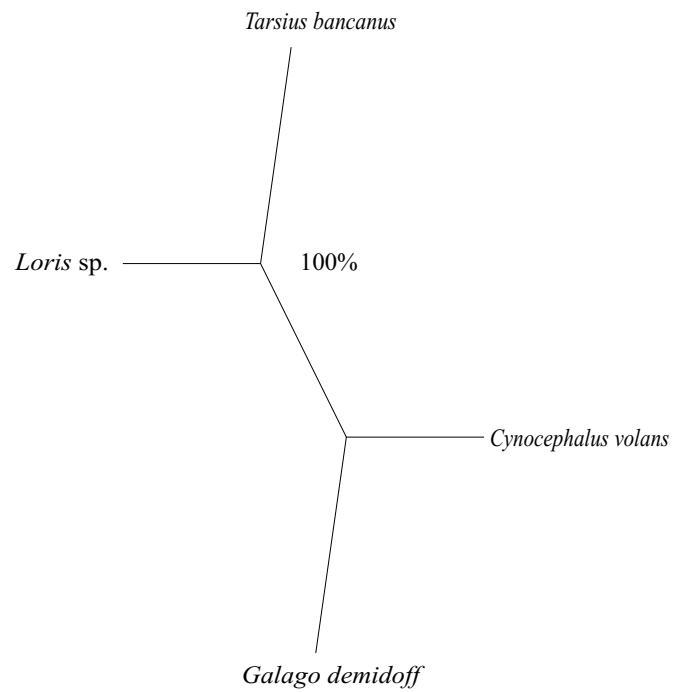


Abb. 4.7. A7. Quartett Puzzling. Oben: mit *Cynocephalus volans*. Unten: mit *Tupaia glis*. Beachte: keine Befürwortung der Lorisiformes.

4.4 Diskussion

Grundsätzliches zu den Interpretationsvoraussetzungen der Analysen

Die phylogenetische Interpretation ontogenetischer Stadien besitzt im vorliegenden Falle die in dieser Forschungsrichtung generell gegebene Problematik der nicht 1:1 erfüllten Äquivalenz der Materialien. Es wurde versucht, die Stadien auf spätfetale und neonate Exemplare einzugrenzen. Die Wissenslücken dienen als Anreiz, die ontogenetische Hyolaryngealforschung fortzuführen. Auf den ontogenetischen Daten basierende Kladogramme sind daher als Provisorien zu werten. Die zwischen dem spätfetalen *Tupaia*-Modell und dem Neonatus beobachteten Differenzen bezogen sich lediglich auf eine Stelle: Das Merkmal 83; hier ist nicht eindeutig, ob es sich um interspezifische - das Jenaer Exemplar war zuvor als *T. belangeri* beschrieben worden -, um ontogenetische Differenzen oder letztlich um Artefakte handelt. Intraspezifische Vergleiche verschieden alter Stadien (*Cynocephalus volans* und *Tarsius*) konnten aufgrund des Materialzustandes nicht durchgeführt werden. Kein modelliertes Stadium ist frühfetal.

Ein weiteres Problem ist die Interpretation der eruierten Merkmalszustände: Eine Form-Funktion-Analyse im engeren Sinne kann bzw. sollte nicht Primärziel sein, wenn seriöse Argumentation gefragt ist. In seinem Lehrbuch der Embryologie betonte Starck (1965, S. 333): „Der Embryo entwickelt sich nicht unabhängig von äußeren Einflüssen. Der Keim ist bereits ein lebender Organismus, der sich, wie jedes Lebewesen, mit seiner Umwelt auseinandersetzen muß und auf Umwelteinflüsse mit Anpassungserscheinungen reagiert, und zwar schon in den frühesten Entwicklungsstadien.“

Die auf den strukturellen Differenzen der Hyolaryngealkomplexe beruhenden Kladogramme sind im Idealfall korrekte Darstellungen phylogenetischer Relationen und bilden die Grundlage zur Diskussion von Verwandtschaftsbeziehungen. Die stammesgeschichtliche Systematik bildet eine Basis jeglicher Annäherung an evolutionsbiologische Fragestellungen. Allerdings wäre es eindimensional, Verwandtschaftshypothesen als reinen Selbstzweck zu verstehen. Die von Sargis (2007) durchgeführten kladistischen Analysen zur Archonta-Problematik sind informativ und partiell analog zur Vorgehensweise vorliegender Studien, vernetzen aber kaum verhaltensökologische und kladistische Aspekte. Umgekehrt liefern Müller *et al.* (2007) einen essentiellen Beitrag zur Rekonstruktion der sozialen Organisation früher Primaten, zeigen aber keine selbständig durchgeführte phylogenetisch-systematische Analyse auf, die sich konkret mit archonta-spezifischen Problemen auseinandersetzt, sondern berufen sich auf ein relativ oberflächlich konzipiertes Säugetier-Kladogramm.

Die oben erwähnte Starcksche Einschränkung (auch wenn sich Sargis nicht mit ontogenetischen Daten befasste) und die fehlende Integration subdisziplinärer Ansätze scheinen sich auf den ersten Blick gegenseitig zu bestätigen. Dennoch soll der Hyolaryngealkomplex als ein wichtiger Schlüssel zum Verständnis von Merkmalsevolution im Allgemeinen und als *potentielle* Quelle adaptiver Phänomene diskutiert werden, die auch (und eventuell nicht nur tentativ) mit den Hypothesen zur sozialen Struktur ursprünglicher Primaten harmonieren. Für diesen Ansatz spricht in diesem Zusammenhang, dass die Lorisiformes und die Cheirogaleidae (Charles-Dominique und Martin 1970; Martin 1972) unter den rezenten Primaten als die basalen Formen gelten. Allerdings geben Lemelin und Schmitt (2007, S. 351) zu bedenken, dass „such causal link between morphology and behavior can only be established with an experimental approach.“

Die Diskussionen sind dadurch in zwei Stufen gegliedert. Primär wird das Resultat mit den kladistischen Ergebnissen der Literatur verglichen und eingeordnet; sekundär wird eruiert, ob ein adaptives Signal detektierbar ist.

Die Außengruppenwahl sollte empirisch gesehen (Maddison *et al.* 1984; Wiley *et al.* 1991) zwei Taxa beinhalten, um eine gewisse Stabilität der Innengruppenrelationen zu gewährleisten. Durch das Testen verschiedener Kombinationen resultiert aber für den hier vorliegenden Fall, beispielsweise durch das Definieren anderer Rodentier wie *Ctenodactylus* und *Eliomys* als Außengruppe, keine Modifizierung der Innengruppe: die Sundatheria bleiben - exemplarisch im Falle der Taxonwahl von *Loris* - konstant (zu dieser Option werden allerdings später wichtige Limitierungen aufgezeigt). Da in den Resultaten gezeigt werden konnte, dass die Besetzung der Chiropteren und der Rodentia unterschiedliche Konstellationen innerhalb der Euarchonta ergeben und daher den Primaten-Grundplan *de facto* variieren (dieser wird im Abschlusskapitel der morphologischen Studien das Thema sein), wird die Sachlage unter Berücksichtigung der Euarchontoglires-Hypothese - in Übereinstimmung mit den molekularbiologischen Ergebnissen (unter anderem Nishihara *et al.* 2006) - dezidiert verfolgt. Ein Lagomorpha-Repräsentant konnte im Rahmen der vorliegenden Studie nicht untersucht werden. Simmons' Frage (1993, S. 12) „So what are appropriate outgroups for an analysis of archontan relationships?“ scheint im Lichte der Arbeiten der letzten Jahre weit weniger problematisch zu sein. Ein anderes Phänomen, der taxonomische Polymorphismus, ist in der erstellten Datenmatrix marginal und zu vernachlässigen. Teilweise ist es üblich, Polymorphismen durch Fragezeichen zu diagnostizieren. Nixon und Davis (1991) wiesen aber nach, dass dadurch die Topologie modifiziert werden

kann: Sie entsprach nicht der Kladogramm-Version, die produziert wurde, wenn die Taxa in monomorphe Untereinheiten gegliedert und separat codiert wurden.

Die Integration von Fossilien kann substantielle Veränderungen in der Topologie hervorrufen (Gauthier *et al.* 1988). Aufgrund der Knorpelstruktur des Larynx und der geringen Wahrscheinlichkeit ihrer Erhaltung ist der Einbau extinkter Taxa in den „total evidence“-Analysen nicht erfolgt. Umgekehrt liegt darin aber auch der Vorteil der Laryngealregion - durch die Grundplan-Ermittlung können für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Ordo Primates und ihrer Schwestergruppe Kehlkopf-Strukturen rekonstruiert werden, die anhand von Fossilien kaum demonstriert werden könnten.

Die Betonung der Cartilagine-Morphologie in der Merkmalsliste (im Gegensatz zur Myologie) basiert (1) einerseits auf dem größeren Detailreichtum der Knorpel als auch (2) auf dem Versuch, die Merkmalsabhängigkeit bzw. die Duplikation von Merkmalen zu vermeiden. Es ist naheliegend anzunehmen, dass der Formenverlauf der Knorpel mit den Muskelansatzstellen und deren Charakteristika korreliert.

Die Merkmale wurden in Form des im Amerikanischen als „gap-coding“ benannten Verfahrens definiert. Simmons (1993) kritisierte, dass Merkmalszustände wie „klein“ oder „groß“ für nachfolgende Forscher intersubjektiv schwer prüfbar sein mögen, ohne an den entsprechenden Taxa direkt diagnostizieren zu können. Ein paar Sätze später betont sie aber auch, dass die Daten den Vorrang haben sollten. Anhand der Erstellung der Hyolaryngeal-Datenmatrix und besonders der im Laufe der Arbeit folgenden Dental- und Tarsalmatrix ist aber natürlich deutlich geworden, dass die Datenmatrices ein *relatives* Bezugssystem bilden und auch zur Rückkehr zu den Taxa zwingen sollten, da ansonsten keine Kontrollaspekte mehr vorhanden wären und lediglich das „Geistern von Zahlenkolonnen“ durch die Literatur gefördert würde. „Groß“ oder „klein“ ist also notwendigerweise immer in einer empirischen Relation zu betrachten; sollte man einen „medianen“ Zustand definieren müssen, dann kann man dieser Option folgen und sollte die komplettierenden Beobachtungen vor allem so exakt wie möglich dokumentieren.

Ein äußerst umstrittenes Thema ist das potentielle Gewichten von Merkmalen. Eine Gewichtung ist *a priori* durch die Auswahl der Merkmale geschehen - viele Analysen sind auf eine spezifische anatomische Region limitiert. Sargis (2002a-c, 2007) beispielsweise konzentrierte sich ebenso wie Beard (1993) auf den postcranialen Bereich, während sich Pettigrew *et al.* (1989) auf neurobiologische Charakteristika beriefen (siehe Kapitel 5.1). Die Diskussion zum „total evidence“-Ansatz wird im späteren Verlauf der Arbeit vertieft werden. In den selbst durchgeführten Analysen wurden alle Merkmale gleich gewertet, da ansonsten mit keiner rationalen Basis nachvollzogen werden kann, weshalb bestimmte Schritte mehr - und vor allem um wieviel mehr (!) - gewichtet werden sollten.

Simmons (1993) beschrieb das Phänomen der gleichwertigen Betonung von Merkmalen einhergehend mit der Reduktion der Bedeutung individueller Merkmalstransformationen innerhalb von multiplen Merkmalszuständen hin zu einer Maximierung der Relevanz von binär gegliederten Merkmalen. Daher wurden sicherheitshalber die Transformationen unter der Option *Character weights: Scale for equal character weighting regardless of character states* ebenfalls als gleichwertig definiert. Die Resultate waren identisch.

Ein anderer Prozess des Gewichtens beinhaltet das Ordnen der Transformationen. Hierbei werden evolutionäre Schritte nicht als Einzeltransformationen betrachtet, sondern die Verlaufsrichtung ist klar definiert: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ entspricht zwei Schritten, wohingegen ein ungeordneter Verlauf dies als einen Schritt definiert. Das Hauptproblem ist in diesem Fall die Gefahr der sich selbst erfüllenden Prophezeiung: Das Ordnen der Merkmalszustände kann die Topologie derart beeinflussen, dass sie die *a priori*-Annahmen widerspiegelt. In allen Analysen wurde daher auf das Ordnen von Transformationen verzichtet (siehe auch Rowe 1988). Alle Analysen wurden mit der heuristischen und der „erschöpfenden“ (=„exhaustive“) Suchoption durchgeführt. Die Resultate waren identisch. Bis auf die gekennzeichneten Analysen wurden auch „uninformative“ Merkmale in die Berechnung von Kladogrammlängen, Konsistenz- und berichtigten Konsistenzindices integriert. Die ACCTRAN- und DELTRAN-Optionen wurde stichprobenartig vollzogen, da aber in dem essentiellen Teil der Analysen (die sich direkt mit der nahen Primatenverwandtschaft befassen) nur vier Taxa untersucht wurden (A1, A2 und A5) und wenige zweideutige („equivocal“) Transformationen definierbar waren, konnte auf eine Anwendung verzichtet werden. Der potentielle Vorteil einer DELTRAN-Optimierung mit konservativeren Diagnosen wurde daher nicht beansprucht.

Wie bereits an anderer Stelle erwähnt werden die Analysen in zwei Stufen hinsichtlich dieser Fragen diskutiert:

1. Ist ein phylogenetisches Signal detektierbar? 2. Ist ein adaptives Signal identifizierbar?

Aufgrund der Limitierung der Daten auf unter anderem approximativ einen Altersbereich konnten keine ontoökologischen Landschaften („ontological landscape“: Integration ontogenetischer, ökologischer, funktionsmorphologischer und potentiell auf Populationsebene wirkender Selektionskräfte) im Sinne von Adams (2000) zur Szenariobildung einer Populationsdynamik und der Evolution einer Spezies erörtert werden.

Analyse 1

Es ist allgemein anerkannt, dass die Flughunde relativ basale Fledertiere sind (Simmons und Geisler 1998; Teeling *et al.* 2005). Bezogen auf dieses Faktum wurde der einzige zur Verfügung stehende Pteropodidae-Vertreter *Rousettus aegyptiacus* als Außengruppe definiert. Der Großteil der ca. 42 Gattungen orientiert sich - wie die großen Augen und die ohne einen Tragus versehene Ohrmuschel errahnen lassen - optisch und mit Hilfe des Geruchsinnes. Rousettus-Arten sind innerhalb der Familie die einzigen Vertreter einer Echoortung, die mit der Zunge über Sprenglaute erzeugt wird (Denny 1976, Vater 2000).

Die Beschränktheit der Taxonanzahl lässt keine intensive Diskussion zu alternativen phylogenetischen Hypothesen zu. Von Interesse ist aber, ob die Innengruppe sich in die Phyllostomidae (*Micronycteris minuta* und *Tonatia bidens*) und in die Molossididae-Repräsentanten (*Chaerephon pumila* und *Molossops temminckii*) aufteilt: das strikte Konsensus-Kladogramm belegt für die Bulldoggfledermäuse zwar eine polytome Beziehung, die Blattnasen aber sind als Monophylum definitiv separiert. Das phylogenetische Signal ist deutlich.

Fundamental für die Diskussion des Kladogramms ist die Einschätzung von Sprague, der im Jahre 1943 die Hyolaryngealregion vieler Placentalia untersucht und besonderes Augenmerk auf die Fledertiere gelenkt hatte (S. 397, meine Betonung): „The hyoid apparatus of *Rousettus* is the most generalized of the *Megachiroptera*, and represents in many respects a generalized eutherian condition.“ Die beiden Informationen, die in dieser Aussage beinhaltet sind, bilden die Ausgangsbasis der interpretativen Zusammenhänge.

Mit den Aves bilden die Chiropteren die einzigen rezenten Vertebraten, die des aktiven Fluges mächtig sind. Das Echolotsystem und die Fähigkeit zu fliegen haben zu ihrer globalen Präsenz beigetragen und ihnen die Besetzung diverser Nischen ermöglicht (Thomas *et al.* 2004). Die molekularen Datensätze nach Springer *et al.* (2001) oder Teeling *et al.* (2005) haben eine tiefe Divergenz zwischen den Crasenycteridae, Hipposideridae, Megadermatidae, Pteropodidae, Rhinolophidae und Rhinopomatidae (in der potentiellen Unterordnung „Yinpterochiroptera“ eingeordnet) und den „Yangochiroptera“ (den restlichen zwölf Familien) aufgezeigt.

Manche fossilen Fledertiere sind derart hervorragend erhalten, dass an ihnen morphologische Merkmale belegt werden konnten, die mit dem Gebrauch des Biosonars assoziiert wurden (Habersetzer und Storch 1989). Darunter fallen eine moderat vergrößerte Cochlea, der Processus orbicularis des Malleus und ein an der Spitze cranial expandiertes Stylohyale. Die Frage, ob das Echolot-System ein oder

zwei Mal entstand, hängt mit der phylogenetisch-systematischen Positionierung der fossilen Taxa *und* insbesondere der Pteropodidae zusammen. Im Gegensatz zu Simmons und Geisler (1998) definierten Springer *et al.* (2001) und Teeling *et al.* (2005) die mindestens 53 Millionen Jahre alte Spezies *Icaronycteris index* als basalen Vertreter zu allen anderen Chiropteren. Das Resultat beruhte bei der jüngeren Arbeit auf einer Reanalyse des 1998er Datensatzes samt des Vorgebens einer molekularen Kladogramm-Hierarchie. Da *Icaronycteris index* Charakteristika ähnlich der rezenten Formen aufweist, argumentieren beispielsweise auch Jones und Teeling (2006, S. 151) für die einmalige Entstehung der Echolot-Peilung und den sekundären Verlust innerhalb der Pteropodidae: „...subsequently lost in pteropodids receives strong support.“ Die Erwerbung des laryngealen Biosonars setzten sie approximativ vor 85 bis 65 Millionen Jahre an.

Diesem Szenario folgend re-evolierte das Echolot-System innerhalb der Flughunde in einem sekundären und modifizierten Schritt. *Rousettus* wird aufgrund der abasalen Position innerhalb der Pteropodidae (diese systematische Tendenz wird auch von Giannini und Simmons 2003 unterstützt) nicht als intermediäres Stadium im Verlust der Biosensor-Technik gesehen (Teeling *et al.* 2005, Jones und Teeling 2006). Die in einem moderaten Maße vergrößerte Cochlea, die in ihrer Größe mit derjenigen der Echolot-Exemplare überlappt, wird als Plesiomorphie interpretiert und die Zunahme der Augengröße als eine Synapomorphie, entstanden nach der „Degeneration“ der Biosensor-Mechanismen. Spekuliert wird auch über die multiharmonischen Breitband-Laute der Pteropodidae, die als stammesgeschichtliche Altlasten interpretiert werden. Konträr zu den eben dargelegten Resultaten favorisierten Eick *et al.* (2005) eine Phylogenie, die das Aufkommen der Echolotpeilung als ein konvergentes Phänomen erklärt: dieser Hypothese folgend entstand sie innerhalb des letzten gemeinsamen Vorfahrens der Hipposideridae, Megadermatidae und Rhinolophidae und andererseits in dem Ahnen der restlichen Echolot anwendenden Taxa. Auf diese weitreichenden Schlussfolgerungen wird zu einem späteren Zeitpunkt eingegangen.

Drei Echolot-Kategorien lassen sich differenzieren: (1) lange andauernde, konstante Frequenzen mit Doppler-Frequenzverschiebung, (2) Breitband- und (3) Schmalband-Frequenzen (Schnitzler *et al.* 2003, Siemers und Schnitzler 2004). Die Signale variieren sowohl in ihrer harmonischen Struktur als auch in ihrer Intensität. Fledertiere modifizieren ihre Laute je nach Habitat und innerhalb einer Familie existieren adaptiv geprägte Variationen (Neuweiler 1989). Die hier notwendige kurze Ausführung der Biosensor-Muster für die Spezies der modellierten Hyolaryngealkomplexe folgt Jones und Teeling (2006).

(1) Kurze Breitband-Klicklaute (< 1 ms und 12-70 kHz): Die höhlenbewohnenden

Flughunde der Gattung *Rousettus* erzeugen die paarweise auftretenden Klickgeräusche (pro Lippe eines) durch das Anheben der Zunge vom Mundboden. Die Prozedur ist funktional betrachtet völlig andersartig strukturiert als der laryngeal konzipierte Biosensor. Klicklaute sind bei den übrigen Vertebraten üblich (beispielsweise bei „Insectivora“ oder Zahnwalen) (siehe Griffin 1958 und Thomas *et al.* 2004). Generell wurden diese Vokalisationsformen als rudimentär und bei der Erkennung potentieller Hindernisse als wenig hilfreich betrachtet. Holland *et al.* (2004) aber konnten belegen, dass *Rousettus aegyptiacus* qualitativ wesentlich besser ausgerüstet ist als bisher angenommen. Die Klicklaute können für überaus kurze Zeitfenster ihre Bandbreiten minimieren und dadurch ihre Energie in Frequenzen bündeln, in denen Chiropteren am besten zu hören vermögen. Jones und Teeling (2006, S. 153) kommentierten dies mit: „The signals used by *Rousettus* might be more sophisticated than was previously believed.“ Holland und Waters (2005) belegten auch, dass - ähnlich zu den Hufeisennasen - *Rousettus* ihre Ohren während des Echolot-Vorgangs bewegen, doch vermutlich nicht um Angriffsziele in einer Vertikalebene zu lokalisieren, sondern um die Sensibilität bezüglich der Flugrichtung zu intensivieren.

Die Spraguesche Definition (1943, siehe oben) und das hier präsentierte 3D-Modell lassen im Grunde genommen, basierend auf den Erkenntnissen der Lebensweise von *Rousettus*, eine eher abgeleitete Hyolaryngeal-Morphologie erwarten. Form und Funktion lassen sich nicht unbedingt ohne experimentelle Studien aufeinander beziehen (hier ist der methodologische Ansatz von Bock und von Wahlert aus dem Jahre 1965 hilfreich).

(2) Kurze, multiharmonische Breitband-Signale: Für die Phyllostomidae belegten Jennings *et al.* (2004) die Anwendung harmonischer Strukturen, vermutlich zur Verbesserung der klassifizierenden Vorgehensweise. Ethologische Experimente führten Korine und Kalko (2005) auch für zwei Phyllostomidae-Vertreter durch (siehe auch Thies *et al.* 1998).

(3) Die fundamentale harmonische Struktur dominiert die Schmalband-Signale: Schmalband-Töne zeigen eine limitierte Frequenzmodulierung und ein relativ langes Andauern (> 5 ms). Schnitzler *et al.* (2003) dokumentierten diese Art der Echolot-Peilung für Fledermäuse, die in offenen Räumen operieren und Beuteobjekte detektieren müssen, die sich in einer größeren Distanz bewegen. Die Länge der Signale soll dazu verhelfen, dass die zurückkehrenden Echos nicht mit den ausgeströmten Impulsen interferieren. Molossidae gehören zu den geschilderten Fledermaus-Taxa. Studien zum komplexen Jagdverhalten von *Molossus molossus* präsentierten Mora *et al.* (2004).

Die letzten beiden Formen der Echolotanwendung weisen eine komplizierte Anpassung auf und würden dementsprechend auf eine abgeleitete Morphologie hinweisen. In

diesen Fällen könnte auf eine Korrelation von Form und Funktion geschlossen werden. *Micronycteris minuta* und *Tonatia bidens* und in die Mollosidae-Repräsentanten *Chaerephon pumila* und *Molossops temminckii* differenzieren sich deutlich von der *Rousettus*-Morphologie. Dem Kommentar von Jones und Teeling (2006, S. 149, meine Betonung: „The extensive adaptive radiation in echolocation call design is shaped *largely by ecology*, showing how perceptual challenges imposed by the environment can often override phylogenetic constraint“) kann - was die Phyllostomidae und Molossidae betrifft - aus vergleichend-morphologischer Sicht nur partiell beigeplichtet werden. Jones (2000, S. 374) wies aber darauf hin, dass „Echolocation calls clearly have a strong genetic component. However, fine-tuning of calls could be developed by social learning, and requires subtle analysis.“

Griffiths (1982) und Griffiths und Smith (1991) verdeutlichten durch das Studium der Hyoidmorphologie adulter Exemplare von Emballonuridae- und Rhinopomatidae- bzw. Phyllostomidae-Vertretern die phylogenetische und adaptive Signifikanz dieser Schlüsselregion. Wassif und Madkour (1968, S. 16) untersuchten ägyptische Chiropteren und bestätigten: „Sprague (1943) studied the hyoid apparatus of *Rousettus leachi* which is considered as the most generalized of the Megachiroptera, representing in many respects the Eutherian type.“ Ausgehend von dieser Diagnose, auf die zu Beginn der Analyse hingewiesen worden ist, sollte eine kritische Distanz zu den Hypothesen von Teeling *et al.* (2005) oder Jones und Teeling (2006) beibehalten werden.

Aus der molekularen Perspektive ist es „einfacher“, den sekundären Verlust des Echolot-Systems bei den Pteropodidae zu erklären. Die vorliegenden Morphologien der Hyolaryngealkomplexe lassen aufgrund der fundamentalen Differenzen der Gestalt zwischen *Rousettus* und den Molossidae- sowie Phyllostomidae-Exemplaren diese Hypothese unwahrscheinlicher erscheinen. Teeling *et al.* (2005) hatten die fossilen Chiropteren mit einer „molecular constraint“-Methodik als basale Vertreter der Chiropteren ermittelt (die Frage nach der Eignung dieser Variante muss offen bleiben) und die traditionelle Separierung in Micro- und Megachiroptera durch das Paraphylum der Pteropodidae aufgelöst. Um das zweifach-konvergente Entstehen des Echolotes zu vermeiden, werden die Pteropodidae als ehemalige Biosensor-Formen interpretiert. Die komplexe Umgestaltung, die diese Modifizierungen mit sich brächten, ist immens.

Auch anhand weniger, aber ausgesuchter, Taxa können die deutlichen anatomischen Diskrepanzen aufgezeigt werden. Die in dieser Studie erarbeitete Hyolaryngeal-Datenmatrix enthält 150 Definitionen von Merkmalen. Das „Erzeugen von Echolot“ ist mit dieser (einzigen) Merkmalsdefinition also nicht angemessen beschrieben. Wenn, wie Jones

und Teeling (2006, S. 155 oder Jones und Holderied 2006) suggerierten, „Echolocation, similar to morphology, is a flexible character that is often shaped more by ecological demands than by phylogeny“, dann ist das eine grobe Vereinfachung der Faktenlage. Die Grundlage der Echolotung, der Larynx, demonstriert bei *hochspezialisierten* Arten durchaus ein *phylogenetisches* als auch ein *adaptives* Signal: *quod erat demonstrandum*.

Jones und Teeling (2006) muss aber dahingehend zugestimmt werden, dass weitere Daten hinsichtlich der Beantwortung der Frage nach der ein- oder zweifachen (oder mehrfachen?) Evolution des Echolotes, nötig sind.

Analyse 2

Es wäre hasardeurhaft zu glauben, dass die größte Säugetierordnung „Rodentia“ mit 2277 Arten (Wilson und Reeder 2005) mit einer Analyse anhand von fünf Spezies auch nur annähernd systematisch beschreibbar wäre. Interessant ist aber in diesem Zusammenhang die Frage, ob die Hyolaryngealmerkmale der vier Familien-Repräsentanten eine Tendenz der Subordo-Systematik widerspiegeln. Daher wurde die Außengruppe *Glis glis* (Glirinae, Gliridae) paraphyletisch zur Innengruppe definiert und auch nicht mit dem zweiten Gliridae-Vertreter (*Eliomys* sp., Leithinae) *a priori* kombiniert.

Brandt (1855) führte die Unterordnungen der Nagetiere mit den Bezeichnungen Hystricomorpha, Myomorpha und Sciuromorpha ein. Im Jahre 1899 präsentierte Tullberg eine divergierende Systematik, die hauptsächlich zwischen den Hystricognathi (Bathyergomorphi und Hystricomorphi) und den Sciurognathi (Sciuromorphi und Myomorphi) unterschied. Basis waren Brandtsche Merkmalsbezüge in Form des Masseterkomplexes als auch Charakteristika der Mandibula. Auf eine modifizierte Art und Weise wurde entweder die „duale“ Hypothese bevorzugt (u. a. Patterson und Wood 1982, Landry 1999) oder die Konstellation nach Brandt: prominente Beispiele sind die Arbeiten von Simpson (1945), Wood (1965) oder Lavocat (1978). Umverteilungen und Korrekturen innerhalb der beiden Systeme waren eine logische Konsequenz.

Weber (1904), Wood (1955, 1959), Hartenberger (1985) oder beispielsweise McKenna und Bell (1997) haben weitreichende Separationen vorgenommen und fünf bis 16 Gruppierungen identifiziert, die einen Status als Subordo - mehr oder weniger explizit formuliert - zugewiesen bekamen. Interessante Abrisse bezüglich der Geschichte der Nagetier-Klassifikation finden sich bei Simpson (1945), Wood (1955, 1959 und 1965), Hartenberger (1985), Landry (1999) oder Wilson und Reeder (2005).

Ungefähr 30 bis 35 Familien rezenter Rodentia wurden in der letzten Semi-Dekade diagnostiziert und bilden daher eine relativ konstante Ansammlung: Kontestable

Themen sind potentielle Subfamilien. Die Monophylien der Familien werden auch von den molekularbiologischen Arbeiten großenteils bestätigt (u. a. Grassé und Dekeyser 1955, Corbet und Hill 1986, Hartenberger 1985, Wilson und Reeder 1993, 2005), so dass Carleton und Musser (2005, S. 747) hinsichtlich der Subordo-Debatte optimistisch prognostizierten: „The stability of these genetic clades, superposed upon the morphological evidence mustered and classifications promulgated over the last 150 years, lends some empirical confidence that agreement about rodent suborders will be eventually realized, perhaps in less than a decade.”

Entwicklungsbiologische (Luckett 1985) und dentocraniale (Vianey-Liaud 1985) Merkmale oder auch die Mittelohranatomie (Meng 1990) sprechen für einen gemeinsamen evolutionären Ursprung der Sciuridae und der Aplodontidae (siehe auch Adkins *et al.* 2001, 2003 oder Waddell und Shelley 2003). Für die Interpretation der Analyse 2 ist die Diskussion der Gliridae wichtiger, die mit den beiden erwähnten Familien innerhalb der Sciuomorpha eingeordnet werden. Die in vielen Studien (u. a. Wahlert *et al.* 1993) befürwortete phylogenetische Allianz aus Myomorpha und Gliridae wird inzwischen als Konvergenz interpretiert (u. a. Landry 1999, Maier *et al.* 2002). Vor allem auch Bugges Meilensteine (1971a, 1985) und Daten zur Mittelohranatomie (Meng 1990) widersprechen einer Einstufung der Bilche innerhalb der Myomorpha (contra Mickoleits Einschätzung 2004). Der Fossilbericht belegt die Existenz der Gliridae bis in das frühe Eozän und spricht ebenso für eine nähere Verwandtschaft mit den Sciuromorphen (Hartenberger 1994, Vianey-Laud und Jaeger 1996). Nukleäre und mitochondriale Sequenzanalysen indizieren ebenfalls eine Schwestergruppenbeziehung zu den Sciuridae-Aplodontidae oder den Sciuridae (Reyes *et al.* 1998, Huchon *et al.* 1999, 2002; Murphy *et al.* 2001a, Adkins *et al.* 2001, 2003; Kramerov und Vassetzky 2001, Montgelard *et al.* 2002). Die Ergebnisse sind für die vorliegende Studie insoweit relevant, als sie die Gliridae als basale Nagetiere kennzeichnen und sich durch die Wahl des Siebenschläfers *Glis glis* (Glirinae) und die sukzessive Segmentierung - und somit den basalen Status der Innengruppe einnehmend - von *Eliomys* sp. (Gliridae, Leithinae) ein bestätigendes Signal hinsichtlich (1) ihrer phylogenetischen Nähe und (2) ihrer plesiomorphen Konstitution liefern.

Das nächste Segment bildet *Ctenodactylus* sp. und als benachbartes Monophylum wurde *Anomalurops beecrofti* und *Castor canadiensis* errechnet. Sowohl die Anwendung der Ausgangssystematik nach Tullberg (1899) als auch nach Brandt (1855) begünstigte eine Gruppierung innerhalb der Sciurognathi oder Sciuomorpha (Simpson 1945, Hartenberger 1985, McKenna und Bell 1997). Die plesiomorphe Morphologie des Cranium gekoppelt mit der apomorphen Strukturierung der Dentition und der reiche Fossilbericht seit dem späten Eozän Nordamerikas (Korth 2001)

stehen exemplarisch für eine problematische Systematisierung der Castoridae (aus dem mittleren Jura Chinas wurde ein beeindruckendes Exemplar einer Art entdeckt, die bereits in einem sehr frühen Stadium der Säugerevolution ökomorphologische Konvergenzen zu den heutigen Bibern aufwies; Ji *et al.* 2006).

Eizirik *et al.* (2001), Huchon *et al.* (2002), Adkins *et al.* (2003) oder DeBry (2003) belegten eine wahrscheinliche Gruppierung der Castoridae und Geomyidae in einem Taxon, welches unter anderem auch die Anomaluridae enthält. Molekulare Studien (Montgelard *et al.* 2002), die *Pedetes* und *Anomalurus* enthielten, stellten basierend auf der Untersuchung zweier mitochondrialer Gene ein Schwestergruppenverhältnis zu den Sciuromorpha-Hystricognathi dar. Meng (1990) oder Bryant und McKenna (1995) haben anhand vergleichend-anatomischer Studien für frühe stammesgeschichtliche Verbindungen zu den Ctenodactylidae-Hystricognathi plädiert. Martin (1993, 1995) und Landry (1999) beispielsweise schränkten diese potentielle nahe Verwandtschaft auf die Pedetidae ein.

Die Gundis oder Kammfinger (Ctenodactylidae) sorgten innerhalb der systematischen Nagetierforschung für Desorientierungen: Tullberg (1899) platzierte sie zusammen mit den Sciurognathi, während Chaline *et al.* (1977) auf die Phänomene der Hystricomorphie und der Sciuromorphie verwiesen. Simpson (1945), Wood (1965) und Carleton (1984) erklärten vorsichtig eine eigene Subordo „*incertae sedis*“. Definitive isolatorische Tendenzen durch die Positionierung in eine eigene Unterordnung wurde von McKenna und Bell (1997) publiziert. Carleton und Musser (2005) machten darauf aufmerksam, dass ein großer Teil der Resultate aus diversen biologischen Subdisziplinen die Assoziation der Hystricomorpha *sensu lato* und der Ctenodactylidae nach Thomas (1896) bestätigten: paläontologische Befunde (Flynn *et al.* 1986, Marivaux und Welcomme 2003), kladistische Analysen mit vergleichend-morphologischen Ansätzen (Bugge 1971b, 1985; Luckett 1985, Luckett und Hartenberger 1985b; Meng 1990, Martin 1993, 1994a; Landry 1999) und schließlich die Bewertung mitochondrialer und nukleärer Sequenzen (Huchon *et al.* 2002, Montgelard *et al.* 2002, Adkins *et al.* 2003). Huchon und Douzery (2001) als auch Montgelard *et al.* (2002) halten Asien für die wahrscheinliche Herkunft des letzten gemeinsamen Vorfahren der Klade Ctenodactylidae-Hystricognathi.

Wilson und Reeder (2005) bzw. Carleton und Musser (2005) verwendeten provisorisch die Unterordnungen Anomaluomorpha, Castorimorpha, Hystricomorpha, Myomorpha und Sciuromorpha. Die Monophylie-Indizien für die Taxa Hystricomorpha, Myomorpha und Sciuromorpha halten sie für stichhaltiger als die für die anderen beiden Subordines und verweisen auf zukünftige Forschungsergebnisse, um deren Klassifikation zu konkretisieren.

Zusammenfassend kennzeichnet Analyse 2 die Gliridae-Repräsentanten *Glis glis*

und *Eliomys* sp. als näher miteinander verwandt und basal mit einer sukzessiven intermediären Position der Ctenodactylidae und final einer Schwestergruppenbeziehung der Anomaluridae und Castoridae; letztere werden analog zu den Ergebnissen von Huchon *et al.* (2002, S. 1059) auch als „mouse-related rodents“ beschrieben. Die Resultate können trotz der limitierten Anzahl an Taxa zwar als ein interessantes phylogenetisches Indiz betrachtet werden, sollten aber auch definitiv als Anregung zu einer Vertiefung der Untersuchung der Hyolaryngealregion innerhalb der Nagetierforschung verstanden werden (v. a. auch aufgrund der partiell defizitären Äquivalenz der ontogenetischen Stadien).

Mag die tentative stammesgeschichtliche Nähe der Anomaluridae und Castoridae aufgrund ihrer taxonomischen Kongruenz zu den molekularen Resultaten nicht sonderlich erstaunen (Huchon *et al.* 2002), so ist die Schwestergruppenbeziehung des gleitenden Dornschwanzhörnchens und des semi-aquatisch lebenden Bibers aus adaptiven Gesichtspunkten auf den ersten Blick dubios. Bei einer im Adultstadium derartig abweichenden Lebensweise und beträchtlichen anatomischen Verschiebungen - bei Bibern und Delphinen liegt die Epiglottis beispielsweise oben, innerhalb der Nasenhöhle, um ein Schlucken und Kauen unter Wasser zu ermöglichen ohne in Konflikt mit dem Atemweg zu geraten (Hildebrand und Goslow 2004) - erscheint dieses Monophylum unwahrscheinlich. Zwei Punkte widersprechen dem: (1) es handelt sich nicht um Komplexe adulter Exemplare und (2) ein potentieller Konservatismus bzw. eine Non-Korrelation von Form und Funktion (siehe auch die Diskussion zu den Analysen 5-7) können nicht ausgeschlossen werden.

Hutterer und Peters (2001) untersuchten das vokale Repertoire von *Graphiurus parvus* und verglichen ihre Resultate mit den Ergebnissen anderer Gliridae aus diversen Publikationen. Elf Bilcharten leben in der paläarktischen Region, ca. zehn weitere in Afrika, die dem Genus *Graphiurus* angehören (Holden 1993). Hutterer und Peters (2001) konnten vier bis sechs Vokalisationsformen differenzieren. Sie vermuteten aber mehr, die aufgrund der Versuchsbedingungen nicht näher definierbar waren; auch Ultraschalltöne konnten dadurch nicht erforscht werden (diese Funktion scheint aber für alle Gliridae wahrscheinlich; siehe Kahmann und Ostermann 1951, Schleidt 1952). Einige der entdeckten Töne wiesen Varianten auf, andere wirkten eher stereotyp. Der Großteil der aufgezeichneten Vokalisation wurde auf ein bei Verärgerung auftretendes Verhalten zurückgeführt. Die schwer zugängliche, da nur auf Russisch publizierte, Arbeit von Konstantinov und Movchan (1985) untersuchte ebenfalls die Repertoires einiger Bilche wie beispielsweise *Glis* oder *Eliomys* und belegte basierend auf wenigen strukturellen

Merkmalen zwei Basiskategorien mit Subklassifizierungen. Ein phylogenetischer Zusammenhang wurde nicht erörtert. Das gleiche gilt für die Arbeiten von Baudoin (1982) und Baudoin *et al.* (1984): hinsichtlich der akustischen Kommunikation die genaueste Arbeit (auch hinsichtlich ihrer Methodik) über *Eliomys quercinus* wurden drei generelle Klassen festgelegt, die sich in sechs bis sieben Tonkategorien aufteilen lassen. Für *Eliomys* lassen sich offensichtlich keine außergewöhnlichen Charakteristika belegen, obwohl die komplexe Strukturierung des *M. thyreoarytenoideus* (siehe Merkmal 138) ein aufwendiger gestaltetes Repertoire vermuten lassen könnte. Hutterer und Peters (2001, S. 73) weisen aber darauf hin, dass „it is not possible yet at present on the basis of the available data to establish whether there are vocalization types common to the family Gliridae or some of its genera which may be homologous, being either synapomorphic or plesiomorphic characters. It is possible that a more comprehensive intergeneric comparison will reveal that certain genera of the Gliridae or each of them has peculiar vocalization types.“ Mehr experimentelle Daten, v. a. hinsichtlich einer Form-Funktion-Analyse, wären hilfreich um die Kluft zwischen reiner Physik und purer Morphologie zu füllen.

Die Brücke zwischen einer spezifischen vokalen Kommunikation (der Alarmgebung), der Evolution der Tagaktivität und der sozialen Organisation bei Nagetieren wurde in der Arbeit von Shelley und Blumstein (2005) gebildet. Ihre Resultate sprechen für die These, dass die Entwicklung einer tagaktiven Lebensweise der einer alarmgebenden vorausging. Sie halten das „alarm calling“ für ein Mittel, um mit potentiellen Räufern zu kommunizieren. Den kompletten Ausschluss der Hypothese, dass dieses Phänomen dem Schutz des Nachwuchses dient (Blumstein *et al.* 1997), konnten Shelley und Blumstein (2004) nicht erbringen. Auch hier wären morphologische Daten zur Prüfung einer eventuellen Korrelation wünschenswert.

Akustische Signale subterranean Rodentia wie *Ctenomys talarum* (Hystricomorpha) wurden im Sinne physikalischer Charakteristika der Lautbildungen und ethologischer Muster korreliert. Schleich und Busch (2002, S. 123) kommentierten: „These low-frequency vocalizations, also found in other non-related subterranean rodents, may reflect an adaptation to the acoustic conditions of the habitat.“ Ähnlich argumentierten Heth *et al.* (1986, S. 1287): „These characteristics matched perfectly with the mole rat features of vocalization and hearing, thus reflecting the operation of natural selection for adaptive vocal communication in the underground tunnel ecotope.“ Hier fehlen die Untersuchungen zur laryngealen Morphologie, um die Existenz apomorpher (oder plesiomorpher!) Merkmale zu belegen, die aber, anhand des in der vorliegenden Analyse demonstrierten Beispiels einer „unwahrscheinlichen“ *Castor-Anomalurus*-Monophylie, der Form-Funktion-Problematik Rechnung tragen würde.

Das fundamentale Problem liegt natürlich wieder in der Frage nach der Äquivalenz der ontogenetischen Stadien, da eine exakte Bestimmung einiger Exemplare nicht vorgenommen werden konnte. Dies wird vor allem in den Analysen 5-7 relevant sein.

Analyse 3 und 4

Die beiden Anlansen berücksichtigen das molekular höchst unwahrscheinliche Volitantia-Konzept und sollen die potentiellen Affinitäten der Hyolaryngealregionen der Dermopteren und der Pteropodidae aufzeigen: beide Taxa weisen eine hohe Ähnlichkeit auf. Sie bilden jeweils die Basis der Innengruppe bzw. die Außengruppe und demonstrieren die ohnehin anhand einer oberflächlichen Inspektion der 3D-Modelle oft auffällige Übereinstimmung. Im Gegensatz zu den postcranial orientierten Analysen (beispielsweise Sargis 2007), die im Grunde genommen bereits *a priori* eine hohe Affinität belegen, scheinen die Hyolaryngealmerkmale - ausgehend von der in der ersten Analyse beschriebenen, größtenteils symplesiomorphen, Morphologie von *Rousettus* nach Sprague (1943), die auch nicht als adaptives Signal gewertet wurde, aus exakt entgegengesetzten Gründen zu harmonieren: sowohl Pteropodidae als auch Dermopteren können mit basalen Charakteristika in Verbindung gebracht werden. Adaptive Signale scheinen, folgt man dieser konsequenten Argumentation, zu fehlen.

Analyse 5-7

Aufgrund der Variationsmöglichkeit bei der Wahl des Primaten-Taxons ist eine Inkongruenz entstanden. Zwei unterschiedliche Monophyla werden bestätigt: die „Primatomorpha“ mit der Schwestergruppenbeziehung bestehend aus Primates und Dermoptera und die „Sundatheria“, das aus den Schwestergruppen Scandentia und Dermoptera gebildet wird. Für die Primatomorphen würden sich 15 Grundplanmerkmale identifizieren lassen und für die Euarchonta 27. Die Sundatheria sind durch 19 gemeinsame Merkmale belegt, während die Euarchonten 14 Grundplanmerkmale aufweisen. Wie bereits Analyse 3 demonstriert, besteht eine *potentielle* morphologische Kluft zwischen den beiden Lorisiformes-Vertretern, da die Hyolaryngealform von *Loris* sp. mehr Ähnlichkeiten zu *Tarsius* als zur eigentlichen, unzweifelhaften, Schwestergruppe aufweist.

Der Schlüssel zur Erklärung der hier aufgetretenen Problematik unterschiedlicher Primaten-Schwestergruppen könnte in der adaptiven Interpretation der Galagidae-Lorisidae-Aufspaltung liegen. Eindrucksvoll beschrieben Rasmussen und Izard (1988)

und vor allem Rasmussen und Nekaris (1998), wie aus anfänglichen Unterschieden in der Nahrungspräferenz und in der Nahrungssuche ein kaskadenartiger Prozess in divergierende Richtungen ablief. Entsprechend diesem adaptiven Modell spezialisierten sich die ancestralen Lorisidae-Vertreter auf giftige und kryptische Beute, während sich die frühen Galagidae-Formen auf aktive - also schneller fliehende - Beutetiere konzentrierten.

Lederhouse (1990) schilderte, dass besonders Adultformen der Lepidopteren atoxische Nahrungsquellen bilden, die durch eine Verbesserung des Seh- oder Geruchsinnes besser greifbar werden und vor allem durch ihre Betonung der raschen Lokomotion oft auf einen sekundären Verteidigungsmechanismus verzichten. Plausibel sind daher die (konvergent entstandenen) verlängerten Fußwurzeln der Tarsier und eines großen Teils der Galagos. Aber bereits für die Raupen derselben Art können andere Mechanismen entscheidend sein (Guilford 1990): eine kryptische Verhaltensweise oder für den Jäger definitiv gefährlicher, toxische Abwehrmechanismen, zwingen den Angreifer zu physiologischen Anpassungen.

Beobachtungen durch Feldforschungen verstärken die Indizien. Bereits eine frühe Arbeit wie Jewell und Oates (1969) belegte im Nahrungsspektrum der Lorisidae einen hohen Anteil an giftigen Elementen. Der Forderung von Rasmussen und Nekaris (1998, S. 277), diese Hypothese zu testen („more fieldwork is required on food-choice among free-ranging lorises...“), gingen sie durch die Arbeit aus dem Jahre 2003 selbst nach. Sie untersuchten die Ökologie von *Loris lydekkerianus lydekkerianus* im Süden Indiens. Knapp 63 % der Beutetiere sind Termiten und Ameisen. Das Nahrungsspektrum der Primatenart beinhaltet 17 Insektenfamilien, Mollusken, Arachniden und kleinere Vertebraten. Darunter sind auch als toxisch eingestufte Taxa einzuordnen. Ein weiteres Indiz scheint das nach dem Beuteverzehr auftretende (ungewöhnliche) Verhalten des Niesens oder das Säubern durch Eigenurin zu sein. Tote Exemplare enthielten in ihren Mägen einen hohen Anteil an Calcium, Proteinen und Fettsäuren, was für eine Lokalisierung innerhalb komplett oder zumindest stark faunivorer Taxa wie *Galago demidoff* oder *Tarsius* sp. spricht (Gursky 1997; Sussman 1999; Nekaris und Rasmussen 2003).

Nekaris (2001) konnte aufzeigen, dass Loris im Vergleich zu anderen nachtaktiven „Prosimiae“-Repräsentanten, inklusive Galagos, als geselliger gelten (disperse Formen). Nekaris und Rasmussen (2003) führten diese Ethologie auf das extrem häufige Auftreten der Beutetiere zurück und auf das daher fehlende Konkurrenzphänomen. Ein wichtiges Fazit ihrer Arbeit ist der potentielle Einfluss der Verteilungsmuster der Invertebraten-Nahrung auf die Sozialstrukturen der Primaten - additiv zur Blätter- und Früchteverteilung.

Die beobachtete Verhaltensökologie unterstützt die Sicht, dass ancestrale Loris-Spezies

ihr Hauptaugenmerk auf den Geruchssinn und das vorsichtige Abtasten von Substraten richteten und ihre rezenten Nachkommen daher ein verstärktes olfaktorisches System und ein langsames Klettern konstatieren lassen. Die physiologische Adaptation an toxische Beute soll der Grund für den reduzierten Grundstoffwechsel sein (Rasmussen und Izard 1988; Nekaris und Rasmussen 2003), wobei allerdings ein Blick von der primatologischen hin zur mammalogischen Literatur einen konträren Befund widerspiegelt (Silva *et al.* 2004). Die Senkung des Grundstoffwechsels aber hatte definitiv einen starken Einfluss auf die Reproduktionsraten und die life history (Nekaris 2001).

Die Hypothese von Rasmussen und Nekaris (1998) erklärt die heutige Galagidae-Morphologie mit der Ausprägung der verbesserten Sprungkraft und der Spezialisierung auf den Hörsinn. Ein Produkt ist die sehr gut ausgebildete vokale Kommunikation. Basis hierfür ist der Hyolaryngealapparat: Kann die sich bei *Loris* und *Galago* deutlich unterscheidende Morphologie harmonisch in eine adaptive Interpretation der Galagidae-Lorisidae-Aufspaltung integriert werden?

Dem Einwand von Washburn (1951, S. 300), dass „it is easy to guess that a form is adaptive, but the real problem is to determine the precise nature of a particular adaptation“, kann nur zugestimmt werden. „The work I have been interested in is designed to demonstrate the relation of form to function. My feeling has been that it is impossible to do more than guess about this matter using traditional anthropological measurements, and that the literature is already too full of uncontrolled speculations.“ Wie sich dies zu den Arbeiten F. Szalays verhält, wird in einem späteren Teil der Arbeit zu diskutieren sein. Auch Starck und Schneider (1960, S. 545) wiesen wiederholt darauf hin, dass „Aussagen über die Funktion eines Muskels, die allein aufgrund morphologischer Analysen gemacht werden, sind jedoch nur mit größter Vorsicht zu bewerten.“

Der Larynx-Experte Negus (1962, S. 127) folgerte in seinem Kapitel über die Phonation, dass „the use of voice, in the case of Mammals, is governed by the mode of life rather than by the anatomical structure.“ Wenige Seiten zuvor (S. 123) beschrieb er: „In *grass, reeds or scrub*, sound is of great value, and even more so in animals such as perching Birds, Lemurs and Monkeys, which live amongst trees. Slothful animals such as Sloths and Koalas, or those with a *fixed habitat*, such as Rabbits, do not need to call. Phonation is more frequent in the more rapidly moving and energetic species, such as Chimpanzees, than amongst the less mobile Orangs and Gorillas.“ Diese Beobachtungen gilt es auf die Lorisiformes-Vertreter hin zu untersuchen.

In der Analyse 1 wurde darauf hingewiesen, dass die Hyolaryngealstruktur von

Roussettus aegyptiacus laut Sprague (1943) dem basalen Eutheria-Zustand relativ nahe ist. Die Analysen 3 und 4 demonstrierten die bereits auf den ersten Blick bestehende auffällige Ähnlichkeit mit *Cynocephalus volans*. Es kann indirekt und vorläufig, also ohne das Untersuchen des kompletten Eutheria-Bestandes, eine relativ symplesiomorphe Morphologie der Zungenbein- und Kehlkopfstruktur bei Dermopteren gefolgert werden. Dies hätte für die Interpretation der Analysen 5-7 zur Folge, dass die Knorpelstrukturen des Hyolaryngealapparates von *Galago demidoff* gegenüber dem Erscheinungsbild bei *Loris* sp. als ursprünglicher zu gelten hat, da der *Galago*-Vertreter eine starke Tendenz zu einer Monophylie-Bildung mit dem Dermopteren-Repräsentanten aufweist („Primatomorpha“).

Diese Herleitung würde sich - wiederum nur *prima facie* - konträr zu der bereits besprochenen Rasmussen und Nekaris (1998)-Hypothese positionieren: Man hätte aufgrund der Betonung der vokalen Kommunikation bei den Galagidae eine „abgeleitete“ Morphologie erwartet. Auch potentielle Autapomorphien in der Myologie, wie man sie in Form des *M. thyreotrachealis* vermuten könnte, sind irrelevant: Der Muskel gilt gemeinhin als eine aberrante Version des *M. cricothyreoideus* (siehe Merkmal 136) und wurde von Fürbringer bereits im Jahre 1875 beschrieben - für *Stenops gracilis* (Synonym für *Loris tardigradus*). Bei der Codierung wurde allerdings der Beobachtung von Starck und Schneider (1960) gefolgt.

Bevor auf die Lebensweise der Lorisiformes und die Überprüfung der Negusschen These eingegangen wird, soll als ein weiterer Aspekt die Differenz der generellen Fetalentwicklung zwischen den Lorisidae und Galagidae betrachtet werden. Teilweise beträchtliche Unterschiede im Plazenta-Aufbau und Strukturen, die mit der Einbettung in der Uterushöhle und dem heranwachsenden Fötus korrelieren (Luckett 1975), sind feststellbar. Bei den Strepsirrhini wird generell von einer nondeciduaten Plazenta gesprochen. Die Eigenschaften der fetalen Membranen entsprechen den ancestralen Eutheria-Konditionen. Dies beinhaltet eine Amniogenese durch Faltung, die Entwicklung einer vorübergehenden choriovitellinen Plazenta, ein in späteren Stadien verkümmender freier Dottersack, eine große und blasenförmige Allantois und die Bildung einer diffusen, epitheliochorialen Plazenta. Martin (1975, 1990) hatte für den Grundplan der Primates eine diffuse, epitheliochoriale und nondeciduate Plazenta definiert. Er interpretierte die bei *Galago demidoff* und *Galago senegalensis* auftauchende invasive Aktivität des Trophoblasten als „primitiv“ und nicht als sekundäre Spezialisierungen, konträr zu den Ansichten von Luckett (1975, 1993) und Butler (1982). Martin (1990) sah in den Arbeiten von Reng (1977) als auch (Strauss 1978a,b) Bekräftigungen seiner Vermutung, da diese

Studien einen ähnlichen Verlauf für *Microcebus* beschrieben. Luckett (1993, S. 157; Zitate leicht modifiziert) kritisierte hingegen: „No evolutionary analysis was presented by Martin (1990) to assess homologous or convergent nature of invasive implantation and placentation in *Microcebus*, *Galagoides*, or *Galago*, or to evaluate the primitive or derived nature of invasive trophoblastic activity within Strepsirhini. As reported previously (Luckett, 1974), it is probable that the transitory, abembryonic, invasive trophoblast of *G. senegalensis* is not homologous with the persisting, paraembryonic, invasive trophoblast of *G. demidovii*, when both their position and developmental fate are considered. Early implantation stages of *Microcebus* resemble the condition in *Loris* and *Nycticebus*, in that an expanded, bilaminar blastocyst undergoes a central, non-invasive attachment (Luckett, 1974).“ Im Gegensatz zu Martin (1990) sah er die Forschungsergebnisse von Strauss (1978a) als Bestätigung seiner Interpretationen: „Although Strauss (1978a) presented no precise description of the developmental stages of „implantation“ studied, the “apposition” and “adhesion” phases discussed by him range from the early attaching, bilaminar blastocyst to embryos with 11-13 pairs of somites that possess a choriovitelline placenta. Thus, contrary to Martin’s (1990) assertion, *Microcebus* exhibits no evidence of invasive trophoblastic activity during implantation or early embryonic stages of development.“ Luckett (1993) konstatierte für *G. crassicaudatus* und *G. senegalensis*, ebenso wie bei anderen beschriebenen Lorisiformes und Lemuriformes, eine diffuse und epitheliochoriale Plazenta und hielt es für wahrscheinlich (!), dass die bei *Galagoides* lokalisierte endotheliochoriale Plazentationsregion innerhalb der Galagidae sekundär abgeleitet ist. Die von Reng (1977) und Strauss (1978a,b) als „plazentologische Beziehung“ bezeichnete Ähnlichkeit von *Microcebus* und *Galagoides* interpretierte Luckett (1993) nicht als in einem evolutionären oder als „phänetisch“ gedachten Kontext (Tab. 11).

Tab. 11. Übersicht über die Fetalentwicklung bei ausgewählten Strepsirrhini-Vertretern. Modifiziert nach Luckett (1993).

Stadium	<i>Galagoides</i>	<i>Galago</i>	<i>Nycticebus, Loris</i>
Frühe Implantation	0,35 mm-Blastocyste; nicht invasiv	0,3 mm-Blastocyste	1,0-2,0-mm-Blastocyste; nicht invasiv
Frühes Somitenstadium oder „primitive“ Fasern	Frühe Faserbildung; invasiv	Frühe Faserbildung; Überrest der Invasion	Frühe Faserbildung; invasiv

Fortsetzung von Tab. II.

Stadium	<i>Galagoidea</i>	<i>Galago</i>	<i>Nycticebus, Loris</i>
Choriovitelline	Invasiver Trophoblast	18 Somiten; nicht	11-19 Somiten; nicht
Plazenta	verbleibt während der Schwangerschaft	invasiv	invasiv

Der kurze Exkurs bezüglich der Strepsirrhini-Entwicklungsbiologie sollte zwei Punkte verdeutlicht haben: (1) Innerhalb der basalen Primaten, auch zwischen den Galagidae und den Lorisidae, tauchen bereits frühzeitig markante Unterschiede auf und (2) die Definition des plesio- bzw. apomorphen Zustandes ist äußerst umstritten. Die beobachtete Morphologie der Hyolaryngealregion bei *Galago* und die hier angebotene potentielle Einstufung als „plesiomorph“ würde eher zu der Martinschen (1990) Hypothese passen und sich der allgemeinen Einordnung („Dabei scheinen allerdings die Galagonidae mehr ursprüngliche, die Loridae mehr abgeleitete Merkmale aufzuweisen.“ Geissmann 2003, S. 78) fügen. Natürlich können unterschiedliche anatomische Regionen auf diversen Ebenen evolvieren (Mosaikrevolution; ein Beispiel ist die abgeleitete Tarsalregion bei zweibeinig springenden Galagidae-Repräsentanten).

Ist die These von Negus (1962) auf die Lorisiformes hin anwendbar? Trifft es zu, dass „fixierte“ Habitate und eine aktive Lebensweise einen Zusammenhang mit der Ausprägung der Phonation aufweisen?

Die partiell als Zwerggalagos (*Galagoidea*) abgetrennte Gruppe wird nicht zu den klassischen „vertical clinger and leaper“ gezählt, obwohl auch sie eine verlängerte Fußwurzel aufweisen. Die Tiere leben silvestrisch und sind im Unterwuchs des Sekundärwaldes als auch im Kronenbereich des Primärwaldes lokalisierbar. Sprünge auf kurze Distanzen sind zwischen Ästen beobachtet worden; ansonsten bewegen sich die Zwerggalagos aber eher quadruped und rennen entlang der Äste. Die gewöhnlichen Galagos (*Galagos*) hingegen sind auf extreme Art und Weise auf eine springende Fortbewegung („vertical clinger and leaper“) spezialisiert. Ihre Adaptation an unvorhersehbar wechselnde Lebensbedingungen - deshalb vermutlich auch die hohe Reproduktionsrate - zeigt sich zudem in der Besetzung verschiedener Habitate: Savannen, Wälder und isoliertes Buschwerk (Kay und Sheine 1979; Rasmussen und Nekaris 1998; Geissmann 2003). Bearder *et al.* (2003) haben spezies-spezifische Muster für nachtaktive Primaten dokumentiert, unter anderem auch für *Galagoidea demidoff* - in der vorliegenden Arbeit unter der Gattungsbezeichnung „*Galago*“ registriert. Schlafplatzwahl, Versorgung

des Nachwuchses und die soziale Struktur wurden untersucht. Zwischen den Gattungen demonstrierten sie Unterschiede, für *Galagoides* wurde festgehalten (S. 349): „This genus presently includes 11 forest-dwelling species, each tending to prefer particular strata. They give birth to 1 or 2 infants each year, which are carried in the mouth, parked and retrieved using special calls... All species may sleep in small groups and give loud, species-typical calls in the context of advertising, reassembly at dawn and,..., contact calling between companions during the night.“ Auch hier wurde die vokale Kommunikation betont.

Die „Bananen auf Stelzen“ (Schultz 1972), die Schlankloris (*Loris*), leben in feuchteren Wäldern eher in der Kronenregion und in Trockenwäldern eher im Unterholz. Ein kryptisches Verhaltensmuster weisen sie vor allem bei der Nahrungssuche auf (Nekaris und Rasmussen 2003). Auch der verlangsamte Grundstoffwechsel wurde bereits im Zusammenhang mit der Hypothese der Lorisidae-Galagidae-Aufspaltung nach Rasmussen und Nekaris (1998) erwähnt.

Zusammenfassend könnte für die Lorisiformes die Hypothese nach Negus (1962) im Einklang mit den Befunden der Zungenbein- und Kehlkopfmorphologie akzeptiert werden (Tab. 12):

Tab. 12. Divergenzen zwischen Galagidae und Lorisidae.

	<i>Galago</i> (inkl. <i>Galagoides</i>)	<i>Loris</i>
Habitat(e)	wechselnd	relativ konstant
Ausmaß der vokalen Kommunikation	deutlich	marginal
Tendenz der Einordnung der Hyo- laryngealapparat- Morphologie	plesiomorph	apomorph

Die Möglichkeit von sekundären Merkmalsausbildungen bei einer potentiell „plesiomorphen“ Morphologie könnte in diesem Falle nicht ausgeschlossen werden.

Studien an Rodentia-Vertretern schränken das gezeichnete Bild allerdings ein.

Lagomorpha und Rodentia wirken zwar „aphonetisch“, können jedoch unter extremem Stress ein gegenteiliges Verhaltensmuster präsentieren (dies spricht noch nicht gegen Negus 1962). Sales (1970) untersuchte Wüstenrennmäuse, Hamster, Ratten und Mäuse und konnte die Benutzung von Ultraschall aufzeigen. Watts (1980) analysierte detailliert die Signifikanz der Ultraschall-Vokalisation an sieben in Australien endemischen *Rattus*-Arten als auch an *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus*. Er untersuchte die Entstehung der verschiedenartigen Töne (inklusive Ultraschall) und lieferte einen Überblick über die Bandbreite der Phonation. Vier Tonklassen wurden belegt: (1) Quietschen, (2) Piepston mit Ultraschall, (3) Pfeifen mit Ultraschall und (4) das Husten. Die ersten drei Vokalisationsarten sind zweifach ausgebildet, so dass sich insgesamt sieben Lautformen konstatieren lassen. Die Kernaussage bezüglich des hier diskutierten Kontextes ist, dass trotz der phylogenetischen und *ökologischen Diversität* der Spezies eine beachtliche Konstanz bzw. Ähnlichkeit in der Art und Weise der Lokalisationsformen belegt wurde. Alle neun *Rattus*-Arten besaßen dasselbe Basis-Repertoire und wandten es auch in ähnlichen Situationen an. Kiley (1972) und Watts (1975) hatten zuvor bereits für Ungulaten und für *Notomys*-Arten einen ähnlichen Konservativismus dokumentiert. Schaller *et al.* (1985) untersuchten das Stimmrepertoire des großen Panda, des Schwarzbären, des Waschbären und des Katzenfretts und entdeckten eine erstaunliche Übereinstimmung. Viele Vokalisationsformen, die wie ein Zischen oder Brüllen Verärgerung ausdrücken, sind innerhalb der Mammalia weit verbreitet und scheinen nicht mit der Körpergröße, dem Habitat oder der laryngealen Struktur zu korrelieren.

Diese Resultate relativieren die Negussche These (1962). Ein zentraler Punkt aber wurde bestätigt: die Ultraschalltöne oder die Verwendung von Echolot (aber siehe Diskussion zur Analyse 1), generell also bestimmte Funktionen, scheinen sich *nicht unbedingt aus der Anatomie herleiten zu lassen*. Harrison (1995, S. 236) bemerkte hierzu: „Examination of the larynges of these species shows no gross or histological features which could be correlated with an ability to produce ultrasonic sound. It is possible that many animals have this ability but find it unnecessary.“

Peters (2002) untersuchte innerhalb der Mammalia das Schnurren und ähnliche Vokalisationsformen, die nicht auf die Felidae-Vertreter beschränkt sind. Er wertete die bis dato in der Literatur kollektierte Information zu Vokalisationsaspekten aus. Im Vergleich zu den Feliden existieren zwar bei Primaten bestimmte Schnurrllaute, die eine große strukturelle Ähnlichkeit aufweisen, aber anders klassifiziert werden müssen. Diese Differenzierung beruht auf den lediglich beim Ausatmen erzeugten Tönen. Für den Nagetier-Vertreter *Glis glis* kommentierte Peters (2002) auch eine

strukturelle Äquivalenz zu Feliden und zu mehreren Primatenarten, hielt aber auch hier ein felidentypisches (Erzeugung bei der Ein- und Ausatmung) Phänomen für unwahrscheinlich. Im gleichen argumentativen Raum wie Negus (1962) scheint sich auch Peters (2002, S. 264f) zu bewegen, wenn er schreibt: „The fact that purring and such a considerable number of structurally similar vocalization types have evolved independently in different mammalian orders, and in all are used in largely equivalent behavioural contexts, suggests the hypothesis that structural characters common to all of the vocalization types, such as their low amplitude, low pitch and pulsed character, may be adaptive.“ Allerdings, und das ist für ontogenetische Stadien besonders relevant, kann nicht alles mit dem Schlagwort „Anpassung“ erklärt werden, denn er fügt hinzu: „Sound production mechanisms of purring and of at least some of the other vocalization types ... may underlie constraints influencing some of their common structural characters so far as they are produced by juveniles during suckling, because sound production and suckling must be possible simultaneously.“ Schließlich tendierte Peters (2002) doch zu der Annahme, dass die Vokalisationsform „schnurren“ nicht unabhängig voneinander entstanden ist. Im Laufe der Diskussion wurden die spekulativen Ansätze dadurch aufgewertet, dass nur detaillierte Studien der Lauterzeugung, also ein experimenteller Ansatz, zielführend sein können. Ob nun „adaptiv“ oder „phylogenetisch“ - Plattform muß ein deskriptiver, vergleichend-morphologischer Ansatz sein, auf dem experimentelle Untersuchungen basieren. Alles andere ist spekulativ bzw. sollte als pure Signalwirkung gekennzeichnet sein.

McComb und Semple (2005, S. 383) untersuchten die Koevolution der Verhaltensbiologie und der vokalen Kommunikation bei Primaten (darunter befand sich auch *Galago demidoffi*): „... our findings are consistent with the hypothesis that the vocal communication system may facilitate (or constrain) increases in group size and levels of social bonding within primate social groups. Moreover, they emphasize the key role that vocal communication can play in the evolution of social behaviour.“ Sie halten es für wahrscheinlich, dass die Größe des Repertoires und das „grooming“ koevolvierten („increases in one creating a selection pressure for increases in the other.“). Aus der Morphologie heraus kann keine tentative Korrelation im Sinne einer „abgeleiteteren“ Hyolaryngealanatomie (unter limitierter Berücksichtigung der hier präsentierten Erkenntnisse) getroffen werden.

Harrison (1995, S. 216) betonte basierend auf Martin (1990): „For example, small bodied vertical clinging groups include representatives of two widely separated taxonomic categories: Galaginae and Tarsiidae.“ Nicht nur die Phonation, sondern selbstverständlich auch die spezifische Lokomotionsform könnte mit der Larynxmorphologie hinsichtlich

ihrer Rolle als Regulator des oxidativen Zugangs korrelieren. Da *Galago demidoff* allerdings (wie bereits zuvor erwähnt) im Gegensatz zu anderen *Galago*-Vertretern eher eine quadrupede Fortbewegungsweise bevorzugt, entfallen *a priori* (abgesehen davon, dass ohnehin kein experimenteller Ansatz vorliegt) eventuelle Vergleichsmöglichkeiten mit dem Hyolaryngealapparat von *Tarsius bancanus*. Martin (1990, S. 482) schrieb: „A basic problem is that the locomotor repertoire of any individual primate species includes a variety of different locomotor patterns. Hence, labelling the locomotion of each species with a single category name, such as ‘vertical-clinging-and-leaping’ cannot possibly do justice to the complex repertoire involved. For this reason, Walker (1979) suggested that quantification of locomotor behaviour for individual primate species might yield a meaningful basis for comparisons. His detailed study of the dwarf bushbaby (*Galago demidovii*) in captivity revealed that leaping between vertical supports accounted for 14.2 %, bipedal hopping along the ground for 3.4 % and various forms of quadrupedalism (walking or running) for about 24 % of locomotor activity.” Ferner kommt die Beobachtung (Harrison 1995) hinzu, dass komplexe Variationen in der Morphologie innerhalb jeweils rennender, kletternder und springender Arten vorkommen.

Alle Hypothesisierung scheitert aber *a priori* an der Feststellung, dass nach Hennig (1950) ein äquivalenter Zeithorizont existieren sollte: *Loris* sp. repräsentiert im Gegensatz zu *Galago demidoff* aber eine *neonate* Form und kann daher nur als vorläufiger Vergleich dienen und kann nicht als adäquates Äquivalenzoptimum gewertet werden. Diese daher „simulierte“ Diskussion demonstriert, wie voreilig und unseriös narrative Strategien eingeleitet werden können und partiell in der wissenschaftlichen Literatur auch werden. Gemäß Senecas Weisung - *Wo die Natur nicht will, ist alle Arbeit umsonst* - ist ein bedachterer Ansatz letztlich zielführender.

4.5 Zusammenfassung

Die definierten 150 Merkmale der Hyolaryngealregion stellen auf reiner Struktur- forschung basierende Charakteristika dar und wurden in Form von PAUP-Analysen kladistisch bearbeitet. Strikte Konsensus-Kladogramme wurden mit der heuristischen und „erschöpfenden“ Suchoption (Parsimonie) berechnet.

Innerhalb der Chiropteren (Analyse 1) ist sowohl ein phylogenetisches als auch ein adaptives Signal zu erkennen: Die Innengruppe stellte die Molossidae in polytomer Form dar und als ein klares Monophylum kristallisierten sich die Phyllostomidae heraus.

Aufgrund der differentiellen Echolotpeilung werden beide Signalformen befürwortet. Fundamental ist auch für die weitere Interpretation der Kladogramme bzw. für die Lesrichtung der Merkmalsevolution die Definition von Sprague (1943), der in *Rousettus* eine auch im Vergleich zu anderen Eutheria konservative Morphologie der Hyolaryngealregion sieht.

Innerhalb der modellierten Rodentia-Repräsentanten ist ein phylogenetisches Signal detektierbar (Analyse 2): Die Gliridae weisen eine morphologische Nähe auf, ebenso wie die „mouse-related rodents“ (nach Huchon *et al.* 2002) *Anomalurops* und *Castor*, die ein Monophylum bilden. Intermediär befindet sich *Ctenodactylus* („Ctenohystrica“). Aufgrund der unterschiedlichen Lebensweise des Bibers und des echten Dornschwanzhörnchens lässt sich schwerlich ein adaptives Signal belegen (aber man beachte die Hinweise zum Äquivalenzproblem).

Die Analysen 3 und 4 dienen nicht der Reanimation des Volitantia-Konzeptes, sondern hauptsächlich zur Eruierung des morphologischen Ähnlichkeitsgrades des *Rousettus*- und des *Cynocephalus*-Exemplares. Deutlich erkennbar ist ihre Nähe dadurch, dass sie jeweils das basale Segment der Innengruppe bilden. Diese Ähnlichkeit wird aber als auf Sympleiomorphien basierend, der konsequenten Fortführung der Argumentationskette Spragues (1943) zufolge, interpretiert. Für das in einem späteren Kapitel zu besprechende Ursprungsszenario der Primaten wird eine nahe Verwandtschaft der Chiropteren und Dermopteren gemäß der Faktenlage (unter anderem aufgrund der molekularen Resultate) ausgeschlossen.

Analyse 5 demonstrierte die hohe Taxon-Abhängigkeit in der Frage nach der Schwestergruppe der Primaten: Bei derselben Außengruppe (*Glis*) entstand in der Analyse mit dem Primatentaxon *Loris* das Taxon „Sundatheria“, bei der Integration von *Galago* entstand das Monophylum „Primatomorpha“ (Abb. 4.8). Die Analysen 6 und 7 weisen die Kluft innerhalb der Lorisiformes, die den vorliegenden Daten nach keine Schwestergruppenbeziehung eingehen, nach. Es ist aber nicht eindeutig zu belegen, ob dies an den differentiellen ontogenetischen Stadien liegt.

Essentiell ist die bereits von Washburn (1951) oder Starck (1965) geforderte Vorsicht hinsichtlich der Überinterpretation morphologischer Strukturen bezüglich ihrer Funktion. Dies hätte sich vor allem in der Inkongruenz der Lorisidae-Galagidae-Adaptation nach Rasmussen und Nekaris (1998) und der angeblich als plesiomorph einzustufenden *Galago*-Morphologie zeigen können, würde dieser Vergleich nicht gegen die Hennigsche Forderung nach einem äquivalenten Zeithorizont verstoßen. Allerdings scheinen *extreme* Spezialisierungen und deutlich abgeleitete Morphologien tentativ zu korrelieren (siehe Analyse 1 betreffend Phyllostomidae).

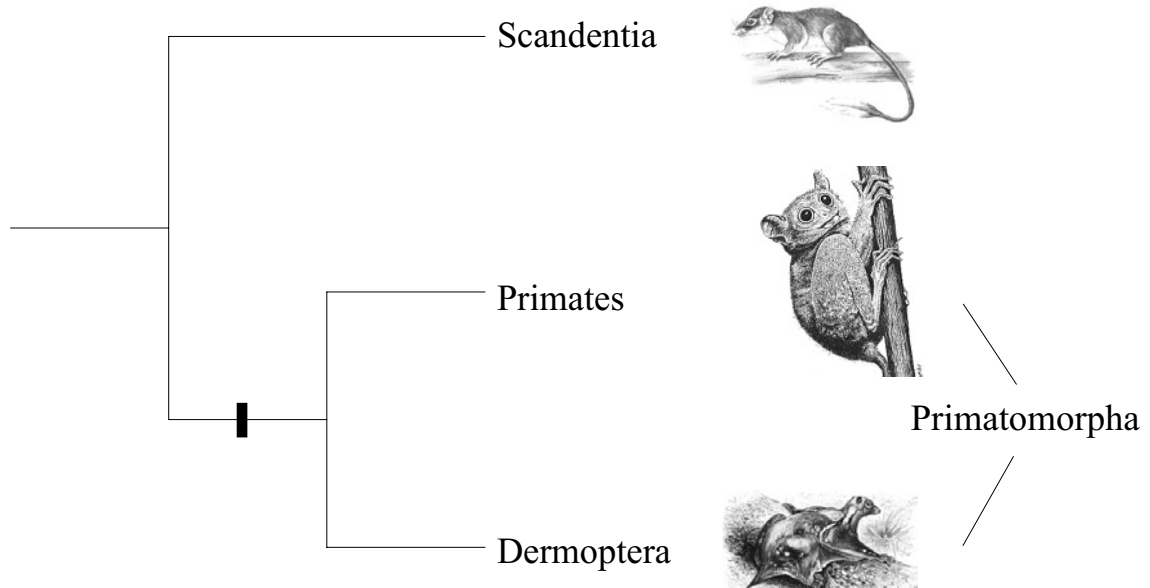


Abb. 4.8. Vorläufige Bestätigung der „Primatomorpha“-Hypothese nach Beard (1993a).

5. *Ad fontes*: Ordnungsspezifische Erläuterungen zur Filterung basaler Taxa für die Merkmalsanalyse der Dental- und Tarsalmorphologie

5.1 An der phylogenetischen Basis der Chiroptera

Phylogenetische Beziehungen extinkter Chiropteren-Taxa

Simmons (1945, S. 180) schrieb über die Fledertiere (Chiroptera) folgendes janusköpfige Charakteristikum: „Although bats are among the most abundant and varied of mammals now, and probably have been through much of the Tertiary, they are among the rarest of fossils. It is unlikely that palaeontological materials will ever suffice to trace much of this history. Small size, fragile bones, and habits combine to make the discovery of identifiable fossil bat remains an unusual accident. It is, moreover, probable that crucial events in this history occurred where no terrestrial Tertiary strata are preserved.” Die Fledertiere erscheinen im Fossilreport als erstes in Ablagerungen des frühen Eozän Nordamerikas, Europas, Afrikas und Australiens. Die Diversität eozäner Chiropteren ist wahrhaft bemerkenswert: 24 Gattungen sind derzeit beschrieben und jedes Jahr kommen neue hinzu. Acht Gattungen repräsentieren die Funde des frühen Eozän und beinahe die Hälfte ist durch fast vollständige Skelette gekennzeichnet: *Archaeonycteris* (Abb. 5.1, 5.2), *Hassianycteris*, *Icaronycteris* und *Palaeochiropteryx* (Simmons und Geisler 1998). Studien anhand dieser Taxa haben zu diversen Hypothesen über den Ursprung und die Evolution der einzigen fliegenden Säugetiere geführt (z. B. Jepsen 1966, 1970; Russell und Sigé 1970, Richter und Storch 1980, Novacek 1985a, 1987; Habersetzer und Storch 1987, 1988, 1989; Habersetzer et al. 1989, 1992, 1994; Storch 1989, Norberg 1990, Simmons und Geisler 1998). Die Hypothesen zur Chiropteren-Phylogenie werden in dieser Studie in einem besonderen Maße beschrieben, da im Gegensatz zu den Primaten auch fossiles Material (Senckenbergmuseum Frankfurt) studiert werden konnte.

Jepsen (1966) beschrieb auf der Basis eines exzellent erhaltenen Fossils von *Icaronycteris* aus der Green River Formation in Fossil Basin (Wyoming) ein relativ kleines Tier mit einer Flügelspannweite von 30 cm, mit einem langen Schwanz und einem Gewicht von ca. 10-16 g (Habersetzer und Storch 1987, Norberg 1990). Der Holotypus stammt aus den Betten des Mittleren Wasatchian mit einem Alter von ca. 53 Millionen Jahren (Woodburne 1987). In den gleichen Ablagerungen wurden noch drei weitere Exemplare geborgen (Novacek 1985a, 1987; Habersetzer und Storch 1987, Simmons und Geisler 1998). Gingerich (1987) beschrieb isolierte Zähne aus den clarkforkianschen Ablagerungen

Nordamerikas als *Icaronycteris* sp., diese Interpretation würde die Gattung bereits ab dem späten Paläozän nachweisen. Zusätzliches, fragmentarisches Material mag in Nordamerika bis zum Gardenerbutian (McKenna und Bell 1997) zu finden sein, ein frühes Intervall des Bridgerian, das vor ungefähr 50 Millionen Jahren geendet haben mag (Woodburne 1987). Nur eine Art ist gegenwärtig in Nordamerika beschrieben (Jepsen 1966), das geografische Vorkommen kann sich aber bis nach Europa erstreckt haben: Russell *et al.* (1973) diagnostizierten eine neue Spezies (*Icaronycteris? menui*) basierend auf einer größeren Sammlung von isolierten Zähnen und Kieferfragmenten aus Ablagerungen des frühen Eozän in Frankreich. Simmons und Geisler (1998, S.5) hingegen kommentierten die Befunde kritisch: „However, the affinities of this material remain questionable because of the fragmentary nature of available specimens and lack of any diagnostic apomorphies shared with the North American form.“

Die Ablagerungen des frühen und mittleren Eozän der Grube Messel in der Nähe von Darmstadt sind die Fundorte der Gattungen *Palaeochiropteryx*, *Archaeonycteris* und *Hassianycteris*. Es wurden Hunderte von vollständigen oder zumindest teilweise vollständigen Skeletten geborgen, aus vielen Exemplaren konnte man insektivores Verhalten folgern, dies wurde durch die Beutereste in den Magen Hohlräumen indiziert - Beute, die kurz vor dem Tod gemacht worden war (Smith *et al.* 1979, Richter und Storch 1980, Richter 1987, Habersetzer *et al.* 1992, 1994; Simmons und Geisler 1998). Eine mögliche Erklärung dieser ungewöhnlich hohen Konzentration an Fossilien könnte das Resultat einer Vergiftung sein, die durch toxische Alkaloide einer blaugrünen Algenblüte verursacht wurde (Pybus *et al.* 1986). Eine andere Version lieferten Habersetzer und Storch (1987) und Habersetzer *et al.* (1992), der zufolge giftige Gase den Sturz in den Messeler See erklären.

Das am häufigsten vorkommende Fledertier der weltberühmten Grube ist *Palaeochiropteryx*, beinahe 75% aller Chiropterenfunde ausmachend (Habersetzer und Storch, 1987, Habersetzer *et al.* 1992). Von *Palaeochiropteryx* sind mehr als 50 Skelette bekannt, zwei Spezies wurden aus dieser Kollektion gefiltert: *Palaeochiropteryx tupaiodon* Revilliod 1917 und *Palaeochiropteryx spiegelii* Revilliod 1917 (Smith und Storch 1981, Simmons und Geisler 1998). *P. spiegelii* hatte eine geschätzte Flügelspannweite von 26-30 cm und wog um die 10-18 g, *P. tupaiodon* wog 7-10 g und besaß vermutlich eine Flügelspannweite von 24-28 cm (Norberg 1990).

Weiteres fragmentarisches Material, das *Palaeochiropteryx* zugeordnet ist, wurde aus den Ablagerungen anderer europäischer Regionen gesammelt (Russel *et al.* 1973, 1982; Savage und Russell 1983). Mindestens sechs Skelette aus Messel belegen die Existenz der Gattung *Archaeonycteris*, diese ist durch zwei Spezies vertreten: *A. pollex* wog etwa

30-35 g und war somit etwas größer als *A. trigonodon*, welche eine Flügelspannweite von 32-37 cm hatte und 17-27 g wog (Russell und Sigé 1970, Smith und Storch 1981, Habersetzer und Storch 1987, Storch und Habersetzer 1988, Norberg 1990, Simmons und Geisler 1998). Zusätzliche *Archaeonycteris*-Funde publizierten Russell *et al.* (1973, 1982), Godinot (1981), Savage und Russell (1983) und Schmidt-Kittler (1987) aus Frankreich. *Archaeonycteris brailloni* konnte anhand dieses Materials ermittelt werden. Etwas problematisch gestaltete sich die Interpretation der Zahn-Bruchstücke aus Messel, die die Spezies *Archaeonycteris revilliodi* belegen sollten. Habersetzer und Storch (1987) hingegen transformierten sie zu *Hassianycteris? revilliodi*, also in die Familie der Hassianycteridae. Bestätigung erlangte der Transfer durch die Entdeckung eines *revilliodi*-Cranium von Smith und Russell (1992), der sich Habersetzer und Storch (1987) anschlossen.

Mindest 20 Messeler Skelette repräsentieren das Genus *Hassianycteris*: Basierend auf diesem Material wurden drei Arten definiert. *Hassianycteris revilliodi*, *Hassianycteris magna* und *Hassianycteris messelensis* (Smith und Storch 1981, Habersetzer und Storch 1988, Smith und Russell 1992, Simmons und Geisler 1998). *H. messelensis* wog 25-45 g und besaß eine Flügelspannweite von 35-40 cm, *H. magna* mag bis zu 65 g gewogen haben und die Flügelspannweite reichte von 45-50 cm - diese Maße verleihen ihr den Status der größten Fledertierart des Eozän (Smith und Storch 1981, Habersetzer und Storch 1987, 1988; Norberg 1990). Smith and Russell (1992) beschrieben *Hassianycteris joeli* auf der Basis von teilweise überlieferten Zähnen aus Ablagerungen des Oberen Ypresian (frühes Eozän) in Belgien.

Phylogenetische Beziehungen und Klassifikationen der Fledertiere des Eozän

Eine umstrittene Thematik bilden sowohl die phylogenetischen Beziehungen von *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, *Icaronycteris*, *Palaeochiropteryx* als auch mit rezenten Chiropteren-Vertretern. Ein plausibler Gedankengang ist es, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, *Icaronycteris* und *Palaeochiropteryx* als archaische Chiropteren zu bezeichnen und sie als frühe Microchiropteren-Mitglieder zu positionieren. Ein essentieller Teil der *scientific community* interpretierte diese enigmatischen Formen definitiv als Part einer *frühen* Evolution der einzigen aktiv fliegenden Säugergruppe, aber ob sie nun Bestandteil der Microchiroptera, Megachiroptera, eozäner Taxa oder rezenter Microchiropteren-Überfamilien sind, war fragwürdig und auch ihre Beziehungen untereinander blieben umstritten. Diese Schwierigkeiten haben sich in den

unterschiedlichen Klassifizierungsversuchen niedergeschlagen, die in den letzten Jahrzehnten eine Fülle an Alternativen erzeugten. Der Reichtum an Literatur bezüglich der frühtertiären Arten ist immens und bedarf einer retrospektiven Erläuterung, nicht nur bezogen auf *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, *Icaronycteris* und *Palaeochiropteryx*, sondern auch der restlichen eozänen Gattungen, denn im Hinblick auf die Archonta-Problematik ist die Frage nach den geeigneten plesiomorphen Arten, die als Repräsentanten der Ordo Chiroptera fungieren sollten, essentiell. Im Folgenden beziehen sich Fragezeichen hinter Gattungsbezeichnungen auf Unsicherheiten in der Namensgebung und auch die taxonomische Nomenklatur wird von den ursprünglichen Autoren übernommen. Herausragend informativ ist die historische Übersicht von Simmons und Geisler (1998).

Aus dem Eozän sind 24 Gattungen bekannt, manche wurden jedoch ursprünglich jüngeren Ablagerungen zugeordnet. Vor 1875 wurden mehrere frühtertiäre Fossilien in der Literatur diskutiert, der Großteil bestand aus Kieferfragmenten oder isolierten Zähnen. Diese wurden *Rhinolophus*, Chiroptera oder *Vespertilio* zugeordnet. *Vespertilio* entsprach einem Ablagekorb, der früher die meisten Fledertiere beherbergte (Simmons und Geisler 1998). Interessanterweise war diese *bona fide*-„Schublade“ in die Ordo Primates *sensu* Linnaeus (die berühmte *Systema Naturae* von 1758) integriert. Revilliod (1922) und Legendre und Sigé (1983) repräsentieren Quellen für die Entdeckungsgeschichte relevanter Fossilien vor dem Jahre 1875.

Hauptsächlich auf Dobson (1875) beruft sich die Masse der Chiroptera-Klassifizierung betreibenden Wissenschaftler. Er war der erste, der ein umfassendes Klassifikations-System rezenter Arten anbot. Die Basis sollten die natürlichen Affinitäten derselben sein. Den Ursprung der Chiroptera diskutierte er kurz, ohne aber explizit auf das zu seiner Zeit bekannte fossile Material einzugehen. Eine Abbildung Dobsons (1875) illustrierte die unterschiedlichen Verwandtschaftsmuster rezenter Spezies und deren vermutliche Abstammungslinien: sein Diagramm weist die „Palaeochiroptera“ auf, eine Gruppierung, die die hauptsächlich unbekanntesten fossilen Chiropteren-Vertreter beinhaltet; diese sollen bezüglich aller heute vorkommenden einen ancestralen Status einnehmen. Material vom späten Eozän bis zum frühen Oligozän aus Phosphorit-Ablagerungen in Quercy/Frankreich (siehe Crochet *et al.* 1981, Sigé und Legendre 1983, Schmidt-Kittler 1987) wurde von Schlosser (1887) *Pseudorhinolophus* und *Vespertiliavus* begründet. Ausgedehnte Vergleiche wurden mit rezenten Gattungen herangezogen, dabei schlug Schlosser (1887) eine enge Verwandtschaft von *Rhinolophus* und *Pseudorhinolophus* vor, sowie eine enge phylogenetische Beziehung von *Taphozous* und *Vespertiliavus*, einer Spezies aus *Vespertilio* (der aktuelle Stand platziert viele Arten in anderen Gattungen

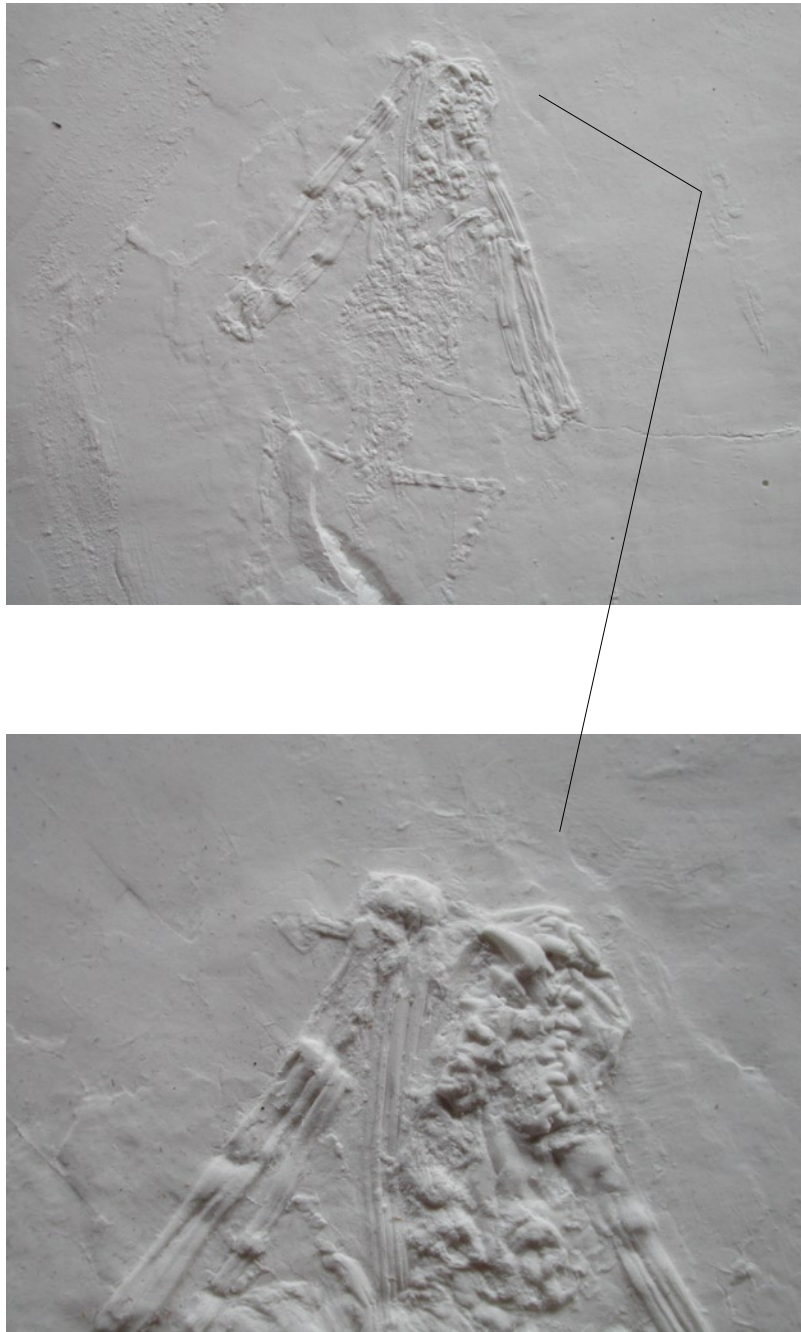


Abb. 5.1. Die Linien verweisen auf das Cranium von *Archaeonycteris* sp. (SMF). Kieferlänge 1,3 cm. Abguss. Foto: Peter Menke.

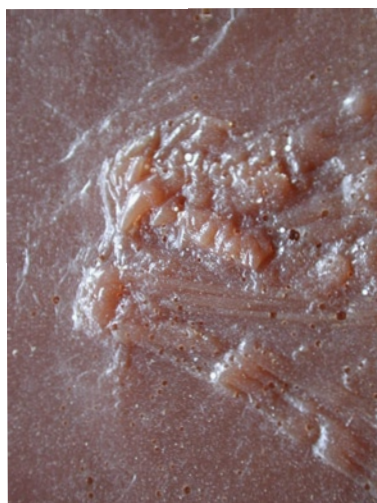


Abb. 5.2. Skelett und Cranium von *Archaeonycteris* sp. (SMF). Kieferlänge 1,3 cm. Andere Abgussform. Foto: Peter Menke.

oder gar Familien). Schlosser (1887) folgerte, *Vespertiliavus* mit den Vespertilioniden zu gruppieren und *Pseudorhinolophus* mit den Rhinolophiden zu vereinen. Weiteres fragmentarisches Material definierte er als einer spätertären *Rhinolophus*-Art zugehörig, die bereits Filhol (1872) beschrieben hatte und einen anderen Teil interpretierte er als *Rhinolophus* sp. Einen isoliert vorgefundenen Humerus ordnete Schlosser (1887) den Rhinolophiden zu.

Eine Modifizierung von Schlossers (1887) Arbeit lieferte Weithofer (1887). In einem anderen Licht erschien ihm *Rhinolophus* aufgrund der Bearbeitung neuen Materials. Weithofer (1887) folgerte eine Annäherung von *Pseudorhinolophus* an *Phyllorhina* (= *Hipposideros*) statt an *Rhinolophus*. Den isolierten Humerus aus Schlossers (1887) Arbeit ordnete er „*Taphozous* (?)“ zu und beschrieb klare Differenzen zu einer angeblich rhinolophiden Form. Neue Taxa aus den Quercy-Ablagerungen wie (1) *Necromantis*, welche er in phylogenetischer Verwandtschaft zu den Phyllostomidae sah, (2) die ausgestorbene Art „*Rhinolophus* (?)“ oder (3) *Alastor* (welche er mit *Phyllorhina* und *Pseudorhinolophus* assoziierte) wurden von Weithofer (1887) aufgrund von craniodentalen Merkmalen beschrieben. Sigé und Legendre (1983) und Schmidt-Kittler (1987) schlugen *Necromantis* als Teil der MP 17-Fauna vor.

Den Status von *Alastor* und *Pseudorhinolophus* diskutierte Winge (1941 als englische Übersetzung, 1892 der dänische Ursprungstext). Er bemerkte, dass einige Autoren *Phyllorhina* (= *Hipposideros*) als separates Genus behandelt hatten, aber signifikante Unterschiede kaum betont worden waren. Trotz der etwas stärkeren Spezialisierung von *Palaeophyllophora* integrierte er diese inklusive *Pseudorhinolophus* in eine gemeinsame systematische Gruppierung. Winge (1941) analysierte die Eigenschaften eines beinahe kompletten Cranium von *Vespertiliavus* aus Kopenhagener Sammlungsbeständen. Die Merkmale dieses Exemplars interpretierte er als homolog mit *Taphozous*-Charakteristika und als typisch für einen spezialisierten Vertreter der Emballonuridae. Er wies darauf hin, dass seine Befunde unter Berücksichtigung der taxonomischen Geschichte der Spezies, die mit *Vespertiliavus* in Verbindung gebracht worden waren, nicht überraschend sind. Winge (1941) machte die Beobachtung, dass das von Schlosser (1887) als „vespertilionid“ beschriebene Material, das am stärksten *Vespertiliavus* - *Vespertilio alecto* - ähneln soll, von Dobson (1878) als konspezifisch mit *Emballonura monticola* erachtet wurde. Winge (1941) beschrieb das Humerus-Material von Weithofer (1887) zweifellos als *Vespertiliavus* und nicht als „*Taphozous* (?)“ zugehörig.

1903 beschrieb Meschinelli basierend auf einem Skelett mit eher rudimentär erhaltenem Cranium aus spätoligozänen Ablagerungen Italiens *Archaeopteropus*. Dieses Exemplar deutete er klar als einen Repräsentanten früher Megachiropteren, obwohl in dieser Arbeit

generell auf eine klassifizierende Vorgehensweise verzichtet wurde. Das einzige durch den Zweiten Weltkrieg zerstörte Fossil stammt nicht aus dem Eozän und auch nicht aus frühen oligozänen Ablagerungen, entwickelte sich aber bezüglich der Systematik eozäner Fledertiere zu einem „team-mate“ und beeinflusste die Diskussion um die frühe Diversifikation der Chiroptera (Simmons und Geisler 1998).

Schlosser (1910) folgerte vorläufig aus der Präsenz eines einzigen Humerus aus dem Früh-Tertiär der Jebel El Qatrani-Formation Ägyptens im Rahmen einer Faunen-Untersuchung auf die Existenz einer größeren Fledertierspezies. Ihm fielen Ähnlichkeiten von *Vampyravus* - so durch ihn benannt - zu *Stenoderma* und *Vampyrus* auf: Einen detaillierteren Beitrag publizierte Schlosser (1911) ein Jahr später im Rahmen einer Mammalia-Deskription aus dem berühmten Fayum (die Jebel El Qatrani-Formation beinhaltend) und neologisierte *Provampyrus* bezogen auf einen weiteren isolierten Humerus. Als einen angemessenen Platz schlug Schlosser (1911) aufgrund von Vergleichen mit Pteropodiden und Phyllostomiden ähnlicher Größe die Phyllostomidae vor. Exemplarisch auch für andere Autoren vermutete Sigé (1985), dass *Vampyravus* und *Provampyrus* auf demselben Humerus basieren.

Im selben Jahr erschien ein Beitrag Leches (1911), der rezente Spezies wie *Rhinolophus* und *Phyllorhina* (= *Hipposideros*) mit einem relativ gut erhaltenen Cranium von *Pseudorhinolophus* verglich. Seine Studie befürwortete eine Identität der Gattungen *Phyllorhina* und *Pseudorhinolophus* - *de facto* Synonyme. Leche (1911) folgerte *contra* Winge (1892), der *Vespertiliavus* als ein frühes Mitglied der Emballonuridae sah, für dieses Taxon eher eine potentiell nahe Verwandtschaft mit *Taphozous*.

In einer Megachiropteren-Monographie wurde der Status von *Archaeopteropus* durch Andersen (1912) untersucht. Er korrigierte Meschinelli (1903) hinsichtlich dessen Konfusion der dritten und fünften Digiti der Flügel, interpretierte aber den Manus von *Archaeopteropus* eindeutig als megachiropter.

Matthew (1917) untersuchte das Maxillare von *Zanycteris* aus der Wasatch-Formation Colorados. Die Einordnung in die Phyllostomidae wurde beispielsweise durch Winge (1941) in Frage gestellt. Simpson (1945), Romer (1966), Savage und Russell (1983) oder Carroll (1988) sahen in dem fossilisierten Part Überbleibsel eines picodontiden Primaten. Revilliod (1917b) beschrieb basierend auf skeletalem und craniodentalem Material aus Messel (MP 11; Schmidt-Kittler 1987) die Gattungen *Archaeonycteris* und *Palaeochiropteryx*. Er verglich sie mit rezenten und eozänen Taxa und propagierte die Bildung zweier neuer Familien: der Archaeonycteridae und der Palaeochiropterygidae. Hinsichtlich dieser rätselhaften, archaischen Fledertiere bildete dieser Vorschlag die Grundlage des Großteils der im Laufe der Jahre folgenden Klassifizierungen.

Revilliod und seine dreiteilige Monographie bezüglich ausgestorbener Chiropteren

In den Jahren 1917(a), 1920 und 1922 publizierte Revilliod vergleichend-anatomische Untersuchungen, deren Mittelpunkt die tertiären Fledertier-Spezies bildeten. Simmons und Geisler (1998, S. 15) betonten, dass seine im Jahre 1919 präsentierte Studie für „some confusion“ sorgte: Diese Arbeit lieferte Anmerkungen, die bereits eine vorläufige Zusammenfassung der gesamten Monographie darstellen sollte - ein Jahr bevor der zweite Teil und drei Jahre bevor der dritte Teil erschien. Revilliods (1919) Zusammenfassung enthielt bereits Indikationen auf Taxa-Benennungen, die erst in den kommenden Monographie-Teilen beschrieben wurden und somit erst die „Erlaubnis“ erhielten, diese überhaupt zu verwenden.

Die durch dieses voreilige „summary“ aufgeworfenen taxonomischen Schwierigkeiten löste Handley (1955), indem er darauf hinwies, dass die von Revilliod (1919) publizierten Namen als *nomina nuda* betrachtete und die anschließend durch Revilliod (1920, 1922) „gefüllte“ Spezies-Terminologie als ausreichende Begründung für deren Akzeptanz und Weiterverwendung ansah. Die 22er Arbeit Revilliods bot eine Vertiefung der 19er Diskussion („Note préliminaire“). Es ist dennoch darauf hinzuweisen, dass Differenzen zwischen den beiden Beiträgen auffallen: Revilliod (1919) sah *Paleunycteris* als einen potentiellen Repräsentanten der eigenständigen Familie „Paleunyctérides“ - Revilliod (1922) hingegen ermittelte basierend auf dieser Gattung keine Begründung mehr für einen Familienstatus. Den Fledertier-Ursprung betreffend interpretierte Revilliod (1919) das Gebiss von *Archaeonycteris* als primitiv und als geeignetes Vorläufer-Modell der späteren Chiroptera-Kondition.

Revilliods (1920) zweiter Teil diskutierte Fossilfunde aus Ablagerungen des Eozän in Frankreich, der sich unter anderem mit zwei *Rhinolophus*- und zwei *Necromantis*-Arten auseinandersetzte. Einem ausführlichen Vergleich mit rezenten Formen folgte die Positionierung von *Necromantis* in den „Mégadermidés“ (entspricht den Megadermatidae). Drei neue Gattungen von *Vespertiliavus* beschrieb Revilliod (1920) neu und reexamierte dabei das Genus. *Vespertiliavus* interpretierte er - ebenfalls durch den Vergleich mit rezenten Chiropteren - als einen mehr oder weniger primitiven Emballonuriden, der (1) ancestral zu dieser Familie stehen soll oder (2) nah mit *Taphozous* verwandt ist.

Der dritte Part der Revilliodschen (1922) Monographie analysierte basierend auf einem fragmentarischen Maxillare (inklusive Zähnen) aus Mormont (MP 17-19; Sigé und Legendre 1983, Schmidt-Kittler 1987) *Paradoxonycteris* und *Paleunycteris* belegte er anhand von diversen Fragmenten des Dentale (inklusive Zähnen) aus Quercy-Ablagerungen (MP 17-19; Crochet *et al.* 1981, Sigé und Legendre 1983, Schmidt-Kittler

1987) und Ablagerungen aus Egerkingen (MP 14; Schmidt-Kittler 1987). Revilliod (1922) integrierte *Paleonycteris* als Verwandten der (1) Phyllostomidae (definiert über eine Integration der Mormoopiden) oder der (2) Vespertilionidae (definiert über eine Integration der Natalidae). Eine Ähnlichkeit zu primitiven Phyllostomiden und Emballonuriden sprach er *Paradoxonycteris* zu. Zweifellos veranlasste ihn das fragmentarische Material, keine exakte Zuordnung der behandelten Gattungen zu einer speziellen Familie durchzuführen. Revilliod (1922) ordnete die Fundstücke aber definitiv den Microchiroptera zu. Weitere Taxa, die er in der 1919er Publikation benannt, aber nicht deskriptiv bearbeitet hatte, wurden beschrieben (siehe auch Handley 1955 oder Simmons und Geisler 1998). *Pseudorhinolophus* (inklusive *Alastor*) wurde einer Revision unterzogen, erstmalige Analysen wurden für *Paraphyllophora* und *Palaeophyllophora* (MP 18-19; Crochet *et al.* 1981, Schmidt-Kittler 1987) erschlossen. Diese Gattungen ordnete Revilliod (1922) in die Rhinolophidae *sensu lato* (ebenso die *Rhinolophus*-Repräsentanten aus dem Eozän). *Nycterobius*, eine weitere neue Gattung aus dem Quercy Sainte Neboule (MP 18; Schmidt-Kittler 1987), wurde systematisch in die „Vespertilionides“ gruppiert und eine große Ähnlichkeit mit *Myotis* wurde dokumentiert.

Die tertiären Fledertiere, die in den ersten beiden Teilen der Monographie betrachtet worden waren, wurden durch Revilliod (1922) einer revidierten Untersuchung unterzogen. Finale Resultate lieferte er zu jedem Taxon: Den Megadermatidae wurde *Necromantis* zugeordnet, den Megachiroptera *Archaeopteropus*, den Phyllostomidae *Provampyrus* und *Zanycteris*. *Archaeonycteris* und *Palaeochiropteryx* wurden eigene Familien innerhalb der Microchiroptera zugeschrieben. *Archaeonycteris* definierte er als Teil einer recht primitiven Familie; der Familien-Status von *Palaeochiropteryx* wurde als „*éteinte isolée que l'on ne peut rattacher à aucune famille récente*“ interpretiert (Revilliod 1922, S. 177).

Die post-Revilliodsche Systematik ausgestorbener Chiropteren

Heller (1935) beschrieb basierend auf einer Reihe von craniodentalen Fragmenten und Skeletten anhand von Ablagerungen der „Grube Cecilie“ (Deutschland) aus dem Mittleren Eozän (MP 13; Franzen und Haubold 1987) die Gattung *Cecilonycteris*. Dieses Genus verglich er mit Deskriptionen und Exemplaren von *Necromantis*, *Paraphyllophora*, *Palaeochiropteryx*, *Paleonycteris*, *Palaeophyllophora*, *Vespertiliavus* sowie mehreren rezenten Taxa. Heller (1935) verneinte die Zugehörigkeit von *Cecilonycteris* zu einer spezifischen Familie aufgrund der mosaikartigen Verteilung

der Ähnlichkeiten zu diversen Gruppierungen auf Familien-Niveau und verwendete den Status *incertae sedis* innerhalb der Chiroptera.

Winge (1941) setzte sich mit der Interpretation der Fledertiere des frühen Tertiärs à la Revilliod (1917a, 1917b, 1920 und 1922) auseinander; dabei reevaluierte er auch den überlieferten morphologischen Datensatz hinsichtlich *Archaeonycteris* und *Palaeochiropteryx*. Winge (1941, S. 304) schloss auf eine Assoziation von *Palaeochiropteryx* als eine primitive Form der Vespertilionidae, „most likely of the nataline group.“ Für *Archaeonycteris* konnte er keine ausreichenden Kriterien, die eine Affinität zu einer bestimmten Chiroptera-„Assemblage“ gerechtfertigt hätte, ausmachen. *Archaeopteropus* integrierte er in den Pteropodidae und dem Humerus des *Provampyrus*-Holotypus sprach er Ähnlichkeiten mit den Phyllostomidae zu; restriktiv erläuterte er, dass eine entsprechende Morphologie aber für primitive Vertreter anderer Familien - wie den Rhinolophidae oder den Vespertilionidae - zu erwarten wäre.

In den einflussreichen „Principles of Classification“ diskutierte Simpson (1945) im Rahmen seiner Mammalia-Systematik die Problematik der eozänen Fledertiere. *Palaeochiropteryx* wurde als Teil der Palaeochiropterygidae und *Archaeonycteris* als Part der Archaeonycteridae definiert: beide Familien wiederum entsprachen Untergruppen der Subordo Microchiroptera. Limitiert war die Klassifikation durch die Aussage „Superfam. uncertain“. Mehrere fossile Formen aus dem Eozän brachte Simpson (1945) in rezenten Microchiroptera-Familien unter: *Necromantis* bei den Megadermatidae, *Rhinolophus* (des Eozän) bei Rhinolophidae, *Vespertiliavus* bei Emballonuridae, *Paraphyllophora* und *Palaeophyllophora* bei der entsprechenden Unterfamilie - den Palaeophyllophorinae - innerhalb der Hipposideridae, *Revilliodia* (ein Neologismus für *Nycterobius*) und *Stehlinia* bei Vespertilioninae sowie *Pseudorhinolophus* bei Hipposiderinae. *Cecilionycteris* ordnete Simpson (1945) den ?Palaeochiropterygidae *incertae sedis* zu. Die neue Unterfamilie Archaeopteropodinae schlug er für *Archaeopteropus* vor, welche in den Pteropodidae untergebracht war. Die Chiroptera *incertae sedis* füllte er mit den Formen *Paradoxonycteris* und *Paleunycteris*. Simpson (1945, S. 180) konstatierte im Resümée: „The new fossil bats that are known show that the order was fully established by the middle Eocene, at latest, when the basic specialization was hardly less than it is today. The origin and differentiation of the order was certainly very ancient. The Palaeocene †*Zanycteris* and †*Picrodus* may have been phyllostomatids and if so would indicate truly astonishing antiquity for a specialized modern family, but this is dubious and it seems less misleading for the present not to stress the possibility and to leave these forms as ?Insectivora *incertae sedis*.“

Notonycteris wurde von Savage (1951) erfasst als der einzige Phyllostomidae-

Repräsentant des Tertiärs: Es handelt sich hierbei um einen Vertreter aus dem Miozän der La Venta-Fauna Kolumbiens. Im Rahmen der Diskussion definierte Savage (1951) *Provampyrus* als eindeutig von Phyllostomidae trennbar. Diese Separation basiert auf der Lokalisierung des Capitulum des Humerus, dieser befindet sich bei *Provampyrus* in einer Ebene mit dem Schaft; dieser Merkmalszustand tritt nicht bei Phyllostomiden auf.

Handley (1955) beschäftigte sich wie bereits erwähnt mit der partiell konfusen Nomenklatur, die durch Revilliods Interims-Publikation (1919) verursacht worden war. *Revilliodia* Simpson, 1945 und *Nycteriobus* Revilliod, 1922 wurden von ihm als Synonyme von *Stehlinia* Revilliod, 1919 definiert.

Die phylogenetischen Hypothesen über die tertiären Rhinolophiden wurden von Friant (1963) einer Überarbeitung unterzogen. Den Hipposiderinae ordnete sie *Pseudorhinolophus*, *Palaeophyllophora* und *Paraphyllophora* zu. Den Rhinolophidae ordnete sie den eozänen Vertreter von *Rhinolophus* zu. *Paleunonycteris* und *Paradoxonycteris* wurden innerhalb der Microchiropteren, aber mit dem Status „*incertae sedis*“, eingestuft. Friant (1963) definierte zwei Familien der Fledertiere des Eozäns: die Palaeochiropterygidae und die Archaeonycteridae innerhalb der Microchiroptera.

Den Vorschlägen einiger Wissenschaftler folgend widmete sich Romer (1966) der Chiropteren-Systematik und klassifizierte viele fossile Spezies aus dem Eozän und Oligozän innerhalb rezenter Familien. Die Gattung *Rhinolophus* aus dem Eozän wurde Teil der Rhinolophidae, *Vespertiliavus* Teil der Emballonuridae, *Provampyrus* und *?Vampyravus* Teil der Phyllostomidae, *Stehlinia* Teil der Vespertilionidae, *Archaeopteropus* der Pteropodidae, *Necromantis* der Megadermatidae, und in die Hipposideridae gruppierte er *Paraphyllophora*, *Palaeophyllophora*, *Pseudorhinolophus* und *Hipposideros*. Zwei „archaische“ Familien integrierte Romer (1966) in die „Superfamily uncertain“ (Microchiroptera): die Palaeochiropterygidae (hierzu gehörten *?Cecilonycteris* als auch *Palaeochiropteryx*) und die Archaeonycteridae (einziger Bestandteil war die Gattung *Archaeonycteris*). Unklar ließ er die Position von *Paradoxonycteris* mit der Bezeichnung *Chiroptera incertae sedis*.

Ein exzellent erhaltenes Fossil aus der Green River Formation Wyomings (USA), *Icaronycteris*, wurde von Jepsen (1966) beschrieben und diskutiert. Für diese Gattung kreierte er die neue Familie Icaronycteridae innerhalb der Microchiropteren. Andere potentielle Fledertiere aus tertiären Ablagerungen Nordamerikas wurden von ihm solitär betrachtet - also nicht im Zusammenhang mit den europäischen Vertretern aus dem Eozän diskutiert.

Eine neue Spezies von *Pseudorhinolophus* aus Bouzique, Frankreich (Miozän-Fauna), zusätzlich zu bereits bekannten Arten des Frühen Miozän, präsentierte Sigé (1968).

Dieses Taxon wurde von ihm einer Revision (u. a. die Stratigraphie betreffend) unterzogen: seine Diagnose führte zu einem Untergattung-Status von *Pseudorhinolophus* bezüglich des Genus *Hipposideros*. Sigé (1968) präsentierte mehrere alternative phylogenetische Modelle für die Beziehungen von *Brachyhipposideros*, einem Subgenus aus Ablagerungen des Oligozän und Miozän, *Pseudorhinolophus* und rezenten *Hipposideros*-Spezies. Eine definitive Aussage hinsichtlich einer konkreten stammesgeschichtlichen Konstellation lieferte Sigé (1968) nicht.

In einer Studie über die Evolution der Fledertiere und den aktiven Flatterflug publizierte Jepsen (1970) Stereofotografien von *Icaronycteris*. Im Anschluß an seine 66er Arbeit diskutierte er abermals nicht die Problematik der Stellung zu den Pendants aus dem europäischen Eozän; außerdem hielt er sich eng an den bereits bestehenden Informationsgehalt der ersten, ursprünglichen Publikation. In einer vagen Formulierung bezeichnete er *Icaronycteris index* als einen potentiellen Vorfahren aller oder zumindest eines Teils aller rezenten Micro- und Megachiropteren oder aber auch zu keiner heute lebenden Fledertier-Gattung.

Koopman und Jones (1970) erkannten innerhalb der Fledertiere des Eozäns drei Familien unter der gemeinsamen Überschrift „Fossil Chiroptera of uncertain status“: (1) Archaeonycteridae (*Archaeonycteris*), (2) Icaronycteridae (*Icaronycteris*) und (3) Palaeochiropterygidae (*Palaeochiropteryx* und *Cecilionycteris* - das letztgenannte Genus mit der Unsicherheit „*incertae sedis*“ behaftet). In die Chiroptera „*incertae sedis*“ ordneten sie *Paradoxonycteris* und *Paleonycteris* ein. In moderne Familien integrierten Koopman und Jones (1970) mehrere Taxa des Eozän: *Necromanatis* in die Megadermatidae, *Vespertiliavus* in Emballonuridae und *Stehlinia* in die Vespertilionidae. In die Palaeophyllophorini innerhalb der Hipposiderinae gruppierten sie *Paraphyllophora* und *Palaeophyllophora*. Die Archaeopteropodinae boten innerhalb der Megachiroptera *Archaeopteropus* eine Position (Koopman und Jones 1970).

Im selben Jahr erschien eine Arbeit von Slaughter (1970). Basierend auf der dentalen Morphologie diskutierte er die Affinitäten einer Reihe fossiler Taxa. *Icaronycteris* Zahnstrukturen wurden beurteilt als die am ehesten zum ancestralen Chiropteren-Zustand passende Merkmalsverteilung. *Archaeonycteris*, *Cecilionycteris*, und *Palaeochiropteryx* wurden von ihm als „arezente“ Formen interpretiert, wenn aber doch als etwas moderner als *Icaronycteris*. *Pseudorhinolophus* wurde in die Stammlinie des modernen *Hipposideros* positioniert, und die Hipposiderinae wurden als nahe Verwandte der Palaeophyllophorinae gesehen. *Necromantis* betrachtete Slaughter (1970) als einen eindeutigen Megadermatidae-Verteter, der aber nicht ganz den abgeleiteten, rezenten Formen entsprach. Die moderne Variante von *Rhinolophus* führte über „Eocene *Rhinolophus*“, die Basis der Stammlinie.

Die Schwestergruppe zu dieser Klade war definiert durch *Nycteris*, Hipposiderinen und Palaeophyllophorinen. Den Platz für den ältesten Vertreter der Emballonuridae füllte Slaughter (1970) mit *Vespertiliavus*. Die Überfamilie Emballonuroidea (inklusive der Noctilioniden) wies entsprechend zu *Vespertiliavus* eine prototypische Dentition auf - Differenzen gibt es betreffend der Hypoconusgestalt. Bezüglich *Stehlinia* lokalisierte Slaughter (1970) einen intermediären Status: zwischen ancestralen Vespertilioniden und der Stammlinie befindlich, die zu allen anderen Vespertilioniden-Spezies - ausgenommen den Murininen und Miniopterinen – führen soll.

Eine der Pionierstudien, die rezente Arten mit den Fossilien aus der Grube Messel *en detail* verglich, war die von Russell und Sigé (1970). Die Taxa wurden genauer diagnostiziert und eine modifizierte Klassifikation wurde präsentiert. Innerhalb der Microchiroptera wurde die neue Überfamilie Palaeochiropterygoidea installiert, die die archaischen Gattungen des Eozän beherbergte. Sie spaltet sich in zwei Familien auf: Icaronycterididae (mit *Icaronycteris* und vermutlich *Archaeopteropus*) und Palaeochiropterygidae. Die letzte Familie spaltet sich in zwei Subfamilien auf, die (1) Archaeonycterinae (nur mit *Archaeonycteris*) und die (2) Palaeochiropteryginae (mit *Cecilonycteris* und *Palaeochiropteryx*).

Tadarida sp. wurde von Sigé (1971) anhand einer isolierten Vorderextremität aus den Stampien-Ablagerungen in Frankreich (MP 21-24; Russell *et al.* 1982, Schmidt-Kittler 1987) beschrieben. Simmons und Geisler (1998, S. 18) wiesen darauf hin, dass „lack of associated dental material has prevented a confirmed identification” und dass “this specimen may represent *Cuvierimops*.” 1990 ordnete Hand dieses Fossil den Tadaridinae zu; diese Unterfamilie war von Legendre (1984) in einem Review-Artikel über rezente Molossidae auf diese Art und Weise bezeichnet worden.

Aus Ablagerungen des Frühen Eozäns in Frankreich (MP 8-9; Schmidt-Kittler 1987) wurden von Russell *et al.* (1973) dentale Überreste dokumentiert, die neue Arten von *Archaeonycteris* und *Icaronycteris*? belegen sollten. Auch eine neue Gattung – *Ageina* – war vertreten. Eine nahe Verwandtschaft erschlossen sie für *Palaeochiropteryx* und *Icaronycteris*? *menui*. Auf einer eigenständigen, aber näher verwandten Linie befand sich *Archaeonycteris*; *Ageina* wurde auf einem eigenständigen Ast mit unsicherem Status positioniert. Innerhalb der Palaeochiropterygoidea lokalisierten sie ohne größere Diskussion *Icaronycteris*? *menui*; *Ageina* mit unsicherem Familienstatus, *Archaeonycteris brailloni* innerhalb der Archaeonycterinae (ohne eine spezifischere Familiendefinition) und schließlich Icaronycteridae?.

Einen Vergleich von *Stehlinia* mit rezenten und ausgestorbenen Taxa erarbeitete Sigé (1974) mit dem bis dato zur Verfügung stehenden Material. Seine Diagnose identifizierte

folgende „junior synonyms“ (Simmons und Geisler 1998, S. 19) für *Revilliodia*, *Paleonycteris* und *Nycterobius*. Die systematische Verortung von *Stehlinia* geschah innerhalb der Kerivoulidae (Vespertilionoidea). Ein Vergleich mit den Palaeochiropterygoiden erfolgte, blieb aber für die Systematik ohne Konsequenzen.

Die Muster („patterns“) der Radiation der Chiropteren und die phylogenetischen Hypothesen über rezente und fossile Repräsentanten addierte Smith (1976). *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Agenia*, *Cecilonycteris* und *Palaeochiropteryx* gruppierte er in die informellen „Paleochiroptera“, wobei er sich von Dobsons (1875) Konzept inspirieren ließ. Er beschrieb dieses „Taxon“ als eine in vielerlei Hinsicht generalisierte und primitive Ansammlung, die vom frühen bis zum mittleren Eozän weltweite Verbreitung genoss. Smith (1976) leitete die rezenten Microchiropteren von den Paläochiropteren ab, wobei er die wahrscheinliche Abspaltung im Paläozän ansiedelte. Die Taxa des Eozän interpretierte er aber nicht als *direkte* Vorläufer der Microchiropteren. Smith (1976) hinterfragte die potentiellen Affinitäten von *Archaeopteropus* zu den Megachiroptera und deutete das Genus ebenfalls als ein Derivat der urtümlichen Paläochiropteren. Die offenkundig abweichende Merkmalsverteilung der Dentition bei Megachiropteren von den Zahnstrukturen tertiärer Fossilien und den Microchiroptera erklärte er als ein Produkt einer wesentlich früheren Abspaltung aus den Paläochiropteren oder gar von einer *separaten* Herkunft aus einer ancestralen Insektivoren-Stammgruppe. Smith (1976) erörterte additiv andere relevante Fossilien aus dem Eozän, die er ebenso in eine stammesgeschichtliche Relation zu rezenten Formen setzte. Hierzu gehörten *Hipposideros*, *Palaeophyllophora*, *Paraphyllophora*, *Pseudorhinolophus* und *Rhinolophus* (Rhinolophidae), *Nycterobius* und *Stehlinia* (Vespertilionidae), *Necromantis* und *Provampyrus* (Megadermatidae) und *Vespertiliavus* (Emaballonuridae). Als einen zusätzlichen Beleg für eine frühe Abzweigung der Microchiroptera aus der Paleochiroptera-Stammgruppe erklärte Smith (1976) die Präsenz moderner Gattungen und Familien in Ablagerungen des Mittleren und Frühen Eozän.

In einem anderen Review des darauf folgenden Jahres diskutierte Sigé (1977) im Rahmen des Fossilreports der Säugerfauna Europas die überlieferten Fledertiere. Als „paläochiropterygoide Chiropteren“ bezeichnete er die Exemplare aus Messel, wobei er in dieser Gruppe die Palaeochiropterygidae und die Icaronycteridae unterschied. Die Palaeochiropterygidae differenzierte er in die Archaeonycteridinae und in die Palaeochiropteryginae. *Necromantis* wurde den Megadermatidae zugeordnet, *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) und *Palaeophyllophora* den Rhinolophoidea (Hipposideridae), *Vespertiliavus* den Emballonuridae und *Stehlinia* den Vespertilionoidea (Kerivoulidae). *Archaeopteropus* definierte Sigé (1977) als eine intermediäre Form

zwischen Icaronycteriden und Megachiropteren aufgrund der insektivor gestalteten Bezahnung. Emballonuridae, Vespertilionoidea, Rhinolophoidea und Palaeochiropteryginae könnten nach Sigé (1977) aus einer endemischen, nicht näher spezifizierbaren europäischen Gruppe entstanden sein.

1977 erschien eine Publikation von Smith, die sich mit der Entstehung des Fluges bei Chiropteren auseinandersetzte: Er machte geltend, das einzige Exemplar von *Archaeopteropus* untersucht zu haben und im Gegensatz zu Russell und Sigé (1970) keinen Hinweis auf ein begründetes Arrangement innerhalb der Icaronycteridae gefunden zu haben. Demzufolge limitierte Smith (1977) diese Familie auf *Icaronycteris*. Er bemerkte außerdem, dass eine der fünf monophyletischen Überfamilien die Palaeochiropterygoidea sind, die sich in die Icaronycteridae und die Palaeochiropterygidae aufteilen. Simmons und Geisler (1998, S. 20) hielten fest: „To our knowledge, Smith was the first to suggest that *Icaronycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Archaeonycteris*, *Cecilonycteris*, and *Ageina* formed a clade (rather than a grade) distinct from other microchiropteran bats.”

Zwei neue *Vespertiliavus*-Cranien aus den Quercy-Ablagerungen Südfrankreichs diskutierte Barghoorn (1977): Seine kladistische Analyse der Emballonuridae ergab eine Schwestergruppen-Beziehung der *Taphozous-Saccolaimus*-Klade und *Vespertiliavus*. Konträr zu den Schlussfolgerungen von Schlosser (1911) und Smith (1976) positionierte Butler (1978) *Vampyravus* innerhalb der Microchiroptera *incertae sedis* im Rahmen eines Übersichtsartikels, der sich mit der Evolution afrikanischer Fledertiere auseinandersetzte und auch eine Klassifikation fossiler Spezies lieferte.

Im Jahre 1979 veröffentlichte Van Valen eine kladistische „higher level“-Analyse der Chiropteren. Sein Schwerpunkt lag dabei auf den rezenten Formen, von den fossilen bezog er lediglich die aus der Literatur besser bekannten Spezies mit ein. Van Valen (1979) präsentierte aber keine - wie heute üblich - Datenmatrix und spezifizierte auch nicht die Methodik seiner Analyse. Die „Wurzel“ der Fledertiere sah er in der neuen Subordo „Eochiroptera“ mit einer Familie, den Palaeochiropterygidae. Van Valen (1979) integrierte die Subfamilien Icaronycter(id)idae, Archaeonycter(id)idae und Archaeopteropodinae in die Palaeochiropterygidae. Die Eochiropteren fungieren als ancestrale Vertreter aller rezenten Micro- und Megachiropteren. *Archaeopteropus* sah er als den Ausgangspunkt der rezenten Megachiropteren. Van Valen (1979) machte deutlich, dass die Kriterien seiner Einstufung in die „Eochiroptera“ auf adaptiver Ähnlichkeit und der Beibehaltung gemeinsamer, primitiver Merkmale beruhen – seine Taxa somit einen paraphyletischen Charakter besitzen.

Aus der Grube Cecilie (Geiseltal; MP 13, Franzen und Haubold 1987) stammte dentales

Material, welches *Cecilionycteris*, *Palaeochiropteryx tupaiodon* und *Matthesia* - eine neue Gattung - von Sigé und Russell (1980) zugeordnet wurde. Alle drei Funde klassifizierte man innerhalb der Palaeochiropteryginae respektive Palaeochiropterygidae respektive Eochiroptera.

Smith und Storch (1981) gruppieren *Hassianycteris* innerhalb der Microchiroptera *incertae sedis* und lehnten eine Integration in die Palaeochiropterygoidea ab: Diese Klassifikation ermittelten sie in Bezug auf Palaeochiropterygoidea aufgrund abgeleiteter Merkmalszustände basierend auf dentalem (z. B. die fortgeschrittene dentale Reduktion) und osteologischem Material. Smith und Storch (1981) interpretierten die Eigenschaften von *Hassianycteris* als ähnlich zu den anatomischen Charakteristika der Emballuronoidea bzw. der Rhinolophoidea (jeweils Microchiroptera). Smith und Storch (1981) limitierten außerdem die Palaeochiropterygoidea auf folgende Taxa: *Ageina*, *Archaeonycteris*, *Cecilionycteris*, *Icaronycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx*. Mit der Addition morphologischer Informationen eröffneten Smith und Storch (1981) die ihnen wahrscheinliche Assoziation von *Archaeopteropus* und den Pteropodidae (Megachiroptera). *Archaeopteropus* fungiert hier als ein früher Megachiroptera-Vertreter (siehe auch Habersetzer und Storch 1987). Die „light-Version“ der Palaeochiropterygoidea sehen sie in einer potentiellen Schwestergruppen-Beziehung zu den Vespertilionoidea oder zu den Vespertilionoidea und den Phyllostomoidea.

Im Jahre 1825 beschrieb Cuvier *Cuvierimops* aus dem späten Eozän (MP 19, Russell *et al.* 1982, Schmidt-Kittler 1987). In dieser Form erblickten sie den ancestralen Vertreter aller (Ausnahmen: *Mormopterus* und *Tadarida*) rezenten Molossidae. *Cuvierimops* wurde im Laufe des 19. Jahrhunderts diversen Namensgebungen wie *Serotinoides antiquus*, „*Vespertilio*“ *serotinoides*, *Vespertilio parisiensis* oder auch cf. *Tadarida* sp. ausgesetzt und repräsentiert eines der ersten fossilen Fledertiere, das in der wissenschaftlichen Literatur (Cuvier) Beachtung fand.

Innerhalb der Eochiroptera integrierten Sigé und Legendre (1983) im Rahmen eines Übersichtsartikels betreffend des Chiropteren-Fossilreports *Ageina*, *Archaeonycteris*, *Cecilionycteris*, *Icaronycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx*. Rezenten Familien zugeordnet wurden *Cuvierimops*, *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), *Necromantis*, *Palaeophyllophora*, *Rhinolophus*, *Stehlinia*, cf. *Tadarida* und *Vespertiliavus*. Als einen frühen Microchiropteren - ohne nähere Spezifizierungen - interpretierten Sigé und Legendre (1983) *Hassianycteris*.

Im selben Jahr diskutierte Ostrander (1983) ein bezahntes Fragment des Maxillare aus Ablagerungen des Eozän in Nebraska (USA). Basierend auf einem Vergleich mit den „Palaeochiropterygidae“ und *Stehlinia* beschrieb er diesen Fund als *Chadronycteris*

(Vespertilionoidea: Kerivoulidae).

Eine äußerst ungewöhnliche und allein deshalb schon erwähnenswerte Arbeit lieferte Gupta (1984) hinsichtlich des Ursprungs der Chiroptera: Er erkannte eine starke Ähnlichkeit in der Struktur des Patagium bei Pterosauriern und Fledertieren; außerdem hielt er die bei beiden Gruppen vorhandene Existenz von Haaren für eine wichtige, potentiell phylogenetisch bedingte Gemeinsamkeit. Die Chiropteren - so Guptas (1984) Hypothese - könnten aus den Pterosauriern hervorgegangen sein und entwickelten innerhalb der 12 Millionen Jahre-Lücke des Fossilberichts Säugetier-Charakteristika. Dieser Gedankengang wird jedoch vom Gros der *scientific community* abgelehnt, scheinen (1) die Pterosaurier als Archosauria-Verteter festzustehen (also näher verwandt mit den Aves und Crocodilia) und (2) die Chiropteren eindeutig Theria-Repräsentanten zu sein (Padian 1984, 1987; Novacek und Wyss 1986, Simmons 1993, 1994, 1995; Simmons und Geisler 1998). Gupta (1984) diskutierte ebenfalls die phylogenetischen Konstellationen um *Icaronycteris* und differenzierte aber hierbei nicht zwischen apomorphen und plesiomorphen Merkmalen, was ihn veranlasste, *Icaronycteris* aufgrund „primitiver“ Merkmale als einen Megachiropteren zu definieren.

Innerhalb der Palaeochiropterygoidea unterschieden Hill und Smith (1984) drei Familien: die Archaeonycteridae (mit *Ageina* und *Archaeonycteris*), die Icaronycteridae (mit *Icaronycteris*) und die Palaeochiropterygidae (mit *Cecilonycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx*). Hill und Smith (1984) folgten Smith und Storch (1981) in der Einschätzung, Palaeochiropterygidae und Vespertilionoidea als „ähnlich“ zu erachten, wohingegen *Hassianycteris* als Bestandteile der Rhinolophoidea oder Emballonuroidea betrachtet wurden. *Hassianycteris* und *Paradoxonycteris* wurden innerhalb der Microchiroptera in der „Familie *incertae sedis*“ klassifiziert. Hill und Smith (1984) platzierten *Archaeopteropus* in die Unterfamilie Archaeopteropodinae (innerhalb der Pteropodidae), *Necromantis* und *Provampyrus* in die Megadermatidae, *Palaeophyllophora* und *Paraphyllophora* in die Palaeophyllophorinae (innerhalb der Hipposideridae), *Pseudorhinolophus* in die Hipposiderinae (ebenfalls innerhalb der Hipposideridae), *Stehlinia* in die Vespertilioninae (innerhalb der Vespertilionidae) und *Vespertiliavus* schließlich in die Emballonurinae (innerhalb der Emballonuridae). Hill und Smith (1984) machten also von der Eingruppierung fossiler Taxa in rezente Familien intensiven Gebrauch.

Aus der Uintan Swift Creek Local Fauna in Saskatchewan (Kanada) stammt *Wallia* (mittleres Eozän), das Legendre (1995) als möglicherweise ältesten Vertreter der Molossidae kennzeichnete und gemeinsam mit *Cuvierimops* in der Unterfamilie Tadarinae klassifizierte. Hand (1990) hatte alle extinkten Molossidae-Spezies in dieser Unterfamilie

erfasst.

Sigé (1985) identifizierte im Kontext einer Studie über fossile Fledertiere aus Ablagerungen des Eozän der ägyptischen Fayum-Region *Provampyros* und *Vampyravus* als Synonyme ein und derselben Spezies, die auf einem exzellent erhaltenen Humerus fundieren. Sigé (1985) sah im *Vampyravus*-Holotypus eine Affinität zu Vertretern der Hipposideridae, Natalidae und Phyllostomidae. Eine eigene Familie - Philisidae - kreierte Sigé für das Taxon *Philisis* basierend auf craniodentalem Material; diese nahm er als näher mit den Vespertilionidae *sensu lato* verwandt wahr als mit den Molossidae. Als potentiell konspezifisch diskutierte Sigé (1985) *Philisis* und *Vampyravus*, was implizieren würde, dass die Vampyravidae (= wäre in diesem Falle der Ersatz der Philisidae) eine engere stammesgeschichtliche Verbundenheit mit den Natalidae als mit den Molossidae oder Vespertilionidae aufweisen. Nicht eindeutig zu interpretieren ist der Status der Eochiroptera, v. a. hinsichtlich der Frage ihrer Monophylie. Die Eochiroptera stellen in Sigés (1985) Abbildungen den basalen Ast dar.

Die Evolution des Echolot-Systems behandelten Mein und Tupinier (1986) in einem Übersichtsartikel bezüglich des frühtertiären Fossileports: *Necromantis* und (potentiell) *Provampyrus* als Teil der Megadermatidae, *Stehlinia* innerhalb der Vespertilionoidea und *Vespertiliavus* als Part der Emballonuridae. Van Valen (1979) folgten sie bezüglich der Zuordnung von *Archaeonycteris*, *Icaronycteris* und *Palaeochiropteryx* in die Eochiroptera. Aus den US-amerikanischen spät-paläozänen Clarkforkian-Ablagerungen der Willwood-Formation Wyomings analysierte Gingerich (1987) *Wyonycteris* anhand isolierter Zähne eines partiell erhaltenen Dentale. Nachfolgende Autoren wie Habersetzer *et al.* (1994) und Hand *et al.* (1994) bezweifelten jedoch seine Klassifikation innerhalb der Palaeochiropterygidae und bestritten sogar generell chiroptere Affinitäten. Gingerich (1987) beschrieb ebenfalls cf. *Icaronycteris* basierend auf der Dentalmorphologie.

En detail diskutierten Habersetzer und Storch (1987) Systematik und Funktionsmorphologie palaeogener Chiropteren mit dem Schwerpunkt „Messel“. Habersetzer und Storch (1987) argumentierten gegen eine Verwendung der „Eochiroptera“ und „Palaeochiropterygoidea“ aufgrund des Paraphylie-Phänomens - selbst unter Subtraktion von *Archaeopteropus*. Ihr konträrer Standpunkt beinhaltete eine differenzierte Diagnostik für drei Familien innerhalb der Microchiroptera *incertae sedis*: (1) Archaeonycterididae (inklusive *Archaeonycteris* und *Icaronycteris*), (2) Hassianycterididae (*Hassianycteris* „*Archaeonycteris*“ *revilliodi* beinhaltend) und (3) Palaeochiropterygidae (*Palaeochiropteryx*).

Mit den bekanntesten Fossilien der eozänen Taxa befasste sich Novacek (1987). Sein phylogenetisches Fazit interpretierte eine engere Verwandtschaft von *Icaronycteris* und

Palaeochiropteryx mit rezenten Microchiropteren als mit rezenten Megachiropteren. Die beiden ausgestorbenen Taxa definierte er als Außengruppen zu allen rezenten Microchiropteren-Familien (*Icaronycteris* galt hierfür als der sicherere Kandidat). Novacek (1987) ließ aber die Möglichkeit einer näheren Beziehung einer oder beider Taxa zu Gattungen *innerhalb* der Microchiroptera offen: Er betrachtete die Palaeochiropterygoidea als eine artifizielle Konvention, um mehrere frühe Microchiropteren zu gruppieren, deren Beziehung zu modernen Familien eher nebulös ist und plädierte im Zweifelsfall für das Erfassen von *Icaronycteris* und *Palaeochiropteryx* innerhalb der Microchiroptera *incertae sedis*. Eine formale Einteilung pseudo-ancestraler Taxa innerhalb der Eochiroptera à la Van Valen (1979) hielt er beispielsweise für unnötig.

Carroll (1988) richtete im Rahmen einer Vertebraten-Klassifikation die neue Überfamilie Icaronycterioidea ein, die archaische eozäne Fledertiere als ein Bestandteil der Microchiroptera einordnete. Zwei Familien füllten die neue Überfamilie aus: die (1) Icaronycteridae (mit *Icaronycteris*) und die (2) Palaeochiropterygidae (*Archaeonycteris*, *Cecilonycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx*). Den Neologismus kommentierten Simmons und Geisler (1998, S. 25) folgendermaßen: „In concept and contents, Icaronycterioidea is identical to Palaeochiropterygoidea as recognized by most previous authors. Carroll gave no justification for this apparently unnecessary name change, and no subsequent authors have used Icaronycterioidea.“ Andere Fledertiere aus dem Eozän erfasste Carroll (1993) wie folgt: *Archaeopteropus* in den Pteropodidae; *Hipposideros*, *Palaeophyllophora* und *Paraphyllophora* innerhalb der Hipposideridae; *Necromantis* in den Megadermatidae, *Rhinolophus* in den Rhinolophidae, *Stehlinia* in den Vespertilionidae, *?Vampyravus* in den Phyllostomidae und *Vespertiliavus* in den Emballonuridae.

Einen methodisch völlig anderen Weg wählten Robbins und Sarich (1988), die anhand einer Protein-Elektrophorese und der Ermittlung immunologischer Distanzen im Kontext einer Emballonuridae-Untersuchung - unter Berücksichtigung morphologischer Informationen aus Baarghorn (1977) - die Affinitäten von *Vespertiliavus* analysierten und die Vespertiliavini (innerhalb der Unterfamilie Taphozoinae) einführten.

Die fossilen Chiropteren aus der Marinesian (MP 16; identisch mit Robiacian) Le Bretou-Fauna (Frankreich) wurden von Sigé (1988) beschrieben. *Hipposideros* (*Pseudohipposideros*) und *Palaeophyllophora* schlug er den Hipposideridae zu und *Vespertiliavus* den Emballonuridae; mit *Rhinolophoidea*, sp. indet. definierte er eine neuartige Form.

Auch eine neue Spezies beschrieben im selben Jahr Storch und Habersetzer (1988): *Archaeonycteris pollex*. Basierend auf zwei Skeletten aus Messel wurden die

phylogenetischen Beziehungen zu anderen eozänen Chiropteren ausgelotet. Weiterer Bestandteil der Studie war die Deskription eines Cranium, das die Hypothese von Habersetzer und Storch (1987) untermauerte, *Archaeonycteris revilliodi* in die Gattung *Hassianycteris* überzuführen, statt den Fund in die Archaeonycterididae einzuordnen. Des komplexen Themenfeldes der Ökologie und Echolot-Peilung der Messeler Fossilien nahmen sich Habersetzer und Storch (1989) an, indem sie sich näher mit der Morphologie der Cochlea und der Flügelstruktur auseinandersetzten: *Archaeonycteris trigonodon* (Archaeonycterididae) gilt als archaisch; *Hassianycteris messeleensis*, *H. magna* und *H. revilliodi* gelten als die am stärksten abgeleiteten Formen und *Palaeochiropteryx tupaiodon* und *P. spiegelii* stufen sie als kleine, spezialisierte Arten ein. Habersetzer und Storch (1989) verneinten die Plausibilität der Van Valenschen (1979) Annahme einer Eochiroptera-Gruppierung, die - unspezialisiert und „primitiv“ - als Ausgangspunkt der „höher“ entwickelten Micro- und Megachiropteren zu gelten habe. Die ökologisch äußerst diverse Messel-Fauna beinhalte vollständig entwickelte Microchiropteren und lasse in *ihrem* Fall nicht auf derartige Eochiroptera-Charakteristika schließen.

Studien aus den 90er Jahren über fossile Chiroptera-Repräsentanten

Zwei Arbeiten beschäftigten sich mit neuen Spezies der Gattung *Vespertiliavus*. Sigé (1990) beschrieb sie anhand von Funden aus Stampian (MP 25)-Ablagerungen (Frankreich) und positionierte *Vespertiliavus* innerhalb der Emballonuridae. Zusätzlich beschrieb Sigé eine neue *Hipposideros*-Spezies, eine neuartige *Stehlinia*-Art und auch die komplett neue Gattung *Vaylatsia*. Die neue *Stehlinia*-Spezies erfasste er in den Natalidae (*sensu* Van Valen 1979), *Vaylatsia* klassifizierte er aufgrund dentaler Charakteristika und Merkmale des Humerus innerhalb der Hipposideridae, sah in ihr aber ein wahrscheinliches Mitglied der *Rhinolophus*-Stammgruppe. Alle beschriebenen Objekte beruhten auf isolierten postcranialen Elementen und auf einer fragmentarischen Dentalmorphologie.

Ein Jahr später erschien eine paläoökologische, biostratigraphische und biogeographische Analyse Sigés der Fledertier-Evolution im afrikanischen Eozän. *Dizzya* aus dem Frühen Eozän (Chambi, Nordafrika) schrieb Sigé (1991a) der Familie der Philisidae (Vespertilionoidea) zu. Ein Holotypus, der den Rinolophoidea zugeschlagen wurde, war ebenfalls Teil der Untersuchung. Im Gegensatz zu den Arbeiten von Novacek (1987) und Habersetzer und Storch (1987, 1989) begrüßte er ausdrücklich die Verwendung des Taxon Eochiroptera aus Gründen der Gewohnheit (!), Logik und Effizienz. Dieser „Abfallkorb“ ist Sigé (1991a) zufolge eine einfache operationale Maßnahme, um nicht näher

bestimmbare Taxa, die viele gemeinsame „primitive“ Merkmale teilen, zu klassifizieren. Sigé (1991a) erklärte emphatisch den Wert der „Empirie“ bzw. des „Grades der Evolution“ zum Primat gegenüber einer potentiellen Monophylie und forderte daher die Beibehaltung eines archaischen Fundamentes. Die traditionellen Unterordnungen der Fledertiere - Mega- und Microchiroptera - sollen als adaptive Indikatoren für spezifische Level der Chiropteren-Evolution fungieren.

Im selben Jahr publizierte Sigé (1991b) ebenfalls eine Arbeit über Fledertiere des Eozän; der morphologische Schwerpunkt behandelte Milchzähne. Für den Verlauf des Eozän gab er die Existenz dreier ausgestorbener Gruppen

- (1) Archaeonycterididae;
- (2) Hassianycterididae;
- (3) Palaeochiropterygidae;

und fünf rezenter an:

- (1) Megachiroptera;
- (2) Emballonurioidea;
- (3) Phyllostomatoidea (identisch mit den Noctilionoidea);
- (4) Rhinolophoidea;
- (5) Vespertilionoidea.

Die Aufzählung von Simmons und Geisler (1998, S. 26-27) irrt in diesem Punkt flüchtig, wenn sie anführt: „He placed Archaeonycterididae and Hassianycterididae in Eochiroptera, but excluded Hassianycterididae from this group.“ Die Palaeochiropterygidae bilden mit den Archaeonycterididae die Eochiroptera.

Aus den oberen Ypresian-Ablagerungen Belgiens beschrieben Smith und Russell (1992) eine neue *Hassianycteris*-Art. Das Genus war bereits aus der Messeler Paläontologie bekannt, die Verbreitung konnte nun bis in das Frühe Eozän nachgewiesen werden. Es darf aber nicht vergessen werden, dass die generellen Zeitangaben für Messel Schätzungen sind, der Erkenntnisgewinn der „Erweiterung“ der bisherigen Existenz also einen *Pseudo*-Charakter aufweisen könnte.

Beard *et al.* (1992) erfassten innerhalb der Archaeonycterididae *Archaeonycteris* und *Icaronycteris*, innerhalb der Hassianycterididae *Hassianycteris* und als Teil der Palaeochiropterygidae sahen sie *Cecilionycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx*. In den Grundzügen folgten sie den Arbeiten von Habersetzer und Storch aus den Jahren 1987 und 1988, bezogen aber *Cecilionycteris* und *Matthesia* auf die Palaeochiropterygidae. Beard *et al.* (1992) beschrieben v. a. die ausgestorbene Gattung *Honrovits* aus den Späten Wasatchian-Betten Nordamerikas (frühes Eozän) und bestimmten anhand eines Vergleichs mit rezenten Taxa eine Einordnung (zusammen *Chadronycteris*, *Chamtwarria*, *Stehlinia*

und vermutlich *Ageina*) innerhalb der Natalidae *sensu* Van Valen (1979).

Australonycteris ist die erste beschriebene Gattung aus dem Eozän Australiens. Hand *et al.* (1994) definierten es ohne eine nähere Bestimmung der Familie innerhalb der Microchiroptera. Durch den Vergleich mit anderen Fledertieren aus dem Eozän erörterten sie aufgrund mangelnder abgeleiteter Merkmale und der Dentalmorphologie eine Nähe zu den aus *Archaeonycteris* und *?Icaronycteris* bestehenden Archaeonycteridae. Diffiziler wurde die Angelegenheit durch den Fund eines isolierten Perioticum, das Hand *et al.* (1994) spekulieren ließ, inwiefern es sich tatsächlich nur um eine einzige Art handelte oder ob dieses Fundstück nicht doch einen frühen Vertreter der Vespertilionidae mit plesiomorpher Dentalmorphologie widerspiegelt - kurzum: Perioticum und Dentition nicht zu ein und derselben Spezies gehörten. Weiterhin analysierten Hand *et al.* (1994) *Wyonycteris*-Charakteristika und lehnten eine Zuordnung zu den Fledertieren strikt ab.

Basierend auf der Morphologie der Cochlea und der Flügel sowie des fossilisierten Mageninhalts rekonstruierten Habersetzer *et al.* (1994) die Paläoökologie der Fledertiere Messels: *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* und *Palaeochiropteryx*. Habersetzer *et al.* (1994) monierten die Stellung von *Wyonycteris* und schlugen vor, das Genus aus den Palaeochiropterygidae oder gar aus den Chiroptera zu entfernen. Die Dekonstruktion der Taxa Eochiroptera und Palaeochiropterygoidea erfolgte nach den Vorschlägen von Habersetzer und Storch (1987), stattdessen wurden drei Familien mit nicht näher definierten Affinitäten befürwortet: Archaeonycteridae, Hassianycteridae und Palaeochiropterygidae. Die drei Taxa unterscheiden sich laut Habersetzer *et al.* (1994) in ihrer Morphologie und - damit zusammenhängend - in ihrem Entwicklungsgrade. Gewisse Sympleisomorphien aber teilten sich die Familien. Habersetzer und Storch (1989) folgend erklärten sie die Abstufungen *ex usu*: (1) eine große Anzahl „primitiver“ Merkmale kennzeichnet die Archaeonycteridae, (2) eine „primitive“ Zahnmorphologie, aber eine spezialisiertere Flügelstruktur lassen die Palaeochiropterygidae erkennen und schließlich (3) die am stärksten abgeleiteten Hassianycteridae, für deren Osteologie und Dentalmorphologie eine größere Komplexität nachweisbar war.

Die neue Gattung *Eppsinycteris* beschrieb Hooker im Jahre 1996 anhand eines Dentale-Fundstücks aus den Ypresian-Ablagerungen in der Nähe Londons (Großbritannien). Die Existenz eines buccalen Cingulum an den unteren Molaren (von Hand *et al.* 1994 als eine potentielle Chiroptera-Synapomorphie gewertet) und in Kombination mit anderen Merkmalszuständen, die bei Insectivora-Repräsentanten selten sind, ließen Hooker (1996) *Eppsinycteris* als einen Chiropteren erscheinen. Drei weitere abgeleitete Merkmale interpretierte er als konform mit den Emballonuridae, eine Zuordnung zu diesem Taxon war logisch folgerichtig. Hookers (1996) Klassifikation hatte auch

Konsequenzen für das zeitliche Auftreten: das Vorkommen der Emballonuridae wurde dadurch auf zehn Millionen Jahre (bis in das frühe Eozän) vorverlagert.

Einen wahren Fundus an zusammen getragener Literatur lieferten McKenna und Bell (1997) in ihrer „Classification of Mammals above the species level“: Die drei archaischen Familien (Archaeonycteridae, Hassianycterididae und Palaeochiropterygidae) platzierten sie innerhalb der Microchiroptera *incertae sedis*. Innerhalb der Archaeonycteridae erfassten sie *Archaeonycteris* und *Icaronycteris*, *Hassianycteris* wurde als einziges Genus Vertreter der Hassianycterididae und *Cecilionycteris*, *Matthesia* und *Palaeochiropteryx* repräsentierten die Palaeochiropterygidae. *Ageina*, *Australonycteris*, *Chadronycteris* und *Provampyrus* (identisch mit *Vampyravus*) wurden als Microchiroptera *incertae sedis* klassifiziert. McKenna und Bell (1997) reglementierten die rezenten Taxa folgendermaßen: *Necromantis* in den Megadermatidae, *Vaylatsia* innerhalb der Rhinolophidae *incertae sedis* und *Vespertiliavus* in den Emballonuridae (Taphozoinae, Vespertiliavini). McKenna und Bell (1997) modifizierten auch in einem relativ großen Maße die Nomenklatur: Hipposiderinae identifizierten sie als ein Synonym der Rhinonycterinae, was für *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus* einschließend) die Klassifikation Rhinolophidae: Rhinonycterinae: Rhinonycterini: Hipposiderina und für Palaeophyllophora sowie Paraphyllophora die Einteilung Rhinolophidae: Rhinonycterinae: Palaeophyllophorini bedeutete. *Honrovits* erfasste man in den Natalidae, *Dizzya* und *Philisis* (beide den Philisidae zugehörig) in den Vespertilionoidea. Innerhalb der Vespertilionidae: Vespertilioninae: Myotini klassifizierte man *Stehlinia*. McKenna und Bell (1997) gruppierten weiterhin innerhalb der Molossidae: Molossinae *incertae sedis* die Gattungen *Cuvierimops* und *Wallia*. Simmons und Geisler (1998) machten darauf aufmerksam, dass durch die Einordnung der Tomopeatinae in die Molossidae, die Molossinae *sensu* McKenna und Bell (1997) äquivalent zu den Molossidae *sensu* Legendre (und anderen Autoren) zu interpretieren ist. Innerhalb der Megachiroptera: Pteropodidae: Archaeopteropodinae integrierten McKenna und Bell (1997) das Genus *Archaeopteropus*.

Ein Jahr später vollzogen Hand und Kirsch (1998) anhand postcranialer und craniodentaler Merkmale der Hipposideridae eine kladistische Analyse. Als repräsentative Außengruppen-Taxa fungierten diverse *Rhinolophus*-Arten. Eine Polarität der Merkmalszustände examinierten Hand und Kirsch (1998), basierend auch auf einer Anzahl an Microchiropteren. *Vaylatsia* interpretierte man als eine plesiomorphe Schwestergruppe rezenter Rhinolophidae. Als relativ abgeleitete Hipposideridae-Vertreter hingegen erklärten sich *Pseudorhinolophus* und *Palaeophyllophora*.

Phylogenetische Beziehungen rezenter Chiropteren-Taxa

Bei einem solchen Spezies-Reichtum, wie er sich in der Ordnung „Chiroptera“ widerspiegelt, ist es kaum verwunderlich, wenn die Klassifikationsgeschichte bis in die frühe Mammalia-Systematik zurückzuführen ist. Die Historie der rezenten Fledertier-Klassifikation ist durch die Arbeiten von Winge (1941), Smith (1976, 1980) und Simmons und Geisler (1998) eindrucksvoll geschildert worden. Eine der zentralen post-darwinschen Studien ist zweifellos Dobsons „*Conspectus of the suborders, families and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities*“ aus dem Jahre 1875 (siehe oben).

Die Nachfolgewerke (Winge 1941, Simpson 1945, Davis 1970, Koopman und Jones 1970, Smith 1976) können - ohne dabei ihren Wert zu mindern - als Derivate dieses richtungweisenden Konzeptes bezeichnet werden. Smith (1976) experimentierte mit der zu diesem Zeitpunkt relativ neuartigen kladistischen Methode und publizierte eine Reihe von Kladogrammen, die generell akzeptierte Perspektiven im Rahmen eines potentiellen *sensus communis* präsentierten: Die Beziehungen der rezenten Familien sind konstant, differieren aber bezüglich ihres Ursprungs. Smith (1976) betonte die Bedeutung der Trennung von abgeleiteten und plesiomorphen Merkmalen, verwendete jedoch nicht eine eigens analysierte Datenmatrix, sondern extrahierte Merkmalspolaritäten aus früheren Studien (siehe oben) und aus der eigenen Originalforschung (Smith 1972). Vier rezente Überfamilien konnten als monophyletische Gruppen identifiziert werden (Smith 1976):

- (1) Emballonuroidea (Craseonycteridae + Emballonuridae + Rhinopomatidae);
- (2) Phyllostomatoidea (identisch mit den Noctilionoidea: Mormoopidae + Noctilionidae + Phyllostomatidae = Phyllostomidae);
- (3) Rhinolophoidea (Megadermatidae + Nycteridae + Rhinolophidae);
- (4) Vespertilionoidea (Furipteridae + Molossidae + Mystacinidae + Myzopodidae + Natalidae + Thyropteridae + Vespertilionidae);

Zwei Unterordnungen lassen sich aus den Kladogrammen ablesen:

- (1) Yangochiroptera (Noctilionoidea + Rhinolophoidea) und
- (2) Yinochiroptera (Emballonuroidea + Rhinolophoidea)

Basierend auf der Zahnformel-Analyse von *Miniopterus* kreierten Mein und Tupinier (1977) die Familie Miniopteridae. Vorher war „lediglich“ ein Unterfamilien-Status (Miniopterinae) innerhalb der Vespertilionidae *Usus*.

Eine sich deutlich unterscheidende Hypothese publizierte Van Valen (1979) anhand morphologischer Charakteristika, die teilweise in den 70er Jahren publiziert worden waren (Henson 1970, Strickler 1978). Zwar hatte Van Valen die abgeleiteten Merkmale herausgefiltert, erläuterte aber nicht, inwiefern er diese ermittelt hatte. Von den vier

Überfamilien erklärte er drei für monophyletisch: (1) Noctilionoidea, (2) Rhinolophoidea und (3) Vespertilionoidea. Keine Monophylie wurde den Emballonuroidea, den Yangochiroptera und den Yinochiroptera zugesprochen. Die Furipteridae, Myzopodidae, Thyropteridae wurden auf den subfamiliären Level reduziert und mit den Kerivoulinae (die vorher Teil der Vespertilionidae waren) integraler Bestandteil der Natalidae.

Luckett (1980a) untersuchte die Entwicklung und Morphologie der Fetalmembranen. Er ermittelte dabei eine nahe Verwandtschaft von Thyropteridae + Vespertilionidae und den Megadermatidae; eine Monophylie der Vespertilionidae *sensu* Koopman und Jones (1970) wurde für wahrscheinlich gehalten, entsprechend der Arbeit von Novacek (1980a): Er analysierte die auditive Region, warnte aber vor der Nutzung der Ergebnisse in Bezug auf phylogenetische Schlussfolgerungen, da die Resultate aus einem einzigen organischen System zu sehr limitiert seien.

Im Gegensatz zu Smith (1976) plädierte Eisenberg (1981) für eine Schwestergruppen-Beziehung der Vespertilionoidea und der Klade bestehend aus Emballonuroidea + Phyllostomatoidea (= Noctilionoidea) + Rhinolophoidea anstatt der Identifizierung der Klade Emballonuroidea + Rhinolophoidea als Schwestertaxa. Die Überfamilien der Chiropteren Eisenberg (1981) bildeten analog zu Smith (1976) monophyletische Gruppen. Die Erforschung der Entwicklung der Fetalmembran bei *Miniopterus* durch Gopalakrishna und Chari (1983) führte basierend auf einem Vergleich mit den Miniopterinen und Vespertilioniden zur Gestaltung der „Miniopteridae“ (vorher war *Miniopterus* innerhalb der Vespertilionidae erfasst worden), da nicht nur marginale Differenzen vorlagen.

In einem immunologischen Kontext resultierte die Analyse von Pierson (1986) in eher ungewöhnlichen Konstellationen: (1) die Furipteridae und Natalidae befinden sich im Microchiropteren-Stammbaum basal, (2) die Mystacinidae bilden das Schwestertaxon zu den Noctilionidae, statt mit den Vespertilionoidea in nähere Verwandtschaft gerückt zu werden, (3) *Miniopterus* und *Tomopeas* wurden innerhalb der Molossidae integriert statt innerhalb der Vespertilionidae und schließlich (4) wurden die Rhinopomatidae innerhalb der Rhinolophoidea klassifiziert. Das Kladogramm zeigt eine Paraphylie der Yangochiroptera und der vier Überfamilien, präsentiert aber für die Yinochiroptera einen monophyletischen Charakter.

Die morphologische Struktur des Baculum und die vergleichende Anatomie der craniodentalen Region untersuchten Hill und Harrison (1987) für die Vespertilionidae. Das Resultat war eine Modifikation innerhalb der Klassifikation der Vespertilioninae: Nyctophininae wurden als eigenständige Unterfamilie klassifiziert und die Antrozoini sowie Myotini als Teil der Vespertilioninae gewertet.

Konträr zu der Studie von Gopalakrishna und Chari (1983) konnte Tiunov (1989)

basierend auf der Erforschung der akzessorischen Drüsen wie der Prostata, den Cowperschen Drüsen, oder den Bläschendrüsen keine Rechtfertigung für einen Familienstatus der Miniopteridae erkennen. Zwischen den Hipposiderinae und den Rhinolophinae konnte er keine großen Differenzen erkennen, so dass er die Bündelung der beiden zu einer Familie, den Rhinolophidae, für die optimale Lösung hielt.

Im Rahmen eines rDNA-Verfahrens versuchten Baker *et al.* (1991) die Monophylie der Chiropteren zu testen: die Noctilionoidea, die Klade aus Mormoopidae und Noctilionidae sowie das Taxon Yinochiroptera konnten als separate und eigenständige Gruppen definiert werden.

Novacek (1991) publizierte zwei neue Phylogenie-Hypothesen, die auf den Merkmalen der Arbeiten von Koopman (1984), Pierson (1986) und Novacek (1987) basierten und ihm als Grundlage für die Diskussion der Cochlea-Evolution diente. Beide Kladogramme favorisierten eine Parapyhlie der Emballonuroidea und der Yinochiroptera. Die Monophylie der Yangochiroptera blieb offen.

Osteomyologische Merkmale der Hyoidregion wurden von Griffiths und Smith (1991) und Griffiths *et al.* (1992) hinzugezogen, um die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Yinochiroptera zu studieren. Zwei alternative Hypothesen wurden vorgestellt, die einzige Gemeinsamkeit beinhaltete die Monophylie der Hipposiderinae und der Rhinolophinae. Im Jahre 1992 diskutierten Gopalakrishna und Badwaik die Ergebnisse ihrer Studie über die Struktur der Fetalmembran diverser Fledertier-Familien. Aufgrund der Ähnlichkeiten zwischen den Molossidae und den Pteropodidae und den Differenzen zwischen den Molossidae und den Vespertilionidae schlossen Gopalakrishna und Badwaik (1992) aus vergleichend-embryologischen Gründen auf eine Separation der Molossidae aus den Vespertilionidae und eine Integration der Emballonuridae und Pteropodidae. Auch die semi-populäre Literatur lieferte ihren Beitrag zur phylogenetischen Hypothesen-Bildung: Fenton (1992, 1995) publizierte eine Topologie, deren Herkunft nicht auf neuen Daten beruhte, sondern ein Sammelsurium aus diversen Arbeiten (z. B. aus Hill 1974, Pierson *et al.* 1986) darstellte. Dieses Kladogramm wurde von Altringham (1996) modifiziert, indem er Unterfamilien hinzufügte. Die erste kladistische Analyse der Vespertilionidae *sensu lato* wurde von Volleth und Heller (1994) anhand der Untersuchung G-gebänderter Chromosomen praktiziert.

Im selben Jahr erschien die Publikation von Sudman *et al.* (1994), die sich mit morphologischen Charakteristika, Cytochrom *b*-Gensequenzen und Protein-Elektrophoresen auseinandersetzte und die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Tomopeatine (einzige Gattung ist *Tomopeas*) zu den Molossiden und Vespertilioniden auslotete: Die Resultate wurden so interpretiert, dass ein Transfer von *Tomopeas* von den

Vespertilionidae zu den Molossidae für zwingend gehalten wurde.

Die DNA-DNA-Hybridisierungs-Methodik ist durch mehrere Arbeiten belegt und erschloss neue Aspekte (Pettigrew und Kirsch 1995, Hutcheon und Kirsch 1996, Kirsch und Hutcheon 1997, Lapointe *et al.* 1999). Beispielsweise wurde eine Paraphylie der Microchiroptera impliziert, da sich Pteropodidae und Rhinolophoidea als Schwestertaxa ermitteln ließen. Die Autoren schränkten aber ein, dass die Basenkomponenten dazu neigen, A-T-reiche Taxa zu kombinieren und relativierten ihre Topologien, die aber ansonsten zu einem großen Teil „konservativen“ Hypothesen entsprechen.

Eine umfassende Analyse lieferte Simmons (1998) durch die Summierung von rRNA-Daten aus Baker *et al.* (1991) und durch eine Vielfalt an morphologischen Daten (192 Merkmale, davon viele neu definierte) aus früheren Arbeiten (Van Valen 1979, Luckett 1980a, 1991; Griffiths und Smith 1991, Griffiths *et al.* 1992). Simmons (1998) teilte die Vespertilionidae auf in mehrere Untergruppen, um die Monophylie der Vespertilionidae testen zu können. Die Parsimonie-Analyse erbrachte ein gut aufgelöstes Kladogramm, dessen Gabelungspunkte teilweise sehr robust waren:

- (1) Emballonuroidea und Yinochiroptera scheinen entgegen der traditionellen Auffassung nicht monophyletisch zu sein, da die Emballonuroidea das Schwestertaxon aller anderen Microchiropteren sind;
- (2) Craesonycteridae und Rhinopomatidae sind Schwestertaxa;
- (3) Jeweils monophyletische Gruppen sind Noctilionoidea, Rhinolophoidea, Vespertilionoidea und Yangochiroptera;
- (4) Antrozoinae und Tomopeatine sind enger mit den Molossidae verwandt als mit den Vespertilionidae-Vertretern;
- (5) Futuridae + Myzopodidae + Natalidae + Thyropteridae bilden eine Klade;

Entsprechend den phylogenetischen Resultaten entwarf Simmons (1998) eine neue Nomenklatur.

Eine der aufwendigsten und relevantesten Studien zur Chiropteren-Phylogenie und Systematik bildet die Arbeit von Simmons und Geisler (1998). Der Datensatz aus Simmons (1998) eignete sich aufgrund der mehr als 80 craniodentalen und osteologischen Merkmalen hervorragend für die Integration der archaischen Fledertier-Taxa des Eozän, u. a. um ihren systematischen Bezugspunkt innerhalb der Chiroptera zu lokalisieren. Strikt konträr zu Jepsens (1970, S. 40) Aussage, dass „a skeleton of an old bat doesn't give much direct information about the details of genic history...“, widersprachen Simmons und Geisler (1998, S. 139) deutlich: „We disagree.“ Ihre kladistischen Analysen demonstrierten eine konsekutive Abspaltung von *Archaeonycteris*, *Icaronycteris*, *Hassianycteris* und *Palaeochiropteryx* als Schwestertaxa zu den rezenten Microchiroptera - diametral

entgegengesetzt zu der vielleicht menschlich, allzu menschlichen Vorstellung, dass ausgestorbene Formen auch eine ancestrale, primitive Gruppe, die den rezenten Mega- und Microchiroptera vorausgeht, repräsentieren; sich also ein „Gefälle“ darbietet (z. B. Van Valen 1979). Das Resultat ihrer kladistischen Perspektive setzten sie folgerichtig in eine Klassifikation um, die einen neuen „higher level“-Aspekt für Fledertiere bietet:

(1) *Microchiroptera*: definiert als die kleinste Klade rezenter Chiropteren, die das hochspezialisierte System der Echolotung verwenden und der integrierte Gruppe der (a) Microchiroptamorphia (Archaeonycteridae + Icaronycteridae + Microchiroptiformes) sowie der (b) Microchiroptiformes (Hassianycteridae + Microchiroptera + Palaeochiropterygidae);

(2) *Megachiroptera*: definiert als die kleinste Klade rezenter Megachiropteren;

(3) *Megachiropteramorphia*: definiert als diejenigen Fledertiere, die näher mit den Megachiroptera als mit den Microchiroptera verwandt sind.

Die phylogenetische Hypothese von Simmons und Geisler (1998) lässt auch Rückschlüsse bezüglich der Evolution des Fluges, der Nahrungsaufnahmen und der Echolot-Peilung zu. Ein Resultat ist die Annahme einer Entwicklung des Fluges und einer anschließenden Hervorbringung des Echolot-Systems. Die ersten Chiropteren müssen sich allein aufgrund des Sehannes orientiert haben und basierend auf den intraspezifischen Kommunikationsformen aufgrund von Vokalisierungen hypothetisierten Simmons und Geisler (1998) die darauffolgende Erschließung der laryngealen Echolot-Peilung früher insektivorer Microchiropteren. Sie vermuteten eine zunächst einfache Orientierungshilfe, die lediglich Hindernisse zu detektieren vermochte und nicht mobile, frei fliegende potentielle Beutetiere. Da die Energiekosten des Echolotsystems gering einzuschätzen sind - Flug und Ventilation sind mechanisch aneinander gekoppelt - nahmen sie eine verhältnismäßig schnelle Evolution des verfeinerten Echolotsystems an, das das Detektieren, Fangen und Töten der aeralen Insekten ermöglichte. Die zunehmende Wichtigkeit dieser ausgefeilten Methodologie mag die Vereinfachung und Reduzierung des visuellen Systems gefördert haben.

Die Resultate nach Teeling *et al.* (2005) widersprechen denen von Simmons und Geisler (1998, s. u.): Konträr zu basalen, monophyletischen Pteropodidae (Megachiroptera) und der Schwestergruppe Microchiroptera (mit basalen fossilen Taxa) siedeln die Molekularbiologen die Pteropodidae innerhalb der Microchiroptera an, die wiederum aus vier Stammlinien bestehen soll. Dies erklärt die herkömmliche Unterteilung aufgrund der entstandenen Megachiroptera-Paraphylie für obsolet. Die vier Gruppierungen sollen demnach im frühen Eozän, vor ca. 50-52 Millionen Jahren, in Korrelation mit einer globalen Klimaerwärmung, einer gesteigerten Pflanzen-Vielfalt und dem Zenith der

tertiären Insekten-Diversität, entstanden sein. Drei der Stammlinien seien in Laurasia entstanden, die vierte in Gondwana. Die Ergebnisse lassen die Wahl zwischen einer (1) einmaligen Entstehung des Echolot-Systems und dem Verlust innerhalb der Pteropodidae als auch der (2) multiplen Entwicklung zu. Der Trend neigt zur ersten Hypothese (Jones und Holderied 2006, Jones und Teeling 2006; siehe auch 4. Kapitel).

Eine fruchtbare, aber falsche, Hypothese war die auch die durch die semi-populäre Literatur katalysierte Idee der Diphylie der Fledertiere (Chiroptera - *keine* monophyletische Gruppe), welche in den 80er und 90er Jahren für Furore sorgte. Mehrere Arbeitsgruppen haben diesen interessanten Ansatz, der die zweifache Entstehung des aktiven Fluges bei Säugetieren bedeuten würde, unterstützt (Smith und Madkour 1980, Hill und Smith 1984, Pettigrew 1986, 1991a,b; 1994; Pettigrew *et al.* 1989, Rayner 1991b, Pettigrew und Kirsch 1995).

Inzwischen scheint aber klar zu sein, dass dieses Strohfeuer gelöscht worden ist (Simmons und Geisler 1998, Teeling *et al.* 2005). Sears *et al.* (2006) und Weatherbee *et al.* (2006) haben die Flügelentwicklung innerhalb der Chiropteren untersucht und somit wichtige Pfade zum Verständnis der Evolution des aktiven Fluges innerhalb der Mammalia erschlossen.

5.2 Dermoptera

Die etwa katzen großen Riesengleiter, die ein Gewicht von 1,0 bis 1,75 kg aufweisen, werden bis zu ca. 70 cm lang. Die „Hundsköpfe“ (= Cynocephalidae) weisen eine variable Befleckung auf. Ihr auffälligstes Merkmal ist der Besitz eines Patagium, das sich zwischen Hals und Vorderextremitäten, Vorder- und Hinterextremitäten als auch zwischen Schwanz und Hinterextremitäten erstreckt. Die unteren Incisivi sind procumbent, erinnern oberflächlich an das Kammgebiss der Lemuren. Die Tiere sind vorwiegend nachtaktiv und ernähren sich hauptsächlich herbivor. Das Verbreitungsgebiet ist Südostasien (Nowak 1999, Westheide und Rieger 2004).

Marivaux *et al.* (2006) vermuteten, dass dies das Refugium einer früher weiter verbreiteten Familie ist. Der Fossilreport ist äußerst dürftig: Eine schlecht erhaltene Mandibula aus dem späten Eozän Thailands war bisher der einzige Hinweis (Ducroq *et al.* 1992). Marivaux und Kollegen (2006) beschrieben eine neue Dermopteren-Spezies, *Dermotherium chimaera*, aus dem Oligozän Südasiens (Pakistan, Thailand). Die neu entdeckte Art zeigt gegenüber den rezenten Vertretern plesiomorphe dentale

Charakteristika. Anhand einer kladistischen Analyse wurden auch die Sundatheria bestätigt, wobei die Scandentia aber als Paraphylum auftraten („Note that the monophyly of Scandentia is here not identified from the dental evidence alone“ S. 411).

Der von Stafford und Szalay (2000) als auch von Marivaux und Kollegen (2006) bevorzugten Separierung der Cynocephalidae in die Gattungen *Galeopterus* und *Cynocephalus* wird nicht gefolgt (entsprechend Mickoleit 2004).

5.3 Glires

Das Taxon Glires (Linnaeus 1758) umfasst zwei Säugetier-Ordnungen: die Lagomorpha (Hasenartige) und die Rodentia (Nagetiere). Ein prominentes Charakteristikum ist, dass die Milchzähne des zweiten Incisivenpaares stark vergrößert sind und als ständig nachwachsende Nagezähne operieren. Die Lagomorphen sind durch zwei rezente Familien (ca. 13 Gattungen und 81 Spezies) und etwa 56 fossile Gattungen belegt (Nowak 1999, McKenna und Bell 1997). Nowak (1999) gibt die Existenz von 29 rezenten Rodentia-Familien an, McKenna und Bell (1997) dokumentierten 743 ausgestorbene Gattungen. Die beiden Ordnungen bilden in etwa die Hälfte der Säugetier-Taxa.

Das Glires-Monophylum ist eines der umstrittensten Themen der „higher level“-Systematik und wurde von Seiten der Morphologie (vor allem von McKenna und Kollegen: McKenna 1961, 1994; Wood 1962, Van Valen 1966, Szalay und McKenna 1971, McKenna 1975, Patterson und Wood 1982, McKenna und Bell 1997) und der Molekularbiologie (Miyamoto und Goodman 1996, Graur *et al.* 1991, Li *et al.* 1992, Graur *et al.* 1996, Stanhope *et al.* 1993) angezweifelt. Die Ähnlichkeiten der beiden Gruppen müssten daher als Konvergenzen gewertet werden, was wiederum (wie Meng und Wyss 2001 betonten) ein hypothetisches drittes Taxon verlangen würde: Dieses müsste mit einem der beiden Ordnungen einen gemeinsamen Ursprung haben, hätte aber keine abgeleiteten Merkmale, wie sie bei Hasenartigen und Nagetieren aufzuweisen sind. Meng (2004, S. 96) kommentierte: „Such a “third taxon” has never seriously threatened the sister-group relationship between lagomorphs and rodents.“

Eine Vielzahl an morphologischen Studien befürwortete die Monophylie der Glires (Novacek 1992, Luckett und Hartenberger 1993, Shoshani und McKenna 1998, Meng und Wyss 2001, Meng 2004, Asher *et al.* 2005), ebenso wie dies durch die verbesserte und damit auch komplettere Datensammlung von Seiten der molekularen Phylogenie bestätigt wurde (Madsen *et al.* 2001, Murphy *et al.* 2001a,b; Nishihara *et al.* 2006).

Im Rahmen des im Synopsis-Kapitel besprochenen „total evidence“-Ansatzes wird deutlich, weshalb rezentes Material und damit partiell sehr abgeleitete Exemplare wie *Glis* (die jedoch als Gliridae-Repräsentanten nach Huchon *et al.* 2002 relativ basal innerhalb der Rodentia angesiedelt werden) zu untersuchen sind. Bilche (Gliridae) erinnern habituell an Hörnchen und besitzen einen auffällig langen und buschigen Schwanz. Sie kommen in Europa, Asien und Afrika vor. Das Synonym Myoxidae war lange Zeit im Gebrauch, vor allem im angelsächsischen Raum. Dies beruhte ausgerechnet auf der alternativen Benennung des Siebenschläfers als *Myoxus*. Die Gestalt dieses Tieres erinnert an Grau- und Eichhörnchen, ist aber wesentlich kleiner. Der Name kommt vom siebenmonatigen Winterschlaf. *Glis glis* ist nachtaktiv und sucht sich bevorzugt in Baumlöchern sein Quartier. Aufgrund des Winterschlafes wird im Herbst vor allem fettreiche Nahrung zu sich genommen (z. B. Eicheln, Bucheckern, Haselnüsse, Kastanien). Gelegentlich wird die Nahrungspalette durch Insekten, Vögel oder deren Eiern erweitert (Nowak 1999).

5.4 Primates

„The origin of primates remains a fascinating question“ begann Godinot (2007, S. 83) seinen Beitrag zur Ursprungsdiskussion. Eine Fülle an Literatur wird zu dieser Frage bereitgestellt (z. B. MacPhee *et al.* 1988, Martin 1990, MacPhee 1993, Soligo 2001, Rasmussen 2002, Lehman und Fleagle 2006, Henke und Tattersall 2007, im Druck; Ravosa und Dagosto 2007). Auf den eigentlichen Ursprung (Zeit und Lokalitäten) und die potentielle Rolle der Plesiadapiformes wird erst später einzugehen sein, da diese nicht den Gegenstand der Untersuchung bildeten. Auch auf die Klassifikationsgeschichte soll nur marginal eingegangen werden. Der Fokus soll an dieser Stelle auf die Feuchtnasenprimaten gerichtet sein.

Die Strepsirrhini kommen in zahlreichen Merkmalen den Grundplanverhältnissen der Primates relativ nahe. Das Rhinarium ist feucht, nackt und steht über einen nackten, schwach rinnenförmig vertieften Hautstreifen mit der Oberlippe in Verbindung. Sie besitzen Orbitaringe ohne ein knöchernes Septum, eine Sublingua, eine Toilettenkrallen an der zweiten Zehe (ansonsten Nägel), eine ursprüngliche Anzahl von fünf Ethmoturbinalia, eine Retina ohne Macula lutea und Fovea centralis, ein Auge mit reflektierendem Tapetum lucidum (außer *Eulemur*), mit einigen Ausnahmen nachtaktiv. Mickoleit (2004) nennt als Synapomorphien das Kammgebiss (untere Canini und Incisivi procumbent, Kronen sind stark verlängert und dicht aneinander gerückt) und die mehr oder weniger

deutliche Reduktion der oberen Incisivi bzw. die auftretende Lücke zwischen den mittleren. Geissmann (2003) führt ebenfalls den Zahnkamm an, belegt aber als zweites gemeinsam abgeleitetes Merkmal die nondeciduate, epitheliochoriale Plazenta.

Das Kammgebiss setzt sich gewöhnlich aus sechs horizontal gestellten Frontzähnen zusammen, zwei Incisivi und ein Caninus pro Hälfte, die auch eine spezielle Formung aufweisen (Scandentia weisen auch ein Kammgebiss auf, besitzen aber drei Schneidezähne je Kieferhälfte). Bei den Indriidae ist der Zahnkamm auf vier Zähne reduziert und bei den Daubentoniidae ist nur noch ein Frontzahn pro Kieferhälfte dokumentierbar. Subfossile Lemurenformen waren durch schaufelförmige Zähne charakterisiert (Maier 1980, Fleagle 1999, Swindler 2002).

Die Strepsirrhini spalten sich in die Lemuriformes und in die Lorisiformes auf (Roos 2003, Roos *et al.* 2004). Die Lemurenartigen sind auf Madagaskar endemisch, während die Loriartigen in subtropischen und tropischen Waldgebieten Afrikas und Asiens beheimatet sind. Lorisiformes sind nachtaktiv und arboreal, Lemuriformes auch, aber auch einige kathemerale und tagaktive Arten existieren. Insektivorie kommt in beiden Gruppen vor, Lemuriformes weisen auch andere Ernährungsweisen auf. Die Zahnformel lautet 2133/2133 (wiederum zeigen manche Lemurenartige Abweichungen). Innerhalb der Lorisiformes ist der zweite Strahl reduziert, das Ectotympanicum ist mit der lateralen Bullawand verwachsen und am Cranium extern erkennbar; die Arteria carotis interna ist reduziert und die Arteria pharyngea ascendens tritt vor der Bulla ins Neurocranium ein und dient als Hauptblutversorgung des Gehirns. Bei den Lemurenartigen ist der zweite Strahl nicht reduziert, das Ectotympanicum ist nicht von der Bulla umwachsen und auch extern nicht diagnostizierbar. Die Arteria carotis interna tritt posterior zur äußeren Gehöröffnung in die Bulla ein und dient als Hauptblutversorgung des Gehirns (nicht der Fall ist dies bei den Cheirogaleiden, siehe Diskussion). Additiv ist die Arteria pharyngea ascendens reduziert (aber siehe wiederum Cheirogaleidae). *Tarsius*, ein Haplorrhini-Repräsentant, wurde partiell ebenso in die phylogenetischen Analysen integriert (Yoder 1997, Wright *et al.* 2003).

5.5 Scandentia

Innerhalb dieser Ordnung bilden die Tupaiidae die einzige Familie. Diese unterteilt sich wiederum in die beiden Unterfamilien Ptilocercinae und Tupaiinae. Letztere enthält *Anathana ellioti*, *Urogale everetti*, *Dendrogale* (zwei Spezies) und *Tupaia*

(14 Spezies). *Ptilocercus lowii* ist der einzige Vertreter der Ptilocercinae und verhält sich eher arborikol, während die restlichen Mitglieder der Ordo bevorzugt eine terrestrische Lokomotion ausüben (Sargis 2007). Wagner (1855) und Haeckel (1866) hatten die Tupaiidae innerhalb der Ordnung „Insectivora“ positioniert. Gregory (1910) platzierte sie im Rahmen der Archonta-Konzeption in die Ordnung Menotyphla (dies war bei Haeckel eine Subordo). Le Gros Clark (1926), Simpson (1945), Starck und Schneider (1960), Napier und Napier (1967) und andere integrierten sie in die Primates und verwendeten sie als Ursprungsmodell.

Für eine Extraktion aus unserer Ordnung sprachen sich Van Valen (1965), McKenna (1966), Campbell (1966a,b), Martin (1966) oder auch Szalay (1968, 1969) aus. Ein wichtiges Kompendium war Lucketts Herausgabe von “Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews” im Jahre 1980(b). Zu einer Differenzierung von den Primates essentielle ontogenetisch-phylogenetische Analysen führte Zeller (1986a,b; 1987) durch .

Ähnlich wie bei der Ordnung Dermoptera ist der Fossilreport sehr lückenhaft. Dieser scheint bisher auf einen Ursprung auf dem Festland zu deuten. Zusätzlich wurde zu rezenten Formen wie *Anathana*, *T. belangeri*, *D. murina*, *Ptilocercus* und *Cynocephalus* auch mehrere fossile Spitzhörnchen auf dem Festland gefunden (obwohl ein großer Teil in der Vergangenheit insulär war). Die Arbeit von Chopra und Vasishat (1979) ist ein prominentes Beispiel für die Deskription eines fossilen Scandentia-Vertreter, aber auch Chopra *et al.* (1979), Jacobs (1980) oder Ni und Qiu (2002) sollten erwähnt werden. Olson *et al.* (2005) lasen aus ihren Daten andere biogeografische Implikationen (S. 668): „We believe that evidence from the distribution of living scandentians is equally supportive of a Bornean origin of treeshrews.”

5.6 Didelphidae, Marsupialia

Angeregt durch die Arbeit von Asher *et al.* (2005) wurde in einigen phylogenetischen Analysen die Beutelratte *Didelphis* integriert. Didelphidae weisen meistens eine zugespitzte Schnauze auf und erreichen Maus- bis Rattengröße. Die Vorder- und Hinterzehen sind fünfzehig, diadactyl. Alle Zehen (bis auf die Großzehe) tragen Krallen. Es ist eine Greifzehe ausgebildet. In Querrichtung ist das Astragalofibulargelenk stark erweitert. Es ist eine Polyprotodontie zu belegen. Die Beutel sind deutlich ausgebildet, können aber auch nur aus zwei Hautfalten bestehen oder komplett fehlen. Die Spezies sind überwiegend nachtaktiv und omnivor (Mickoleit 2004).

6. Merkmalsanalyse basierend auf der vergleichenden Dental- und Tarsalmorphologie an Primaten und verwandten Ordnungen

6.1 Begründung der Auswahl der dentalen und der tarsalen Merkmale

6.1.1 Die Dentalmorphologie der Mammalia: Terminologie

Im Allgemeinen wird der Zahn (= Dens) durch die Radix dentis (= Wurzel), durch den Collum dentis (= „Cervix dentis“ bzw. Zahnhals) und durch die Corona dentis (= Krone) definiert. Handelt es sich nicht um wurzellose Zähne, dann ist die Wurzel als der Teil charakterisiert, der in die Alveoli dentales (= Zahnfächer) eingesenkt ist. Der vom Zahnfleisch (= Gingiva) bis zum Kieferrand reichende Raum entspricht dem Zahnhals. Die Krone ist zumeist der aus dem Zahnfleisch ragende, schmelzbedeckte Part (Schumacher und Schmidt 1976, Thenius 1989).

Die Wurzel kann als Einheit strukturiert sein oder aber ein Verästelungsmuster aufweisen, wobei dann separate Zahnfächer vorkommen. Das Periodontium (= Bindegewebe der Wurzel) verbindet die Zähne innerhalb der Alveole mit dem Kieferknochen. Incisivi von Nagern aber, die wurzellose Zähne aufweisen, zeigen ein stetiges Zahnwachstum, das durch Abnutzung limitiert wird (Thenius 1989, Carroll 1993).

Die Bedeutung der Dentalmorphologie für die stammesgeschichtliche Forschung liegt vor allem an den Komponenten des Zahnaufbaus bzw. deren Haltbarkeit an Fossilien: Der hauptsächliche Bestandteil besteht aus einer bestimmten Art von Knochengewebe, der allerdings im Gegensatz zum Knochen keine Zellen enthält, dafür aber Canaliculi dentales (= Kanälchen) - das Dentin oder Zahnbein (Dentinum dentis, Substantia eburnea). Das Dentin setzt sich aus etwa 70% Kalziumphosphat, 23% Kollagen, 3% Mucoproteinen und dem Wassergehalt zusammen. Der organische Anteil ist also niedriger als beim Knochengewebe. Die Pulpa- oder Zahnhöhle (Cavum dentis) wird von Dentin umgeben. Die Pulpa ist ein Bindegewebe mit Gefäßen und Nerven, die mit dem Blutkreislauf und dem Nervensystem aufgrund des Canalis radialis dentis (= Wurzelkanal) und eines Foramen apicis dentis (= Wurzelspitzenöffnung) verbunden ist (sollten keine apicalen Ramifikationen vorhanden sein) (Romer und Parsons 1991).

Die Prismenstruktur des Zahnschmelzes bildet für die Systematik ein weiteres wichtiges Phänomen in Form der Hunter-Schraeger-Bänder. Es handelt sich um die Bänderung einer Abfolge dunkler und heller Streifen, die bereits makroskopisch erkennbar ist. Von Koenigswald (1980) konnte den funktionell-adaptiven Mechanismus der

Schmelzprismen-Anordnung (Apatitkristallite) nachweisen. Innerhalb der Marsupialia und der Eutheria ist der Betrag des Prismenbündel-Durchmessers ca. 5 μ . Die sechseckigen Prismenbündel sind kausal durch das Komprimieren der ursprünglichen Substanz beim Zusammenrücken der Prismen bedingt. Die oben erwähnte Bänderung entsteht nun durch die Art der Ausbildung und Anordnung dieser Prismen durch \rightarrow Vernetzung \rightarrow Prismenabbiegung \rightarrow Prismenüberkreuzung (Martin 1993, 1995).

Die Säugetier-Zähne wurzeln ausschließlich im Prämaxilare und Maxillare (Oberkiefer) und im Dentale (Unterkiefer). Dies ist der Grund für die beinahe ausnahmslose (aber siehe Stoßzähne der Elefanten) Limitation auf die Mundhöhle (Cavum oris). Zu einem großen Teil ist die Anzahl der Zähne artkonstant. Die Extremata (0 und am anderen Ende des Spektrums 260) sind erheblich, doch sind diese Zahlen eher selten. Innerhalb der einzelnen Säugetierordnungen variieren die Durchschnittswerte zu einem nicht geringen Teil beträchtlich. Die maximale Anzahl der Zähne innerhalb rezenter Mammalia (Placentalia) liegt bei 44 (z. B. die Suidae; definitive Ausnahmen: z. B. manche Zahnwale) (Thenius 1989).

Das Arrangement des Säugetier-Gebisses präsentiert sich durch divers gestaltete Einzelzähne: das Phänomen der Heterodontie. Die unterschiedlichen Abschnitte spiegeln die differenzierte Funktionalität wider. Das Auftauchen einer sekundären Homodontie wie bei Gürteltieren oder Zahnwalen ist als Ausnahmeerscheinung zu werten. Folgende Zahnkategorien sind definierbar: (1) *Dentes incisivi* = Schneidezähne = Incisiven = I, (2) *Dentes canini* = Eckzähne = Caninen = C, (3) *Dentes praemolares* = Vorbacken-, falsche Backen- oder „Lückenzähne“ = Prämolaren = P und letztlich die (4) *Dentes molares* = echte Backen- oder Mahlzähne = Molaren = M. Schumacher und Schmidt (1976) als auch Starck (1982) verwendeten eine andere deutsche Bezeichnung für die Vorbackenzähne: hier werden die Prämolares als Backenzähne den Molaren (= Mahlzähnen) gegenübergestellt. Hier wird Thenius (1989) in der Einschätzung gefolgt, diese Form der Differenzierung zu unterlassen. Allerdings folge ich Thenius (1989) nicht in der Bevorzugung des Terminus „Gebissformel“ à la Haldenorth (1957, 1969), auch wenn er diesen aus pragmatischen Gründen doch nicht übernahm.

Die unterschiedliche Kronenhöhe lässt innerhalb der Mammalia folgende Zahntypen dokumentieren: (1) brachyo(donte), (2) subhypso(donte) (identisch mit den mesodonten), (3) hypso(donte) (identisch mit den hypselodonten) und (4) kiono(donte). Bei einem großen Teil der Vertreter mit hypso(donten) Zähnen werden im Kronenbereich Zementeinlagerungen registriert. Beim niedrigkronigen (also brachyodonten) Zahn ist die Kronenhöhe niedriger als die Länge; der hypso(donte) Zahn zeigt das exakt entgegengesetzte Proportionsmuster. Der Säulenzahn (kionodont, „columnar tooth“) ist mit säulenförmig verlängerten Höckern

ausgestattet. Die Höckerhypsodontie (lediglich die Kronenelemente = Höcker sind hypsodont) kann im Laufe der Evolution zur Kronenhypsodontie (die gesamte Krone ist hypsodont) führen. Hypsodontie-Differenzierungen leitete z. B. Mones (1982) ein mit der Separierung der Eu- und der Protohypsodontie - der erste Fall wurzellose Zähne (auch als hyperhypsodont bezeichnet) beinhaltet und der letztere definitiv Wurzeln aufweist. 1960 schlug Van Valen eine funktionell-determinierte Definition der Hypsodontie vor.

Einen anderen Zahntypen stellt der Lamellenzahn dar: die Zahnkrone wird aus bewurzelten, hypsodonten, lamellenartig gestalteten Jochen, die von Kronenzement umgeben sind, gebildet. Solcherart formierten Lamellen- oder Säulenzähne (wie auch die Prismenzähne) sind v. a. bei Grasfressern ausgebildet. Die Kaufläche modifiziert sich durch die Abnutzungserscheinungen im Laufe der Zeit. Dieses Phänomen kann auch auf die Incisivi übergreifen (z. B. die Einhufer). Eine partielle Hypsodontie ist ein eher seltener Fall - Beispiele sind *Piezodus* (Lagomorpha), *Issiodoromys* (Rodentia) oder *Macrotis* (Marsupialia) - und bedingt sich durch eine einseitige Krümmung der Zahnkrone (Carroll 1993).

Die Zahnform liefert ein weiteres Unterscheidungskriterium, indem sich ein-, zwei- und mehrspitzige Zähne dokumentieren lassen. Empirisch gesehen trifft der mehrspitzige Casus lediglich bei den Prämolaren und bei den Molaren zu: trituberculare (= triconodonte), quadrituberculare und multituberculare Zähne (Henke und Rothe 1997, Morlo 1997). Der zahnärztlichen Methodologie nach Zuckerkandl (1891) sind die zur Orientierung notwendigen Termini „mesial“ und „distal“ entlehnt. Die Innen- und Außenseite der Krone wird als „lingual“ und „buccal“ (= vestibular) beschrieben.

Wie Lopatin und Averianov (2006) betonten, ist eine der prominentesten Theria-Synapomorphien die tribosphenische Dentalstruktur: Der linguale Höcker des oberen Molaren (Protoconus) operiert im Talonidbasin des unteren Antagonisten. Während des finalen Stadiums der Okklusion agiert dieser funktionelle Komplex entsprechend eines Pistills in einem Mörser. Diese Entwicklung ermöglichte eine gesteigerte Effektivität hinsichtlich der Bearbeitung des Materials und verhalf zu einer Reihe von adaptiven Spezialisierungen. Luo *et al.* (2001) zufolge entwickelte sich dieser Mechanismus nicht nur einmal. Er konnte aber nur innerhalb der Boreosphenida bestehen (Theria sowie nächste Verwandte). Die Studie von Luo *et al.* (2003) ist ein weiterer Beleg für die Erforschung die Frühstadien der tribosphenischen Mammalia-Evolution.

6.1.2 Merkmalsliste: Dentalmorphologie orientiert an Asher *et al.* (2005)

Die komplexe Höckerterminologie wird anhand der Studie von Meng und Wyss (2001) erläutert (hierfür siehe Abbildungen 79/80 und 81-103 der Appendices):

Generelle Dentalmorphologie

- | | |
|---|--|
| 1. Hunter-Schraeger-Bandschichten (aus der Literatur) | (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden |
| 2. Hunter-Schraeger-Bandschichten (aus der Literatur) | (0) multipel
(1) einfach |
| 3. Form des Incisivus | (0) Wurzel und Krone verlaufen in Längsrichtung geradlinig und kontinuierlich
(1) Wurzel und Krone bilden eine kontinuierliche Kurve; die Incisivi des Oberkiefers betreffend, die Wurzel verlässt die Alveole nach anterior hin und die Krone krümmt sich nach hinten nach posterior |
| 4. Stauchung des Incisivus | (0) konisch
(1) nach anteroposterior hin
(2) transversal
(4) flache, quadratisch geformte anteriore Oberfläche |

Mandibula

- | | |
|---|--|
| 5. Schmelzverteilung in der anterioren Region | (0) umgibt den Zahn
(1) nach posterior hin diskontinuierlich |
| 6. Zahngröße in der anterioren Region | (0) kleine Wurzel
(1) hypsodont, sich unterhalb von p2-m1 nach posterior hin ausdehnend
(2) hypsodont, sich unterhalb von m3 nach posterior hin ausdehnend |

-
- | | |
|--------------------------------|--|
| 7. Ersatz der unteren Incisivi | (0) nicht kalzifiziert
(1) vorhanden
(2) nicht vorhanden |
| 8. i3-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 9. i4-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 10. Diastema | (0) klein
(1) groß |
| 11. Caninus-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 12. Wurzeln des Caninus | (0) zweifach
(1) einfach |
| 13. p1-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 14. p2-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 15. p3-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 16. p3-Form | (0) mit longitudinalem Haupthöcker
(1) mit Metaconid
(2) mit quer verlaufendem rudimentärem Trigonid und Talonid
(3) durch Schmelzfalten vergrößert |
| 17. p4-Vorkommen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 18. p4: Form des Trigonids | (0) einfacher Höcker
(1) bicuspid
(2) tricuspid
(3) mit Leisten |

-
19. p4: Protostylid (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
20. p4: Form des Talonids (0) einfach und ohne Senke
(1) tricuspid
(2) bicuspid
(3) einfach gestaltet und mit Senke
21. Höhe der Backenzähne (0) brachydont
(1) unilateral hypsodont
(2) hypsodont
22. Occlusion der unteren Zahnreihe (0) vergrößert sich nach posterior, posteriore Backenzähne größer als anteriore
(1) anterior und posterior ca. gleich groß
(2) vergrößert sich nach anterior, anteriore Backenzähne größer als posteriore
23. Untere molare Höcker: labial zum Protoconid befindlich (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
24. Unterer Molar: Ectoloph-Vorkommen (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
25. Unterer Molar: Höhe des Trigonids (0) höher als Talonid
(1) ähnlich hoch
26. Unterer Molar: posteriore Wand des Trigonids (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
27. Unterer M1: Anteroconid (0) nicht vorhanden
(1) bilophodont
28. Unterer Molar: Paraconid (0) ausgeprägt
(1) klein
(2) nicht vorhanden
29. Unterer Molar: Metaconid (0) anterior zum Protoconid
(1) in einer Linie mit dem Protoconid
(2) posterior zum Protoconid

30. Unterer Molar: Mesoconid
(0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
31. Unterer Molar: Talonid Basin
(0) nicht ausgeprägt
(1) breit
(2) ausgefüllt mit dem Entoconid
(3) ausgefüllt mit dem Hypolophid
(4) bilophodont
32. Unterer Molar: Entoconid
(0) Entoconid ist posterior gegenübergestellt
(1) anterior zum Hypoconid
33. Unterer Molar: Hypolophid
(0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
(2) groß
34. m3-Vorkommen
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
35. m3-Hypoconulid
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
36. m4-Vorkommen
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden

Prämaxillare und Maxillare

37. Schmelzverteilung der oberen
anterioren Bezahnung
(0) umgibt den Zahn
(1) nach posterior hin diskontinuierlich
38. Oberes Diastema
(0) klein
(1) länger als die molare Zahnreihe
39. Obere anteriore Zahnoberfläche
(0) glatt
(1) gefurcht

-
40. Größe des oberen anterioren Incisivus (0) klein und mit Radix
(1) hypsodont, Radix erstreckt sich bis in die Prämaxilla
(2) hypsodont, Radix erstreckt sich bis zum Maxillare
(3) hypsodont, Radix erstreckt sich bis zur Orbita
41. I3 (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
42. Position des I3 (0) lateral zum benachbarten Zahn befindlich
(1) posterior zum benachbarten Zahn
43. I4 (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
44. I5 (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
45. Oberer Caninus (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
46. Oberer Caninus: Wurzeln (0) zwei Wurzeln
(1) eine Wurzel
47. Erster oberer Prämolare (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
48. Zweiter oberer Prämolare (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
49. Form des P2 (0) klingenförmig
(1) konisch
(2) dreiseitig, dreieckig
(3) hypsodont und mit Schmelzfalte
50. Dritter oberer Prämolare (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden

-
51. Form des P3
- (0) groß und dreieckig
 - (1) oval und multicuspid
 - (2) klein und konisch
 - (3) hochkronig
 - (4) bilophodont
 - (5) klein und nach anterior zugespitzt
52. Vierter oberer Prämolare
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
53. Größe des P4
- (0) kleiner als M1 oder gleich groß
 - (1) größer als M1
54. P4: buccaler Höcker
- (0) einer
 - (1) kleiner Metaconus
 - (2) Para- und Metaconus vorhanden und in der Größe ähnlich
55. Stylare (=Styli) auf P4
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
56. P4: anteriore und posteriore Gräte
- (0) schwach
 - (1) Kämme mit Höckern
 - (2) Kämme ohne Höcker
57. P4: Hypoconus
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
 - (2) nach transversal hin ausgedehnt
 - (3) nach antero-posterior hin ausgedehnt
58. Obere Molaren: labiales Cingulum
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
59. Relative Größe der oberen Backenzähne
- (0) nach anterior hin groß, P4-M1 größer als M3
 - (1) Zahnreihe in der Größe durchgängig ähnlich
 - (2) nach posterior hin groß, M3 größer als P4-M1
60. Orientierung der oberen Zahnreihe
- (0) parallel
 - (1) nach anterior hin zusammenlaufend

-
- | | |
|--|---|
| 61. Oberer Molar: Form der Krone | (0) dreieckig
(1) buccolingual breit
(2) quadratisch
(3) mesodistal lang |
| 62. Praecingulum des oberen Molaren (= Anteroloph) | (0) schwach oder nicht vorhanden
(1) anteriore Kante
(2) in den Protoconus übergehend
(3) umfasst den größten Lophen des Zahnes |
| 63. Linguales Cingulum des oberen Molaren | (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden |
| 64. Protoloph des oberen Molaren | (0) schwach ausgeprägt
(1) vorhanden |
| 65. Posteroloph des oberen Molaren | (0) schwach oder nicht vorhanden
(1) ausgeprägt
(2) transversaler Grat |
| 66. Trigon | (0) mit Basin
(1) Teilung per Mesoloph
(2) anterioposterior zusammengedrückt |
| 67. Centrocrista des oberen Molaren | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 68. Mesostyl des oberen Molaren | (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden |
| 69. Protoconus | (0) konisch
(1) mit Grat und v-förmig
(2) mit Grat und anteroposterior zusammengedrückt
(3) u-förmig
(4) mit Grat und antero-posterior verlaufend |
| 70. Höcker der oberen Molaren | (0) schwach ausgeprägt oder nicht vorhanden
(1) ausgeprägt |

71. Paraconus und Metaconus	(0) undeutlich (1) vorhanden
72. Styelarplatte des oberen Molaren	(0) vorhanden (1) reduziert
73. Hypoconus	(0) schwach ausgeprägt oder nicht vorhanden (1) stark ausgeprägt
74. Höcker der oberen Molaren lingual zum Protoconus befindlich	(0) nicht vorhanden (1) vorhanden
75. Mesolophulus	(0) nicht vorhanden (1) vorhanden
76. Anteroconus	(0) nicht vorhanden (1) vorhanden
77. M3	(0) vorhanden (1) nicht vorhanden
78. M4	(0) vorhanden (1) nicht vorhanden

6.1.3 Merkmalsliste: Dentalmorphologie orientiert an Ross *et al.* (1998)

Prämaxillare und Maxillare

Molares

- | | |
|--|---|
| 1. Anzahl der Wurzeln bei M1-2 | (0) jeweils drei
(1) drei, zwei
(2) jeweils zwei |
| 2. M3: Anzahl der Wurzeln | (0) drei
(1) zwei
(2) eine |
| 3. Form des M2 (bucco-linguale Breite zu mesio-distaler Länge) | (0) sehr breit ($> 1,65$)
(1) breit ($< 1,65, > 1,30$)
(2) quadratisch ($\leq 1,30$) |
| 4. Größenvergleich von M1 : M2 (wurde für die entsprechenden Taxa aus der Literatur entnommen) | (0) $M1 > M2 (\geq 1,40)$
(1) $M1 > M2 (< 1,40 \text{ und } > 1,0)$
(2) $M1 \leq M2 (\leq 1,0)$ |
| 5. M1-2: Nannopithex-Falte | (0) nicht vorhanden
(1) schwach ausgeprägt
(2) dominant |
| 6. M1-2: Pseudohypoconus | (0) nicht vorhanden
(1) klein
(2) groß |
| 7. M1-2: Metaconulus | (0) einfach oder nicht vorhanden
(1) doppelt |
| 8. M1-2: Praeprotoconulus | (0) nicht vorhanden
(1) schwach
(2) stark betont |

-
9. M1: Größe des Hypoconus (modifiziert)
- (0) groß
 - (1) klein
 - (2) nicht vorhanden
 - (3) Hypoconus-Höhe entspricht der Höhe des Protoconus
 - (4) nicht vorhanden, aber Cingulum
 - (5) Cingulum inkl. Erhöhung
10. M2: Größe des Hypoconus
- (0) groß
 - (1) klein
 - (2) nicht vorhanden
11. M1-2: Position des Hypoconus
- (0) distal, leicht lingual vom Protoconus
 - (1) distal, weit lingual vom Protoconus positioniert
 - (2) ca. auf gleicher mesio-distaler Ebene
12. M1-2: Praehypocrista
- (0) nicht vorhanden
 - (1) schwach entwickelt
 - (2) stark entwickelt, reicht bis zur Postprotocrista und schließt das Talon lingual ein
13. M3: Prähypocrista
- (0) nicht vorhanden
 - (1) schwach
 - (2) stark ausgebildet und zur Postprotocrista reichend, schließt das Talon lingual ein
14. M1 oder M2: Position des Paraconulus
- (0) an die Praeprotocrista angegliedert
 - (1) nicht an die Präprotocrista angegliedert
15. M1-2: Größe des Metaconulus
- (0) nicht vorhanden
 - (1) klein
 - (2) moderat (mit Höckerbildung)
 - (3) groß

-
16. M1-2: Größe des Mesostyls
(0) nicht vorhanden
(1) vorhanden und an die Ectocrista angelagert
(2) auf dem buccalen Cingulum präsent
17. M1-2: Postprotocrista
(0) stark entwickelt, verläuft zur Basis des Metaconulus oder Metaconus
(1) stark entwickelt, verläuft aber nicht bis zur Basis des Metaconus
(2) nicht vorhanden
18. M1-2: laterale, posteriore transverse Crista
(0) deutlich entwickelt
(1) indistinkt
19. P4-M1: Periconus
(0) nicht vorhanden
(1) klein
(2) groß
20. M1-3: linguales Cingulum (muss nicht bei allen drei Molaren vorkommen; Protoconus nicht daran beteiligt)
(0) nicht vorhanden
(1) schwach und unterbrochen
(2) stark ausgeprägt und komplett
21. M1-2: buccales Cingulum (Ross *et al.* liegen hier falsch; siehe Datenmatrix)
(0) nicht vorhanden
(1) schwach
(2) stark ausgeprägt
22. M1-2: Cristae, die sich vor dem Metaconulus befinden
(0) nicht vorhanden oder schwach
(1) stark ausgeprägt
23. M1-2: Cristae, die sich posterior zum Metaconulus definieren
(0) nicht vorhanden oder schwach
(1) stark ausgeprägt
24. M3: Paraconulus
(0) nicht vorhanden
(1) klein-moderat
(2) groß
25. Linguale Inflation des Protoconus (von distal betrachtet!)
(0) keine Inflation
(1) leicht
(2) stark

26. M2: buccale Expansion des Paraconus
- (0) keine Expansion
 - (1) leichte Expansion
 - (2) starke Expansion
27. M3: Metaconus
- (0) nicht vorhanden oder sehr klein
 - (1) moderat, aber kleiner als der Paraconus
 - (2) groß (gleiche Höhe zum Paraconus)
28. M3: Hypoconus
- (0) nicht vorhanden oder sehr klein
 - (1) klein
 - (2) groß
29. M1: Größe des Paraconulus
- (0) nicht vorhanden
 - (1) klein-moderat (kleiner als Paraconus)
 - (2) groß (beinahe so groß oder größer als der Paraconus)
30. M1-3: anteriores Cingulum
- (0) stark ausgeprägt, komplett und langgezogen
 - (1) stark ausgeprägt und kurz
 - (2) schwach ausgeprägt oder nicht vorhanden
31. M3 relativ zu M1
- (0) sehr klein (halb so groß wie der M1 oder kleiner)
 - (1) klein (zwei Drittel)
 - (2) groß (approximativ die gleiche Größe)

Prämolares

32. P2: Anzahl der Wurzeln
- (0) eine (sollte der Zahn nicht vorhanden sein, dann haben ihn Ross *et al.* auch mit 0 definiert - ungünstig!)
 - (1) zwei
 - (2) drei
33. P3: Anzahl der Wurzeln
- (0) eine
 - (1) zwei
 - (2) drei

-
34. P4: Anzahl der Wurzeln
(0) eine
(1) zwei
(2) drei
35. P2 relativ zu P3
(0) P2 ist viel kleiner (ca. 50 % oder weniger)
(1) P2 ist kleiner
(2) P2 etwa gleich groß
36. P4 zu M1
(0) $P4 < M1$
(1) $P4 = M1$
(2) $P4 > M1$
37. P2: occlusale Außenlinie
(0) triangular
(1) suboval mit bucco-lingualer Längsachse
(2) suboval mit mesio-distaler Längsachse
(3) abgerundet
38. P4: occlusale Außenlinie
(0) triangular
(1) suboval
(2) quadratisch
39. P3-4: Trigon/Talon-Proportionen
(0) Trigon größer oder gleich groß zum Talon
(1) $\text{Trigon} < \text{Talon}$
40. P3: Protoconus
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
41. P4: Metaconus
(0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
42. P4: Protoconus
(0) relativ zum Paraconus niedrig
(1) relativ zum Paraconus hoch
43. P2: Protoconus
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden

-
- | | |
|--|---|
| 44. Hypoconus | (0) nicht vorhanden
(1) nur am P4
(2) auf P3-4
(3) auf P2-4 |
| 45. P4: Paraconulus | (0) groß
(1) klein
(2) nicht vorhanden |
| 46. P3-4: Parastyle | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 47. P3-4: Metastyle | (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden |
| 48. P3-4: Postprotocrista | (0) stark ausgeprägt
(1) schwach ausgeprägt und kurz |
| 49. P2-3: distaler Kronenrand (dies trifft eher für den P3 zu) | (0) glatt gerundet
(1) tailliert zwischen den buccalen und lingualen Höckern |
| 50. P3-4: linguales Cingulum | (0) nicht vorhanden oder schwach ausgeprägt
(1) stark ausgeprägt |
| 51. P3: Metaconus | (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden |
| 52. P3-4: buccales Cingulum | (0) nicht vorhanden oder schwach ausgeprägt
(1) stark ausgeprägt |

Incisivi und Caninus

53. I1-I2: Interstitialer Kontakt
- (0) nicht vorhanden, großer Zwischenraum
 - (1) als schmaler Kontakt präsent
 - (2) I2 dicht an I1 gepackt, verkürzte Präparacrista
54. I1-I1: Interstitialer Kontakt
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden, ein weiter Zwischenraum
 - (2) schmaler Zwischenraum (neu)
55. I2-C Diastema
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
56. I1 relativ zu I2
- (0) ca. gleich groß
 - (1) I1 etwas größer als I2
 - (2) I1 viel größer als I2 (beinahe doppelt so groß)
 - (3) I1 kleiner als I2 (neu)
57. I1: Größe (= I1 zu M1)
- (0) klein
 - (1) moderat
 - (2) groß
58. I1: occlusale Form (mesio-distale Länge zu buccolingualer Breite)
- (0) oval
 - (1) leicht bucco-lingual zusammengepresst
 - (2) extrem bucco-lingual zusammengepresst
 - (3) mesio-distal zusammengepresst (neu)

-
59. I1: Kronenform
- (0) spatelförmig: kein occlusaler Höcker, mesiale und distale Ränder kontinuierlich verlaufend und abgerundet
 - (1) semi-spatelförmig: zentraler Höcker präsent, aber stumpf mit mesial und distal wahrnehmbaren occlusalen Kämme
 - (2) zentraler occlusaler Höcker zugespitzt, steile Kantenverläufe
 - (3) bucco-lingualer Grat (neu)
 - (4) nagerspezifisch
 - (5) mesio-distaler Grat
60. I1: Fovea lingualis
- (0) einfach
 - (1) zweifach
61. I1-I2: linguales Cingulum
- (0) schwach ausgeprägt und diskontinuierlich
 - (1) moderat und kontinuierlich
 - (2) stark ausgebildet
 - (3) nicht erkennbar
62. I1: basaler linguale Höcker
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
63. I1-I2: buccales Cingulum
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
64. C1: Querschnittsform bzw. Form aus occlusaler Perspektive
- (0) oval
 - (1) rund
 - (2) über eine längere Strecke eine komprimierte Erscheinungsform
65. Canine Occlusion
- (0) C1 schert gegen P1-2
 - (1) C1 schert gegen P2
 - (2) C1 schert gegen P2-3
 - (3) C1 schert gegen P3
66. C1: mit basalem Höcker (neu)
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden

67. C1: linguales Cingulum
- (0) nicht vorhanden oder schwach
 - (1) stark ausgebildet
 - (2) sehr stark ausgebildet
 - (3) siehe (1), aber nur partiell ausgebildet
 - (4) siehe (3), aber von distal kommend

Mandibula

Molares

68. m1-3
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
69. m1: Anzahl der Wurzeln
- (0) eine
 - (1) zwei
70. m2: Anzahl der Wurzeln
- (0) eine
 - (1) zwei
71. m3: Anzahl der Wurzeln
- (0) eine
 - (1) zwei
72. (modifiziert) m2: Trigonid-Weite (Verhältnis der bucco-lingualen Breiten des Trigonids und Talonids)
- (0) weiter als Talonid
 - (1) ähnlich weit wie das Talonid
 - (2) enger als das Talonid
73. m3: Trigonid-Weite (Verhältnis der bucco-lingualen Breiten des Trigonids und des Talonids)
- (0) (viel) weiter als das Talonid
 - (1) ähnlich weit
 - (2) Trigonid (deutlich) schmaler als das Talonid
74. m1: Paraconid-Position
- (0) mesial zum Protoconid
 - (1) mesiolingual, zwischen Proto- und Metaconid
 - (2) mesial zum Metaconid, aber weit von ihm entfernt
 - (3) paarig mit dem Metaconid angelegt
 - (4) nicht vorhanden (neu)

75. m2: Paraconid-Position
- (0) mesial zum Protoconid
 - (1) mesiolingual, zwischen Proto- und Metaconid
 - (2) mesial zum Metaconid, aber weit von ihm entfernt
 - (3) paarig mit dem Metaconid angelegt
 - (4) nicht vorhanden (neu)
76. m3: Paraconid-Position
- (0) mesial zum Protoconid
 - (1) mesiolingual, zwischen Proto- und Metaconid
 - (2) mesial zum Metaconid, aber weit von ihm entfernt
 - (3) paarig mit dem Metaconid angelegt
 - (4) nicht vorhanden (neu)
77. m1: Parastyloid
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
78. Metastylide
- (0) nicht vorhanden
 - (1) klein
 - (2) groß
79. m3: Hypoconulid
- (0) einfach
 - (1) doppelt
 - (2) nicht definierbar (neu)
80. m3: „Ferse“ (tentativ: konnte nicht komplett nachvollzogen werden, wurde daher der Literatur entnommen)
- (0) nicht vorhanden
 - (1) schmaler als Talonid
 - (2) ca. gleich breit wie das Talonid
81. Oberflächenstruktur des Zahnschmelzes
- (0) glatt
 - (1) leichte Ornamentierung
 - (2) deutliche Ornamentierung
82. m1: Trigonid-Höhe (Relation der Trigonid-Höhe zur Talonid-Höhe)
- (0) wesentlich höher als das Talonid
 - (1) Trigonid und Talonid etwa gleich hoch oder etwas höher

-
83. m1-2: Höckerrelief (0) moderat bis hoch
(1) niedrig
84. m1: linguale Konfiguration des Trigonids (0) offen
(1) geschlossen
85. m1: Metaconid-Position (0) lingual zum Protoconid
(1) leicht disto-lingual zum Protoconid
(2) stark disto-lingual zum Protoconid
befindlich
86. m1-2: Paraconid (0) nicht vorhanden
(1) klein
(2) groß
87. m1-2: laterales Protocristid (0) verläuft zum Metaconid
(1) verläuft zum Hypoflexid
88. m1: distaler Verlauf der Trigonidwandung (0) komplett
(1) tief eingekerbt durch den Protoconid/
Metaconid-Sulcus
(2) mediales und laterales Protocristid
treffen sich nicht, es gibt auch keinen
Sulcus
89. m2: distaler Verlauf der Trigonidwandung (0) komplett
(1) tief eingekerbt durch den Protoconid/
Metaconid-Sulcus
(2) mediales und laterales Protocristid
treffen sich nicht, es gibt auch keinen
Sulcus
90. m1-2: Entoconid (0) nicht vorhanden
(1) sich kaum abzeichnend von dem
lingualen Seitenrand des Talonids
(2) ein kleiner, diskreter Höcker
(3) großer Höcker

-
91. m1-2: Sulcus des Postentoconids
(0) prominent
(1) schwach sichtbar
(2) nicht vorhanden
92. m1: Größe des Hypoconulids
(0) groß
(1) moderat
(2) klein
(3) nicht vorhanden
93. m2: Größe des Hypoconulids
(0) groß
(1) moderat
(2) klein
(3) nicht vorhanden
94. m3: Größe des Hypoconulids
(0) groß
(1) moderat
(2) klein
(3) nicht vorhanden
95. m1-2: Position des Hypoconulids
(0) paarig mit dem Entoconid angelegt
(1) in der Nähe der Mittellinie
(2) von der Mittellinie aus leicht buccal
96. m1-2: Cristid obliqua
(0) schwach (abgerundet)
(1) stark ausgebildet
(2) sehr stark ausgebildet
97. m1: Orientierung der Cristid obliqua
(0) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distal zum Protoconid befindlichen Punkt
(1) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distolingual zum Protoconid befindlichen Punkt
(2) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distal zum Metaconid befindlichen Punkt

98. m2: Orientierung der Cristid obliqua
- (0) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distal zum Protoconid befindlichen Punkt
 - (1) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distolingual zum Protoconid befindlichen Punkt
 - (2) erreicht die Wandung des Trigonids an einem distal zum Metaconid befindlichen Punkt
99. m1: Endpunkt der Cristid obliqua
- (0) verläuft zur Basis des Trigonids
 - (1) verläuft partiell die distale Trigonid-Wandung hoch
 - (2) verbindet sich mit der Spitze des Protoconids oder dem Protocristid
 - (3) verbindet sich mit dem Metaconid
100. m2: Endpunkt der Cristid obliqua
- (0) verläuft zur Basis des Trigonids
 - (1) verläuft partiell die distale Trigonid-Wandung hoch
 - (2) verbindet sich mit der Spitze des Protoconids oder dem Protocristid
 - (3) verbindet sich mit dem Metaconid
101. m3: Endpunkt der Cristid obliqua
- (0) verläuft zur Basis des Trigonids
 - (1) verläuft partiell die distale Trigonid-Wandung hoch
 - (2) verbindet sich mit der Spitze des Protoconids oder dem Protocristid
 - (3) verbindet sich mit dem Metaconid
102. m1-2: Centroconid (der Literatur entnommen)
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden, aber die Cristid obliqua krümmt sich scharf in den Hypoflexid
 - (2) nicht vorhanden

-
103. m1-2: Hypocristid
(0) nicht vorhanden oder spurenhaft
(1) schwach ausgebildet
(2) stark ausgebildet
104. m3: Hypocristid
(0) nicht vorhanden oder spurenhaft
(1) schwach ausgebildet
(2) stark ausgebildet
105. m1-2: Linguale Konfiguration des Talonids
(0) offen
(1) lingual gekerbt, aber nicht offen
(2) geschlossen
106. m1-2: Fovea distalis (der Literatur entnommen)
(0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
107. m1-2: Konfiguration des Hypocristids.
(0) einfach
(1) in der Nähe des Hypoconids ist ein akzessorischer Höcker positioniert
108. m1-2: Cristid obliqua
(0) gekerbt
(1) geradlinig
109. Inflation der molaren Höcker
(0) Höcker wirken nicht „aufgeblasen“ und sind marginal positioniert
(1) leichtes Inflation-Phänomen
(2) starkes Inflation-Phänomen
110. m1-2: buccales Cingulum
(0) nicht vorhanden bis spurenhaft
(1) am Proto- und Hypoconid teilweise gebrochen
(2) komplett
111. m1: Tiefe des Hypoflexids
(0) sehr seicht
(1) moderat
(2) tief
112. m2: Tiefe des Hypoflexids
(0) sehr seicht
(1) moderat
(2) tief

113. m2-Länge in Relation zur m3-Länge (modifiziert)
- (0) m3 (deutlich) länger als m2
 - (1) m3 entspricht in etwa m2
 - (2) $m3 < m2$
114. m1: Länge in Relation zur Breite
- (0) 1 - 1,15
 - (1) 1,16 - 1,22
 - (2) 1,23 - 1,32
 - (3) $> 1,33$
115. Lophartige Strukturen (neu)
- (0) nicht vorhanden
 - (1) vorhanden
116. m1-2: Position des Entoconids relativ zum Hypoconid
- (0) transversal zum Hypoconid verlaufend
 - (1) distal zum Hypoconid
- Prämolares**
117. p1 und P1
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
118. p2
- (0) vorhanden
 - (1) nicht vorhanden
119. p2: Wurzeln
- (0) einfach
 - (1) zweifach
120. p3-4: Wurzeln
- (0) p3 einfach, p4 einfach
 - (1) p3 einfach, p4 zweifach
 - (2) p3 zweifach, p4 zweifach
121. Überlappen der Prämolaren-Kronen
- (0) nicht existent
 - (1) leichte Überlappung
 - (2) starke Überlappung
122. p3: Paraconid
- (0) groß
 - (1) klein
 - (2) nicht vorhanden oder verkümmert

-
123. p4: Paraconid
- (0) groß
 - (1) klein
 - (2) nicht vorhanden oder extrem klein
124. p4: Position des Paraconids
- (0) mesial zum Protoconid befindlich
 - (1) mesiolingual, zwischen Proto- und Metaconid
 - (2) mesial zum Metaconid, großer Zwischenraum zum Metaconid
 - (3) paarig mit dem Metaconid verbunden („twinned“)
125. p3-4: Cristid obliqua
- (0) nicht vorhanden
 - (1) schwach ausgeprägt
 - (2) stark ausgeprägt
126. p2: Form und Höhe des Protoconids
- (0) schlank, ragt über die Protoconide des p3-4 hinaus
 - (1) massiv, ragt über die Protoconide des p3-4 hinaus
 - (2) nicht hinausragend, nicht auf einem Niveau mit p3
 - (3) extrem kurz, kürzer als p3
127. p4: Position des Metaconids
- (0) nah am Protoconid
 - (1) weiter vom Protoconid entfernt
128. p2: Größe des Metaconids
- (0) nicht existent oder spurenhaft
 - (1) klein
 - (2) groß
129. p3: Größe des Metaconids
- (0) nicht existent oder spurenhaft
 - (1) klein
 - (2) groß
130. p4: Größe des Metaconids
- (0) nicht existent oder spurenhaft
 - (1) klein
 - (2) groß

131. p4: Linguale Konfiguration des Trigonids (0) offen
(1) geschlossen
132. p3: Entoconid und lingualer Kamm des Talonids (0) nicht vorhanden
(1) lingualer Kamm des Talonids vorhanden, aber das Entoconid nicht prominent
(2) Entoconid als ein kleiner, diskreter Höcker
133. p4: laterales und mediales Protocristid (0) kontinuierlich zwischen Meta- und Protoconid verlaufend
(1) diskontinuierlich zwischen Meta- und Protoconid verlaufend
134. p3: Orientierung des lateralen Protocristids (0) transversal orientiert
(1) distolingual orientiert
(2) nicht vorhanden
135. p4: Orientierung des lateralen Protocristids (0) transversal orientiert
(1) distolingual orientiert
136. p3-4: posteriore Trigonid-Wandung (0) komplett (Taxa ohne Metaconide wurden hier eingeordnet)
(1) tief eingekerbt
137. p3-4: Größe des Hypoconids (0) groß
(1) klein oder nicht vorhanden
138. p3-4: Position des Hypoconids (oder des distalen Endpunktes der Cristid obliqua) (0) distal zum Protoconid
(1) distal zum Metaconid oder zwischen Proto- und Metaconid befindlich
139. p4: Scherfläche des Hypocristids (0) nicht vorhanden
(1) schwach ausgebildet
(2) stark ausgebildet

-
140. p2: buccales Cingulum
- (0) nicht vorhanden
 - (1) unvollständig, am Proto- und Hypoconid gebrochen
 - (2) komplett ausgeprägt
141. Inflation der Prämolares
- (0) keine basale Inflation
 - (1) leichte basale Inflation
 - (2) starke basale Inflation
142. p4: Exodaenodontie (der Literatur entnommen)
- (0) nicht vorhanden
 - (1) leicht ausgeprägt
 - (2) sehr ausgeprägt
143. p4: Länge des Talonids (Relation der mesiodistalen Länge des Trigonids und der mesiodistalen Länge des Talonids)
- (0) extrem kurz oder nicht existent
 - (1) viel kürzer als das Trigonid
 - (2) gleichlang oder etwas kürzer als das Trigonid
 - (3) Talonid länger als das Trigonid
144. Orientierung der Prämolaren
- (0) aus lateraler Perspektive gründet die Krone vertikal
 - (1) leicht schräg
 - (2) starke Schrägstellung, medial über den anterioren hinausragend
145. p4: antero-buccales Cingulum
- (0) nicht vorhanden oder spurenhaft
 - (1) stark ausgeprägt
146. p4: Grat des Postprotoconids
- (0) nicht vorhanden oder schwach ausgeprägt
 - (1) moderat
 - (2) sehr stark ausgeprägt
147. p4: Grat des Postmetaconids
- (0) nicht vorhanden oder schwach ausgeprägt
 - (1) moderat
 - (2) sehr stark ausgeprägt

148. p4: Höhe des Paraconids
- (0) niedrig
 - (1) moderat
 - (2) fast so hoch wie das Protoconid
149. p3-4: Höhe des Protoconids
- (0) am p3 viel niedriger als am p4
 - (1) am p3 etwas niedriger als p4
 - (2) gleich hoch
 - (3) p3 höher als p4
150. p3-Region zu p4 (der Literatur entnommen)
- (0) 0,45-0,59
 - (1) 0,60-0,69
 - (2) 0,70-0,79
 - (3) >0,80
151. p4: mesio-distale Länge zu bucco-lingualer Breite
- (0) < 0,95
 - (1) $\geq 0,96$ und < 1,14
 - (2) $\geq 1,15$ und < 1,20
 - (3) $\geq 1,21$ und < 1,35
 - (4) $\geq 1,36$ und < 1,46
 - (5) > 1,47
152. Relation der p4-Region zur m1-Region (der Literatur entnommen)
- (0) < 0,62
 - (1) $\geq 0,63$ und < 0,72
 - (2) $\geq 0,73$ und < 0,82
 - (3) $\geq 0,83$ und < 0,92
 - (4) $\geq 0,93$ und < 1,02
 - (5) > 1,03
153. p3-4: Orientierung der Wurzel
- (0) p3-4-Wurzeln mesiodistal ausgerichtet
 - (1) p3-Wurzel nach lateral verlagert, mesiale p4-Wurzel nach mesio-distal ausgerichtet
 - (2) p3-Wurzeln mesio-distal ausgerichtet, mesialer Teil der p4-Wurzel nach lateral verlagert

Incisivi und Caninus

154. Anzahl der Incisivi
(0) drei
(1) zwei
(2) i1 vorhanden, aber nicht i2
(3) nicht vorhanden
155. Arrangement aus occlusaler Perspektive
(0) u-förmig
(1) v-förmig
156. Raumaufteilung zwischen den Kronen
(0) kein Raum
(1) Raum vorhanden
157. i2/3-C: Diastema (modifiziert)
(0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
158. i1-2 (Relation des i1+2 zum m1)
(0) sehr klein
(1) moderat
(2) groß
159. i1:i2-Proportionen
(0) i1 viel kleiner als i2
(1) i1 kleiner als i2
(2) i1 beinahe so groß wie i2
(3) i1 größer als i2
(4) i1 viel größer als i2
160. i1: Weite der Krone
(0) mesio-distal gesehen beträchtlich breiter als die Wurzel (spatelförmig)
(1) am Apex schmal, breiter als die Wurzel
(2) „styliform“: Kronenspitze in etwa so breit wie der cervicale Rand
161. i2: Form des Kronenquerschnitts (Relation der mesio-distalen Länge zur bucco-lingualen Breite)
(0) oval gerundet
(1) mesio-distal komprimiert
162. Kronenhöhe (aus buccaler Perspektive: Abstand von der Kronenspitze zum Zahnzement-Zahnschmelz-Übergang)
(0) niedrig
(1) moderate Höhe
(2) sehr hoch

-
163. i1-2: buccale Außenlinie der Krone (0) aus lateraler Perspektive gesehen leicht gekrümmt
(1) starke Krümmung
164. Wurzeln (0) vertikal oder aufrecht
(1) leicht procumbent
(2) stark procumbent
165. Kronen (0) vertikal oder aufrecht
(1) leicht procumbent
(2) stark procumbent
166. Zahnkamm (0) nicht vorhanden
(1) mit drei Zähnen
(2) mit zwei Zähnen
167. i1: Kronenform (0) spatelförmig
(1) lanzettförmig, zugespitzt
168. i2: „Fersenbildung“ (linguale Schwellung an der Kronenbasis) (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
169. Schmelzbildung auf der lingualen Seite (0) gut entwickelt
(1) kaum oder gar nicht entwickelt
170. i1: linguales Cingulum (0) nicht vorhanden oder schwach ausgeprägt
(1) stark ausgebildet, aber nicht vollständig
(2) stark ausgebildet und komplett
171. i1-Region in Relation zur m1-Region (0) i1 sehr klein
(1) moderat vergrößert
(2) stark vergrößert
172. c: Querschnitt (0) rundlich-oval
(1) mesio-distal komprimiert
(2) bucco-lingual komprimiert

-
- | | |
|----------------------------------|---|
| 173. c: linguale Kammentwicklung | (0) rundlich
(1) scharfkantig |
| 174. c: Paracristid | (0) schräg in Relation zur Occlusalebene
(1) fast horizontal zur Occlusalebene
(2) bildet mit i1-2 einen gemeinsamen
Abschneidemechanismus |

Die Datenmatrices sind Teil des elektronischen Appendix.

6.1.4 Die Tarsalregion der Mammalia: Terminologie und Morphologie

Die morphologische Komplexität und die Möglichkeit mehrerer Lösungen für die gleichen funktionellen Probleme machen die Fußwurzel zu einer reichhaltigen Quelle an Merkmalen. Diese Region weist innerhalb der Marsupialia und Placentalia im Gegensatz zu den nicht-mammaliomorphen Cynodontia eine Reihe von Gegensätzen auf. Diese Charakteristika wurden innerhalb der Säugetierevolution schrittweise erworben (Rowe 1988).

Eines der wichtigsten rezenten Merkmale ist das Überlappen des Astragalus und des Calcaneus. Bei den nicht-mammaliomorphen Cynodontia liegen die beiden Knochen eher Seite an Seite. Dieses Arrangement war wohl für die direkte Übertragung des Gewichtes vom Bein auf den Boden (Schaeffer 1941a, Horovitz 2000) geeignet.

Eine umfassende Literatur hat sich inzwischen bezüglich der Identifizierung der ursprünglichen Fußwurzel-Morphologie der Mammalia angesammelt (u. a. Szalay und Decker 1974, Kielan-Jaworowska 1977, Jenkins und McClearn 1984, Szalay 1984, 1993, 1994; Horovitz 2000, Luo *et al.* 2003). Bezogen auf die Terminologie wurde Hooker (2001) gefolgt (siehe Abbildungen 103-109 der Appendices).

A. Astragalus

- | | |
|--|---|
| 1. Verhältnis von Körperbreite und Körperlänge (Tab. 13) | (0) breiter (proximal gemessen) als lang (lateral gemessen)
(1) etwa gleiche Dimensionen
(2) länger als breit |
| 2. Verhältnis von lateralem und medialem Trochlea-Grat (gemessen von der imaginären horizontalen Linie zwischen der distalen Kante der ectalen Facette und dem ventralsten Punkt der Sustentacularfacette) | (0) lateraler Grat höher als medialer Grat
(1) etwa gleich hoch
(2) medialer Grat höher als lateraler Grat |
| 3. Extension der Trochlea bezüglich des Collum | (0) nicht vorhanden
(1) Extension des medialen Grates
(2) Extension zwischen den Graten
(3) Extension entlang der ganzen Trochlea-Breite |

-
- | | |
|--|--|
| 4. Proximales Foramen | (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden |
| 5. Ventrales Limit der Trochlea | (0) am Mittelpunkt der posterior gelegenen Oberfläche
(1) eher ventral gelegen |
| 6. Grube für die Sehne des M. flexor digitorum fibularis | (0) flach
(1) tief |
| 7. Proximomediales plantares Tuberculum | (0) kaum definiert
(1) hervortretend |
| 8. Anheftungsfläche der lateralen Corpus-wand für das fibuloastragaläre Ligament | (0) proximal
(1) zentral |
| 9. Sustentacularfacette | (0) klein, flach und isoliert
(1) groß, konvex und größtenteils isoliert
(2) distal in die Navicularfacette übergehend |
| 10. Distaler Teil der Sustentacularfacette | (0) nach lateral verlagert
(1) an der ventralen Oberfläche des Collum ungefähr zentral lokalisiert
(2) nach medial verlagert |
| 11. Form des Caput | (0) unregelmäßig oder nur in einer Ebene gerundet
(1) in mehr als einer Ebene gleichmäßig konvex |
| 12. Längsachse des Caput im Vergleich zur Breite (Tab. 14) | (0) das 1,3 fache
(1) das 1,4 -1,5 fache
(2) das 1,6 fache oder mehr |

13. Längsachse des Caput
 (0) senkt sich medial um 15° oder mehr
 (1) ungefähr horizontal oder senkt sich lateralwärts
 Die imaginäre horizontale Linie befindet sich zwischen der distalen Kante der ectalen Facette und dem ventralsten Punkt der Sustentacularfacette.
14. Dorsale Begrenzung des Caput
 (0) nicht eingekerbt
 (1) eingekerbt
15. Navicularfacette
 (0) in Hinblick auf den Collum nach medial herausragend
 (1) entlang der medialen Seite des Collum proximal ausdehnend
16. Tibiale Trochlea mit medianer Wölbung
 (0) flach
 (1) tief, u-förmig
 (2) tief, v-förmig

B. Calcaneus

17. Position der ectalen Facette
 (0) näher am distalen als am proximalen Ende, d.h. Tuber relativ lang
 (1) entlang der Länge etwa am Mittelpunkt
 (2) näher am proximalen als am distalen Ende d.h. Tuber relativ kurz
18. Tuber: Querschnitt (Tab. 15)
 (0) 1,25 mal (oder weniger) dorso-ventral hoch als mediolateral breit
 (1) 1,35-1,6 mal höher als breit
 (2) 1,7 (oder mehr) mal höher als breit
19. Ectalfacette: Formgebung der Oberfläche
 (0) unregelmäßig
 (1) leicht gleichmäßig konvex
 (2) stark gleichmäßig komplex

-
20. Winkel zwischen der Ectalfacette und dem Tuber (0) 40-60°
(1) 25-30°
(2) 5-15°
21. Fibularfacette (0) vorhanden
(1) nicht vorhanden
22. Sustentacular- und Ectalfacetten (0) überlappen in der Längsachse
(1) überlappen nicht
23. Distale Sustentacularfacette (0) nicht vorhanden
(1) klein
(2) groß, mit der ventralen Ausdehnung der Navicularfacette des Astragalus artikulierend
24. Kerbe an der lateralen Oberfläche des Tuber für die Sehne des M. peroneus brevis (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
siehe Szalay und Lucas (1996)
25. Navicularfacette (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden
siehe Szalay und Lucas (1996)
26. Position des Apex des Processus peronealis: Distanz in bezug zur prozentualen Länge des Calcaneus von der distalen Extremität (0) weniger als 10%
(1) 10-15%
(2) 17-25%
(3) 35-55%
27. Processus peronealis: laterale Projektion im Vergleich zur Calcaneus-Länge (0) 5-7%
(1) 9-13%
(2) 15-23%
28. Processus peronealis: im Vergleich zur Länge des Calcaneus (0) 15-18% übersteigend
(1) 22-27% übersteigend
(2) 32-46% übersteigend

29. Cuboidfacette (0) flach
(1) schwach konkav
(2) betont konkav
(3) sellar
30. Cuboidafacette: plantare Vertiefung (0) nicht vorhanden
(1) vorhanden, ermöglicht eine Rotation
(2) vorhanden, ermöglicht keine Rotation
31. Winkel zwischen der Ebene der Cuboidfacette und der Längsachse des Calcaneus (0) 55-60°
(1) 70-75°
(2) 80-90°
32. Distales plantares Tuberkulum überragt ventral der dorso-ventralen Dimension der Cuboidfacette (0) 25% oder weniger
(1) 34-38%
(2) 44% oder mehr
33. Distales, plantares Tuberkulum (0) an der distalen Kante positioniert
(1) eher proximal positioniert
34. Distales, plantares Tuberkulum (0) medial positioniert
(1) eher zentral positioniert

Die Datenmatrix ist Teil des elektronischen Appendix.

Tab. 13. Zu Merkmal 1: Verhältnis von Corpustlänge zu Corpustbreite (ausgewählte Taxa: Messungen bei 12facher natürlicher Größe in mm; partiell gerundet).

	Corpustbreite a	Corpustlänge b	b:a
<i>Daubentonia</i>	6,5	9,2	1,42
<i>Galago</i>	2,9	4,0	1,38
<i>Lepilemur</i>	4,8	6,0	1,25
<i>Lemur</i>	7,4	9,0	1,22
<i>Ochotona</i>	6,2	6,2	1,00
<i>Glis</i>	2,9	3,0	1,00
<i>Didelphis</i>	8,0	6,3	0,79

Tab. 14. Zu Merkmal 12: Verhältnis von Caputlänge zu Caputbreite (ausgewählte Taxa: Messungen bei 12facher natürlicher Größe in mm; partiell gerundet).

	Caputlänge a	Caputbreite b	a:b
<i>Daubentonia</i>	7,5	5,8	1,10
<i>Galago</i>	3,5	2,4	1,46
<i>Lepilemur</i>	5,9	4,6	1,28
<i>Lemur</i>	8,0	6,2	1,30
<i>Ochotona</i>	2,0	2,0	1,00
<i>Glis</i>	2,2	1,7	1,30
<i>Didelphis</i>	4,2	3,0	1,40

Tab. 15. Zu Merkmal 18: Verhältnis von Caputlänge zu Caputbreite (ausgewählte Taxa: Messungen bei 12facher natürlicher Größe in mm; partiell gerundet).

	Dorso-ventrale Länge a	Medio-laterale Breite b	a:b
<i>Daubentonia</i>	4,0	3,5	1,14
<i>Galago</i>	2,1	2,0	1,05
<i>Lepilemur</i>	2,8	2,5	1,12
<i>Lemur</i>	4,0	3,6	1,1
<i>Ochotona</i>	1,1	1,1	1,0
<i>Glis</i>	1,1	1,1	1,0
<i>Didelphis</i>	2,5	2,3	1,09

6.2 Die Merkmalsanalyse

6.2.1 Material und Methoden

Anhand von Skelettmaterial wurden 48 Arten untersucht. Die Tabellen 16 und 17 listen die an den naturhistorischen Museen kladistisch bearbeiteten Spezies auf. Eingang in die Analysen fand aber final ein kleinerer Teil, da keine intraspezifische Fragestellung vorlag. Für die Erstellung der Datenmatrix und die *a posteriori*-Ermittlung der TL-, CI- und RC-Werte wurde MacClade® 4.06 (Maddison und Maddison 2003) und für die Errechnung der Kladogramme die PAUP®-Version 4.0b10, jeweils in der Macintosh-Version (OS X), verwendet. Die Erfassung dental- und tarsalmorphologischer Merkmale orientierte sich an den Arbeiten von Ross *et al.* (1998), Hooker (2001) und Asher *et al.* (2005). Diese wurden für den hier vorliegenden Kontext adaptiert, was partiell leichte Modifizierungen beinhaltete (s. o.). Sämtliche Merkmale wurden weder geordnet noch gewertet. Folgende phylogenetisch-systematische Analysen (heuristische und „erschöpfende“ Suchoption) wurden unter Berücksichtigung der Konsensus-Kladogramme nach der 50%-Majorität-Regel und nach der Strikten Konsensus-Regel durchgeführt:

I. Analyse der Dentalmorphologie: orientiert an Asher *et al.* (2005)

- A1. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus* und *Rhinolophus blasii* (jeweils Chiroptera);
- A2. Euarchonta-Vertreter mit der Außengruppe *Glis* (Rodentia) und *Ochotona* (Lagomorpha);
- A3. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus* und *Archaeonycteris revilliodi* (jeweils Chiroptera);
- A4. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Hassianycteris messelensis* und *Archaeonycteris revilliodi* (jeweils Chiroptera).

II. Analyse der Tarsalmorphologie: angelehnt an Hooker (2001) und erweitert

- A1. Euarchontoglires-Repräsentanten mit der Außengruppe *Didelphis*;
- A2. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rhinolophus*;
- A3. Euarchonta-Vertreter mit der Außengruppe *Ochotona* + *Glis* (= Glires);
- A4. Archonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Didelphis*.

III. Analyse der Dental- und der Tarsalmorphologie in Bezug auf die Systematik der Strepsirrhini: Orientierung an der Kombination aus Ross *et al.* (1998) und Hooker (2001)

- A1. Strepsirrhini-Repräsentanten mit der Außengruppe aus *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und *Tupaia glis* (Scandentia);
- A2. Siehe A1, aber mit der Außengruppe aus *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und *Ptilocercus lowii* (Scandentia);
- A3. Siehe A1, aber ohne *Tupaia glis* (Scandentia) als Außengruppenvertreter;
- A4. Siehe A1, aber mit der Außengruppe aus *Tupaia glis* und *Ptilocercus lowii* (jeweils Scandentia);
- A5. Annahme der molekularen Variante (z. B. Yoder *et al.* 1998), nach der die Lorisiformes und die Lemuriformes Schwestergruppen bilden.

Tab. 16. Bearbeitete Spezies bezüglich der Dentalmorphologie. „Übungsmaterial“ wurde vom Wiesbadener Naturhistorischen Museum und vom Paläontologischen Institut der Univ. Mainz dankenswerterweise bereitgestellt. SMF=Senckenberg-Museum Frankfurt a. M. und BMN=Berliner Museum für Naturkunde.

	Museum	Inventarnummer
PRIMATES		
<i>Avahi laniger</i>	SMF	34719
<i>Cheirogaleus major</i>	SMF	73562
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	SMF	1583
<i>Euoticus elegantulus</i>	SMF	4380
<i>Galago crassicaudatus</i>	SMF	89785
<i>Galago gallarum</i>	SMF	945
<i>Galago senegalensis</i>	SMF	23808
<i>Galagoides zanzibaricus</i>	SMF	73578
<i>Haplemur</i> sp.	SMF	34722
<i>Indri indri</i>	SMF	931
<i>Lemur catta</i>	SMF	1537
<i>Lemur fulvus</i>	SMF	73564
<i>Lemur macaco</i>	SMF	34727
<i>Lemur mongoz</i>	SMF	34724
<i>Lemur rubriventer</i>	SMF	25270

Fortsetzung von Tab. 16.

	Museum	Inventarnummer
<i>Lemur variegatus</i>	SMF	34723
<i>Lepilemur edwardsi</i>	SMF	922
<i>Lepilemur mustelinus</i>	SMF	34717
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	SMF	73566
<i>Loris gracilis</i>	SMF	59370
<i>Loris tardigradus</i>	SMF	38342
<i>Microcebus murinus</i>	SMF	34713
<i>Nycticebus coucang</i>	SMF	73571
<i>Otolemur garnetti</i>	SMF	89538
<i>Perodicticus potto</i>	SMF	6282
<i>Tarsius syrichta</i>	SMF	59384
SCANDENTIA		
<i>Ptilocercus lowii</i>	BMN	3992
<i>Tupaia glis</i>	SMF	89788
<i>Tupaia gracilis</i>	SMF	52044
<i>Tupaia javanica</i>	SMF	1331
<i>Tupaia minor</i>	SMF	4943
<i>Tupaia montana</i>	SMF	82081
<i>Tupaia nicrobarica</i>	SMF	18243
<i>Tupaia palawanensis</i>	SMF	25977
<i>Urogale everetti</i>	SMF	31776
DERMOPTERA		
<i>Cynocephalus variegatus</i>	SMF	1330
<i>Cynocephalus volans</i>	SMF	27077
CHIROPTERA		
<i>Chaerephon pumilus</i>	SMF	92011
† <i>Archaeonycteris revilliodi</i>	SMF	1977/268
† <i>Hassianycteris messelensis</i>	SMF	1977/275-277
† <i>Palaeochiropteryx tupaiodon</i>	SMF	1977/271-272
<i>Rhinolophus blasii</i>	SMF	46686
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	SMF	92742
LAGOMORPHA		
<i>Ochotona curzoniae</i>	SMF	86299
RODENTIA		
<i>Ctenodactylus gundi</i>	SMF	90472
<i>Glis glis</i>	SMF	79713
<i>Xerus rutilus</i>	SMF	82072
MARSUPIALIA		
<i>Didelphis marsupialis</i>	SMF	362

Tab. 17. Bearbeitete Spezies bezüglich der Tarsalmorphologie.

	Museum	Inventarnummer
PRIMATES		
<i>Avahi laniger</i>	SMF	34719
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	SMF	40867
<i>Galago senegalensis</i>	SMF	89784
<i>Haplemur</i> sp.	SMF	34721
<i>Lemur catta</i>	SMF	1537
<i>Lemur mongoz</i>	SMF	34725
<i>Lepilemur</i> sp.	SMF	34714
<i>Microcebus murinus</i>	SMF	34713
<i>Nycticebus coucanq</i>	SMF	59372
<i>Tarsius spec.</i>	BMN	An 13318
LAGOMORPHA		
<i>Ochotona rufescens</i>	SMF	49515
RODENTIA		
<i>Glis glis</i>	SMF	87575
MARSUPIALIA		
<i>Didelphis marsupialis</i>	SMF	19952

6.2.2 Resultate

I. Analyse der Dentalmorphologie: orientiert an Asher *et al.* (2005); Abb. 6.1-6.7

A1. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus* und *Rhinolophus blasii* (jeweils Chiroptera).

Sieben Kladogramme wurden berechnet.

Die 50%-Majorität-Regel (TL=53; CI=0,79 und RC=0,41) liefert als basales Segment den Dermopteren *Cynocephalus volans* und zeigt als Schwestergruppe die übrigen Euarchonten, wobei lediglich *Adapis* und *Galago* konkreter als ein Monophylum identifiziert werden. Die Beziehungen von *Tarsius* und *Tupaia* können anhand der Polytomie nicht näher beleuchtet werden. Der strikte Konsensus liefert für die Innengruppe eine Polytomie und kann (lediglich) *Adapis* und *Galago* als Monophylum liefern (TL=45; CI=0,93 und RC=0,81).

A2. Euarchonta-Vertreter mit der Außengruppe *Glis* (Rodentia) und *Ochotona* (Lagomorpha).

Es wurden fünf Kladogramme berechnet.

Die 50% Majorität-Regel definiert *Cynocephalus* (Dermoptera) und *Tupaia* (Scandentia) als ein Monophylum. Die restlichen Repräsentanten der Innengruppe (*Adapis*, *Galago*, *Tarsius*) weisen eine Polytomie auf (TL=80; CI=0,86 und RC=0,59). Der strikte Konsensus liefert für die Innengruppe eine Polytomie (TL=72; CI=0,96 und RC=0,88).

A3. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rousettus aegyptiacus* und *Archaeonycteris revilliodi* (jeweils Chiroptera).

Drei Kladogramme wurden berechnet.

Die 50% Majorität-Regel (TL=50; CI=0,82 und RC=0,41) definiert das basale Segment mit dem Dermopteren *Cynocephalus*. Die folgenden Abzweigungen beinhalten *Tupaia* (Scandentia) und die Primaten *Tarsius* sowie das Monophylum bestehend aus *Adapis* und *Galago*.

Das Kladogramm nach der strikten Konsensus-Regel (TL=49; CI=0,84 und RC=0,46) spaltet die Innengruppe auf und beschreibt *Tupaia*, *Tarsius* als auch das Monophylum *Adapis*/*Galago* als nähere Verwandtschaft (wobei *Tupaia* und *Tarsius* als Polytomie erscheinen).

A4. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Hassianycteris messelensis* und *Archaeonycteris revilliodi* (jeweils Chiroptera).

Es wurden zwei Kladogramme berechnet. TL=35; CI=0,86 und RC=0,64.

Strikter Konsensus und 50%-Majorität-Regel sind in ihrer Aussage identisch. Die Innengruppe teilt sich auf in die Primaten (*Tarsius* + *Adapis* und *Galago*) und in eine Polytomie bestehend aus *Cynocephalus* (Dermoptera) und *Tupaia* (Scandentia).

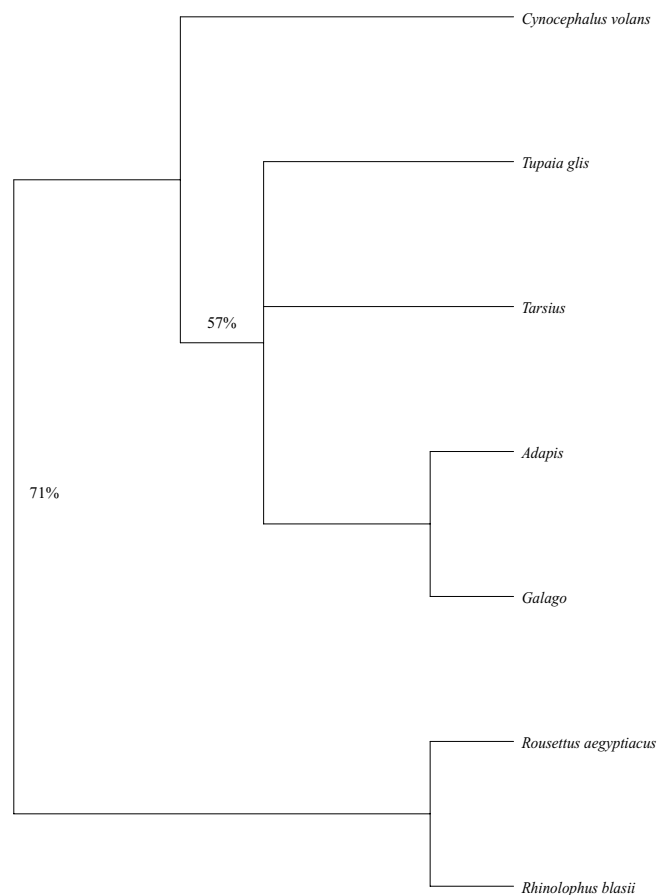


Abb. 6.1. Analyse 1. Konsensus aus sieben Kladogrammen nach der 50%-Majorität-Regel. TL=53; CI=0,79 und RC=0,41.

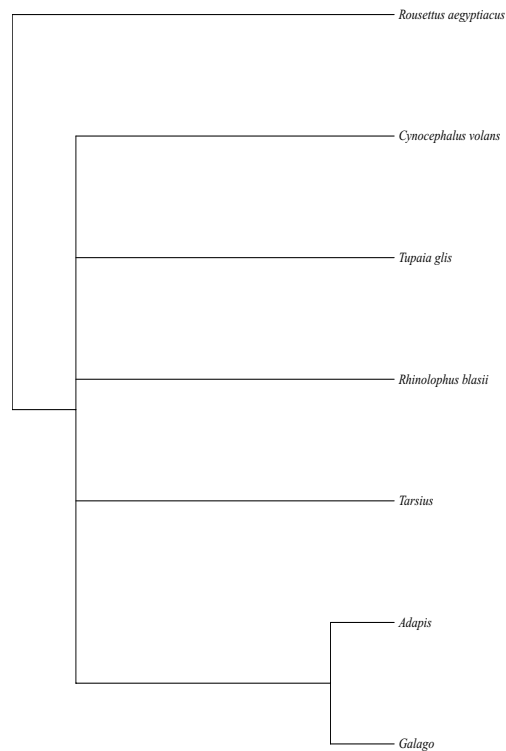


Abb. 6.2. Analyse 1. Strikter Konsensus aus sieben Kladogrammen. TL=45; CI=0,93 und RC=0,81.

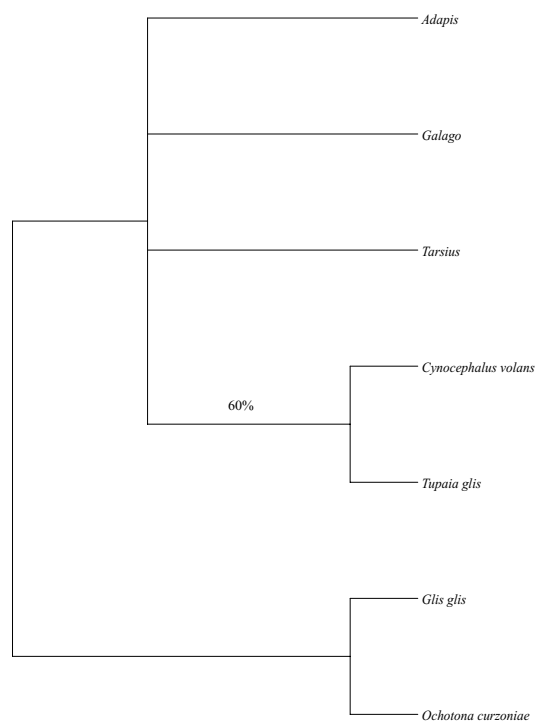


Abb. 6.3. Analyse 2. Konsensus aus fünf Kladogrammen nach der 50%-Majorität-Regel. TL=80; CI=0,86 und RC=0,59.

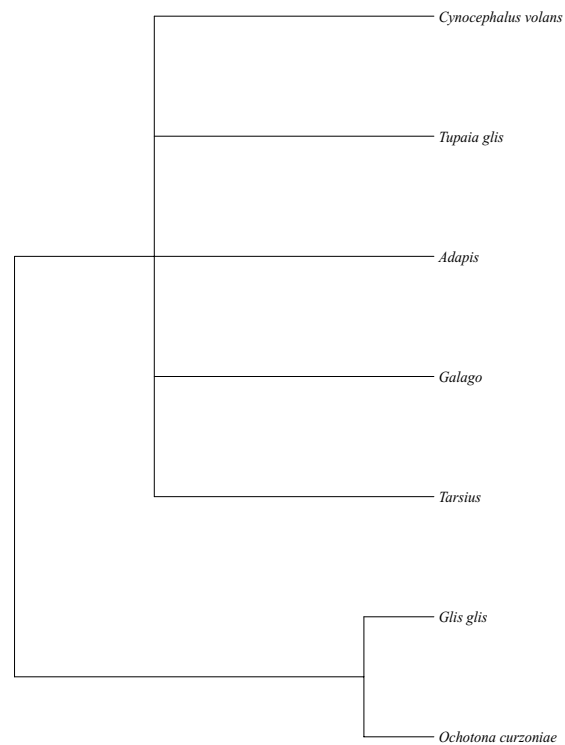


Abb. 6.4. Analyse 2. Strikter Konsensus aus fünf Kladogrammen. TL=72; CI=0,96 und RC=0,88.

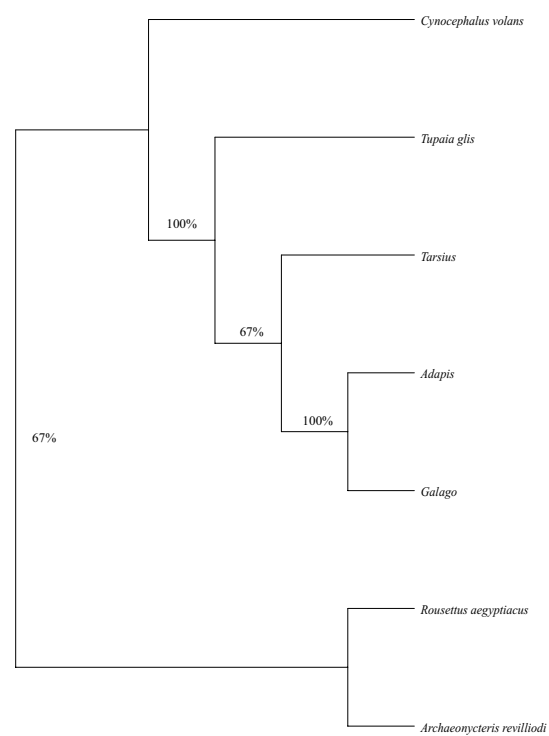


Abb. 6.5. Analyse 3. Konsensus aus drei Kladogrammen nach der 50%-Majorität-Regel. TL=50; CI=0,82 und RC=0,41.

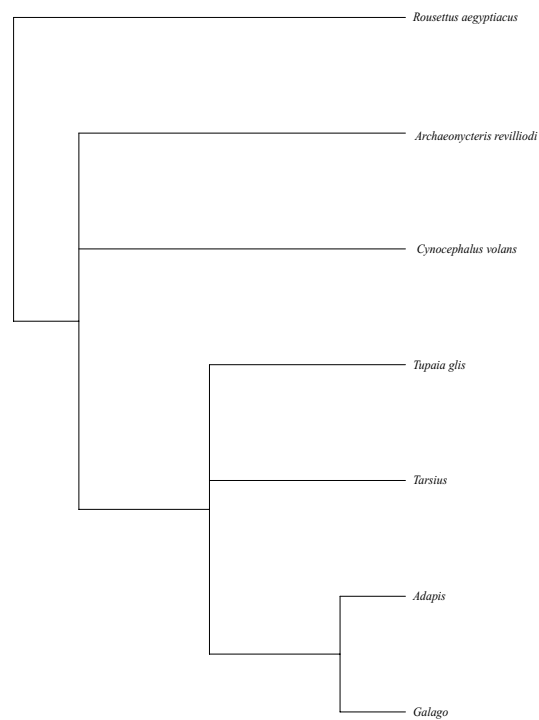


Abb. 6.6. Analyse 3. Strikter Konsensus aus drei Kladogrammen. TL=49; CI=0,84 und RC=0,46.

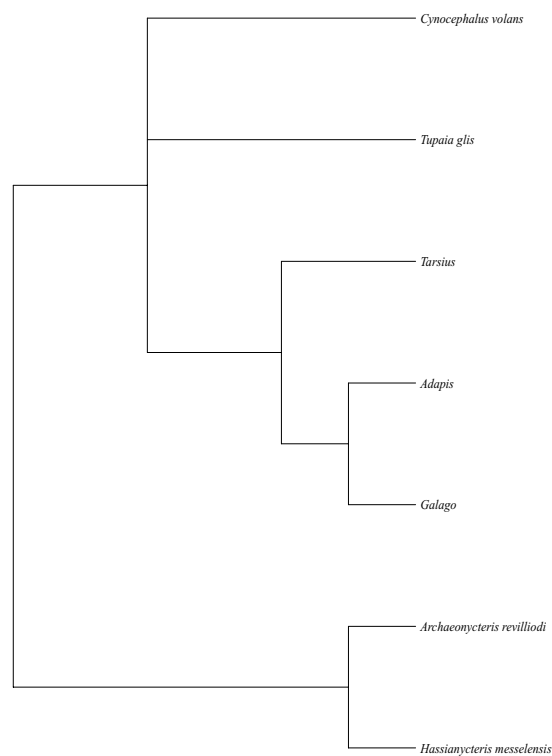


Abb. 6.7. Analyse 4. Strikter Konsensus aus zwei Kladogrammen. TL=35; CI=0,86 und RC=0,64.

II. Analyse der Tarsalmorphologie: angelehnt an Hooker (2001) und erweitert (Abb. 6.8-6.13)

A1. Euarchontoglires-Repräsentanten mit der Außengruppe *Didelphis*.

Bewertung des Kladogramms: Es wurden zwei Kladogramme berechnet. Die Aussage der 50%-Majorität-Regel und des strikten Konsensus ist identisch. TL=53; CI=0,83 und RC=0,53. Eindeutig definierbar sind die Glires (*Ochotona* + *Glis*) als Schwestergruppe zu der Polytomie aus *Cantius* (Primates), *Cynocephalus* (Dermoptera) und den Scandentia-Vertretern *Tupaia* und *Ptilocercus*, welche ein Monophylum bilden.

A2. Euarchonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Rhinolophus*.

Bewertung des Kladogramms: Es wurden drei Kladogramme berechnet. Die Aussage der 50%-Majorität-Regel und des strikten Konsensus ist identisch. TL=45; CI=0,89 und RC=0,40.

Das basale Segment wird von *Cantius* (Primates) gebildet. Sukzessiv zweigt *Cynocephalus* (Dermoptera) ab und stellt die Schwestergruppe zu den Scandentia-Vertretern *Tupaia* und *Ptilocercus* dar, welche ein Monophylum bilden.

A3. Euarchonta-Vertreter mit der Außengruppe *Ochotona* + *Glis* (= Glires).

Drei Kladogramme wurden berechnet.

Entsprechend der Analyse 2 wird das basale Segment durch die 50%-Majorität-Regel (TL=43; CI=0,93 und RC=0,72) von *Cantius* (Primates) gebildet. Sukzessiv zweigt *Cynocephalus* (Dermoptera) ab und stellt die Schwestergruppe zu den Scandentia-Vertretern *Tupaia* und *Ptilocercus* dar, welche ein Monophylum bilden. Das Strikte Konsensus-Kladogramm stellt die Innengruppe als Polytomie dar (TL=41; CI=0,98 und RC=0,90).

A4. Archonta-Repräsentanten mit der Außengruppe *Didelphis*.

Drei Kladogramme wurden berechnet.

Der 50%-Majorität-Regel (TL=51; CI=0,84 und RC=0,49) folgend belegt

der Chiroptera-Repräsentant *Rhinolophus* das basale Segment, darauf folgen die Euarchonten *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und das Monophylum aus den Scandentia-Vertretern *Tupaia* und *Ptilocercus* und *Cantius* (Primates). Das Kladogramm (TL=47; CI=0,91 und RC=0,72) errechnet nach der strikten Konsensus-Methodik für die Euarchonten eine Polytomie.

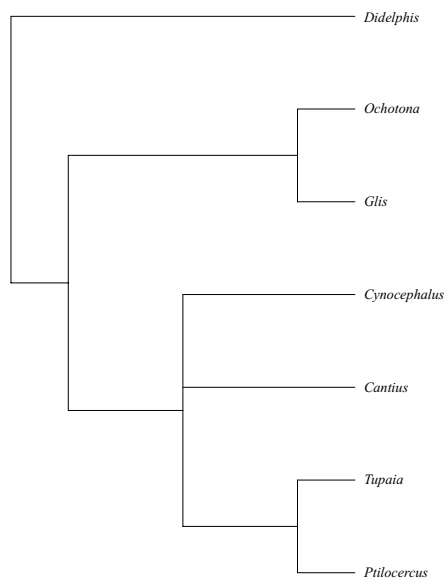


Abb. 6.8. Analyse 1. Strikter Konsensus aus zwei Kladogrammen. TL=53; CI=0,83 und RC=0,53.

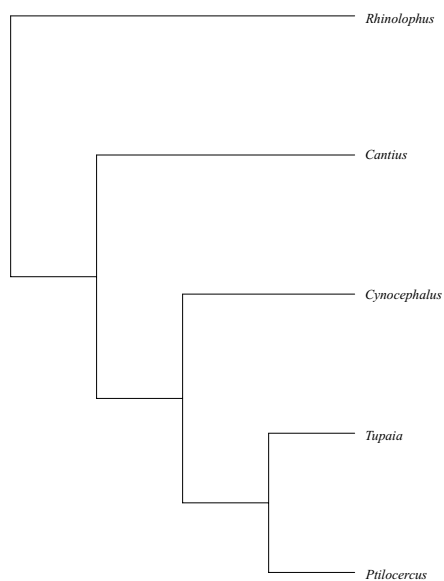


Abb. 6.9. Analyse 2. Strikter Konsensus aus drei Kladogrammen. TL=45; CI=0,89 und RC=0,40.

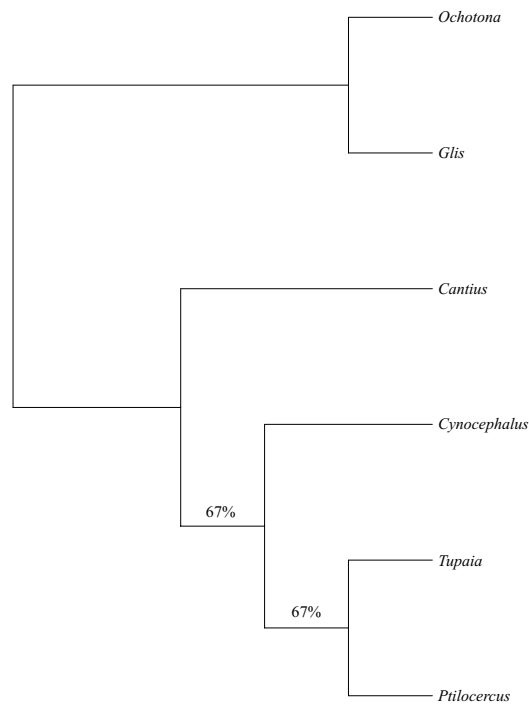


Abb. 6.10. Analyse 3. Konsensus aus drei Kladogrammen nach der 50%-Majorität-Regel. TL=43; CI=0,93 und RC=0,72.

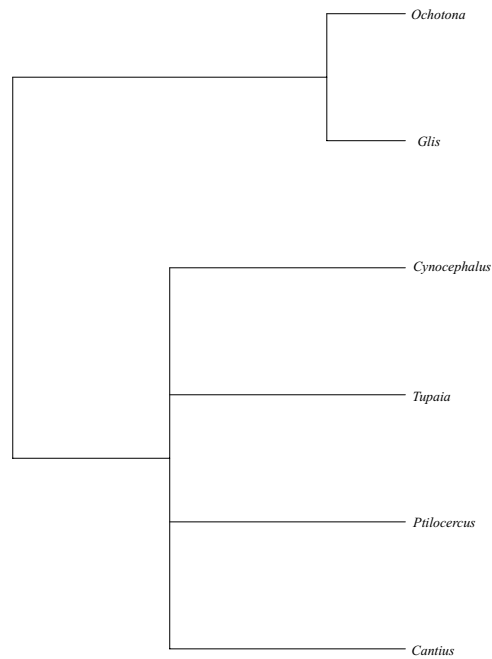


Abb. 6.11. Analyse 3. Strikter Konsensus aus drei Kladogrammen. TL=41; CI=0,98 und RC=0,90.

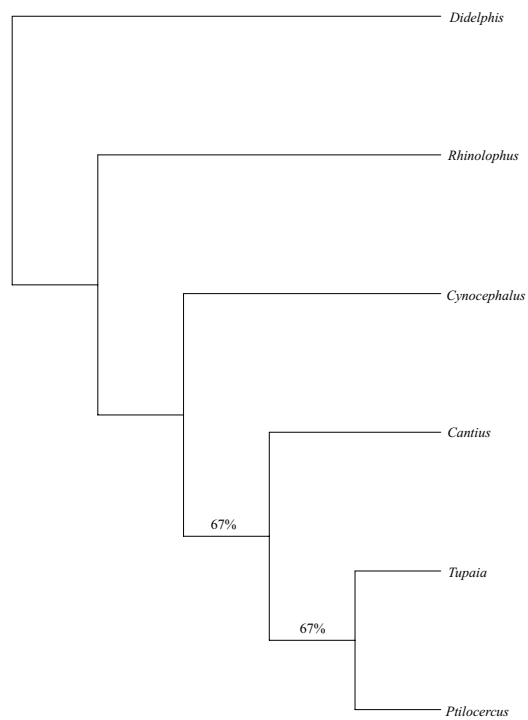


Abb. 6.12. Analyse 4. Konsensus aus drei Kladogrammen nach der 50%-Majoritäts-Regel. TL=51; CI=0,84 und RC=0,49.

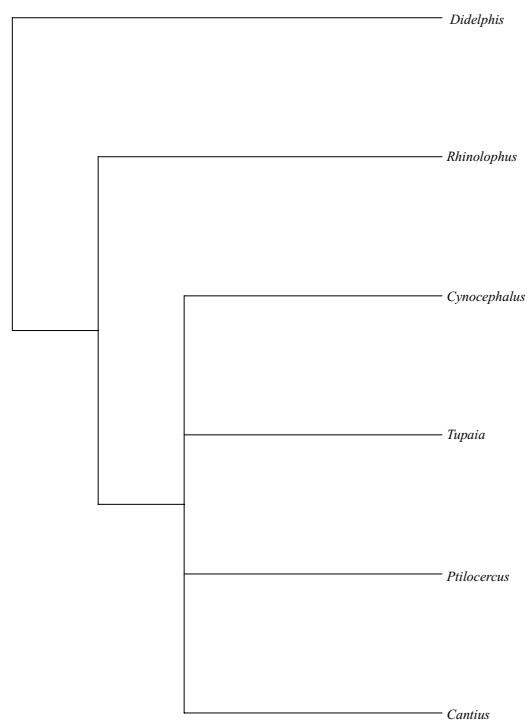


Abb. 6.13. Analyse 4. Strikter Konsensus aus drei Kladogrammen. TL=47; CI=0,91 und RC=0,72.

III. Analyse der Dental- und der Tarsalmorphologie in Bezug auf die Systematik der Strepsirrhini: Orientierung an der Kombination aus Ross *et al.* (1998) und Hooker (2001); Abb. 6.14-6.21

A1. Strepsirrhini-Repräsentanten mit der Außengruppe aus *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und *Tupaia glis* (Scandentia).

Sieben Kladogramme wurden berechnet.

Durch den Konsensus nach der 50%-Majorität-Regel wird das basale Segment von *Avahi laniger* (Indriidae) gebildet. Anschließend folgt *Daubentonia madagascariensis* (Daubentoniidae). *Lemur catta* (Lemuridae) und *Lepilemur ruficaudatus* (Lepilemuridae) verhalten sich polytom; *Microcebus murinus* (Cheirogaleidae) erscheint als nächster Verwandter der Galagidae- und Lorisidae-Repräsentanten *Galago senegalensis* und *Nycticebus coucanq* (TL=295; CI=0,74 und RC=0,31). Das Kladogramm nach der Strikten Konsensus-Methodik (TL=268; CI=0,81 und RC=0,51) hingegen liefert innerhalb der Innengruppe (lediglich) die Lorisiformes als klar definiertes Monophylum.

A2. Siehe A1, aber mit der Außengruppe aus *Cynocephalus volans* (Dermoptera) und *Ptilocercus lowii* (Scandentia).

Drei Kladogramme wurden berechnet.

Die 50% Majorität-Regel (TL=304; CI=0,74 und RC=0,30) präsentiert ein Kladogramm, welches die Innengruppe als ein aus zwei Schwestergruppen bestehendes Monophylum aufzeigt: (1) *Daubentonia madagascariensis* (Daubentoniidae) und *Avahi laniger* (Indriidae) als auch (2) die Polytomie aus *Lemur catta* (Lemuridae) und *Lepilemur ruficaudatus* (Lepilemuridae) und die nahe Verwandtschaft des Cheirogaleiden *Microcebus murinus* mit dem *Galago senegalensis* und *Nycticebus coucanq*-Monophylum. Das Kladogramm nach der Strikten Konsensus-Methodik (TL=278; CI=0,81 und RC=0,49) liefert als Information innerhalb der Innengruppe (lediglich) die Lorisiformes als klar definiertes Monophylum.

A3. Siehe A1, aber ohne *Tupaia glis* (Scandentia) als Außengruppenvertreter.

Bewertung des Kladogramms: TL=262; CI=0,76 und RC=0,26.

Beide Konsensus-Kladogramme liefern eine Verwandtschaftsbeziehung, welche die Innengruppe als ein aus zwei Schwestergruppen bestehendes Monophylum aufzeigt: (1) *Daubentonia madagascariensis* (Daubentoniidae) und *Avahi laniger* (Indriidae) als auch (2) die sukzessiv abzweigenden *Lepilemur ruficaudatus* (Lepilemuridae) und *Lemur catta* (Lemuridae) und die nahe Verwandtschaft des Cheirogaleiden *Microcebus murinus* mit dem *Galago senegalensis* und *Nycticebus coucanq*-Monophylum.

A4. Siehe A1, aber mit der Außengruppe aus *Tupaia glis* und *Ptilocercus lowii* (jeweils Scandentia).

Bewertung des Kladogramms: TL=277; CI=0,74 und RC=0,34.

Beide Konsensus-Kladogramme liefern eine Verwandtschaftsbeziehung, die die Innengruppe als ein aus zwei Schwestergruppen bestehendes Monophylum aufzeigt: (1) *Daubentonia madagascariensis* (Daubentoniidae) und *Avahi laniger* (Indriidae) als auch (2) die sukzessiv abzweigenden *Lemur catta* (Lemuridae) und *Lepilemur ruficaudatus* (Lepilemuridae) und die nahe Verwandtschaft des Cheirogaleiden *Microcebus murinus* mit dem *Galago senegalensis* und *Nycticebus coucanq*-Monophylum.

A5. Voraussetzung (*Tree constraint*) der molekularen Variante (u. a. nach Roos *et al.* 2004), nach der die Lorisiformes und die Lemuriformes Schwestergruppen bilden.

Bewertung des Kladogramms: TL=195; CI=0,83 und RC=0,39.

Innerhalb der Lemuriformes bildet *Microcebus murinus* (Cheirogaleidae) das basale Segment, während *Daubentonia madagascariensis* (Daubentoniidae) und *Avahi laniger* (Indriidae) eine Dichotomie ausdrücken und *Lemur catta* (Lemuridae) und *Lepilemur ruficaudatus* (Lepilemuridae) eine Polytomie definieren.

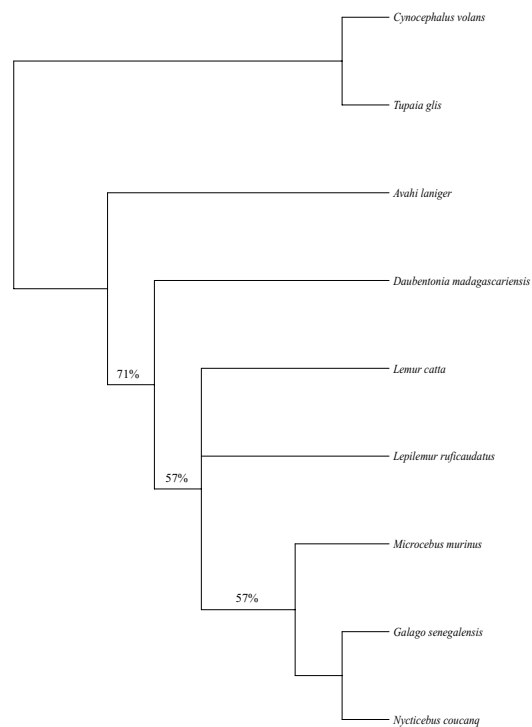


Abb. 6.14. Analyse 1. Konsensus aus sieben Kladogrammen nach der 50%-Majoritäts-Regel. TL=295; CI=0,74 und RC=0,31.

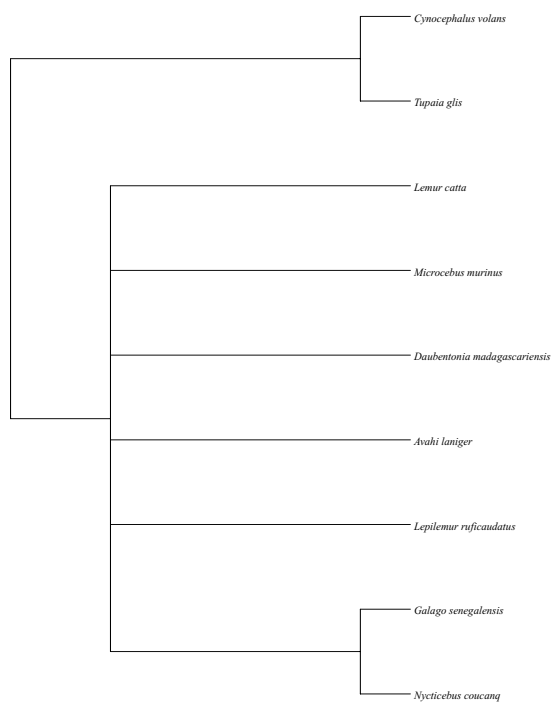


Abb. 6.15. Analyse 1. Konsensus aus sieben Kladogrammen nach der strikten Konsensus-Regel. TL=268; CI=0,81 und RC=0,51.

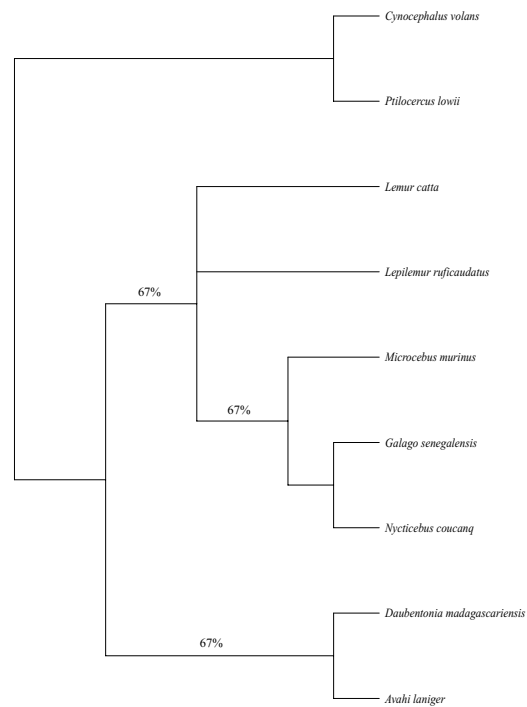


Abb. 6.16. Analyse 2. Konsensus aus drei Kladogrammen nach der 50%-Majoritäts-Regel. TL=304; CI=0,74 und RC=0,30.

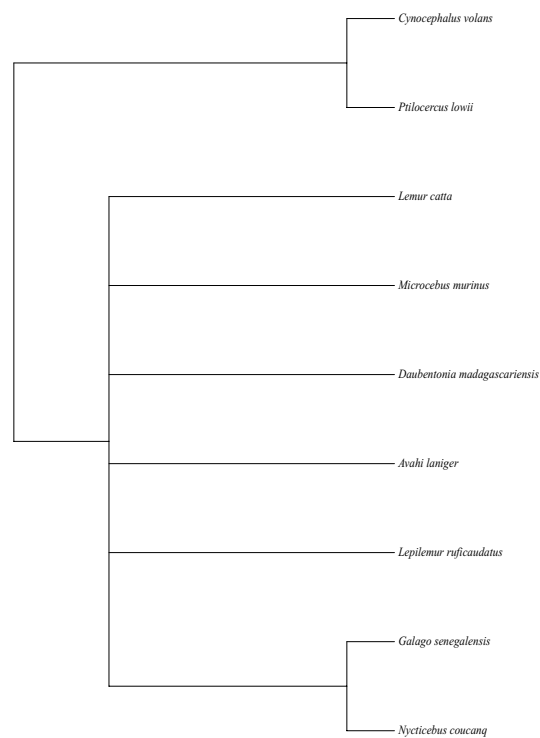


Abb. 6.17. Analyse 2. Konsensus aus drei Kladogrammen nach der strikten Konsensus-Regel. TL=278; CI=0,81 und RC=0,49.

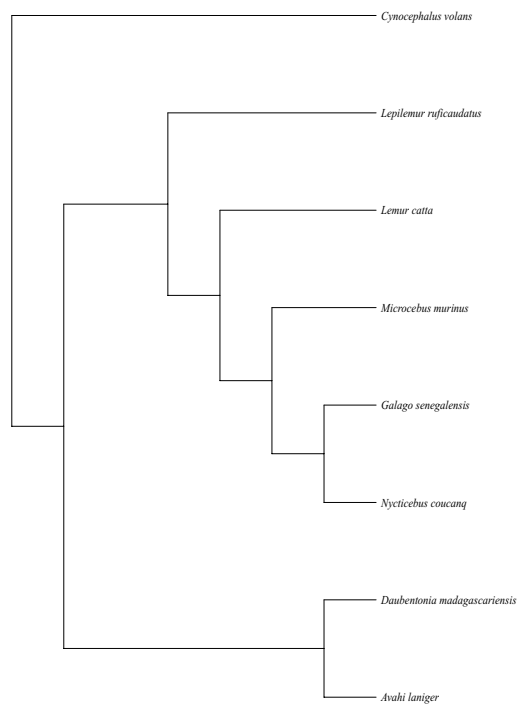


Abb. 6.18. Analyse 3. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=262; CI=0,76 und RC=0,26.

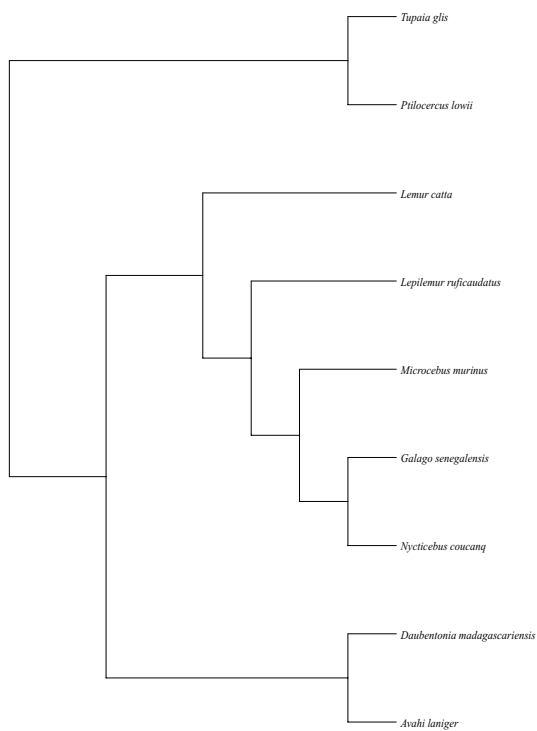


Abb. 6.19. Analyse 4. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=277; CI=0,74 und RC=0,34.

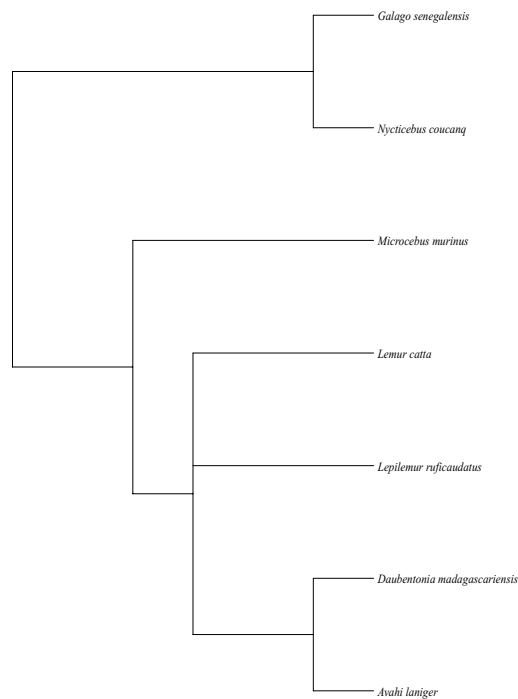


Abb. 6.20. Analyse 5. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=195; CI=0,83 und RC=0,39.

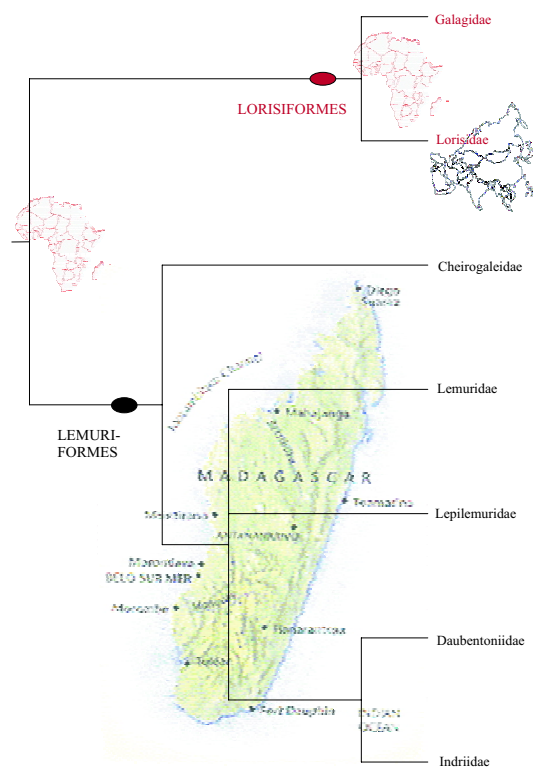


Abb. 6.21. Stepierrhini-Kladogramm. Provisorium unter Annahme der Analyse 5-Parameter.

6.2.3 Diskussion

Die Interpretationsvoraussetzungen der Analysen entsprechen der Vorgehensweise des 4. Kapitels und bedürfen daher keiner näheren Erläuterung.

Dentalmorphologie: orientiert an Asher *et al.* (2005)

Die Dentalmorphologie aus Asher *et al.* (2005, siehe Appendix S2) „draws heavily from the character descriptions by Meng *et al.* (2003).“ Die Gruppe um Robert Asher hatte in dieser Arbeit mehrere Fossilien beschrieben, die sie *Gomphos elkema* zuordneten. Die Ablagerungen wurden in die Nähe der Paläozän-Eozän-Grenze gerückt und befinden sich in Tsagan Khushu (Mongolei). Eine Reihe von Merkmalen teilen sie mit rezenten Hasen, Pikas und Kaninchen, weisen aber konträr zu diesen eine „primitive“ Kiefer- und Dentalmorphologie auf. Die durchgeführten phylogenetischen Analysen favorisieren *Gomphos* als Vertreter in der Stammgruppe der Lagomorpha. Asher *et al.* (2005) befürworteten die Hypothese, nach der sich während des Känozoikums eine Radiation der Nagetiere und Hasenartigen vollzog und sich nahe der Kreide-Tertiär-Grenze von den übrigen Placentalia abspalteten. Diese Studie geht von der Schwestergruppenbeziehung der Glires und Euarchonta aus und berücksichtigt nicht eine nahe Verwandtschaft der Chiropteren. Im Gegensatz dazu wurde die Dentalmorphologie-Merkmalenliste adaptiert und es wurden auch Chiropteren integriert, um die Wirkung auf die Schwestergruppenbeziehung der Primaten zu inspizieren.

Butler schrieb im Jahre (1980, S. 171; meine Betonung): „In discussions of the relationships of the Tupaiidae to other mammals, the dentition has received relatively little attention. Its evolutionary plasticity makes the dentition very useful in differentiating species and genera, but at higher taxonomic levels its value is *diminished* because it is particularly subject to parallel evolution.“ Dennoch beruht naturgemäß ein großer Teil des Fossilreports auf den Überbleibseln dieser anatomischen Subregion. Zudem konnten Sánchez-Villagra und Williams (1998) darauf hinweisen, dass dentale Merkmale nicht mehr als andere morphologische Sektionen auf das Homoplasie-Phänomen geeicht zu sein scheinen. Interessant ist die Frage, ob sich phylogenetische Signale identifizieren lassen, die denen der Resultate aus der Hyolaryngealregion entsprechen - oder nicht.

Analyse 1, 3 und 4

Der strikte Konsensus der Analyse 1 bringt abgesehen von der Einbeziehung des

Chiropteren *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae) in die Innengruppe (trotz der *a priori*-Definition als Außengruppen-Mitglied) und der Monophylie von *Galago* und *Adapis* keine informativen Erkenntnisse hinsichtlich topologischer Affinitäten. Aber selbst diese wenigen Hinweise lassen die Kluft zwischen der dentalen Morphologie der Pteropodidae und der Rhinolophidae sichtbar werden: Das Gebiss der Flughunde (die Mehrzahl sind Pollen-, Früchte- und Nektarfresser) ist im Allgemeinen zu einem kleinen Teil stärker reduziert als das kompletteste innerhalb der (ehemaligen) Microchiropteren (Thenius 1989). Die Molaren sind innerhalb der Pteropodidae sekundär vereinfacht, was die Homologisierung sehr erschwert (ähnlich gelagertes Problem bei *Daubentonia* innerhalb der Primates). Die Kauflächen der Molaren sind vereinfacht und die Höcker abgeflacht bzw. miteinander verschmolzen. Sie bilden einen inneren und äußeren Längskamm, intermediär befindet sich eine Längsmulde. Rein dentalmorphologisch gesprochen entspricht das Gebiss bei *Rhinolophus blasii* einem basaleren Säuger-Schema (Konstellation der Höcker), dies zeigt sich durch die Integration in die Innengruppe. Die 50%-Majorität-Regel eint die beiden divers strukturierten Fledertiere und lässt eine Differenzierung der Innengruppe erkennen, in der *Cynocephalus volans* das basale Segment einnimmt und dadurch ein ähnliches phylogenetisches Signal indiziert wie in den entsprechenden Analysen zur Hyolaryngealregion. Das stärkste phylogenetische Signal der Analyse 1 entspricht dem Monophylum aus *Adapis* (direkt der Literatur entnommen) und dem selbst untersuchten *Galago*-Exemplar. Der strikte Konsensus der 3. Analyse belegt trotz der fehlenden Information für *Archaeonycteris revilliodi* die durch die Höckerformation den (entsprechend Analyse 1) übrigen Säugetiervertretern näher stehende Konstellation. Das adaptive Signal wirkt in gewisser Weise verzerrend. Dieses Phänomen zeigt sich auch bei Anwendung der 50%-Majorität-Regel und begründet die Außengruppe relativ schwach (67%). Die Dermopteren bilden eine Randerscheinung der Innengruppe, wobei sich der restliche Teil in die Scandentia und schwächer begründet (67%) in die Primaten mit dem eindeutigen Monophylum *Adapis/Galago* aufspaltet und als benachbartes Segment *Tarsius* lokalisiert. Koboldmakis weisen außergewöhnliche, dreieckige obere Molaren ohne Hypoconus auf und wirken dadurch relativ ursprünglich. Additiv sind die unteren Molaren mit deutlichen Paraconiden ausgestattet. Analyse 4 lieferte einen strikten Konsensus aus zwei Kladogrammen. In der Innengruppe wurden lediglich die Primaten definiert, während sich die „Sundatheria“ polytom verhielten. Die Außengruppe bleibt konstant, was mit der ohnehin hohen morphologischen Ähnlichkeit der beiden Spezies zusammenhängt (siehe auch Habersetzer *et al.* 1994; Simmons und Geisler 1998, Teeling *et al.* 2005).

Die strikten Analysen 1 und 3 verdeutlichen basierend auf der sekundär abgeleiteten

Dentalmorphologie des ägyptischen Nilflughundes Verzerrungen; die Mehrheitsanalysen enthüllen meistens als basales Segment der Innengruppe *Cynocephalus volans*. Dieses Muster entspricht den Signalen der äquivalenten Analysen der Hyolaryngealregion. Analyse 4 demonstriert aufgrund der morphologischen Homogenität der Außengruppenmitglieder keinerlei Deformationen, zeigt aber interessanterweise kein basales Segment in Form der Dermoptera, sondern bildet eine neutrale Innengruppe ab, die die Scandentia und Dermoptera unaufgelöst lässt und die Tarsiiformes als Schwestergruppe der basalen Primaten *Adapis* und *Galago* definiert.

Analyse 2

Während der strikte Konsensus die Innengruppe als Polytomie darstellt, ist der Konsensus nach der 50%-Majorität-Regel informativer, indem er die Sundatheria extrahiert. Die Glires „fördern“, wenn auch relativ schwach, eine zumindest tentative Schwestergruppenrelation der Primates und der Sundatheria. Die generell geringe Auflösung der Innengruppen-Topologie muss auf die hoch-abgeleitete Zahn Anatomie des Siebenschläfers und des Pfeifhasen zurückzuführen sein. Butler (1980, 1985) konnte zeigen, dass sich die Kaufacetten der basalen Rodentia mit jenen ursprünglicher Ungulaten und Primaten homologisieren lassen. Van der Meulen und De Bruijn (1982) differenzierten nach der Ausbildung der M1-2/m1-2 sechs Gliriden-Gruppen unter Aspekten, die die hohe Abgeleitetheit rezenter Nagetiere erläutern: (1) *Muscardinus* („flat molar group“), vor allem vegetarisch; (2) *Gliravus*, *Eliomys* („basined molar group“), omnivor; (3) *Dryomys*, *Eliomys* („simple intermediate group“), omnivor; (4) *Glirulus* („complicated intermediate group“), zwar Omnivorie, aber weniger tierische Kost; (5) **Glis**, *Glirulus* („symmetrical group“), vor allem vegetarisch (arboricol) und schließlich (6) *Myomimus* („asymmetrical group“), hauptsächlich vegetarisch (terrestrisch).

Ochotona (Ochotonidae) lässt hypsodonte Zähne erkennen. Die Zahnformel lautet 2032/1023. Ein eigenes typisches Muster ist innerhalb der Backenzähne nur bei P2, P3 und p3 zu belegen. Abgesehen vom m3 lassen die restlichen Backenzähne jeweils zwei schmelzprismenartige Strukturen dokumentieren, die mit einer tiefen und von Zement erfüllten Innensynklinale an den Zähnen des Oberkiefers ausgebildet sind; an den Unterkieferzähnen hingegen werden ein Außen- und ein Innensynklinid betont. Der m3 besteht aus einem ungegliederten Pfeiler. Zu einem bilobaten Pfeiler ist der P2 reduziert und der P3 nicht vollwertig molarisiert. Der p3 ist durch eine leichte Innenfalte und durch zwei Außenfalten gegliedert.

Summa summarum: Der Grund der partiell unvollkommenen Auflösung liegt zu einem großen Teil in der bereits hoch-abgeleiteten Dentalmorphologie der innerhalb der rezenten Rodentia bzw. Lagomorpha relativ basal lokalisierten Vertreter. Zu beachten ist aber das Signal der Sundatheria (schwach, jedoch mit Indiziencharakter).

Tarsalmorphologie: orientiert an Hooker (2001)

Anhand von Merkmalen aus der Tarsalregion wurde in Hookers (2001) Arbeit eine neue osteologische Synapomorphie der Archonta propagiert. Die Superordo umfasst demnach die Chiroptera, *Deccanolestes*, Nyctitheriidae, Plesiadapiformes, Dermoptera (inkl. Mixodectidae), Scandentia and Primates. Eine kladistische Analyse (S. 501) der Tarsalia ergab die Positionierung der Nyctitheriidae als Schwestergruppe der Plesiadapiformes „within the superorder Archonta, excluding Chiroptera (bats).“ Eine unabhängige, allein auf dentalen Charakteristika basierende, Analyse lokalisierte das Taxon als Schwestergruppe zu den restlichen Archonten (wiederum unter Ausschluss der Chiropteren). Die Resultate seiner kombinierten Dental- und Tarsalanalyse befürworten nicht die Monophylie der Volitantia. Hooker (2001, S. 525) ersetzte die Synapomorphie von Novacek und Wyss (1986: „sustentacular facet of the astragalus in distinct medial contact with distal astragalar facets“) durch sein Merkmal 23B („This ist the large distal sustentacular facet of the navicular facet of the astragalus“). Er interpretierte dieses Merkmal als Indiz für eine evolvierte Erleichterung der Fußgelenk-Mobilität. Die distale Ausdehnung der Sustentacularfacette hielt er für eine höchst unwahrscheinliche Homologie zu der ähnlich positionierten, aber kleineren und „functionally different distal astragalar facet of the terrestrial groups...“ (S. 526). Ähnlich zu Szalay (1985) hypothetisiert Hooker (2001) funktionelle Aspekte struktureller Formgebungen. Kritische Anmerkungen wurden bereits in früheren Abschnitten gemacht, werden in der Diskussion zum „Synopsis“-Kapitel aber bezüglich der Form-Funktion-Analysen Szalays intensiviert.

Ein weiterer umstrittener Ansatz Hookers (2001) ist zudem die Verwendung eines hypothetischen Vorfahren. Bryant (1997, S. 337) kritisierte zurecht: „... the use of one hypothetical ancestor that combines inferences based on outgroup comparison with those based on other methods of polarizing character transformations to root a cladogram is invalid. Inferences regarding plesiomorphic character states based on outgroup comparison apply to the outgroup node, whereas inferences based on either the ontogenetic or paleontological method apply to the ingroup node. These inferences cannot

be combined into a single hypothetical construct.” Aus diesem Grunde wurde seinem Hinweis gefolgt, dass „the use of actual outgroup taxa is preferable in most instances“. Mehrere Varianten wurden jedoch analysiert, gemäß dem Ratschlag Simmons (1993, S. 47): „By manipulating the assumptions in a series of replicate analyses, it is possible to identify the most stable elements in resultant phylogenies.“

Analysen 1 und 3

Ein experimenteller Ansatz war die Einbringung von *Didelphis* (Didelphidae, Marsupialia) in die phylogenetische Analyse. Initiator waren wie oben erwähnt die (1) Analysen von Asher *et al.* (2005) und die (2) Studien von Schmitt und Lemelin (2002) bzw. Lemelin und Schmitt (2007). Didelphidae entsprechen sicherlich nicht der Außengruppe der Euarchontogliren, könnten aber hinsichtlich der verhaltensbiologischen Studien bezüglich der Lokomotion eventuell auch eine phylogenetische Signalwirkung demonstrieren. Analyse 1 gliedert die Innengruppe in die Gliren und die Euarchonten, was in der Analyse 3 bereits *a priori* definiert wurde. Gegenüber der Analyse 3 zeigt sich A1 insofern überlegen, als sie die Scandentia-Repräsentanten *Tupaia* und *Ptilocercus* (dessen Datensatz von Hooker 2001 übernommen worden war) als Monophylum auflöst, ansonsten ist anhand der Euarchonten lediglich eine Polytomie dokumentierbar. Um Relationen zwischen Eutheria-Ordnungen zu untersuchen kann ein Beuteltier durchaus als ein Außengruppenvertreter bzw. als ein Gradmesser wirken. Die unvollkommene Klärung innerhalb der Euarchonten kann an einem ähnlichen Phänomen wie in der Besprechung der Dentalmorphologie-Resultate liegen: die morphologische Kluft zwischen der Glires-Tarsalmorphologie (Rezent-Material!) und der Euarchonten-Anatomie, so dass sich eine Art „Neutralisation“ einstellt. Bereits anhand der ursprünglichen Rodentia-Gattung *Paramys* aus dem Eozän können Differenzen eruiert werden (Szalay 1985): die Trochlea des Astragalus ist beispielsweise gegenüber den von Hooker (2001) untersuchten Nyctitheriidae tiefer gestaltet und besitzt eine explizite grubenartige Bildung. Sie dehnt sich auch nicht auf den Halsbereich aus, sondern erstreckt sich weit in die proximo-ventrale Region hinein. Die Trochlea artikuliert mit dem postero-ventralen Fortsatz der Tibia, Szalay (1985) zufolge eine kraftvolle Verbindung, die eine laterale Bewegung selbst bei extremer, plantar orientierter Flexion unterbindet - ein Merkmal aller Nagetiere, ob nun terrestrisch oder eher arborikol. Der Calcaneus ähnelt dem Tuber in der relativen dorso-ventralen Höhe. Die Längsachse der Ectalfacette ist aus dorsaler Perspektive nahezu parallel zu derjenigen des Tubers. Der Processus peronealis und das Sustentaculum sind medio-lateral gesehen näher aneinander gelagert. Der proximale Part der Sustentacularfacette befindet sich medial

der Ectalfacette. Proximo-distal gesehen ist der Proc. peronealis gedehnter ausgebildet und es existiert auch keine Fibularfacette. Gegenüber der Längsachse des Knochens ist die Cuboidfacette leicht nach dorsal geneigt. Der Tuber ist länger strukturiert. Die Ectalfacette ist approximativ gedehnter ausgebildet. Die Sustentacularfacette dehnt sich leicht bis über die proximale Kante des Sustentaculum hin aus. Hooker (2001) sah ebenfalls keine Anzeichen einer distalen Sustentacularfacette.

Trotz des rezenten Charakters des selbst untersuchten *Ochotona*- und *Glires*-Exemplares wurde die wichtige Voraussetzung nach Bryant (1997) erfüllt und es konnte Hookers (2001) Tarsalanalyse, die als Schwestergruppe der Primates die Scandentia definiert hatte, nicht bestätigt werden.

Analyse 2 und 4

Die einzig selbst untersuchten Taxa in diesen Analysen sind *Didelphis* und *Tupaia*. Im Kontext der Archonta-Hypothese wurde mit Hookers (2001) Datensatz versucht, wie sich dieser auf die Schwestergruppen-Beziehung der Primaten auswirkt und wie sich dies zu Hookers eigenen Resultaten verhält. Analyse 2 lieferte einen strikten Konsensus und definierte die Sundatheria als Schwestergruppe zu dem Primaten-Vertreter *Cantius*, der das basale Segment der Innengruppe bildet. Hooker (2001, S. 520) aber hatte in seiner Tarsalanalyse die Scandentia als Schwestergruppe errechnet.

Fledertiere weisen generell aufgrund der hängenden Haltung hoch-abgeleitete Fußwuzelregionen auf. Vielen scheint beispielsweise eine Sustentacularfacette und das Sustentaculum des Calcaneus zu fehlen. Simmons (1995) erklärte das Charakteristikum durch eine Fusion mit der Ectalfacette, während Novacek (1980) sie durch eine Rückbildung erklärte. Novacek und Wyss (1986) hatten anhand von *Pteropus* einen Astragalus abgebildet, der eine äußerst große Sustentacularfacette präsentierte, die mit der Navicularfacette fusioniert war. Da näher verwandten Formen dieses Merkmal fehlt, ist eine Plesiomorphie unwahrscheinlich und *Rhinolophus* aufgrund der weniger abgeleiteten Morphologie als basaler positioniert anzusehen. Bei der Definition von *Didelphis* als Außengruppe (Analyse 4) modifiziert sich das Resultat dahingehend, dass (zumindest nach der 50%-Majorität-Regel) *Tupaia* und *Ptilocercus* als Schwestergruppe der Primaten interpretierbar ist.

Wie Sargis (2001) betonte, sieht er *Ptilocercus* postcranial als funktionsmorphologischen Übergang zu den Primaten. Godinot (2007, S. 119) betonte ebenfalls diesen Ansatz (der sich auch nicht bei der Detektion der Sundatheria ändern würde, da sich die Flattermakis durch ihre hochspezialisierte Lebensweise *per se* „disqualifizieren“; identisch sehen es Silcox *et al.* 2007). Godinot (2007) verwies auf Hookers (2001) Studie: „... in his analysis

of the tarsal characters of the archontans, *Deccanolestes*, and nyctitheriids; however, this author lost this signal by introducing dental characters in the same analysis.“

Eines der am deutlichsten hervortretenden Unterschiede zwischen den von Szalay und Drawhorn (1980) beschriebenen Astragali von *Ptilocercus* und den Plesiadapiformes ist nach Godinot (2007) das Faktum, das letztere einen Corpus konstatieren lassen, der medial niedriger ausfällt als lateral. Der mediale Grat der Trochlea ist flacher gebildet und tritt weniger hervor. An *Ptilocercus* aber ist ein Corpus nachweisbar, der medial fast ebenso hoch ausfällt wie lateral. Die beiden Seitenflächen der Trochlea ähneln sich stärker als innerhalb der Plesiadapiformes-Morphologie. Anhand von *Ptilocercus* ist ein kontinuierlicher Übergang von Sustentacularfacette und Navicularfacette zu beschreiben, wobei mehrere Plesiadapiformes eine klare Separation dokumentieren lassen. Bei einigen Plesiadapiformes-Arten ist auch der Kopf des Astragalus medio-lateral verlängert; bei *Ptilocercus* und anderen Plesiadapiformes ist er ovoider gestaltet und weniger elongiert (Szalay und Drawhorn 1980, Bloch und Boyer 2002).

Szalay und Lucas (1996) interpretierten die aus dorsaler Perspektive keilflächenförmige Trochlea des Astragalus bei *Ptilocercus* im Rahmen einer Greif- und Sprunghypothese. Diese Spezies jedoch weist aber kein solches Verhalten auf, und die Annahme eines solchen Vorfahrens ist wohl auch nicht notwendig. Gebo *et al.* (2001) erläuterten die Morphologie im Sinne einer gesteigerten dorso-flexorischen Fußpositionierung, was für die Beanspruchung vertikaler Substrate sprechen und zum beobachteten Verhalten besser passen würde (Stafford und Thorington 1998). Sargis (2001) hypothesisiert eher eine Verbindung der Fußrotation und der Flexion-Extension-Mobilität bzw. des Hallux-Greifens (wie es auch für Affen mit einer solchen Trochlea beschrieben wird). Der Variantenreichtum der Funktionsansätze ist auffallend (siehe Diskussion im folgenden Kapitel).

Ptilocercus scheint also relativ primatenähnlich strukturiert zu sein. Andere Charakteristika differenzieren die beiden Taxa aber selbstverständlich: beispielsweise ein Astragalus mit kleinerer Medialbreite des Corpus, kleinerer kugelförmiger Kopf, einer vermutlich verlängerten, ventralen Rinne für die Sehne des M. flexor fibularis, etc. (Godinot 2007). Szalay und Drawhorn (1980) zeigten, dass im Vergleich zu frühen „Archonten“ der Processus peronealis reduzierter erscheint. Bei Godinot (2007, Abb. 6 F, J) ist auch erkennbar, dass der Fortsatz weiter proximal platziert ist, etwa auf der Höhe der posterior positionierten, astragalaren Facette. Die Morphologie ähnelt den Primaten und weicht von der anderer Säuger oder Plesiadapiformes ab. Sargis (2002b) zufolge besitzt das calcaneocuboide Gelenk eine kreisförmige Drehachse. Basierend auf dieser Beobachtung folgerte Godinot (2007, S. 119): „Because primates typically have a pivot joint, this provides a tempting *Ptilocercus*-primate synapomorphy.

However, we must remember that the calcaneocuboid joint has changed a lot during its evolutionary history, and therefore, a more detailed analysis of the relevant morphology is required before homologous stages can be inferred (direct histological evidence might be necessary).” Dem zweiten Satz muss dringend zugestimmt werden, wobei auch ein experimenteller Ansatz (siehe auch Lemelin und Schmitt 2007) wünschenswert ist. Die erste zitierte Aussage ähnelt eher an eine Kasuistik, die sich der Merkmale bedient, die subjektiv passend erscheinen. Unbedingt angeraten ist eine kladistische Analyse und die *a posteriori*-Definition von Synapomorphien. Dementsprechend konträr sind die Resultate von Bloch *et al.* (2007), die anhand von Fossilmaterial und einer phylogenetisch-systematischen Untersuchung die Sundatheria bestätigten und die Plesiadapiformes „unambiguously“ innerhalb der Euprimaten platzieren.

Summa summarum: Die Reanalyse der Daten Hookers (2001) mit einer modifizierten Außengruppe gemäß der Weisung Bryants (1997) erbrachte eine Euarchonta-Polytomie, die Primates-Scandentia-Relation konnte nicht bestätigt werden. Bei der Begutachtung des Archonta-Kontextes im Sinne der Integration eines Chiropteren wurden Signale einer Sundatheria- als auch einer Primates-Scandentia-Schwestergruppenbeziehung eruiert. Letztere nur durch Anwendung der 50%-Majorität-Regel.

Analyse der Dental- und der Tarsalmorphologie in Bezug auf die Systematik der Strepsirrhini: Orientierung an der Kombination aus Ross *et al.* (1998) und Hooker (2001)

Ross und Kollegen (1998, S. 226) schrieben: „There is little agreement on exactly which mammals, living or fossil, are the closest relatives of primates. In recent years... leading some workers to resurrect Gregory’s supraordinal category Archonta to nominalize this concept... Also, even if the group proves to be a clade, some archontans such as bats and flying lemurs are known only from extremely derived taxa and reveal little about their ancestry. Thus, it remains to be determined exactly which “archontan”, if any, is the closest relative of primates.” Als gesichert darf inzwischen gelten, dass Dermopteren und Scandentia sehr nahe Verwandte der Primaten sind (u. a. Waddell *et al.* 1999). Das in der vorliegenden Arbeit befürwortete Resultat wird erst im „Synopsis“-Kapitel diskutiert, daher wurden für die Untersuchung der Strepsirrhini-Systematik variierende Außengruppen gewählt: (1) Nach der Sundatheria-Hypothese (mit *Tupaia glis* und *Ptilocercus lowii* im Wechsel), (2) nach der Primatomorpha-Hypothese und (3) nach der Primates-Scandentia-Hypothese. Die Gruppe um Ross (1998) verwendete zudem OTUs,

wobei die Dentition von *Ptilocercus lowii* gewählt worden war. Leider scheinen partiell auch ganze Zahnregionen nicht zur Verfügung gestanden zu haben (durch Fragezeichen gekennzeichnet). Steele (1973) hatte in seiner Studie der dentalen Variabilität 43 Merkmale definiert, durch 20 davon hatte er die Separation der Ptilocercinae und der Tupaiinae begründet. Thenius (1989) hatte angegeben, dass *Ptilocercus* sich durch das Vorkommen von Hypocon und Entostylid und durch das Fehlen von Mesostylid sowie die Ausbildung der oberen Incisivi eher abgeleitet verhält, während der Bau der Prämolaren ursprünglicher wirkt. Butler (1980, S. 197) schrieb zudem: „...indicates that in several respects *Ptilocercus* is more primitive, retaining ancestral characters modified in other tupaiids: the absence of the mesostyle, the less lingual position of the hypoconulid, the primitive arrangement of cingula around the protocone, the less reduced m3, and the two-rooted upper canine...“ Als abgeleitet erörterte er hingegen: „...the conical, buccally placed paracone, with loss of the transverse paracrista shear and the associated more longitudinal orientation of the oblique crest; the buccal cingulum of the lower molars; and reduction of the third premolars.“ Daher wurden sowohl *Tupaia glis* als auch *Ptilocercus lowii* integriert (siehe oben).

Zahlreiche Analysen wurden durchgeführt, die den diversen Hypothesen der nächsten Verwandten der Primaten gerecht werden sollten (Scandentia, Dermoptera oder Sundatheria als Schwestergruppe), um die stärksten phylogenetischen Signale herauszufiltern. Dieses Vorgehen betrifft die Analysen 1-4. Aufgrund der hohen Beweislast konstatierten Seiffert *et al.* (2003, S. 421) oder Seiffert *et al.* (2005), dass „it is clear that a major dichotomy exists between a monophyletic Lorisiformes (containing African ‘bushbabies’ and African and Asian lorises) and a monophyletic (and wholly Malagasy) Lemuriformes, ...“ Daher wird die Topologie der Analyse 5, die die Monophylien der beiden Taxa vorausgesetzt hatte, als wichtigste Referenz diskutiert.

Primaten der Cheirogaleidae und der Lorisiformes teilen eine Gemeinsamkeit bezüglich der Arteria carotis interna. Der große mediale Ast, die Arteria pharyngea ascendens, umläuft die Bulla *via* des Foramen lacerum um in die Schädelhöhle zu gelangen. Szalay und Katz (1973) oder Cartmill (1975) beanspruchten für dieses Charakteristikum den Status einer Synapomorphie. Yoder (1997, S. 15) kommentierte hierzu: „Yet the preponderance of genetic data attests that this cannot be true. The obvious conclusion to be drawn is that the character has evolved in parallel between the cheirogaleid and lorisiform lineages.“ Bereits im Jahre 1992 hatte Yoder die Ontogenie der Arteria carotis interna von *Microcebus murinus* (Cheirogaleidae) und von *Galago senegalensis senegalensis* (Lorisiformes) vergleichend-morphologisch studiert und war

zu drei Schlussfolgerungen gelangt: (1) die Hypothese einer Homologie der Arteria pharyngea ascendens bei Lorisiformes und Cheirogaleidae wird stark befürwortet, (2) dieses Merkmal kann - *was seinen Wert als Synapomorphie angeht* - weder unterstützt noch falsifiziert werden, und (3) es wurde ein neues Charakteristikum der Cheirogaleidae und Lorisiformes identifiziert (Plexus vascularis extracranialis).

Wie Yoder *et al.* (1996) korrekt betonten, konzentrierte sich die phylogenetische Debatte (bzw. tut es noch) vor allem auf zwei Gruppen, die rätselhaften Daubentoniidae und die Cheirogaleidae. Allen fünf Analysen zufolge ist eine deutliche Nähe der Daubentoniidae und der Indriidae festzuhalten. Die Analysen 1-4 sehen die Cheirogaleidae als nächste Verwandte der Lorisiformes und selbst unter der Schwestergruppen-Bedingung der Lemuriformes und Lorisiformes (Analyse 5) bilden die Cheirogaleidae (was zweifellos den „Überhang“ der dentalen Merkmale reflektiert) das basale Segment der Lemuriformes. Die Basicranialanatomie und die dentocranialen Merkmale sprechen für eine Einbeziehung der Cheirogaleidae in die afro-asiatischen Lorisiformes (siehe oben: Szalay und Katz 1973, Tattersall und Schwartz 1974, Schwartz und Tattersall 1985; Cartmill 1975). Die Analysen 1-4 entsprechen insofern auch den Ergebnissen von Schwartz und Tattersall (1975) hinsichtlich der Nähe von *Daubentonia* und Indriidae und bestätigen die Resultate dementsprechend. Interessanterweise haben Pastorini *et al.* (2003) bei der molekulargenetischen Untersuchung der Phylogeografie rezenter Lemuriformes Indriidae und Daubentoniidae als nacheinander segementierende Taxa definiert, während Roos *et al.* (2004) zwar ebenfalls *Daubentonia* als basalen Lemuriformen erkannten, aber die Indriidae als Schwestergruppe der Lemuridae dokumentierten. Yoder *et al.* (1996) haben in ihrer Kombination aus molekularen und morphologischen Daten ebenfalls ein basales Fingertier und nachfolgende Indriartige innerhalb der Lemuriformes lokalisiert. Karanth *et al.* (2005) erforschten die Phylogenie der ausgestorbenen Riesenlemuren unter Einbringung von aDNA-Daten. Konträr zu Analyse 5 definieren sie innerhalb der Lemuriformen *Daubentonia* als Basis und präsentieren die Lemuridae als Schwestergruppe der Indriidae. Masters *et al.* (2006) stützten sich ebenso auf basale Daubentoniidae, dann folgten ihnen die Lepilemuridae und intern bildeten sie die Cheirogaleidae als die Schwestergruppe zum Lemuridae-Indriidae-Monophylum ab.

Angesichts der sekundär hochabgeleiteten Dentalmorphologie von *Daubentonia* sind Homologieaussagen höchst zweifelhaft - und zu einem großen Teil auch überhaupt nicht möglich (zur Homologiediskussion siehe auch Schwartz 1980). Ein ähnliches Problem wurde bereits beim Außengruppenvertreter *Glis* in einem früheren Kapitel angesprochen. Der auf der Analyse 5 basierende Vorschlag einer Strepsirrhini-Phylogenie kann nur als Provisorium verstanden werden (wie natürlich jede Hypothese), zumal ontogenetisches

Material zur Hyolaryngealregion nur für Lorisiformes studiert werden konnte (siehe Kapitel 3) und daher nicht integriert worden war. Daher sollte die präsentierte Strepsirrhini-Phylogenie als Torso verstanden werden und vor allem als Anreiz, äquivalente ontogenetische Lemuriformes-Stadien zu studieren. Eine Diskussion *en detail* wäre verfrüht. Die immanente wichtige Bedeutung einer auf diversen anatomischen Subregionen basierenden phylogenetisch-systematischen Analyse wird im folgenden Kapitel erörtert.

6.3 Zusammenfassung

Der Grund der partiell unvollkommenen Auflösung im Rahmen der Dentalmorphologie-Analysen liegt zu einem großen Teil in der bereits hoch-abgeleiteten Dentalmorphologie der innerhalb der rezenten Rodentia bzw. Lagomorpha relativ basal lokalisierten Vertreter. Zu beachten ist aber das Signal der Sundatheria (schwach, jedoch mit Indiziencharakter).

Die Reanalyse der Daten Hookers (2001) mit einer modifizierten Außengruppe gemäß der Weisung Bryants (1997) erbrachte eine Euarchonta-Polytomie, die Primates-Scandentia-Relation konnte nicht bestätigt werden. Bei der Begutachtung des Archonta-Kontextes im Sinne der Integration eines Chiropteren wurden Signale einer Sundatheria-als auch einer Primates-Scandentia-Schwestergruppenbeziehung eruiert. Letztere nur *via* 50%-Majorität-Regel.

Die präsentierte Strepsirrhini-Phylogenie sollte als Torso verstanden werden und vor allem als Anreiz, äquivalente ontogenetische Lemuriformes und Lorisiformes-Stadien zu studieren. Die Bedeutung einer auf diversen anatomischen Regionen basierenden phylogenetisch-systematischen Analyse wird im folgenden Kapitel erörtert.

7. Synopsis der kladistischen Analysen der ontogenetischen und osteologischen Daten

7.1 Einführung: Die Bedeutung einer (quasi-)totalen Evidenz und die Form-Funktion-Thematik

Zu Beginn des neuen Millenniums war eine Debatte entfacht worden, die unerwartet am wissenschaftstheoretischen Selbstverständnis der Kladisten rührte: Naylor und Adams (2001) publizierten eine Arbeit, die sich mit der Reanalyse des Datensatzes von O’Leary und Geisler (1999) befasste. Diese hatten eine phylogenetische Analyse zur Cetacea-Problematik veröffentlicht, die auf dem Studium cranialer, dentaler und postcranialer Informationen beruhte sowie Daten des Weichgewebes beinhaltete. O’Leary und Geisler (1999) belegten eine Monophylie der Cetacea, Mesonychia, Artiodactyla und Perissodactyla, wobei Mesonychia und Cetacea als Schwestergruppen fungierten. Ähnlich hatten bereits Van Valen (1966) oder Prothero *et al.* (1988) aufgrund eines paläontologischen Ansatzes argumentiert. Beim Ausschluss der Fossilien hingegen ergab sich ein den Resultaten der Molekularbiologie ähnelndes phylogenetisches Signal. O’Leary und Geisler (1999) sahen darin die Unterlegenheit kladistischer Analysen, die lediglich rezentes Material verwenden. Exakt an diesem Punkt hakten Naylor und Adams (2001) nach und reanalysierten die im Appendix von O’Leary und Geisler (1999) nach anatomischen Regionen eingeordneten Datenmatrizen. Ihre Konsensus-Methodologie wird in der nachfolgenden Diskussion von besonderer Bedeutung sein.

Der Form-Funktion-Zusammenhang ist besonders durch die Interpretation des Form-Funktion-Komplexes (Bock und von Wahlert 1965) nach Szalay (2000) und ihre bedenkenlose Anwendung auf Fossilien einer Diskussion würdig. Ist ein anderer Ansatz, etwa nach Dullemeijer (1974, S. 63f: „The comparative method, including the experimental one, has undoubtedly the advantage of its empirical character...“), generell effizienter bzw. können narrative Elemente die Ansprüche zeitgemäßer Morphologie erfüllen?

7.2 Material und Methoden

Untersucht wurden fünf Arten anhand von Skelettmaterial und histologischen Schnittserien. Die exakte Anzahl und Herkunft des ontogenetischen Materials wurden bereits im 3. Kapitel beschrieben. Tabelle 16 listet die an den naturhistorischen Museen kladistisch bearbeiteten Spezies auf. Für die Erstellung der Datenmatrix und die *a posteriori*-Dokumentation der TL-, CI- und RC-Werte wurde MacClade® 4.06 (Maddison und Maddison 2003) und für die Errechnung der Kladogramme die PAUP® -Version 4.0b10, jeweils in der Macintosh-Version (OS X), verwendet. TL-, CI- und RC-Werte wurden unter Berücksichtigung informativer Merkmale nur für ausgesuchte Analysen angegeben. Die Erfassung dental- und tarsalmorphologischer Merkmale orientierte sich an den Arbeiten von Hooker (2001) und Asher *et al.* (2005). Diese wurden für den hier vorliegenden Kontext adaptiert, was partiell leichte Modifizierungen beinhaltete (Gesamtzahl der Merkmale: 263). Durch die Anwendung der Option „Tracing characters“ konnten mit MacClade potentielle Grundplanmerkmale gefiltert werden. Sämtliche Merkmale wurden weder geordnet noch gewertet. Folgende phylogenetisch-systematische Analysen (heuristische und „erschöpfende“ Suchoption; auf ACCTRAN und DELTRAN-Modifizierungen wurde bei den essentiellen Analysen aufgrund der Anzahl der Taxa verzichtet) wurden unter Berücksichtigung der Konsensus-Kladogramme nach der 50%-Majorität-Regel und nach der Strikten Konsensus-Regel durchgeführt.

„Total evidence“-Annäherung (Kombination der Dental- und Tarsalmorphologie sowie der Hyolaryngealmerkmale):

- A1. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Galago* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Glis* (Rodentia). Aufgrund der geeigneteren ontogenetischen Äquivalenz des Zungenbein- und Kehlkopfapparates wurde für *Galago* - und nicht für *Loris* - die Deskription der Schwestergruppen-Problematik als auch die sich anschließende Interpretation konsequent fortgeführt;
- A2. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Galago* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Rousettus* (Chiroptera);
- A3. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Tarsius* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Glis* (Rodentia);
- A4. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Tarsius* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Rousettus* (Chiroptera);

- A5. Siehe A1, aber die dentalmorphologischen Charakteristika wurden nicht berücksichtigt;
- A6. Siehe A2, aber die dentalmorphologischen Charakteristika wurden nicht berücksichtigt;
- A7. Siehe A1, aber die Merkmale der Tarsalmorphologie wurden nicht berücksichtigt;
- A8. Siehe A2, aber die Merkmale der Tarsalmorphologie wurden nicht berücksichtigt;
- A9. Siehe A2, aber die fehlenden Tarsalmerkmale für *Rousettus* wurden durch die *Rhinolophus*-Merkmale Hookers (2001) kompensiert.

Die entsprechenden Datenmatrices wurden in den elektronischen Appendix integriert.

7.3 Resultate

„Total evidence“-Annäherung (Kombination der Dental- und Tarsalmorphologie sowie der Hyolaryngealmerkmale). Die 50%-Majoritäts-Regel ist hier eindeutig und daher mit dem Kladogramm nach der Strikten Konsensus-Methodik in ihrer Aussage identisch (Abb. 7.1-7.9):

A1. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Galago* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Glis* (Rodentia).

Bewertung des Kladogramms: TL=213; CI=0,93 und RC=0,35 und unter Eingrenzung der informativen Merkmale TL=39; CI=0,62 und RC=0,23.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* geht auf dieselbe Dichotomie (= auf denselben Vorfahren) zurück wie die Schwestergruppe aus *Tupaia* (Scandentia) und *Cynocephalus* (Dermoptera).

Grundplanmerkmale (aufreiner Strukturformforschung basierende) der Innengruppe Euarchonta:

7(1), 15(1), 16(1), 19(1), 22(3), 27(0), 44(2), 55(0), 56(0), 61(2), 71(0), 76(0), 77(0), 87(2), 97(3), 103(1), 107(0), 111(0), 113(1), 115(1), 116(0), 120(0), 122(1), 123(0), 124(0), 125(0), 126(1), 130(0), 138(1) und 141(0).

Grundplanmerkmale der Sundatheria (= Dermoptera + Scandentia):

13(2), 14(2), 17(0), 62(0), 83(2), 98(1) und 132(4).

Merkmale des Dermopteren-Repräsentanten *Cynocephalus*:

4(2), 9(1), 34(1), 48(1), 58(0), 65(1), 66(1), 73(1), 84(2), 85(2), 86(3), 90(2), 96(1), 103(2), 107(1), 112(1), 122(0), 135(1) und 143(1).

Merkmale des Primaten-Repräsentanten *Galago*:

23(0), 39(6), 58(1), 81(0), 82(3), 83(6), 84(7), 85(3), 86(2), 90(1), 99(1), 112(0), 114(1), 132(2), 136(1), 139(0), 144(0), 145(1), 147(1), 148(1), 149(1) und 150(1).

Merkmale des Scandentia-Repräsentanten *Tupaia*:

4(3), 7(2), 38(1), 56(2), 78(1), 81(2), 84(5), 109(1), 111(3), 113(0), 115(3), 126(0), 128(1), 131(0), 133(0), 139(1), 142(3), 144(1), 145(0), 147(0), 148(0), 149(0) und 150(0).

A2. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Galago* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Rousettus* (Chiroptera).

Bewertung des Kladogramms: TL=165; CI=0,95 und RC=0,45 und unter Eingrenzung der informativen Merkmale TL=28; CI=0,89 und RC=0,45.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit *Tupaia glis* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

A3. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Tarsius* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Glis* (Rodentia).

Bewertung des Kladogramms: TL=216; CI=0,91 und RC=0,33.

Der Primates-Repräsentant *Tarsius bancanus* bildet mit *Tupaia* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

A4. Euarchonta-Repräsentanten (*Cynocephalus*, *Tarsius* und *Tupaia*) mit dem Außengruppenvertreter *Rousettus* (Chiroptera).

Bewertung des Kladogramms: TL=177; CI=0,92 und RC=0,38.

Der Primates-Repräsentant *Tarsius* bildet mit *Tupaia* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus volans*) zu interpretieren.

A5. Siehe A1, aber die dentalmorphologischen Charakteristika wurden nicht berücksichtigt.

Bewertung des Kladogramms: TL=160; CI=0,93 und RC=0,33.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit dem Dermopteren (*Cynocephalus*) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu *Tupaia* (Scandentia) zu interpretieren.

A6. Siehe A2, aber die dentalmorphologischen Charakteristika wurden nicht berücksichtigt.

Bewertung des Kladogramms: TL=127; CI=0,97 und RC=0,62.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit *Tupaia*

(Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

A7. Siehe A1, aber die Merkmale der Tarsalmorphologie wurden nicht berücksichtigt.

Bewertung des Kladogramms: TL=180; CI=0,92 und RC=0,31.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit *Tupaia* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

A8. Siehe A2, aber die Merkmale der Tarsalmorphologie wurden nicht berücksichtigt.

Bewertung des Kladogramms: TL=143; CI=0,94 und RC=0,47.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit *Tupaia* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

A9. Siehe A2, aber die fehlenden Tarsalmerkmale für *Rousettus* wurden durch die *Rhinolophus*-Merkmale Hookers (2001) kompensiert.

Bewertung des Kladogramms: TL=182; CI=0,93 und RC=0,40.

Der Lorisiformes-Vertreter und Primates-Repräsentant *Galago* bildet mit *Tupaia* (Scandentia) ein Monophylum und dieses ist als Schwestergruppe zu den Dermopteren (*Cynocephalus*) zu interpretieren.

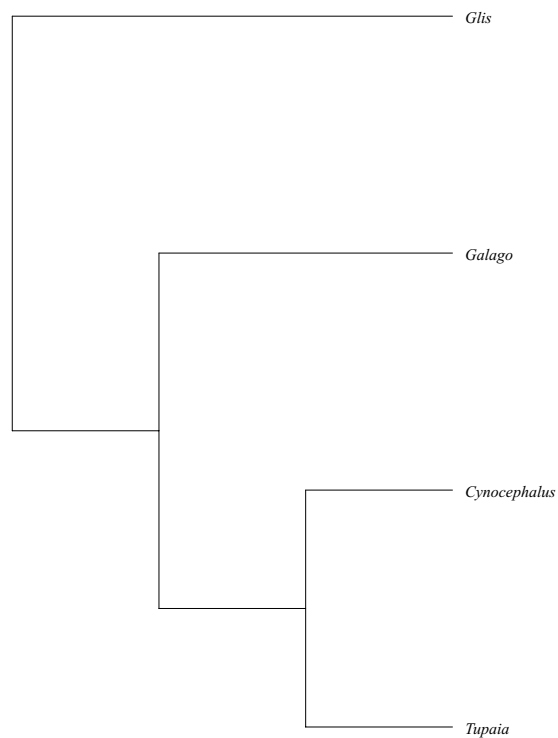


Abb. 7.1. Analyse 1. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=213; CI=0,93 und RC=0,35.

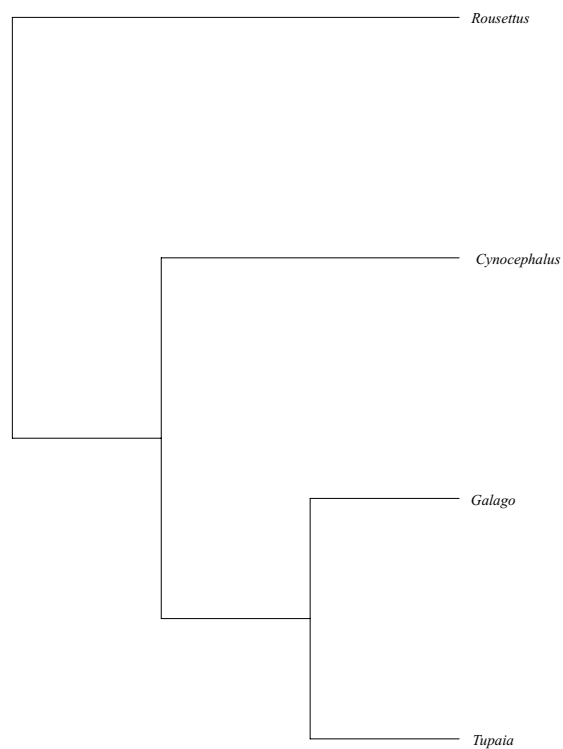


Abb. 7.2. Analyse 2. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=165; CI=0,95 und RC=0,45.

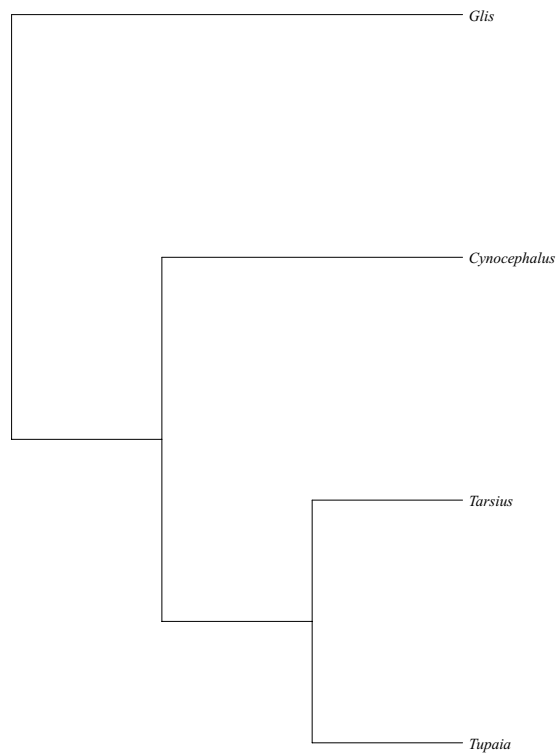


Abb. 7.3. Analyse 3. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=216; CI=0,91 und RC=0,33.

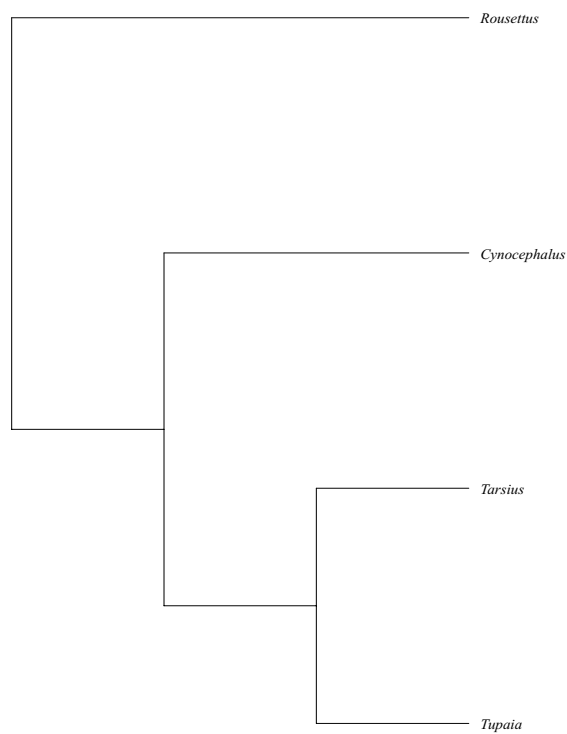


Abb. 7.4. Analyse 4. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=177; CI=0,21 und RC=0,38.

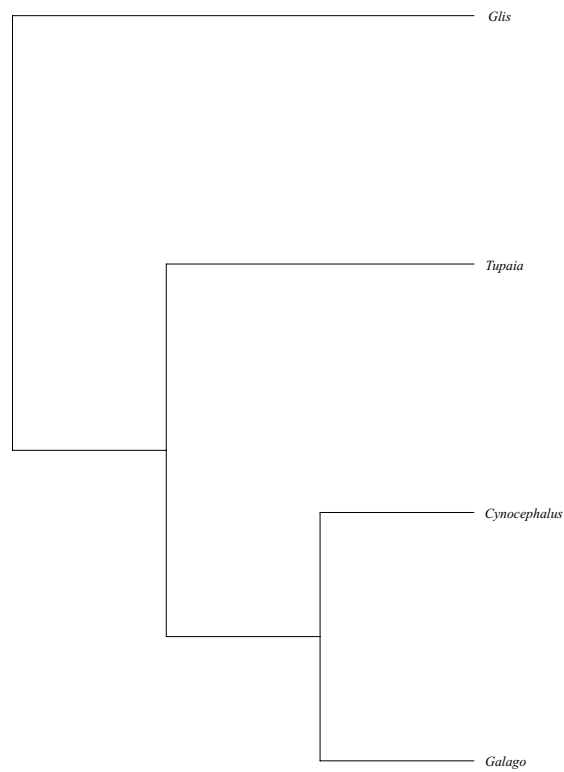


Abb. 7.5. Analyse 5. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=160; CI=0,93 und RC=0,33.

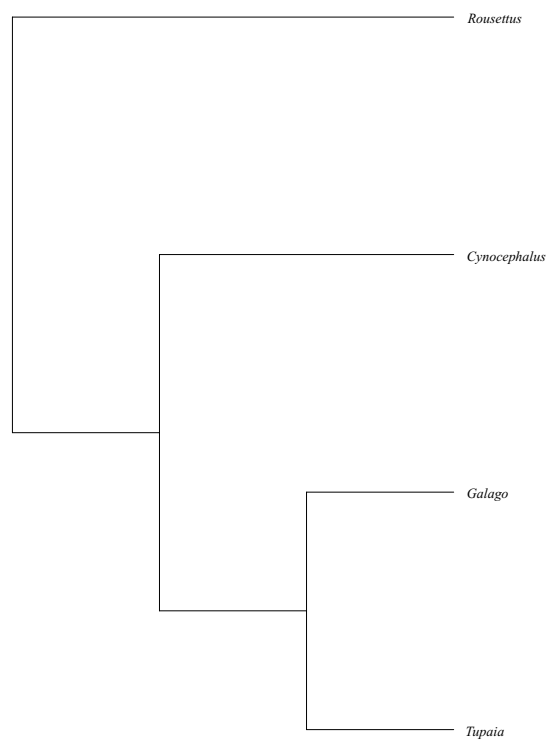


Abb. 7.6. Analyse 6. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=127; CI=0,97 und RC=0,62.

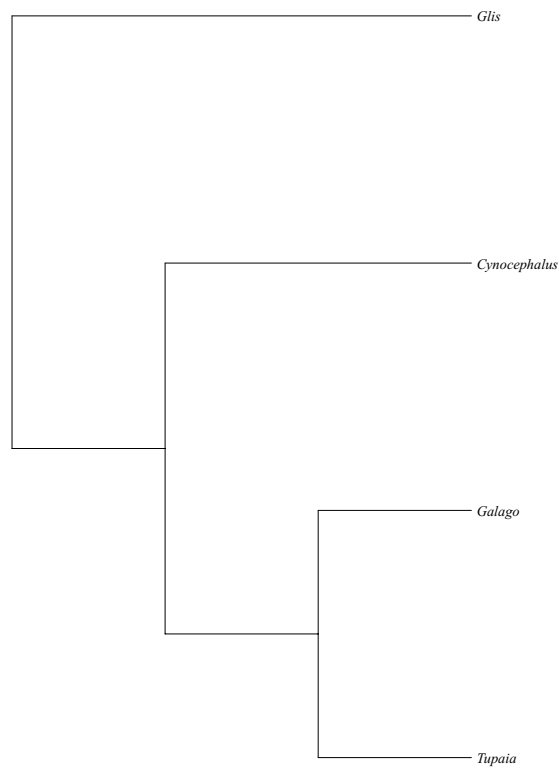


Abb. 7.7. Analyse 7. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=180; CI=0,92 und RC=0,31.

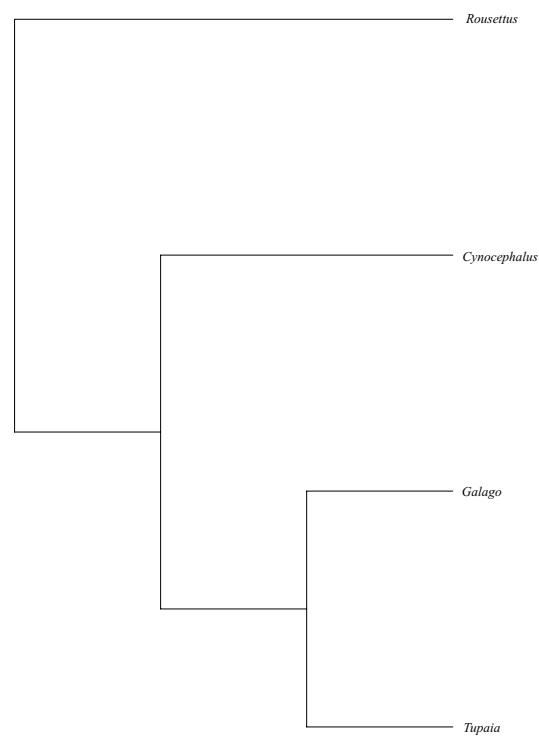


Abb. 7.8. Analyse 8. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=143; CI=0,94 und RC=0,47.

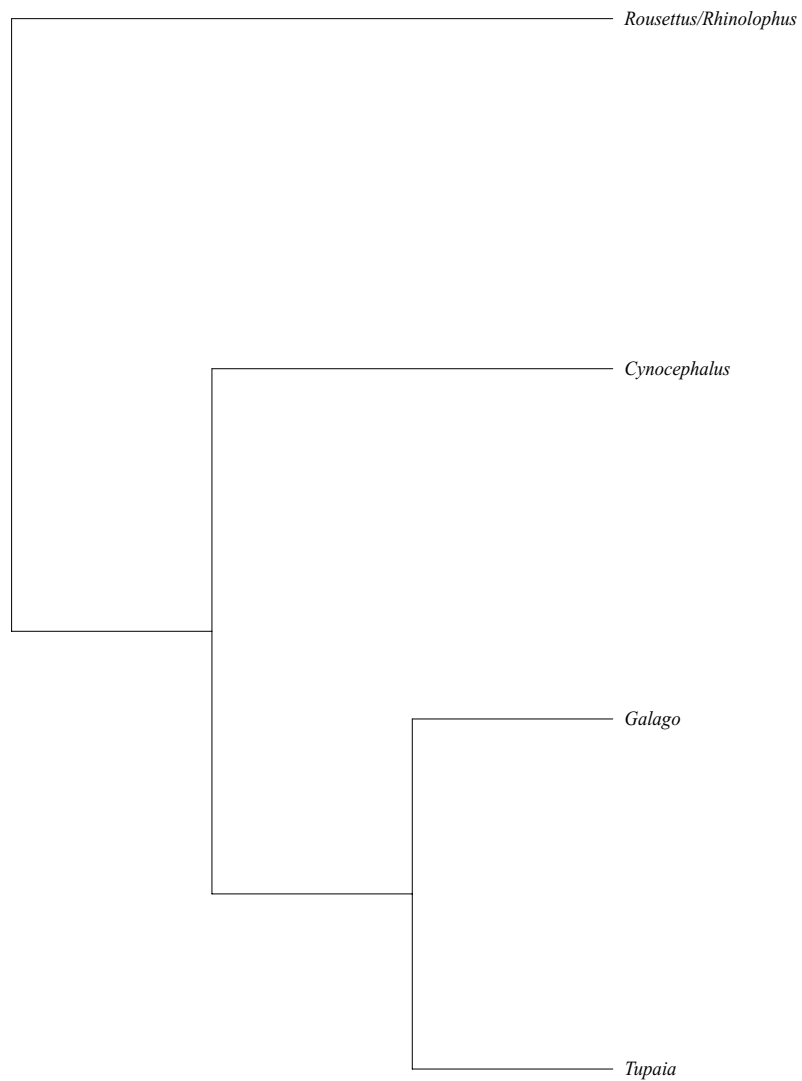


Abb. 7.9. Analyse 9. Ein Kladogramm wurde nach der Strikten Konsensus-Regel errechnet. TL=182; CI=0,93 und RC=0,40.

7.4 Diskussion

7.4.1 Diskussion zur „total evidence“-Annäherung: Kombination der Dental- und Tarsalmorphologie sowie der Hyolaryngealmerkmale

Das Primärziel der Analysen war die Erörterung der Frage nach dem potentiellen Einfluss der Außengruppe auf die Innengruppe „Euarchonta“ und die Auswirkung auf diese. Abbildung 1.4 (S. 9) demonstrierte die potentiell möglichen Schwestergruppen-Beziehungen der Primaten. Die unterschiedlichen phylogenetischen Konstellationen beeinflussen konsequent den (hypothetischen) Grundplan der Primates.

Unter Beibehaltung aller summierten Merkmale ergibt sich für die Analysen 1-4 und die Analyse 9 folgendes Phänomen: Die Innengruppen-Topologie demonstriert eine hochgradige Dependenz von der gewählten Außengruppe. Wird, entsprechend den Ergebnissen einer Reihe molekularbiologischer Studien (z. B. Murphy *et al.* 2001a,b; Arnason *et al.* 2002, Douady *et al.* 2002, Van den Busche und Hooper 2004, Nishihara *et al.* 2006), die die Lagomorpha und Rodentia als Schwestergruppe der Euarchonta detektierten, ein Glires-Repräsentant gewählt - im vorliegenden Falle *Glis* - dann wird das Taxon „Sundatheria“ (= Dermoptera + Scandentia) ermittelt. Dies impliziert eine Schwestergruppenbeziehung (Abbildung 7.1) der Primates und der Sundatheria. Das Resultat wird jedoch nur befürwortet, wenn eine „totale Evidenz“ hergestellt wurde: Die Kombination der Hyolaryngeal- und Tarsalmerkmale befürwortete die Primatomorpha-Hypothese, während die Summation der Hyolaryngeal- und Dentalcharakteristika das Primates-Scandentia-Monophylum bestätigte.

Eine andere Ausgangshypothese, geprägt von einem Teil der morphologischen Arbeiten und einem noch kleineren Teil molekularer Studien, geht von der Superordo Archonta aus (u. a. Novacek und Wyss 1986, Thewissen und Babcock 1993, McNiff und Allard 1998, Mickoleit 2004). Dementsprechend wurde in den Analysen 2, 4, 6, 8 und 9 der basale Repräsentant *Rousettus* (Pteropodidae) als Außengruppenvertreter gewertet. In Analyse 9 wurden Hookers (2001) Tarsalmerkmale von *Rhinolophus* (Hipposideridae; ebenfalls ein relativ basal geltendes Fledertier) integriert (aufgrund eines Materialmangels), um das Ausmaß potentieller Topologie-Modifizierungen zu untersuchen, die aber nicht eintraten. Die lange Beibehaltung der Archonta-Überordnung kann aus morphologischer Sicht nicht irritieren, da auch im hyolaryngealen Bereich von *Cynocephalus* und *Rousettus* erstaunliche Ähnlichkeiten im Bau diagnostizierbar sind (siehe 3. Kapitel). Bei sämtlichen Varianten bildete der Dermopteren-Vertreter daher das basale Segment der Innengruppe, und die übrigen Taxa resultieren in einem Primates-Scandentia-Monophylum.

Die zwischen O'Leary *et al.* (2003) und Naylor und Adams (2001) ausgefochtene Debatte erinnert thematisch stark an den Disput zwischen Kluge (1998) und Miyamoto und Fitch (1995), wobei letztere die jeweilige Partitionierung der Daten wählten und die (nach Kluge 1998, S. 151) „consensus classification“ befürworteten, die aus folgenden fünf Elementen besteht: (1) Partitionierung der Daten, (2) Begründung dieser durch die jeweilige Annahme eines bestimmten Prozesses, (3) das Gewichten von Merkmalen *a priori*, (4) die Bildung eines Konsensus aus „optimalen“ und „beinahe optimalen“ Hypothesen, was eine taxonomische Kongruenz herbeiführen soll und schließlich die (5) Konsensus-Klassifikation, die ein Maß für die „Wahrheit“ der gefundenen Kompromisse sein soll.

Das Einteilen der Daten, egal ob molekularer oder morphologischer Natur, muss als willkürlich betrachtet werden. De Queiroz *et al.* (1995, S. 659-660) Idee, dass „to qualify as a distinct class of evidence, characters in a data set must, in a statistical sense, be more similar to each other than they are to characters in other sets with respect to some property that affects phylogeny estimation by the given method“, kann, wie Kluge (1998) korrekt betonte, nicht angenommen werden: Differente Klassen von Merkmalen können im kladistischen Sinngebäude lediglich als „homolog“ oder „nicht homolog“ akzeptiert werden. Zusätzlich erklärten Miyamoto und Fitch (1995), dass ihre separaten Klassen als unabhängig voneinander zu gelten haben. Was ist aber dann mit epigenetischen Phänomenen? Wie sollen synergistische Effekte ausgeschlossen werden? Ähnlich problematisch sahen O'Leary *et al.* (2003) die Erklärungen von Naylor und Adams (2001) hinsichtlich der angeblichen Inkongruenz aufgrund der Einbeziehung dentaler Daten. Eine ihrer Argumentationsketten war, dass die „evolutionäre Plastizität“ der Säugetierzähne in einem stärkeren Maße vorhanden sei als gedacht. Naylor und Adams (2001) beriefen sich auf die Arbeit von Luo *et al.* (2001), die herausgefunden hatte, dass der tribosphenische Molar bei frühen Säugern mehrere Male unabhängig voneinander entstanden ist. Ein Blick auf die Datenmatrix von Luo *et al.* (2001) lässt erkennen, dass etwa ein Drittel der Datenmatrix, mit der dieses Resultat zustande gekommen war, auf der Dentalmorphologie basierte. O'Leary *et al.* (2003, S. 861) insistierten zurecht: „It was illogical for Naylor and Adams (2001) to endorse the final result of Luo *et al.* (2001), where dental data served as synapomorphies at critical nodes, and to argue simultaneously that the fundamental phylogenetic usefulness of dental data should be questioned.“ Auch die Verallgemeinerungen der beiden und ihre Übertragung ontogenetischer Studien von anderen Taxa auf die von ihnen untersuchten ist spekulativ. O'Leary *et al.* (2003) belegten darauf hin, an was für eine Zeit diese Methodologie erinnert: Sie verwiesen auf das Denken von Systematikern des 19. Jahrhunderts, wie Cuvier oder Blainville, die in autoritärer Weise die Hervorhebung bestimmter Merkmale betonten. Im 20.

Jahrhundert änderte sich das auf manchen Gebieten der Verwandtschaftsforschung kaum, wenn etwa Simmons (1945) oder Mayr (1969) Verallgemeinerungen evolutionärer Prozesse mit evolutionärer Taxonomie vermengten (siehe auch Cain 1959). O’Leary *et al.* (2003, S. 861) bleiben aber selbst etwas im Nebulösen, wenn sie schreiben: „Without insights into some yet undiscovered law of nature, there is no particular reason to think that a functional, developmental, or ecological explanation for homoplasy is a better explanation of covariation than is synapomorphy. Simply proposing such generalities does not condemn characters to being phylogenetically uninformative.“ Sie hätten nur auf die fünf Jahre zuvor erschienene Publikation von Sánchez-Villagra und Williams (1998) verweisen müssen. Durch die Messung des Konsistenz-Index wurden innerhalb der Theria Homoplasie-Grade für Cranium, Dentition und Postcranium ermittelt. Es konnten zwischen 41 Datensätzen, die auf diesen drei anatomischen Regionen basierten, keine signifikanten Unterschiede erkannt werden. Homoplasie-Differenzen innerhalb von Datensätzen, die zwei oder drei verschiedenen Datentypen entsprachen, waren statistisch nicht signifikant. Der Homoplasie-Grad beruhend auf einer gewissen anatomischen Region mag mit der betrachteten taxonomischen Ebene der Taxa einhergehen. Gebiss, Cranium und Postcranium werden nicht als „Klassen“ aufgefasst, aber natürlich können für jeden Bereich spezifische Signale im Zusammenhang mit einer kompletten Analyse lokalisiert werden (S. 113): „These findings suggest that dental, cranial, and postcranial characters can be equally prone to homoplasy and none should be automatically dismissed, disregarded, or systematically weighted in phylogenetic analyses.“

Obwohl Godinot (2007) diese Arbeit zitierte, schrieb er eine Seite später (S. 87), bezogen auf die Analyse von Simmons (1993): „The fact that different anatomical systems give different results suggests that some of these phylogenetic signals must be wrong.“ Außerdem interpretierte er „total evidence“-Analysen dahingehend, dass je mehr Merkmale verwendet werden, entsprechend schwächer die darauf basierenden phylogenetischen Signale werden. „Symptomatisch“ bezog er sich auf Szalay (S. 88): „In conclusion, these cladistic analyses are unsatisfactory because in the search for „objectivity“, they refuse to weight heavily characters that we know have high systematic significance (Szalay *et al.* 1987).“ Der Sinn eines *a priori*-Gewichtens von Merkmalen wurde bereits zu einem früheren Zeitpunkt angesprochen.

Bezogen auf die Erörterung optimaler und beinahe optimaler Hypothesen für einen Konsensus blieben Miyamoto und Fitch (1995) die Antwort schuldig, nach welchen Kriterien sie letztlich entscheiden - was den Eindruck aufkommen lässt, dass es keine gibt (Kluge und Wolf 1993). Abgesehen davon gibt es auch keinen erkennbaren Mehrwert an Erklärungspotential (Miyamoto 1985, Kluge 1989, Kluge 1998). Miyamoto und

Fitch (1995, S. 67) erklärten zudem noch: „... the different evolutionary and biological properties of data sets make it more likely that the agreement among their topologies is the result of the true species phylogeny.“ Wie kann dies sein, wenn empirisch belegt ist, dass kombinierte Analysen aussagekräftiger sind (u. a. Novacek 1994, Gatesy 1998, 2002)?

Wie sehr sich das Integrieren bzw. Exkludieren von Merkmalen bemerkbar machen kann, hat sich vor allem anhand der durchgeführten Euarchontoglires-Analysen verdeutlicht. Das separate Analysieren von Merkmalsportionen und darauf basierende Konsensuskladogramme können *de facto* nicht die *aurea mediocritas* bilden.

„Our long friendship has been a constant source of inspiration for me. Bock is the foremost living champion of what may be considered a Darwinian approach to the analysis of evolutionary history.“ Frederick Szalay (2000, S. 17) schrieb dies in seiner Danksagung in einer seiner zahlreichen methodologischen Veröffentlichungen. Bock (1990) zufolge waren die Morphologen äußerst langsam in der Realisierung der Umsetzung basaler Darwinistischer Prinzipien im Sinne eines Nachvollziehens der Merkmalsevolution anhand anatomischer Merkmale und ihrer Interaktion mit externen Faktoren. Die Definition und Ausübung der Ökomorphologie (ein Amalgam aus Ethologie, Ökologie und deskriptiver sowie funktioneller Morphologie) war eine seiner Intentionen. Die Hauptziele sah er in der (1) Erfassung adaptiver Muster von morphologischen Merkmalen und einem Vergleich innerhalb von Taxa und Gemeinschaften; (2) der Erklärung der Naturgeschichte der Merkmale sowie der Organismengruppen; (3) das Verständnis der Zusammensetzung evolutionärer Gemeinschaften und der Diversität innerhalb taxonomischer Gruppen und letztlich der Beitrag zur Evolutionstheorie, gekoppelt mit den Themen Adaptation, Makroevolution und der Evolution der Ökosysteme. Bock (1990) betonte auch die notwendige Zusammenarbeit von Morphologen im Laboratorium (befasst mit deskriptiven und funktionellen Studien) und Ökologen als auch Ethologen im Feld. 1965 hatten Bock und von Wahlert diverse theoretische Konzepte verfasst, beispielsweise die Differenzierung der Funktion und der biologischen Rolle, um ein in ihren Augen notwendiges, mentales Rüstzeug zu bewerkstelligen. Bock (1990, S. 262) betonte immer wieder die Wichtigkeit des empirischen, experimentellen Ansatzes („...depend absolutely on field observations of organisms in their normal environment in addition to the pertinent background laboratory work of descriptive and functional morphology...“) und die Differenzierung der evolutionären Morphologie („... is a far more inclusive subject...“) von den morphologisch fundierten phylogenetischen Analysen.

Aus diesem Kontext heraus gestaltete Szalay (mit Lucas 1993, mit Drawhorn 1996, 2000,

2007) eine „Darwinian evolutionary explanation“, die unter anderem darin gipfelte, den Kladismus als ein soziales Konstrukt („a Kuhnian paradigm“) zu kennzeichnen und das Offensichtliche zu übersehen: seine eigene Überholtheit. Die anhand von Fossilien nicht eindeutig nachvollziehbare Prüfung adaptiver Muster morphologischer Charakteristika wurde von ihm wegrationalisiert und durch Narration ersetzt. Die bereits im 3. Kapitel erwähnten Warnungen von Starck (1965) vor einer voreiligen funktionellen Interpretation morphologischer Merkmale wurde durch erzählerische Elemente ersetzt.

Auch Cartmill (1990) setzte sich gegen diese rückläufigen Tendenzen ein und sah eine Zersetzung der theoretischen Einheit der Primatologie und Paläoanthropologie. Er warnte ebenfalls vor narrativen, historischen Versuchen, um adaptive Phänomene zu konstatieren. Szalay (2007, S. 468) kommentierte: „I (and others) completely reject such ahistorical theoretical assumptions about the nature of science.“ Henke und Rothe (1994) und Henke (2007) machten auf die grundlegenden Gedanken Washburns (1951) und ihre Essenz für eine möglichst Spekulationen vermeidende wissenschaftliche Herangehensweise besonders aufmerksam.

Hinsichtlich der notwendigen Unterscheidung von Form und Funktion ist Lemelin und Schmitt (2007) ein essentieller Beitrag geglückt. Mehrere Verhaltensstudien zeigten starke Ähnlichkeiten zwischen *Caluromys*, *Marmosa* und Cheirogaleiden in Bezug auf den Gebrauch der Extremitäten beim Ergreifen von Nahrungsobjekten und arborikolen, dünnen Substraten. Die Studien von Charles-Dominique *et al.* (1981) an *Marmosa*, an *Microcebus* von Martin (1972) oder der Vergleich von *Mirza* mit *Caluromys* durch Lemelin (1999) demonstrieren auf evidente Weise die ethologischen Konvergenzen von ausgewählten Marsupialia-Vertretern und Primaten. Arnold (1983), Emerson und Arnold (1983) und Wainwright (1994) haben auf die wichtige Vernetzung morphologischer, ethologischer und ökologischer Komponenten in Form von Verhaltensstudien hingewiesen. Nur dadurch kann ein kausaler Zusammenhang von Morphologie und Verhalten belegt werden.

Kay warnte im Jahre 1984 vor der Annahme, dass beispielsweise die Beobachtung einer aus dem Os petrosum bestehenden Bulla, als auch dass der Großteil der Primates arborikol ist, kausal zusammenhängen muss. Lauder (1996) argumentierte ähnlich, wenn er schrieb (S. 56): „... in our desire to draw conclusions about biological design and to support theoretical views of how organisms are built, we have been too willing to make assumptions about the relationship between structure and mechanical function.“ Lemelin und Schmitt (2007, S. 352) kommentierten dazu: „In other words, in order to better understand the relationship between a morphological trait (or complex of traits) and its

mechanical function, we have to rely on experimental methods and techniques.” Durch die Ausführung eines Experimentes ergeben sich drei Möglichkeiten: (1) Die Vermutungen bestätigen die Verbindung von morphologischem Merkmal und der zugesprochenen mechanischen Funktion, (2) die aus der Anatomie geschlossenen Funktionen treffen grob zu (terrestrisches Verhalten bestätigt sich beispielsweise, aber ein wichtiger Muskel wirkt anders als gedacht; siehe Larson und Stern 1989) und schließlich (3) werden die hypothetisierten Form-Funktion-Beziehungen widerlegt (Demes *et al.* 2001, Lieberman *et al.* 2004). Ohne die Durchführung eines Experimentes ergibt sich vor allem eines: ein hohes Maß an Spekulationsmöglichkeiten.

7.5 Zusammenfassung

Sargis (2007) hatte in seiner Reanalyse der Beardschen Primatomorpha-Hypothese neun postcraniale Grundplanmerkmale der **Euarchonta** definiert. Hinzugefügt werden können folgende **strukturelle Eigenschaften der Hyolaryngealregion** (bezogen auf spätfetale Organismen und A1; Abb. 71-76 in den Appendices):

Cranialer Aspekt:

1. Hyothyreoidverbindung: vorhanden und bilateralsymmetrisch;
2. Thyreoidale Seitenlamellen gleich lang;
3. Rundlich-ovale Gestalt der Cartilago cricoidea;
4. Distanziert positionierte medio-dorsale Partien der Aryknorpel;
5. Haubenförmige Grundform der Cartilago cricoidea;
6. Kaum oder keine Verdeckung der cricoidalen Ringöffnung durch die Aryknorpel;
7. Aryknorpel in der dorsalen Hälfte des Ringknorpels positioniert;
8. Corpus ossis hyoidei wird nicht von der ventralen Spitze der Cartilago thyreoidea verdeckt;
9. Keine Definition der Hypohyalia.

Caudaler Aspekt:

10. Ringöffnung der Cartilago cricoidea erstreckt sich über einen Großteil des Knorpels;
11. Kein partielles Erkennen der oberen Hörner des Schildknorpels;
12. Keine dellentartige Formation der Dorsalfläche der Cartilago cricoidea vorhanden;

Von rechts:

13. Ca. vertikaler Verlauf des dorsalen Randes zum oberen Horn der Cartilago thyreoidea;
14. Verhältnis der Länge der Cartilago cricoidea zur Cartilago thyreoidea (mehr als 70%);
15. Cornua befinden sich approx. auf einer Höhe.

Von links:

16. Kein Foramen thyreoideum (man beachte aber die nach Starck und Schneider 1960 konstatierte intraspezifische Variabilität bei Säugern).

Ventraler Aspekt:

17. Elemente der Aryknorpel nicht erkennbar;
18. Nur caudal definierbare Ventralregion der Cartilago thyreoidea;
19. Dorsale Basis der Öffnung der Cartilago cricoidea sichtbar;
20. Rechts und links gleichartiger Verlauf der Cornua hyalia;
21. Keine Erkennbarkeit (oder kein Vorhandensein), ob die cranio-median orientierten Fortsätze und die Proc. cart. musc. arytenoidei approximativ einen rechten Winkel zueinander bilden;
22. Leicht nach caudal gebogene Biegung des Corpus ossis hyoidei;
23. Nicht erkennbare/vorhandene Konkavität der cranialen Enden der Cartilago thyreoidea;
24. Interarytenoidknorpel nicht vorhanden.

Dorsaler Aspekt:

25. Nicht erkennbare Öffnung der Cartilago cricoidea;
26. Cartilago cricoidea approx. rechteckig/cuboid mit evtl. cranialer Zuspitzung;
27. Cornua der Cartilago thyreoidea bedecken teilweise die Cartilago cricoidea.

Myologie:

29. M. thyreoarytenoideus separiert sich in Pars medialis und Pars lateralis.

Bezüglich der **Sundatheria** können folgende Grundplanmerkmale dokumentiert werden: Sie können zu den 12 Charakteristika der Postcranialmorphologie nach Sargis (2007) addiert werden (Abb. 77-78):

Cranialer Aspekt:

1. Thyreoidale Seitenlamellen zeigen keine Verschmälerung (weder rechts noch links);
2. Keine dorsale, kielartige Struktur der Cartilago cricoidea;

Caudaler Aspekt:

3. Mediane Dorsalpartien der Cartilagine arytenoideae nicht sichtbar/vorhanden;

Von rechts:

4. Winkel des Cornu branchiale I im Verhältnis zur Horizontalen beträgt 11-20°;
5. Form des Cornu superius ist lang und prominent;

Dorsaler Aspekt:

6. An der dorsalen Basis der Cartilago cricoidea ist kaum oder keine Kielstruktur zu finden.

8. Szenario des Primatenursprungs

Resümierend schrieb Sargis (2007, S. 66): „Insofar as Primatomorpha is concerned, it is not supported whether bats are included in the analysis or not, so there is more evidence for either Volitantia or the Dermoptera-Scandentia clade than there is for Primatomorpha. Hence, Primatomorpha likely represents an unnatural grouping..., and it must be rejected based on these analyses.“ Die hier dargelegten Studien widersprechen einer klaren Ablehnung des Primatomorpha-Gedankens, da dieser beispielsweise in der Hyolaryngealphylogenie (4. Kapitel, A5) befürwortet wird. Doch durch die kombinierte Untersuchung anderer anatomischer Regionen kann die Sundatheria-Hypothese bestätigt werden.

Die Resultate implizieren eine Rekonstruktion des ancestralen Euarchonten in Form eines kleinen (in etwa 20-30 g Körpergewicht), arborikolen Tieres ähnlich dem basalen Scandentia-Vertreter *Ptilocercus lowii*, das vor allem insektivor lebte (selbst unter der Annahme einer Chiropteren-Außengruppe wäre ein Primates-Scandentia-Monophylum wahrscheinlich, das auch dann für *Ptilocercus* als ein geeignetes Modell sprechen würde). Bloch *et al.* (2007) fügten hinzu, dass auch die Postcranialmorphologie von micromomyiden Plesiadapiformes wichtige Referenzpunkte liefert. In der späten Kreidezeit und im frühen Tertiär fand eine Angiospermen-Radiation statt, die eine Steigerung an Früchten, Samen und einen wohl korrelierten Anstieg an Säugetier-Taxa mit sich brachte (Eriksson *et al.* 2000, Tiffney 2004): eine Vielfalt an möglichen Nahrungsangeboten wie Früchten, Samen, Baumexudaten oder Blüten präsentierte sich frühen Euarchonten (Sussman und Raven 1978). Folgt man der Separierung der Ordo Primates in Euprimates (Hofstetter 1977) und den „Stammgruppenvertretern“ Plesiadapiformes (Silcox *et al.* 2007, Silcox 2007), so scheint die Radiation dieser frühen Primaten aufgrund der adaptiven Möglichkeiten klar aufgezeigt werden zu können. Selbst die frühesten Vertreter können von anderen insektivor lebenden Taxa anhand der niedrigkronigen Molaren und der Betonung der bunodonten Höcker, sowie den breiten Talonidbasins zur erhöhten Ausbeute des unbelaubten Materials, unterschieden werden (Szalay 1968). Die Entwicklung von Greifmechanismen an den Vorder- und Hinterextremitäten hat das Leben in den terminalen Ästen und Zweigen vereinfacht. Konträr zu den Plesiadapiformes besaßen die ersten Euprimaten konvergente Orbitae mit einer Vergrößerung relativ zur Schädellänge und einer gesteigerten Frontalstellung. Ebenfalls scheinen Charakteristika aufzutauchen, die mit dem Springen in Verbindung gebracht werden können (Cartmill 1992, Ni *et al.* 2004, Ross und Kirk 2007).

Bloch *et al.* (2007) verneinen eine hypothetische Korrelation zwischen dieser

Lokomotionsform und dem Beginn des visuell orientierten Jagens *sensu* Cartmill (1992), da Strait (2001) beispielsweise das herbivore und omnivore Verhalten selbst kleinster früher Euprimaten aufzeigen konnte und sie einen Indizienmangel für einen Übergang zu einer verstärkten Insektivorie und einem effektiveren Jagdverhalten zu dokumentieren glauben. Eine andere Hypothese betont die modifizierte Lokomotionsform hin zum „grasp-leaping“ im dünnen Geäst (Szalay und Dagosto 1980). Bloch und Boyer (2002) fanden in *Carpolestes simpsoni* ein Exemplar, das sowohl konvergente Orbitae als auch Sprungmerkmale vermissen, aber einen Nagel auf dem abgesetzten Hallux erkennen ließ. Diese Konstellation spricht für die potentiell unabhängige Erwerbung des Greifens von den übrigen Verhaltensmustern „springen“ und „visuell gesteuertes Jagen“. Kirk *et al.* (2003) analysierten *Plesiadapis* und konnten die Spezialisierung auf eine an im dünnen Geäst angepasste Lokomotionsform nicht belegen, für andere, eher plesiomorphe Plesiadapiformes wie *Nannodectes* beispielsweise, konnte dies hingegen belegt werden (Bloch und Boyer 2003).

Bloch *et al.* (2007, S. 1164) bevorzugen daher ein Modell, das eine *Sequenz* an erworbenen Charakteritika *via* einer „diffusen Koevolution“ beschreibt: Eine zentrale Rolle wird hierbei also der bereits erwähnten Angiospermien-Radiation zugeteilt (Sussman und Raven 1978, Tiffney 2004) und nicht der „... coordinated evolution of grasping and leaping features for grasp-leaping... or of grasping and visual traits for visual predation...“. Additiv sehen sie in den Plesiadapiformes eine überaus diverse und arborikole Gruppe, die die ersten zehn Millionen Jahre der Primatenevolution bilden soll. Vor 62 Millionen Jahren sollen aus diesem Taxon heraus, basierend auf einer Abspaltung und damit die Schwestergruppe zu den Plesiadapoidea bildend, die Euprimates entstanden sein.

Der älteste Euarchont bzw. Primat ist das Genus *Purgatorius*, das aus dem frühesten Paläozän oder der späten Kreide stammt (Lofgren 1995). Im Gegensatz zu statistischen Methoden (Tavaré *et al.* 2002) setzen Bloch *et al.* (2007) den Primatenursprung 7-25 und konträr zu molekularen Schätzungen (Springer *et al.* 2003) 15-27 Millionen Jahre später an. Den Ursprung der Euprimateformes datieren sie bis auf mindestens das frühe Paläozän, der älteste Euprimat ist der spätpaläozäne *Altiatlasius*, was eine Herkunft der Gruppe bis in vor das frühe Eozän hinein bedeuten würde. Im Gegensatz zu Beard (1998), der Asien als eindeutigen Ursprung der Euprimates sieht, lassen Bloch *et al.* (2007) die Frage offen: Afrika, Asien oder Nordamerika.

Mag *Ptilocercus lowii* auch durch die hier präsentierten Ergebnisse und durch eine Reihe weiterer Arbeiten (Sargis 2002 a-d, 2007) als das geeignetste Rezentmodell

für den Primatenursprung fungieren (Abb. 8.1), so ist der Einwand von Lemelin und Schmitt (2007, S. 366) - sicherlich etwas humorvoll überspitzt - zweifellos angebracht: „Arguing that tree shrews are better models for primate origins solely because they are more closely related to primates negates the use of convergence as a tool to understand adaptation. If this reasoning were to be applied to the problem of whale origins, then an artiodactyl, such as a cow, would be the best model to understand the origins of cetacean swimming... Instead, the study of the kinematics and hydrodynamics of swimming in mammals unrelated to whales has led to a much better understanding of the problem of whale origins... The same rationale was used throughout this chapter in addressing the problem of primate origins.” Erst durch experimentelles Studieren der Lokomotion von *Ptilocercus* können spekulative Aussagen - also ein pures Ablesen der Funktion aus der Anatomie heraus - vermieden werden.

Molekularbiologische und paläontologische Forschungsrichtungen sind essentielle Pfeiler der Mammalogie bzw. Primatologie. Die Bedeutung der vergleichenden Morphologie und das Studium von rezentem Material aber sind für die Grundplanrekonstruktion nicht ersetzbar, vor allem im Hinblick auf Strukturen, deren Berücksichtigung im Fossilreport höchst unwahrscheinlich ist (Knorpel). Wie sonst könnten morphologische Details - z. B. die Abwesenheit des Foramen thyreoideum - für den Grundplan unserer eigenen Ordnung rekonstruiert werden (*q.e.d.*)?

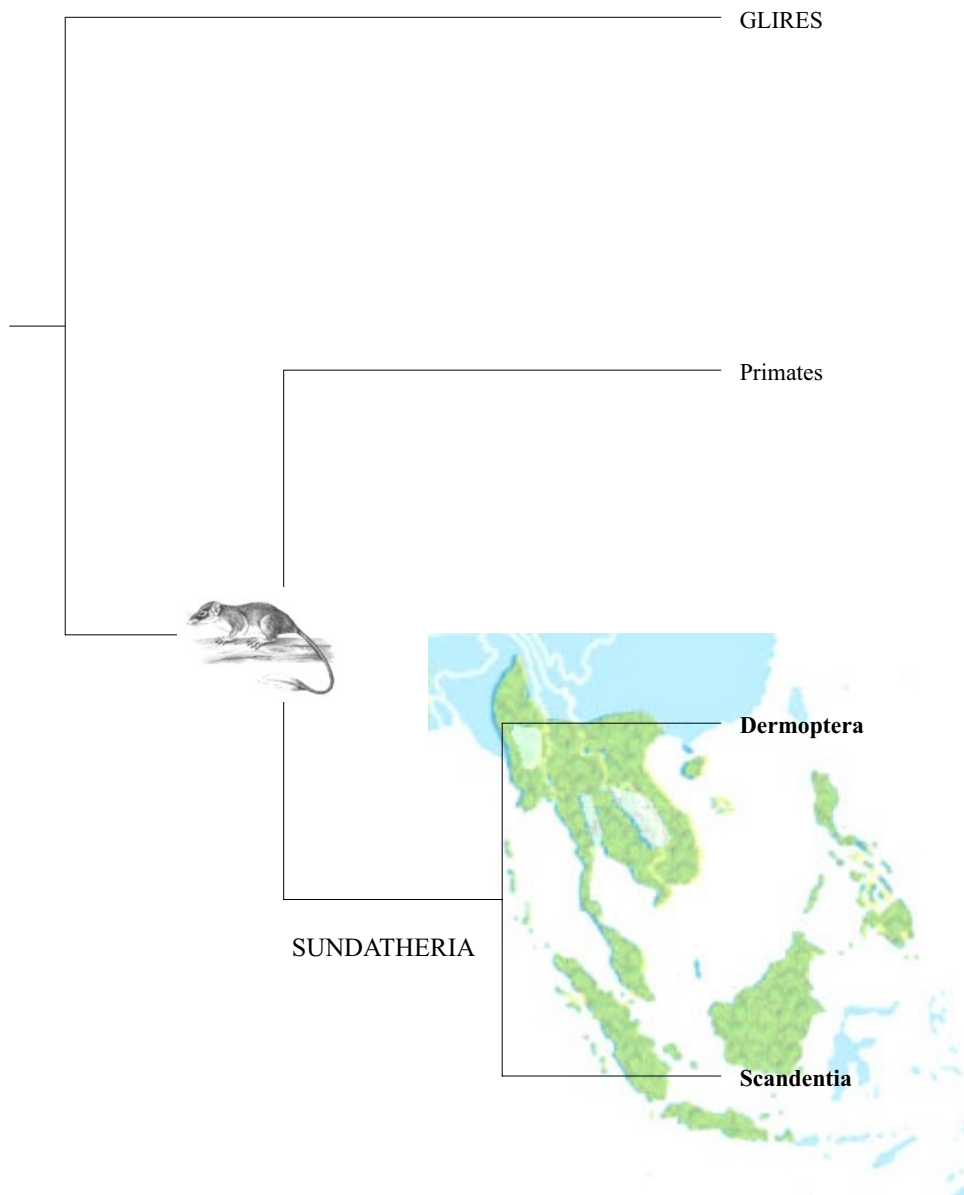


Abb. 8.1. Sundatheria und das Ursprungsmodell der Primates: *Ptilocercus lowii*.

9. Zusammenfassung und Conclusio

Die definierten 150 Merkmale der Hyolaryngealregion stellen auf reiner Struktur- forschung basierende Charakteristika dar und wurden in Form von PAUP-Analysen kladistisch bearbeitet. Strikte Konsensus-Kladogramme wurden mit der heuristischen und „erschöpfenden“ Suchoption nach dem Parsimonie-Prinzip berechnet.

Innerhalb der Chiropteren ist sowohl ein phylogenetisches als auch ein adaptives Signal konstatierbar: Die Innengruppe stellte die Molossidae in polytomer Form dar und als ein klares Monophylum kristallisierten sich die Phyllostomidae heraus. Aufgrund der differenten Echolotpeilung werden beide Signalformen befürwortet. Fundamental ist auch für die weitere Interpretation der Kladogramme bzw. für die Lesrichtung der Merkmalsevolution die Definition von Sprague (1943), der in *Rousettus* eine - auch im Vergleich zu anderen Eutheria - konservative Morphologie der Hyolaryngealregion sieht.

Innerhalb der modellierten Rodentia-Repräsentanten ist ein phylogenetisches Signal detektierbar: Die Gliridae weisen eine morphologische Nähe auf, ebenso wie die „mouse-related rodents“ (nach Huchon *et al.* 2002) *Anomaluropus* und *Castor*, die ein Monophylum bilden. Intermediär befindet sich *Ctenodactylus* („*Ctenohystrica*“). Aufgrund der unterschiedlichen Lebensweise des Bibers und des echten Dornschwanzhörnchens lässt sich schwerlich ein adaptives Signal belegen. Fraglich ist partiell die Äquivalenz der ontogenetischen Stadien.

Weitere Analysen dienten nicht der Reanimation des Volitantia-Konzeptes, sondern hauptsächlich zur Eruierung des morphologischen Ähnlichkeitsgrades des *Rousettus*- und des *Cynocephalus*-Exemplares. Deutlich erkennbar ist ihre Nähe dadurch, dass sie jeweils das basale Segment der Innengruppe bilden. Diese Ähnlichkeit wird aber als auf Sympleiomorphien basierend, der konsequenten Fortführung der Argumentationskette Spragues (1943) zufolge, interpretiert. Unter anderem aufgrund der molekularen Resultate wird eine nahe Verwandtschaft der Chiropteren und Dermopteren gemäß der Faktenlage ausgeschlossen.

Eine andere Analyse demonstrierte (angeblich) die hohe Taxon-Abhängigkeit in der Frage nach der Schwestergruppe der Primaten: Bei derselben Außengruppe (*Glis*) entstand in der Analyse mit dem Primatentaxon *Loris* das Taxon „Sundatheria“, bei der Integration von *Galago* entstand das Monophylum „Primateomorpha“. Die Analysen wiesen die Kluft innerhalb der Lorisiformes, die den vorliegenden Daten nach keine Schwestergruppenbeziehung eingehen, nach - allerdings nur auf den ersten Blick.

Essentiell ist die bereits von Washburn (1951) oder Starck (1965) geforderte Vorsicht hinsichtlich der Überinterpretation morphologischer Strukturen bezüglich ihrer

Funktion. Dies hätte sich vor allem in der Inkongruenz der Lorisidae-Galagidae-Adaptation nach Rasmussen und Nekaris (1998) und der potentiell als plesiomorph einzustufenden *Galago*-Morphologie zeigen lassen können, würde dieser Vergleich nicht *a priori* gegen die Hennigsche Forderung nach einem äquivalenten Zeithorizont verstoßen. Aber auch die myologischen Daten von *Galago demidoff* sprechen nicht für eine Ableitung des Larynxkomplexes. Allerdings scheinen *extreme* Spezialisierungen und deutlich abgeleitete Morphologien tentativ zu korrelieren (siehe Analyse betreffend Phyllostomidae und Molossidae).

Die Reanalyse der Tarsalmorphologie nach Hooker (2001) mit einer modifizierten Außengruppe gemäß der Weisung Bryants (1997) erbrachte eine Euarchonta-Polytomie, die Primates-Scandentia-Relation konnte nicht bestätigt werden. Bei der Begutachtung des Archonta-Kontextes im Sinne der Integration eines Chiropteren wurden Signale einer Sundatheria- als auch einer Primates-Scandentia-Schwestergruppenbeziehung eruiert. Letztere nur durch 50%-Majorität-Regel.

Die kladistische Analyse zur Strepsirrhini-Phylogenie basierend auf dental- und tarsalmorphologischen Daten kann nur als Provisorium verstanden werden, zumal nur inadäquates ontogenetisches Material zur Hyolaryngealregion für Lorisiformes studiert werden konnte (siehe Kapitel 3) und daher nicht integriert worden war. Ergo sollte das präsentierte Strepsirrhini-Kladogramm als Torso verstanden werden und vor allem als Anreiz, äquivalente ontogenetische Lemuriformes-Stadien zu studieren.

Schließlich wurde die immanent wichtige Funktion des „total evidence“-Ansatzes diskutiert. Für die Sundatheria konnten sechs und für die Euarchonta 27 Grundplanmerkmale detektiert werden. Mit Sicherheit ist die ontogenetische Studie aufgrund des Materials defizitär - dies mag aber als zusätzliche Motivation für eine Fortführung der Hyolaryngealforschung gewertet werden.

Bezüglich der Form-Funktion-Thematik sollte der Weisung von Grande und Rieppel (1994, S. 245) gefolgt werden: „Structural complexity is an inherently tricky concept as are natural selection and selection pressure. To hypothesize evolutionary transformation of functional morphological complexes in terms of “plausability” with respect to “selection pressures”, “biological roles”, and “adaptive values” (Bock and von Wahlert 1965) is a futile exercise, in our opinion. It is our view that any hypothesis of transformation remains empirically empty if not constrained by a rigorous phylogenetic framework. It is imperative that functional morphologists map functional complexes on a pre-existing cladogram to study their transformation.” Diese Aussage soll nicht den Wert der Arbeit

von Bock und von Wahlert (1965) mindern, sondern die Modifizierung der Methodologie und ihre narrative Anwendung auf paläontologische Inhalte (Szalay 2000) kritisieren.

Einer der berühmtesten Sätze Gadammers - *Sein, das verstanden werden kann, ist Sprache* - sollte in der phylogenetisch-systematischen Forschung nicht mit Narration verwechselt werden.

Die hier provokativ als „Chimäre“ titulierte Superordo Archonta wurde im vorliegenden Kontext als Vehikel verwendet, um eine Einbeziehung der Chiropteren zu ermöglichen: Der Hyolaryngealkomplex bedarf natürlich besonders in dieser Ordnung einer wesentlich intensiveren Erforschung - dies gilt aber auch für unsere eigene Ordo. Die resultierten Datenmatrices bilden ein Fundament, in dem sich (werden geeignetere ontogenetische Stadien integriert, so dass ein Äquivalenzoptimum erreicht werden kann) zusätzliche Studien integrieren lassen, um diese *Terra incognita* intensiver erschließen zu können.

10. Literatur

- Adams, R. A. 2000.** *Wing ontogeny, shifting niche dimensions, and adaptive landscapes.* In: *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats*, (Eds.) Adams, R. A. und Pedersen, S. C., Cambridge University Press, Cambridge. S. 275-316.
- Adkins, R. M. und Honeycutt, R. L. 1991.** *Molecular phylogeny of the superorder Archonta.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88: 10317-10321.
- Adkins, R. M. und Honeycutt, R. L. 1993.** *A molecular examination of archontan and chiropteran phylogeny.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 227-249.
- Adkins, R. M., Gelke, E. D., Rowe, D. und Honeycutt, R. L. 2001.** *Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: Evidence from multiple genes.* Mol. Biol. Evol. 18(5): 777-791.
- Adkins, R. M., Walton, A. H. und Honeycutt, R. L. 2003.** *High-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes.* Mol. Phyl. Evol. 26(3): 409-420.
- Alberch, P. 1982.** *Developmental constraints in evolutionary processes.* In: *Evolution and development.* (Ed.) Bonner, J. T., Springer-Verlag, Berlin. S. 313-332.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D. und Wynn, J. G. 2006.** *A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia.* Nature 443: 296-301.
- Allard, M. W., McNiff, B. E. und Miyamoto, M. M. 1996.** *Support for interordinal eutherian relationships with an emphasis on primates and their archontan relatives.* Mol. Phyl. Evol. 5: 78-88.
- Altringham, J. D. 1996.** *Bats: Biology and behaviour.* Oxford University Press, Oxford
- AMIRA 3.1.1™** Mercury Computer Systems.
- Andersen, K. 1912.** *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. Volume I: Megachiroptera.* British Museum, London.
- Arensburg, B., Tillier, A. M., Vandermeersch, B., Duda, H. und Rak, Y. 1979.** *A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Paleolithic hominids.* Am. J. Phys. Anthropol. 83: 137-146.
- Arnason, U., Adegoke, J. A., Bodin, K., Born, E. W., Esa, Y. B., Gullberg, A., Nilsson, M., Short, R. V., Xu, X. F. und Janke, A. 2002.** *Mammalian metogenomic relationships and the root of the eutherian tree.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 8151-8156.
- Arnold, S. J. 1983.** *Morphology, performance, and fitness.* Amer. Zool. 23: 347-361.

- Arthur, W. 2002.** *The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology.* Nature 415: 757-764.
- Asher, R. J., Meng, J., Wible, J. R., McKenna, M. C., Rougier, G. W., Dashzeveg, D. und Novacek, M. J. 2005.** *Stem lagomorpha and the antiquity of Glires.* Science 284: 629-635.
- Baarghorn, S. F. 1977.** *New material of Vespertiliavus Schlosser (Mammalia, Chiroptera) and suggested relationships of emballonurid bats based on cranial morphology.* Am. Mus. Novitates 2618: 1-29.
- Bailey, W. J., Slightom, J. L. und Goodman, M. 1992.** *Rejection of the "flying primate"-hypothesis by phylogenetic evidence from the E-globin gene.* Science 256: 86-89.
- Baker, R. J., Honeycutt, R. L. und Van den Bussche, R. A. 1991.** *Examination of monophyly of bats: restriction map of the ribosomal DNA cistron.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 206: 42-53.
- Baudoin, C. 1982.** *Le système acoustique de communication intraspécifique du lérot.* J. Psychol. Norm. pathol. 79: 37-54.
- Baudoin, C., Niauxsaut, M.-M. und Valentin, S. 1984.** *Acoustic communication and auditory sensitivity in the garden dormouse, Eliomys quercinus. L.* Acta zool. Fenn. 171: 103-106.
- Beard, K. C. 1989.** *Postcranial anatomy, locomotor adaptations, and paleoecology of Early Cenozoic Plesiadapidae, Paromomyidae, and Micromomyidae (Eutheria, Dermoptera).* Dissertation, The Johns Hopkins University School of Medicine, Baltimore.
- Beard, K. C. 1990.** *Gliding behaviour and palaeoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera).* Nature 345: 340-341.
- Beard, K. C. 1993a.** *Phylogenetic systematics of the Primatomorpha, with special reference to Dermoptera.* In: *Mammalian Phylogeny: Placentals*, (Eds.) Szalay, F. S. et al., Springer-Verlag, New York. S. 129-150.
- Beard, K. C. 1993b.** *Origin and evolution of gliding in early Cenozoic Dermoptera (Mammalia, Primatomorpha).* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 63-90.
- Beard, K. C. 1998.** *East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution.* Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 34: 5-39.
- Beard, K. C., Sigé, B. und Krishtalka, L. 1992.** *A primitive vespertilinoid bat from the early Eocene of central Wyoming.* C. R. Acad. Sci. Paris 314: 735-741.
- Bearder, S. K., Armbrrose, L., Harcourt, C., Honess, P., Perkin, A., Pimley, E., Pullen,**

- S. und Svoboda, N. 2003.** *Species-typical patterns of infant contact, sleeping site use and social cohesion among nocturnal primates in Africa.* *Fol. Primatol.* 74: 337-354.
- Belon, P. 1551.** *L'histoire de la nature des oyseaux.* Paris.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R.M. D., Greyner, R., Price, S. A., Vos, R. A., Gittleman, J. L. und Purvis, A. 2007.** *The delayed rise of present day mammals.* *Nature* 446: 507-512.
- Bloch, J. I. und Boyer, D. M. 2002.** *Grasping primate origins.* *Science* 298: 1606-1610.
- Bloch, J. I. und Boyer, D. M. 2003.** *Response to Comment on "Grasping primate origins".* *Science* 300: 741c.
- Bloch, J. I. und Silcox, M. T. 2001.** *New basicrania of Paleocene-Eocene Ignacius: re-evaluation of the plesiadapiform-dermopteran link.* *Am. J. Phys. Anthropol.* 116: 184-198.
- Bloch, J. I., Silcox, M. T., Boyer, D. M. und Sargis, E. J. 2007.** *New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104(4): 1159-1164.
- Blumstein, D. T., Steinmetz, J., Armitage, K. B. und Daniel, J. C. 1997.** *Alarm calling in yellow-bellied marmots, 2: The importance of direct fitness.* *Anim. Behav.* 53: 173-184.
- Bock, W. J. 1990.** *From biologische Anatomie to ecomorphology.* *Netherl. J. Zool.* 40(1-2): 254-277.
- Bock, W. J. und von Wahlert, G. 1965.** *Adaptation and the form-function complex.* *Evolution* 19: 269-299.
- Born, G. 1883.** *Die Plattenmodelliermethode.* *Arch. Mikr. Anat.* 22: 584-599.
- Brandt, J. F. 1855.** *Beiträge zur nähern Kenntnis der Säugethiere Russlands.* Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg, Mémoires mathématiques, physiques et naturelles. 7: 1-365.
- Britz, R. und Bartsch, P. 2003.** *The myth of dorsal ribs in gnathostome vertebrates.* *Proc. Roy. Soc. Lond. B (Suppl.)* Online-Publikation: doi 10.1098/rsbl.2003.0035
- Brockhaus - Enzyklopädie:** <http://www.brockhaus.de/suche/index.php?begriff=archonten&bereich=mixed>.
- Bryant, H. N. 1997.** *Hypothetical ancestors and rooting in cladistic analysis.* *Cladistics* 13(4): 337-348.
- Bryant, J. D. und McKenna, M. C. 1995.** *Cranial anatomy and phylogenetic position of Tsaganomys altaicus (Mammalia: Rodentia) from the Hsanda Gol formation (Oligocene), Mongolia.* *Am. Mus. Nov.* 3156: 1-42.

- Bugge, J. 1971a.** *The cephalic arterial system in mole-rats (Spalacidae), bamboo-rats (Rhizomyidae), jumping mice and jerboas (Dipodoidea) and dormice (Gliroidea) with special reference to the systematic classification of rodents.* Acta Anatomica 79: 165-180.
- Bugge, J. 1985.** *Systematic value of the carotid arterial patterns in rodents.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 355-379.
- Butler, H. 1982.** *The placenta and fetal membranes of Strepsirhini and Haplorhini.* In: *The lesser bushbaby (Galago) as an animal model: selected topics*, (Ed.) Haines, D. E., CRC Press, Boca Raton. S. 183-197.
- Butler, P. M. 1978.** *Insectivora and Chiroptera.* In: *Evolution of African mammals*, (Eds.) Maglio, V. J. und Cooke, H. B. S. Harvard Univ. Pres, Cambridge. S. 56-68.
- Butler, P. M. 1980.** *The tupaiid dentition.* In: *Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews*, (Ed.) Luckett, W. P. Plenum Press, New York. S. 171-204.
- Butler, P. M. 1980.** *Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessment of rodent phylogeny.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 381-401.
- Campbell, C. B. G. 1966a.** *Taxonomic status of tree shrews.* Science 153: 436.
- Campbell, C. B. G. 1966b.** *The relationships of the tree shrews: The evidence of the nervous system.* Evolution 20: 276-281.
- Carleton, M. D. 1984.** *Introduction to rodents.* In: *Orders and families of Recent mammals of the world*, (Eds.) Anderson, S. und Knox Jones, Jr., J., John Wiley and Sons, New York. S. 255-265.
- Carleton, M. D. und Musser, G. G. 2005.** *Order Rodentia.* In: *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, (Eds.) Wilson, D. E. und Reeder, D. M., The Johns Hopkins University Press, Baltimore. S. 745-751.
- Carroll, R. L. 1988.** *Vertebrate paleontology and evolution.* Freeman, New York.
- Carroll, R. L. 1993.** *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere.* Georg Thieme, Stuttgart.
- Cartmill, M. 1972.** *Arboreal adaptations and the origin of the order Primates.* In: *The functional and evolutionary biology of primates*, (Ed.) Tuttle, R., Aldine-Atherton, Chicago. S. 97-122.
- Cartmill, M. 1974.** *Rethinking primate origins.* Science 184: 436-227
- Cartmill, M. 1975.** *Strepsirhine basicranial structures and the affinities of the*

- Cheirogaleidae*. In: *Phylogeny of the Primates*, (Eds.) Szalay, F. S. und Luckett W. P., Plenum Press, New York. S. 313-354.
- Cartmill, M. 1990.** *Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology*. Int. J. Primatol. 11: 173-192.
- Cartmill, M. 1992.** *New views on primate origins*. Evol. Anthropol. 1: 105-111.
- Cartmill, M. und MacPhee, R. D. E. 1980.** *Tupaïid affinities: the evidence of the carotid arteries and cranial skeleton*. In: *Comparative biology and evolutionary biology of tree shrews*, (Ed.) Luckett, W. P., Plenum Press, New York. S. 95-132.
- Chaline, J., Mein, P. und Petter, F. 1977.** *Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea*. Mammalia 41: 245-252.
- Charles-Dominique, P. und Martin, R. D. 1970.** *Evolution of lorises and lemurs*. Nature 227: 257-260.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C. M., et al. 1981.** *Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: Inter-relations plantes-animaux*. Rev. Ecol. (Terre Vie) 35: 341-435.
- Chopra, S. R. K. und Vasishat, R. N. 1979.** *Sivalik fossil tree shrew from Haritalyangar, India*. Nature 281: 214-215.
- Chopra, S. R. K., Kaul, S. und Vasishat, R. N. 1979.** *Miocene tree shrews from the Indian Sivaliks*. Nature 281: 213-214.
- Corbet, G. B. und Hill, J. E. 1992.** *A world list of mammalian species*. British Museum, London.
- Coulombe-Huntington, J. und Majewski, J. 2007.** *Characterization of intron loss events in mammals*. Genome Research: Online-Publikation. <http://www.genome.org/cgi/reprint/17/1/23>
- Crochet, J.-Y., Hartenberger, J.-L., Rage, J.-C., Rémy, J. A., Sigé, B., Sudre, J. und Vianey-Liaud, M. 1981.** *Les nouvelles vertébrés antérieurs à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy*. Bull. Mus. Nation. Hist. Nat., Paris 4e sér., 3 sec. C(3): 245-266.
- Crompton, R. H. 1995.** *“Visual Predation”, habitat structure, and the ancestral primate niche*. In: *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*, (Eds.) Alterman, L., Doyle, G. A. und Izard, M. K., Plenum Press, New York. S. 11-30.
- Cronin, J. E. und Sarich, V. M. 1980.** *Tupaïid and Archonta phylogeny: The macro-molecular evidence*. In: 1980. *Comparative biology and evolutionary relationships of*

- tree shrews*, (Ed.) Lockett, W. P., Plenum Press, New York. S. 293-312.
- Darwin, C. 1859.** *The origin of species*. Wordsworth, Hertfordshire. Nachdruck 1998.
- Davis, W. B. 1970.** *Tomopeas ravus Miller (Chiroptera)*. J. Mammal. 51: 244-247.
- DeBry, R. W. 2003.** *Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: The phylogeny of Rodentia (Mammalia)*. Syst. Biol. 52: 604-617.
- Demes, B., Larson, S. G., Stern, J. T., Jr., Jungers, W. L., Biknevicius, A. R. und Schmitt, D. 1994.** *The kinetics of primate quadrupedalism: „Hindlimb drive” reconsidered*. J. Hum. Evol. 26: 353-374.
- Denny, S. P. 1976.** *The bat larynx*. In: *Scientific basis of otolaryngology*, (Eds.) Hinchcliffe, R. und Harrison, D. F. N., Heinemann, London. S. 346-370.
- De Queiroz, A., Donoghue, M. J. und Kim, J. 1995.** *Seperate versus combined analysis of phylogenetic evidence*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 26: 657-681.
- Diekmann, A. 1992.** *Klassifikation - System - 'scala naturae'. Das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- Dobson, G. E. 1875.** *Conspectus of the suborders, families and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities*. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 4(16): 345-357.
- Dobson, G. E. 1875.** *Catalogue of Chiroptera in the collection of the British Museum*. British Museum, London.
- Douady, C. J., Chatelier, P. I., Madsen, O., de Jong, W. W., Catzeflies, F., Springer, M. S. und Stanhope, M. J. 2002.** *Molecular phylogenetic evidence confirming the Eulipotyphla concept and in support of hedgehogs as the sister group to tree shrews*. Mol. Phyl. Evol. 25: 200-209.
- Ducroq, S., Buffetaut, E., Buffetaut-Tong, H. und Jaeger, J.-J. 1992.** *First fossil flying lemur: A Dermopteran from the Late Eocene of Thailand*. Palaeontology 35: 373-380.
- Dullemeijer, P. 1974.** *Concepts and approaches in animal morphology*. Van Gorcum, Assen.
- Eick, G. N., Jacobs, D. S. und Matthee, C. A. 2005.** *A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera)*. Mol. Biol. Evol. 22(9): 1869-1886.
- Eisenberg, J. F. 1981.** *The mammalian radiations: An analysis of trends in evolution, adaptation, and behaviour*. University Chicago Press, Chicago.
- Eizirik, E., Murphy, W. J. und O'Brien, S. J. 2001.** *Molecular dating and biogeography of the Early Placental mammal radiation*. J. Hered. 92(2): 212-219.

- Emerson, S. B. und Arnold, S. J. 1989.** *Intra- and interspecific relationships between morphology, performance, and fitness.* In: *Complex organismal functions: Integration and evolution in vertebrates*, (Eds.) Wake, D. B. und Roth, G., Wiley, New York. S. 295-314.
- Eriksson, O., Friis, E. M. und Lofgren, P. 2000.** *Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early Cretaceous to the late Tertiary.* Amer. Nat. 156: 47-58.
- Farris, J. S. 1989.** *The retention index and homoplasy excess.* Syst. Zool. 38: 406-407.
- Fenton, M. B. 1992.** *Bats.* Facts on file, New York.
- Fenton, M. B. 1995.** *Natural history and biosonar signals.* In: *Hearing in bats*, (Eds.) Popper, A. N. und Fay, R. R., Springer-Verlag, New York. S. 37-86.
- Filhol, H. 1872.** *Recherches sur les mammifères fossiles des depots de phosphate de chaux dans les Départements du Lot, du Tarn et de tarne-et-Garonne.* Ann. Sc. Geol., J. de Zool. 3(7): 1-31.
- Fleagle, J. 1999.** *Primate adaptation and evolution.* Academic Press, San Diego.
- Flynn, L. J., Jacobs, L. L. und Cheema, I. U. 1986.** *Baluchimyinae, a new ctenodactyloid rodent subfamily from the Miocene of Balucistan.* Am. Mus. Nov. 2841: 1-58.
- Franzen, J. L. und Haubold, H. 1987.** *The biostratigraphic significance of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (German Democratic Republic).* In: *International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene-Mainz*, (Ed.) Schmidt-Kittler, N., Münchner Geowiss. Abh. A 10. S. 93-99.
- Friant, M. 1963.** *Les Chiroptera (Chauves-Souris). Révision des Rhinolophidae de l'époque tertiaire.* Acta Zool. 64 : 161-178.
- Fürbringer, M. 1875.** *Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur.* Dissertation, Erlangen.
- Gadamer, H.-G. 1968.** 3. *Die Universalität des hermeneutischen Problems.* In: *Gadamer. Lesebuch*, (Ed.) Grondin, J., Mohr Siebeck, Tübingen. S. 58-70.
- Gatesy, J. 2002.** *Relative quality of different systematic data sets for cetartiodactyl mammals: Assessment within a combined analysis framework.* In: *Molecular systematics and evolution: Theory and practice*, (Eds.) DeSalle, R., Wheeler, W. und Giribet, G., Birkhäuser-Verlag, Basel. S. 45-68.
- Gauthier, J., Kluge, A. G. und Rowe, T. 1988.** *Amniote phylogeny and the importance of fossils.* Cladistics 4: 105-209.
- Gebo, D. L., Dagosto, M., Beard, K. C. und Qi, T. 2001.** *Middle Eocene primate tarsals*

- from China: Implications for haplorhine evolution.* Am. J. Phys. Anthropol. 116: 83-107.
- Gegenbaur, C. 1892.** *Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie.* W. Engelmann, Leipzig.
- Geissmann, T. 2003.** *Vergleichende Primatologie.* Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Giannini, N. P. und Simmons, N. B. 2003.** *A phylogeny of megachiropteran bats (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) based on direct optimization analysis of one nuclear and four mitochondrial genes.* Cladistics 19(6): 496-511.
- Gingerich, P. D. 1976.** *Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates).* Univ. Mich. Pap. Paleontol. 15: 1-141.
- Gingerich, P. D. 1986.** *Early Eocene Cantius torresi: Oldest primate of modern aspect from North America.* Nature 320: 319-322.
- Gingerich, P. D. 1987.** *Early Eocene bats (Mammalia, Chiroptera) and other vertebrates in freshwater limestones of the Willwood Formation, Clark's Fork Basin, Wyoming.* Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan 27: 275-320.
- Gingerich, P. D. 1993.** *Early Eocene Teilhardina brandti: Oldest omomyid primate from North America.* Contr. Mus. Pal., University of Michigan 28:321-326.
- Göbbel, L. 1998.** *Zur Morphogenese der Ethmoidal- und Orbitalregion der Microchiroptera. Vergleichend-anatomische Untersuchungen mit Anmerkungen zum Grundplan und zur Phylogenie der Microchiroptera.* Dissertation, Tübingen. Wissenschaft und Technik-Verlag, Berlin.
- Göppert, E. 1894.** *Über die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfs.* Morphol. Jb. 21: 68-151.
- Göppert, E. 1937.** *Kehlkopf und Trachea.* In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, (Eds.) Bolk, L. et al., Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien. S. S. 797-866.
- Godinot, M. 1981.** *Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence).* Palaeovertebrata 10: 44-126.
- Godinot, M. 2007.** *Primate origins: A reappraisal of historical data favoring tupaiid affinities.* In: *Primate origins. Adaptations and Evolution*, (Eds.) Ravosa, M. J. und Dagosto, M., Springer-Verlag, New York. S. 83-142.
- Godinot, M. und Prasad, G. V. R. 1994.** *Discovery of Cretaceous arboreal eutherians.* Naturwiss. 81: 79-81.
- Goldstein, P. Z. und DeSalle, R. 2000.** *Phylogenetic species, nested, hierarchies, and character fixation.* Cladistics 16: 364-384.
- Goodman, M., Bailey, W. J., Hayasaka, K., Stanhope, M. J., Slightom, J.**

- und Czelusniak, J. 1994.** *Molecular evidence on primate phylogeny from DNA sequences.* Am. J. Phys. Anthropol. 94: 3-24.
- Gopalakrishna, A. und Badwaik, N. 1992.** *Systematic position of Molossidæ – an embryological analysis.* J. Bombay Nat. Hist. Soc. 89: 4-8.
- Gopalakrishna, A. und Chari, G. C. 1981.** *A review of the taxonomic position of Miniopterus based on embryological characters.* Curr. Sci. 52: 1176-1180.
- Grassé, P. P. und Dekeyser, P. L. 1955.** *Ordre des rongeurs.* In: *Traité de zoologie, Tome 17(2), Mammifères, les ordres: anatomie, ethologie, systematique,* (Ed.) Grassé, P.P., Masson, Paris. S. 1173-2300.
- Graur, D., Duret, L. und Gouy, M. 1996.** *Phylogenetic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies).* Nature 379: 333-335.
- Graur, D., Hide, W. A. und Li, W.-H. 1991.** *Is the guinea pig a rodent?* Nature 351: 649-652.
- Gregory, W. K. 1910.** *The orders of mammals.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 27: 1-524.
- Griffin, D. R. 1958.** *Listening in the dark.* Yale University Press, New Haven.
- Griffiths, T. A. 1982.** *Systematics of the New World nectar-feeding bats (Mammalia, Phyllostomidae), based on the morphology of the hyoid and lingual regions.* Am. Mus. Novitates 2742: 62-83.
- Griffiths, T. A. und Smith, A. L. 1991.** *Systematics of emballonuroid bats (Chiroptera: Emaballonuroidea and Rhinopomatidae) based on hyoid morphology.* Bull. Am. Mus. Natl. Hist. 206: S. 62-83.
- Griffiths, T. A., Truckenbrod, A. und Sponholtz, P. J. 1992.** *Systematics of megadermatid bats (Chiroptera, Megadermatidae), based on hyoid morphology.* Am. Mus. Novitates 3041: 1-21.
- Guilford, T. 1990.** *The evolution of aposematism.* In: *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators,* (Eds.) Evans, D. L. und Schmidt, J. O., State University of New York Press, Albany. S. 23-61.
- Gunnell, G. F. 1989.** *Evolutionary history of Microsypoidea (Mammalia: ?Primates).* Univ. Mich. Pap. Paleontol. 27: 1-157.
- Gunnell, G. F. und Simmons, N. B. 2005.** *Fossil evidence and the origin of bats.* J. Mammal. Evol. 12: 209-246.
- Gupta, B. B. 1984.** *Phylogeny of bats.* Uttar Pradesh J. Zool. 4: 37-42.
- Gursky, S. 1997.** *Effect of seasonality on the behaviour of an insectivorous primate, Tarsius spectrum.* Int. J. Primatol. 21: 477-495.
- Habersetzer, J. und Storch, G. 1987.** *Klassifikation und funktionelle Flügelmorphologie*

- paläogener Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera)*. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 91: 11-150.
- Habersetzer, J. und Storch, G. 1988.** *Grube Messel: akustische Orientierung der ältesten Fledermäuse*. Spektrum der Wissenschaft 7: 12-14.
- Habersetzer, J. und Storch, G. 1989.** *Ecology and echolocation of the Eocene Messel bats*. In: *European bat research 1987*, (Eds.) Hanak, V., Horacek, T. und Gaisler, J., C., University Press, Prag. S. 213-233.
- Habersetzer, J., Richter, G. und Storch, G. 1989.** *Paleoecology of the Middle Eocene Messel bats*. Abtr. 5th Int. Theriolog. Congr. Rome 2: 629-630.
- Habersetzer, J., Richter, G. und Storch, G. 1992.** *Bats: already highly specialized insect predators*. In: *Messel: an insight into the history of life and of the earth*, (Eds.) Schall, S. und Ziegler, W., Clarendon Press, Oxford. S. 181-191.
- Habersetzer, J., Richter, G. und Storch, G. 1994.** *Paleoecology of the Early Middle Eocene bats from Messel. FRG. Aspects of flight, feeding and echolocation*. Hist. Biol. 8: 235-260.
- Haeckel, E. 1866.** *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin.
- Halbsguth, A. 1973.** *Das Cranium eines Foeten des Flattermaki Cynocephalus volans (Galeopithecus volans) (Mammalia, Dermoptera) von 63 mm SChStlg*. Dissertation, Frankfurt a. M.
- Hall, B. K. 2002.** *Evolutionary developmental biology: Where embryos and fossils meet*. In: *Human evolution through developmental change* (Eds.) Minugh-Purvis, N. und McNamara, J. K., Baltimore Maryland, Den Haag. S. 7-27.
- Haltenorth, T. 1969.** *Das Tierreich VII/6. Säugetiere. Teil 1*. Sammlung Göschen, Band 282/282a/282b. De Gruyter, Berlin.
- Hamrick, M. W., Rosenman, B. A. und Brush, J. A. 1999.** *Phalangeal morphology of the Paromomyidae (?Primates, Plesiadapiformes): The evidence for gliding behaviour reconsidered*. Am. J. Phys. Anthropol. 109: 397-413.
- Hamrick, M. W., Simons, E. L. und Jungers, W. L. 2000.** *New wrist of the Malagasy giant subfossil lemurs*. J. Hum. Evol. 38: 635-650.
- Hamrick, M. W. 2001.** *Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation*. J. Hum. Evol. 40: 339-351.
- Hand, S. J. 1990.** *First Tertiary molossid (Microchiroptera: Molossidae) from Australia: its phylogenetic and biogeographic implications*. Mem. Queensland Mus. 28: 175-192.
- Hand, S. J. und Kirsch, J. A. W. 1998.** *A southern origin for the Hipposideridae (Microchiroptera)? Evidence from the Australian fossil record*. In: *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*, (Eds.) Kunz, T. H. und Racey, P.

- A., Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hand, S. J., Novacek, M., Godthelp, H. und Archer, M. 1994.** *First Eocene bat from Australia*. J. Vertebr. Paleontol. 14: 375-381.
- Handley, C. O. 1955.** *Nomenclature of some Tertiary Chiroptera*. J. Mammal. 36: 128-130.
- Harrison, D. F. N. 1995.** *The anatomy and physiology of the mammalian larynx*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hartenberger, J.-L. 1985.** *The order Rodentia: major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics*. In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 1-34.
- Hartenberger, J.-L. 1994.** *The evolution of the Gliroidea*. In: *Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification*, (Eds.) Tomida, Y., Li, C. K. und Setoguchi, T., Natl. Sci. Mus. Monogr. 8: 19-33, Tokio.
- Heller, F. 1935.** *Fledermäuse aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle a. S.* Nov. Acta Leopold. Neue Folge 2: 301-314.
- Henke, W. 2007** (im Druck). *Historical overview of paleoanthropological research*. In: *Handbook of Paleoanthropology, Vol. 1-3*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Henke, W. und Rothe, H. 1994.** *Paläoanthropologie*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Henke, W. und Rothe, H. 1997.** *Zahnphylogenie der nicht-menschlichen Primaten*. In: *Die Evolution der Zähne: Phylogenie - Ontogenie - Variation*, (Eds.) Alt, K. W. und Türp, J. C., Quintessenz Verlags-GmbH. S. 229-278.
- Henke, W. und Tattersall, I. (Eds.) 2007** (im Druck). *Handbook of Paleoanthropology, Vol. 1-3*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Hennig, W. 1950.** *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Aufbau-Verlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Henson, O. W. 1970.** *The ear and audition*. In: *Biology of bats, Vol. II*, (Ed.) Wimsatt, W. A., Academic Press, New York. S. 181-263.
- Heth, G., Frankenberg, E. und Nevo, E. 1986.** *Adaptive optimal sound for acoustic communication in tunnels of a subterranean mammal (Spalax ehrenbergi)*. Experientia 42: 1287-1289.
- Hildebrand, M. und Goslow, G. E. 2004.** *Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Hill, J. E. 1974.** *A new family, genus, and species of bat (Mammalia, Chiroptera) from*

- Thailand*. Bull. R. Mus. Nat. hist. (Zool.) 27: 301-336.
- Hill, J. E. und Harrison, D. L. 1987.** *The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of Pipistrellus and Eptesicus, and the description of a new genus and subgenus*. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 52: 225-305.
- Hill, J. E. und Smith, J. D. 1984.** *Bats: A natural history*. University Texas Press.
- Hofstetter, R. 1977.** *Phylogénie des primates*. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris t.4, série XIII: 327-346.
- Holden, M. E. 1993.** *Family Myoxidae*. In: *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, (Eds.) Wilson, D. E. und Reeder, D. M., Smithsonian Institution Press, Washington, DC. S. 763-770.
- Holland, R. A., Waters, D. A. und Rayner, J. M. V. 2004.** *Echolocation signal structure in the megachiropteran bat Rousettus aegyptiacus (Geoffroy 1810)*. J. Exp. Biol. 207: 4361-4369.
- Holland, R. A. und Waters, D. A. 2005.** *Echolocation signals and pinnae movements in the fruitbat Rousettus aegyptiacus*. Acta Chiropterol. 7: 83-90.
- Honeycutt, R. L. und Adkins, R. M. 1993.** *Higher level systematics of eutherian mammals: An assessment of molecular characters and phylogenetic hypotheses*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 279-305.
- Hooker, J. J. 1996.** *A primitive emballonuroid bat (Chiroptera, Mammalia) from the earliest Eocene of England*. In: *Jubil. par D. E. Russell, M. Godinot and P. D. Gingerich (Eds.)*. Palaeovertebrata 25 (2-4): 287-300.
- Hooker, J. J. 2001.** *Tarsals of the extinct insectivoran family Nyctitheriidae (Mammalia): Evidence for archontan relationships*. Zool. J. Lin. Soc. 132(4): 501-529.
- Horowitz, I. 2000.** *The tarsus of Ukhaatherium nessovi (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia: An appraisal to the evolution of the ankle in basal therians*. J. Vert. Paleontol. 20(3): 547-560.
- Huchon, D. und Douzery, E. J. P. 2001.** *From the Old World to the New World: A molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents*. Mol. Phyl. Evol. 20: 238-251.
- Huchon, D., Catzeflis, F. M. und Douzery, E. J. P. 1999.** *Molecular evolution of the Willebrand factor gene in mammals and the phylogeny of rodents*. Mol. Biol. Evol. 16: 577-589.
- Huchon, D., Madsen, O., Sibbald, M. J., Ament, K., Stanhope, M. J., Catzeflis, F. de Jong, W. W. und Douzery, E. J. P. 2002.** *Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear*

- genes*. Mol. Biol. Evol. 19(7): 1053-1065.
- Hull, D. L. 1988.** *Science as a process*. University of Chicago Press.
- Hutcheon, J. M. und Kirsch, J. A. W. 1996.** *Interfamilial relationships within the Microchiroptera: a preliminary study using DNA hybridization*. Bat Res. News 36: 73-74.
- Hutterer, R. und Peters, G. 2001.** *The vocal repertoire of Graphiurus parvus, and comparisons with other species of Dormice*. Trakya University J. Sci. Res., Ser. B 2: 69-74.
- Illiger, C. 1811.** *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Berolini.
- Jacobs, L. L. 1980.** *Sivalik fossil tree shrews*. In: *Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews*, (Ed.) Luckett, W. P., Plenum Press, New York. S. 205-216.
- Jenkins, F. A. und McClearn, D. 1984.** *Mechanisms of hind foot reversal in climbing mammals*. J. Morphol. 182: 197-219.
- Jennings, N. V., Parsons, S., Barlow, K. E. und Gannon, M. R. 2004.** *Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies*. Acta Chiropterol. 6(1): 75-90.
- Jepsen, G. L. 1966.** *Early Eocene bat from Wyoming*. Science 154: 1333-1339.
- Jepsen, G. L. 1970.** *Bat origin and evolution*. In: *Biology of the bats*, (Ed.) Wimsatt, W.A., Academic Press, New York. S. 1-65.
- Jewell, P. A. und Oates, J. F. 1969.** *Ecological observations on the loroid primates of African lowland forest*. Zool. Afr. 4: 231-248.
- Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C. X. und Tabrum, A. R. 2006.** *A swimming Mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals*. Science 311(5764): 1123-1127.
- Johnson, J. I. und Kirsch, J. A. W. 1993.** *Phylogeny through brain traits. Interordinal relationships among mammals including Primates and Chiroptera*. In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 293-331.
- Jones, G. 2000.** *The ontogeny of behaviour in bats: a functional perspective*. In: *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats*, (Eds.) Adams, R. A. und Pedersen, S. C., Cambridge University Press, Cambridge. S. 362-392.
- Jones, G. und Holderied, M. W. 2006.** *Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution*. Proc. Roy. Soc. B: Online-Publikation. doi:10.1098/rspb.2006.0200
- Jones, G. und Teeling, E. C. 2006.** *The evolution of echolocation in bats*. Trends Ecol.

Evol. 21(3): 149-156.

Kahmann, H. und Ostermann, K. 1951. *Wahrnehmen und Hervorbringen hoher Töne bei kleinen Säugetieren.* Experientia 7: 268-269.

Karanth, K. P., Delefosse, T., Rakotosamimanana, B., Parsons, T. J. und Yoder, A. D. 2005. *Ancient DNA from giant extinct lemurs confirms single origin of Malagasy primates.* Proc. Nat. Acad. Sci. 102(14): 5090-5095.

Kay, R. F. 1984. *On the use of anatomical features to infer foraging behaviour in extinct primates.* In: *Adaptations for foraging in nonhuman primates*, (Eds.) Rodman, P. S. und Grant, J. G. H., Columbia University Press. S. 21-49.

Kay, R. F. und Shine, A. S. 1979. *On the relationship between chitin particle size and digestibility in the primate Galago senegalensis.* Am. J. Phys. Anthropol. 50(3): 301-308.

Kay, R. F., Thorington, Jr. R. W. und Houde, P. 1990. *Eocene plesiadapiform shows affinities with flying lemurs not primates.* Nature 345: 342-344.

Kay, R. F., Cartmill, M. und Balow, M. 1998. *The hypoglossal canal and the origin of human vocal behaviour.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95: 5417-5419.

Kielan-Jaworowska, Z. 1977. *Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part II. Postcranial skeleton in Kennalestes and Asioryctes.* Palaeontologia Polonica 37: 65-83.

Kilian, J. K., Buckley, T. R., Stewart, N., Munday, B. L. und Jirtle, R. L. 2001. *Marsupials and eutherians reunited: Genetic evidence for the Theria hypothesis of mammalian evolution.* Mamm. Genome 12: 513-517.

Kirk, E. C., Cartmill, M. und Kay, R. F. 2003. *Response to comment on "Grasping Primate Origins".* Science 300: 741.

Kirsch, J. A. W. und Hutcheon, J. M. 1997. *Further on the possibility that microchiropterans are paraphyletic.* Bat Res. News 37: 138.

Kisiel, T. 1971. *Zu einer Hermeneutik wissenschaftlicher Entdeckung.* J. Gen. Phil. Sci. 2(2): 195-221.

Klingler, P. 2003. *Vergleichend-ontogenetische Untersuchungen an der Ethmoidal- und der Orbitotemporalregion der Gliridae (Rodentia, Mammalia). Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik der Nager.* Dissertation, Tübingen.

Kluge, A. G. 1998. *Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification.* Cladistics 14(2): 151-158.

Kluge, A. G. und Farris, J. S. 1969. *Quantitative phyletics and the evolution of anurans.* Syst. Zool. 18: 1-32.

Kluge, A. G. und Wolf, A. J. 1993. *What's in a word?* Cladistics 9(2): 183-199.

- Konstatinov, A. I. und Movchan, V. N. 1985.** *Zvuki v zhizni zveri* (auf Russisch; in etwa: Töne im Leben der Tiere). Isdatelstvo Leningradskogo Univeritjeta, Leningrad.
- Koopman, K. F. 1984.** *Bats*. In: *Orders and families of recent mammals of the world*, (Eds.) Anderson, S. und Jones, K. K. Wiley, New York. S. 145-186.
- Koopman, K. F. und Jones, J. K. 1970.** *Classification of bats*. In: *About bats*, (Eds.) Slaughter, B. H. und Walton, W. D., Southern Methodist University Press, Dallas. S. 22-28.
- Korine, C. und Kalko, E. K. V. 2005.** *Fruit detection and discrimination by small fruit eating bats (Phyllostomidae): Echolocation call design and olfaction*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59(1): 12-23.
- Korth, W. W. 2001.** *Comments on the systematics and classification of the beavers (Rodentia, Castoridae)*. *J. Mammal. Evol.* 8: 279-296.
- Kramerov, D. und Vassetzky, N. 2001.** *Structure and origin of a novel dimeric retroposon B1-dID*. *J. Mol. Evol.* 52: 137-143.
- Krause, D. W. 1991.** *Were paromomyids gliders? Maybe, maybe not*. *J. Hum. Evol.* 21: 177-188.
- Krause, D. W. und Maas, M. C. 1990.** *The biogeographic origins of late Paleocene - early Eocene mammalian immigrants to the western interior of North America*. Geological Society of America, Special Papers 243: 71-105.
- Kriegs, J. O., Churakov, G., Jurka, J., Brosius, J. und Schmitz, J. 2007.** *Evolutionary history of 7SL RNA-derived SINEs in Supraprimates*. *Trends Genet.*: Online-Publikation: doi:10.1016/j.tig.2007.02.002.
- Laitman, J. T., Heimbuch, R. C. und Crelin, E. S. 1979.** *The basicranium of fossil hominids as an indicator of their upper respiratory systems*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 51: 15-34.
- Laitman, J. T. und Heimbuch, R. C. 1982.** *The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory systems*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 59: 323-343.
- Landry, S. O. Jr. 1999.** *A proposal for a new classification and nomenclature of the Glires (Lagomorpha and Rodentia)*. *Mitt. Mus. Naturk. Berlin, Zool. Reihe* 75: 283-316.
- Lapointe, F.-J., Kirsch, J. A. W. und Hutcheon, J. M. 1999.** *Total evidence, consensus, and bat phylogeny: A distance-based approach*. *Mol. Phyl. Evol.* 11: 55-66.
- Larson, S. G. und Stern, J. T. Jr. 1989.** *The role of propulsive muscles of the shoulder during quadrupedalism in vervet monkeys (Cercopithecus aethiops): Implications for neural control of locomotion in primates*. *J. Mot. Behav.* 21: 457-472.

- Laubichler, M. D. 2003.** *Carl Gegenbaur (1826-1903): Integrating comparative anatomy and embryology.* J. Mol. Dev. Evol. 300B: 23-31.
- Lauder, G. V. 1996.** *The argument from design.* In: *Adaptation*, (Eds.) Rose, M. R. und Lauder, G. V., Academic Press, San Diego. S. 55-91.
- Lavocat, R. 1978.** *Rodentia and Lagomorpha.* In: *Evolution of African mammals*, (Eds.) Maglio, V. J. und Cooke, H.B. S., Harvard University Press, Cambridge. S. 69-89.
- Leche, W. 1886.** *Über die Säugetiergattung Galeopithecus. Eine morphologische Untersuchung.* K. Svenska Vet. Akad. Handl. 21: 1-92.
- Leche, W. 1911.** *Einige Dauertypen aus der Klasse der Säugetiere.* Zool. Anz. 38: 551-560.
- Lederhouse, R. C. 1990.** *Avoiding the hunt: primary defenses of lepidopteran caterpillars.* In: *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*, (Eds.) Evans, D. L. und Schmidt, J O. State University of New York Press, Albany. S.175-189.
- Legendre, S., 1984.** *Etude odontologique des représentants actuels du group Tadarida (Chiroptera, molossidae). Implications phylogénétiques, systématiques et zoogéographiques.* Rev. Suisse Zool. 91: 99-442.
- Legendre, S., 1985.** *Molossidés (Mammalia, chiroptera) cénezoïques de l'Ancien et du Nouvau Monde; statut systematique; intégration phylogénique des données.* N. Jahrb. Geol. Paläont. Anh. 170: 205-227.
- Legendre, S. und Sigé, B. 1983.** *La place du „vespertilion de Montmartre“ dans l'histoire des chiroptères molossides.* In: *Actes du symposium paléontologique Georges Cuvier*, (Eds.) Buffetaut, E., Mazin, J. M. und Salmon, E., Montbeliard, S. 347-361.
- Le Gros Clark, W. E. 1926.** *On the anatomy of the pen-tailed tree shrew (Ptilocercus lowii).* Proc. Zool. Soc. London 1926: 1179-1309.
- Lehman, S. M. und Fleagle, J. 2006.** *Primate biogeography and prospects.* Springer-Verlag, New York.
- Lemelin, P. 1999.** *Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primate origins.* J. Zool. 247: 165-175.
- Lemelin, P. 2000.** *Micro-anatomy of the volar skin and interordinal relationships of primates.* J. Hum. Evol. 38: 257-267.
- Lemelin, P. und Schmitt, D. 2007.** *Origins of grasping and locomotor adaptations in primates: Comparative and experimental approaches using an opossum model.* In: *Primate origins. Adaptations and Evolution*, (Eds.) Ravosa, M. J. und Dagosto, M., Springer-Verlag, New York. S. 329-380.

- Li, W.-H., Hide, W.A. und Graur, D. 1992.** *Origin of rodents and guinea-pigs.* Nature 359: 277-278.
- Lieberman, D. E., Polk, J. D. und Demes, B. 2004.** *Predicting long bone loading from cross-sectional geometry.* Am. J. Phys. Anthropol. 123:156-171.
- Linnaeus, C. 1758.** *Systema naturae.* In digitalisierter Form: <http://dz-srv1.sub.uni-goettingen.de/cache/toc/D265100.html>
- Liu, F.-G. R. und Miyamoto, M. M. 1999.** *Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for eutherian mammals.* Syst. Biol. 48: 54-64.
- Liu, F.-G. R., Miyamoto, M. M., Freire, N. P., Ong, P. Q., Tennant, M. R., Young, T. S. und Gugel, K. F. 2001.** *Molecular and morphological supertrees for eutherian (placental) mammals.* Science 291: 1786-1789.
- Lofgren, D. L. 1995.** *The Bug Creek problem and the Cretaceous-Tertiary transition at McGuire Creek, Montana.* Univ. Cal. Pub. Geol. Sci. 140: 1-185.
- Lopatin, A. V. und Averianov, A. O. 2006.** *An aegialodontid upper molar and the evolution of mammal dentition.* Science 313: 1092.
- Lovejoy, A. 1961.** *The great chain of being. A study of the history of an idea.* Harvard University Press, Cambridge. Nachdruck von 1936.
- Luckett, W. P. 1975.** *Ontogeny of the fetal membranes and placenta: Their bearing on primate phylogeny.* In: *Phylogeny of the Primates*, (Eds.) Szalay, F. S. und Luckett W. P., Plenum Press, New York. S. 157-182.
- Luckett, W. P. 1980a.** *The use of fetal membrane characters in assessing chiropteran phylogeny.* In: *Proceedings fifth international bat research conference*, (Eds.) Wilson, D. E. und Gardner, A. L., Texas Tech Press, Lubbock. S. 245-266.
- Luckett, W. P. (Ed.) 1980b.** *Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews.* Plenum Press, New York.
- Luckett, W. P. 1985.** *Superordinal and interordinal affinities of rodents: Developmental evidence from the dentition and placentation.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 227-276.
- Luckett, W. P. 1993.** *Developmental evidence from the fetal membranes for assessing archontan relationships.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 149-186.
- Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L. 1985.** *Evolutionary relationships among rodents: Comments and conclusions.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 685-712.

- Lockett, W. P. und Hartenberger, J.-L. 1993.** *Monophyly or polyphyly of the order Rodentia: Possible conflict between morphological and molecular interpretations.* J. Mammal. Evol. 1: 217-147.
- Luo, Z.-X., Cifelli, R. L. und Kielan-Jaworowska, Z. 2001.** *Dual origin of tribosphenic mammals.* Nature 409: 53-57.
- Luo, Z.-X., Ji, Q., Wible, J. R. und Yuan, C.-X. 2003.** *An early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution.* Science 302: 1934-1940.
- MacPhee, R. D. E. 1981.** *Auditory regions of primates and eutherian insectivores. Morphology, ontogeny, and character analysis.* S. Karger, Basel-München-New York.
- MacPhee, R. D. E. (Ed.) 1993.** *Primates and their relatives in phylogenetic perspective.* Plenum Press, New York.
- MacPhee, R. D. E. und Novacek, M. J. 1993.** *Definition and relationships in Lipotyphla.* In: *Mammal Phylogeny, Vol. 2,* (Eds.) Szalay, F. S., Novacek, M. J. und McKenna, M. C., Springer-Verlag, New York.
- MacPhee, R. D. E., Cartmill, M. und Rose, K. D. 1989.** *Craniodental morphology and relationships of the supposed Eocene dermopteran Plagiomene (Mammalia).* J. Vert. Paleontol. 9: 329-349.
- MacPhee, R. D. E., Novacek, M. J. und Storch, G. 1988.** *Basicranial morphology of Early Tertiary erinaceomorphs and the origin of primates.* Amer. Mus. Novit. 2921: 1-42.
- Maddison, D. R. und Maddison, W. P. 2003.** MacClade v. 4.06. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J. und Maddison, D. R. 1984.** *Outgroup analysis and parsimony.* Syst. Zool. 33(1): 83-103.
- Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Kao, D. J., DeBry, R. W., Adkins, R. M., Amrine, H. M., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. und Springer, M. S. 2001.** *Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals.* Nature 409: 610-614.
- Maier, W. 1980.** *Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der rezenten Prosimiae (Primates).* Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 538: 1-158.
- Maier, W., Klingler, P. und Ruf, I. 2002.** *Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudo-myomorphy, and the systematic position of the Gliridae (Rodentia, Mammalia).* J. Mammal. Evol. 9: 253-269.
- Mariveaux, L. und Welcomme, J. L. 2003.** *New diatomyid and baluchimyine rodents from the Oligocene of Pakistan (Bugti Hills, Balochistan): Systematic and*

- paleobiogeographic implications*. J. Vert. Paleontol. 23(2): 420-434.
- Mariveaux, L., Bocat, L., Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J., Marandat, B., Srisuk, P., Tafforeau, P., Yamee, C. und Welcomme, J.-L. 2006.** *Cynocephalid dermopterans from the Palaeogene of South Asia (Thailand, Myanmar and Pakistan): Systematic, evolutionary and palaeobiogeographic implications*. Zool. Scripta 35(4): 395-420.
- Martin, R. D. 1966.** *Tree shrews: Unique reproductive mechanism of systematic importance*. Science 152: 1402-1404.
- Martin, R. D. 1972.** *Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 264: 295-352.
- Martin, R. D. 1973.** *Comparative anatomy and primate systematics*. Symp. Zool. Soc. Lond. 33: 301-337.
- Martin, R. D. 1975.** *The bearing of reproductive behavior on the ontogeny of strepsirhine phylogeny*. In: *Phylogeny of the Primates*, (Eds.) Szalay, F. S. und Luckett W. P., Plenum Press, New York. S. 265-297.
- Martin, R. D. 1990.** *Primate origins and evolution: A phylogenetic reconstruction*. Chapman and Hall, London.
- Martin, R. D. 2004.** *Response to Xijun Ni et al.* Nature 427: 65.
- Martin, T. 1993.** *Early rodent incisor enamel evolution: Phylogenetic implications*. J. Mammal. Evol. 1: 227-257.
- Martin, T. 1995.** *Incisor enamel microstructure and phylogenetic interrelationships of Pedetidae and Ctenodactyloidea (Rodentia)*. Berliner Geowiss. Abhandl. 16: 693-707.
- Masters, J. C., Lovegrove, B. G. und de Wit, M. J. 2006.** *Eyes wide shut: Can hypometabolism explain the primate colonization of Madagascar?* J. Biogeogr. 34(1): 21-37.
- Matthew, W. D. 1917.** *A Paleocene bat*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 38: 569-571.
- Mayr, E. 1969.** *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
- McComb, K. und Semple, S. 2005.** *Coevolution of vocal communication and sociality in primates*. Proc. Roy. Soc. Biol. Let. 1(4): 381-385.
- McNiff, B. E. und Allard, M. W. 1998.** *A test of Archonta monophyly and the phylogenetic utility of the mitochondrial gene 12S rRNA*. Am. J. Phys. Anthropol. 107(3): 225-241.
- McKenna, M. C. 1961.** *A note on the origin of rodents*. Am. Mus. Novitates 2037: 1-5.
- McKenna, M. C. 1966.** *Paleontology and the origin of the primates*. Fol. Primatol. 4: 1-25.
- McKenna, M. C. 1975.** *Toward a phylogenetic classification of the Mammalia*. In: *Phylogeny of the Primates: A multidisciplinary approach*, (Eds.) Szalay, F. S. und

- Luckett W. P., Plenum Press, New York. S. 21-46.
- McKenna, M. C. 1986.** *Glirology*. Science 231: 1666-1667.
- McKenna, M. C. 1994.** *Early relatives of Flopsy, Mopsy, and Cottontail*. Natural History 103: 56-58.
- McKenna, M. C. und Bell, S. K. 1997.** *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Meier, R. und Willmann, R. 2000.** *The Hennigian species concept*. In: *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*, (Eds.) Wheeler, Q. D. und Meier, R., Columbia University Press, New York. S. 30-43.
- Mein, P. und Tupinier, Y. 1977.** *Formule dentaire et position systématique du Minioptère (Mammalia, Chiroptera)*. Mammalia 41: 207-211.
- Mein, P. und Tupinier, Y. 1986.** *Histoire des chiroptères en relation avec les systèmes de localisation acoustique*. Mammalia 41: 99-106.
- Meng, J. 1990.** *The auditory region of Reithroparamys delicatissimus and its systematic implications*. Am. Mus. Nov. 2972: 1-35.
- Meng, J. 2004.** *Phylogeny and divergence of basal Glires*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 285 : 93-109.
- Meng, J. und Wyss, A. R. 2001.** *The morphology of Tribosphenomys (Rodentiaformes, Mammalia): Phylogenetic implications for basal Glires*. J. Mammal. Evol. 8: 1-71.
- Meng, J., Hu, Y. und Li, C. K. 2003.** *The osteology of Rhombomylus (Mammalia, Glires): Implications for phylogeny and evolution of Glires*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 275 : 1-247.
- Meschinelli, L. 1903.** *Un nuovo chiroptero fossile (Archaeopteropus transiens Mesch.) delle ligniti de monteviale*. Atti 1st. Venteto Sci. 62: 1329-1344.
- Mickoleit, G. 2004.** *Phylogenetische Systematik der Vertebraten*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Miller, A. D. und Austin, C. M. 2006.** *The complete mitochondrial genome of the mantid shrimp Harpiosquilla harpax, and a phylogenetic investigation of the Decapoda using mitochondrial sequences*. Mol. Phylogenet. Evol. 38(3): 565-574.
- Misawa, K. und Nei, M. 2003.** *Reanalysis of Murphy et al.'s data gives various mammalian phylogenies and suggests overcredibility of Bayesian trees*. J. Mol. Evol. 57: 290-296.
- Miyamoto, M. M. 1985.** *Consensus cladogramms and general classifications*. Cladistics 1: 186-189.
- Miyamoto, M. M. und Fitch, W. M. 1995.** *Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence*. Syst. Biol. 44: 64-76.

- Miyamoto, M. M. und Goodman, M. 1986.** *Biomolecular systematics of eutherian mammals: Phylogenetic patterns and classification.* Syst. Zool. 35: 230-240.
- Miyamoto, M. M. 1996.** *A congruence study of molecular and morphological data for eutherian mammals.* Mol. Phyl. Evol. 6: 373-390.
- Mones, A. 1982.** *An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?* Paläontol. Z. Stuttgart 56: 107-111.
- Montgelard, C., Bentz, S., Tirard, C., Verneau, O. und Catzeflis, F. M. 2002.** *Molecular systematics of Sciurognathi (Rodentia): The mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes support the Anomalurioidea (Pedetidae and Anomaluridae).* Mol. Phyl. Evol. 22: 220-233.
- Mora, E. C., Macías, S., Vater, M., Coro, F. und Kössl, M. 2004.** *Specializations for aerial hawking in the echolocation system of Molossus molossus (Molossidae, Chiroptera).* J. Comp. Physiol. A 190(7): 561-574.
- Morlo, M. 1997.** *Zahnphylogenie der Wirbeltiere - ein systematischer Überblick.* In: *Die Evolution der Zähne: Phylogenie - Ontogenie - Variation*, (Eds.) Alt, K. W. und Türp, J. C., Quintessenz Verlags-GmbH. S. 165-228.
- Müller, A. E., Soligo, C. und Thalmann, U. 2007.** *New views on the origin of primate social organization.* In: *Primate origins. Adaptations and Evolution*, (Eds.) Ravosa, M. J. und Dagosto, M., Springer-Verlag, New York. S. 667-702.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. und Springer, M. S. 2001a.** *Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics.* Science 294: 2348-2351.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y. P., Ryder, O. A. und O'Brien, S. J. 2001b.** *Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals.* Nature 409: 614-618.
- Napier, J. R. und Napier, P. H. 1967.** *A handbook of living primates.* Academic Press, London.
- Naylor, G. J. P. und Adams, D. C. 2001.** *Are the fossil data really at odds with the fossil data? Morphological evidence for Cetartiodactyla phylogeny reexamined.* Syst. Biol. 50: 444-453.
- Negus, V. 1929.** *The mechanism of the larynx.* Heinemann, London.
- Negus, V. 1949.** *The comparative anatomy and physiology of the larynx.* Heinemann, London.
- Negus, V. 1962.** *The comparative anatomy and physiology of the larynx.* Heinemann, London. Nachdruck von 1949.

- Nekaris, K. A. I. 2001.** *Activity budget and positional behaviour of the Mysore slender loris (Loris tardigradus lydekkarianus): Implications for „slow climbing“ locomotion.* Fol. Primatol. 72: 228-241.
- Nekaris, K. A. I. und Rasmussen, D. T. 2003.** *Diet and feeding behaviour of Mysore slender lorises.* Int. J. Primatol. 24(1): 33-46.
- Nishihara, H., Hasegawa, M., Okada, N. 2006.** *Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103(26): 9929-9934.
- Nishimura, T. 2003.** *Comparative morphology of the hyo-laryngeal complex in anthropoids: two steps in the evolution of the descent of the larynx.* Primates 44: 41-49.
- Nishimura, T., Mikami, A., Suzuki, J. und Matsuzawa, T. 2003.** *Descent of the larynx in chimpanzee infants.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100(12): 6930-6933.
- Nixon, K. C. und Davis, J. I. 1991.** *Polymorphic taxa, missing values, and cladistic analysis.* Cladistics 7: 233-241.
- Norberg, U. M. 1990.** *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution.* Zoophysiology, Vol. 27. Springer-Verlag, Berlin.
- Novacek, M. J. 1980.** *Cranioskeletal Features in tupaiids and selected Eutheria as phylogenetic evidence.* In: *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews*, (Ed.) Luckett, W. P., Plenum Press, New York. S. 35-93.
- Novacek, M. J. 1982.** *Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny.* In: *Macromolecular sequences in systematic evolutionary biology*, (Ed.) Goodman, M. Plenum Press, New York. S. 3-41.
- Novacek, M. J. 1985a.** *Evidence for echolocation in the oldest known bats.* Nature 315: 140-141.
- Novacek, M. J. 1985b.** *Cranial evidence for rodent affinities.* In: *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 59-81.
- Novacek, M. J. 1986.** *The skull of leptacid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 183: 1-111.
- Novacek, M. J. 1987.** *Auditory features and affinities of the eocene bats Icaronycteris and Palaeochiropteryx (Microchiroptera, incertae sedis).* Am. Mus. Novitates 2877.
- Novacek, M. J. 1991.** *Aspects of morphology of the cochlea in microchiropteran bats: An investigation of character transformation.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 206: 84-100.
- Novacek, M. J. 1992.** *Mammalian phylogeny shaking the tree.* Nature 356: 121-125.
- Novacek, M. J. 1994.** *Morphological and molecular inroads to phylogeny.* In:

- Interpreting the hierarchy of life: From systematic patterns to evolutionary process theories*, (Eds.) Grande, L. und Rieppel, O., Academic Press, San Diego. S. 85-131.
- Novacek, M. J. und Wyss, A. R. 1986.** *Higher-level relationships of Recent eutherian orders: Morphological evidence.* *Cladistics* 2: 257-287.
- Novacek, M. J., Wyss, A. R. und McKenna, M. C. 1988.** *The major groups of eutherian mammals.* In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 2*, (Ed.) Benton, M. J., Oxford University Press (Clarendon), London. S. 31-71.
- Nowak, R. M. 1999.** *Walker's mammals of the world.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- O'Leary, M. A. und Geisler, J. H. 1999.** *The position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa.* *Syst. Biol.* 48: 455-490.
- O'Leary, M. A., Gatesy, J. und Novacek, M. J. 2003.** *Are the fossil data really at odds with the fossil data? Morphological evidence for whale phylogeny (re)reexamined.* *Syst. Biol.* 52: 853-864.
- Olsen, L. E., Sargis, E. J. und Martin, R. D. 2005.** *Intraordinal phylogenetics of tree shrews (Mammalia: Scandentia) based on evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene.* *Mol. Phyl. Evol.* 35: 656-673.
- Ostrander, G. E. 1983.** *New Early Oligocene (Chadronian) mammals from the Raben Ranch Local fauna, northwest Nebraska.* *J. Paleontol.* 57: 129-139.
- Padian, K. 1984.** *The origin of pterosaurs.* In: *Third symposium of terrestrial ecosystems: Short papers*, (Eds.) Reif, W.-E. und Westphal, F., Attempto-Verlag, Tübingen. S. 163-168.
- Pastorini, J., Thalmann, U. und Martin, R. D. 2003.** *A molecular approach to comparative phylogeography of extant Malagasy lemurs.* *Proc. Nat. Acad. Sci.* 100(10): 5879-5884.
- Patterson, B. und Wood, A. E. 1982.** *Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha.* *Bull. Mus. Comp. Zool.* 149: 371-543.
- Peters, G. 2002.** *Purring and similar vocalization in mammals.* *Mammal review* 32(4): 245-271.
- Pettigrew, J. D. 1986.** *Flying Primates? Megabats have advanced pathway from eye to brain.* *Science* 231: 1304-1306.
- Pettigrew, J. D. 1991a.** *Wings or brain? Convergent evolution in the origins of bats.* *Syst. Zool.* 40: 199-216.
- Pettigrew, J. D. 1991b.** *A fruitful, wrong hypothesis? Response to Baker, Novacek, and Simmons.* *Syst. Zool.* 40: 231-239.

- Pettigrew, J. D. 1994.** *Flying DNA*. *Curr. Biol.* 4: 3277-283.
- Pettigrew, J. D. und Kirsch, J. A. 1995.** *Flying primates revisited: DNA hybridization with fractionated, GC-enriched DNA*. *South African J. Sci.* 91: 477-482.
- Pettigrew, J. D., Jamieson, B. G. M., Robson, S. K., Hall, L. S., McAnally, K. I. und Cooper, H. M. 1989.** *Phylogenetic relations between microbats, megabats, and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates)*. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 325: 489-559.
- Pierson, E. D. 1986.** *Molecular systematics of the Microchiroptera: Higher taxon relationships and biogeography*. Dissertation. Bekeley, California.
- Pierson, E. D., Sarich, V. M., Lowenstein, J. M., Daniel, M. J. und Rainey, W. E. 1986.** *A molecular link between the bats of New Zealand and South America*. *Nature* 232: 60-63.
- Porter, C. A., Goodman, M. und Stanhope, M. J. 1996.** *Evidence on mammalian phylogeny from sequences of exon 28 of the von Willebrand factor gene*. *Mol. Phyl. Evol.* 5: 89-101.
- Prasad, G. V. R. und Godinot, M. 1994.** *Eutherian tarsal bones from the Late Cretaceous of India*. *J. Paleontol.* 68: 892-902.
- Prothero, D. R., Manning, E. M. und Fischer, M. 1988.** *The phylogeny of ungulates*. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 2.* (Ed.), Benton, M. J., Oxford University Press (Clarendon), London. S. 201-234.
- Pybus, M. J., Hobson, D. P. und Onderka, D. K. 1986.** *Mass mortality of bats due to probable blue-green algal toxicity*. *J. Wildl. Dis.* 22: 449-450.
- Rasmussen, D. T. 1990.** *Primate Origins: lessons from a neotropical marsupial*. *Am. J. Primatol.* 22: 263-278.
- Rasmussen, D. T. 2002.** *The origin of primates*. In: *The primate fossil record*, (Ed.) Hartwig, W. C., Cambridge University Press, Cambridge. S. 5-9.
- Rasmussen, D. T. und Izard, M. K. 1988.** *Scaling of growth and life history traits relative to body size, brain size and metabolic rate in lorises and galagos (Lorisidae, Primates)*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 75: 357-367.
- Rasmussen, D. T. und Nekaris, K. A. 1998.** *Evolutionary history of lorisiform primates*. *Fol. Primatol.* 69 (Suppl.): 250-285.
- Ravosa, M. J. und Dagosto, M. 2007.** *Primate origins. Adaptations and evolution*. Springer-Verlag, New York.
- Rayner, J. M. V. 1991b.** *Complexity and a coupled system: Flight, echolocation and evolution in bats*. In: *Constructional morphology and evolution*, (Eds.) Schmidt-Kittler, N. und Vogel, K., Springer-Verlag, Berlin. S. 173-190.

- Reng, R. 1977.** *Die Placenta von Microcebus murinus*. Z. Säugetierk. 42: 201-214.
- Revilliod, P. A. 1917a.** *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires, première partie*. Mém. Soc. Pal. Suisse 43 : 1-58.
- Revilliod, P. A. 1917b.** *Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt*. Abh. Grossherz.-hess. Geol. Landesanst. 7: 157-201.
- Revilliod, P. A. 1919.** *L'état actuel de nos connaissances sur les Chiroptères fossiles (note préliminaire)*. C. R. Soc. Sci. Phys. Nat. Genève 36: 93-96.
- Revilliod, P. A. 1920.** *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires, deuxième partie*. Mém. Soc. Pal. Suisse 44: 63-128.
- Revilliod, P. A. 1922.** *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires, troisième partie et fin*. Mém. Soc. Pal. Suisse 45: 133-195.
- Reyes, A., Pesole, G. und Saccone, C. 1998.** *Complete mitochondrial DNA sequence of the fat dormouse, Glis glis: Further evidence of rodent paraphyly*. Mol. Biol. Evol. 15(5): 499-505.
- Richter, G. 1987.** *Untersuchungen zur Ernährung eozäner Säuger aus der Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt*. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 91: 1-33.
- Richter, G. und Storch, G. 1980.** *Beiträge zur Ernährungsbiologie eozäner Fledermäuse aus der „Grube Messel“*. Natur und Museum 110: 353-367.
- Rieppel, O. 1999.** *Einführung in die computergestützte Kladistik*. Dr. Friedrich Pfeil-Verlag, München.
- Rieppel, O. und Grande, L. 1994.** *Summary and comments on systematic pattern and evolutionary process*. In: *Interpreting the hierarchy of nature. From systematic patterns to evolutionary process theories*, (Eds.) Grande, L. und Rieppel, O., Academic Press, San Diego. S. 227-254.
- Robbins, L. W. und Sarich, V. M. 1988.** *Evolutionary relationships in the family Emballonuridae (Chiroptera)*. J. Mammal. 69: 1-13.
- Romer, A. S. 1966.** *Vertebrate Paleontology*. University Press Chicago, Chicago.
- Romer, A. S. und Parsons, T. S. 1991.** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Paul Parey, Hamburg-Berlin.
- Roos, C. 2003.** *Molekulare Phylogenie der Halbaffen, Schlankaffen und Gibbons*. Dissertation, München.
- Roos, C., Schmitz, J. und Zischler, H. 2004.** *Primate jumping genes elucidate strepsirrhine phylogeny*. Proc. Natl. Acad. Sci. 101(29): 10650-10654.
- Rose, K. D. und Bown, T. M. 1991.** *Additional fossil evidence on the differentiation of the earliest euprimates*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88: 98-101.
- Ross, C. F. und Kirk, E. C. 2007.** *Evolution of eye size and shape*

- in primates*. J. Hum. Evol. 52(3): 294-313.
- Ross, C., Williams, B. und Kay, R.F. 1998.** *Phylogenetic analysis of anthropoid relationships*. J. Hum. Evol. 35: 221-306.
- Rowe, T. 1988.** *Definition, diagnosis, and origin of Mammalia*. J. Vertebr. Paleontol. 8(3): 241-264.
- Russell, D. E. 1959.** *Le crane de Plesiadapis*. Bull. Soc. Geol. France ser. 7(1): 312-314.
- Russell, D. E. 1964.** *Les mammifères paléocènes d'Europe*. Mem. Mus. Natl. d'Hist. Nat. new. Ser. 13(1): 1-324.
- Russell, D. E. und Sigé, B. 1970.** *Révision des chiroptères litétiens des Messel (Hesse, Allemagne)*. Palaeovertebrata 3 : 83-182.
- Russell, D. E., Hartenberger, J.-L., Pomerol, C., Sen, S., Schmidt-Kittler, N. und Vianey-Liaud, M. 1982.** *Mammals and stratigraphy: The Palaeogene of Europe*. Palaeovertebr., Mém. Extraordinaire: 1-77.
- Russell, D. E., Louis, P. und Savage, D. E. 1973.** *Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene*. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 95: 1-55.
- Sales, G. D. 1970.** *Ultrasonic communication in rodents*. Nature 191: 531-555.
- Sánchez-Villagra, M. R. und Williams, B. A. 1998.** *Levels of homoplasy of the mammalian skeleton*. J. Mammal. Evol. 5(2): 113-126.
- Sargis, E. J. 2001.** *The grasping behaviour, locomotion and substrate use of the tree shrews Tupaia minor and T. tana (Mammalia, Scandentia)*. J. Zool., Lond. 253: 485-490.
- Sargis, E. J. 2002a.** *Functional morphology of the forelimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications*. J. Morph. 253: 10-42.
- Sargis, E. J. 2002b.** *Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications*. J. Morph. 254: 149-185.
- Sargis, E. J. 2002c.** *A multivariate analysis of the postcranium of tree shrews (Scandentia, Mammalia) and its taxonomic implications*. Mammalia 66: 579-598.
- Sargis, E. J. 2002d.** *The postcranial morphology of Ptilocercus lowii (Scandentia, Tupaiidae): An analysis of primatomorphan and volitantian characters*. J. Mamm. Evol. 9: 137-160.
- Sargis, E. J. 2007.** *The postcranial morphology of Ptilocercus lowii (Scandentia, Tupaiidae) and its implications for primate supraordinal relationships*. In: *Primate origins. Adaptations and Evolution*, (Eds.) Ravosa, M. J. und Dagosto, M., Springer-Verlag, New York. S. 51-82.
- Savage, D. E. 1951.** *A Miocene phyllostomatid bat from Colombia, South America*. Bull. Dept. Geol. Sci. Univ. California Press 28: 357-366.

- Savage, D. E. und Russell, D. E. 1983.** *Mammalian paleofaunas of the world.* Addison-Wesley, Reading.
- Schaeffer, B. 1941a.** *The morphology and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles.* Bull. Am. Mus. Natl. Hist. 78: 395-472.
- Schaeffer, B. 1941b.** *The pes of Bauria cynops Broom.* Am. Mus. Nov. 1103: 1-7.
- Schaffer, J. 1907.** *Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis.* Anatom. Hefte 33: 455-490.
- Schaller, G. B., Hu, J., Pan, W. und Zhu, J. 1985.** *The giant pandas of Wolong.* Chicago University Press, Chicago.
- Schleich, C. und Busch, C. 2002.** *Acoustic signals of solitary subterranean Ctenomys talarum (Rodentia: Ctenomyidae): Physical characteristics and behavioural correlates.* J. Ethol. 20(2): 123-131.
- Schleidt, W. 1952.** *Reaktionen auf Töne hoher Frequenz bei Nagern.* Naturwiss. 39: 69-70.
- Schlosser, M. 1887.** *Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Crenodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs.* Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ung. 6: 1-227.
- Schlosser, M. 1910.** *Über einige fossile Säugetiere aus dem fossilen Oligozän von Ägypten.* Zool. Anz. 35: 500-508.
- Schlosser, M. 1911.** *Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum.* Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns Oriens 24: 51-167.
- Schmidt-Kittler, N. (Ed.) 1987.** *International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene-Mainz.* Münchner Geowiss. Abh. A 10: 1-312.
- Schmitt, D. und Lemelin, P. 2002.** *Origins of primate locomotion: Gait mechanics of the woolly opossum.* Am. J. Phys. Anthropol. 118: 231-238.
- Schmitz, J., Ohme, M. und Zischler, H. 2000.** *The complete mitochondrial genome of Tupaia belangeri and the phylogenetic affiliation of Scandentia to other orders.* Mol. Biol. Evol. 17: 1334-1343.
- Schmitz, J., Ohme, M. und Zischler, H. 2002.** *The Colugo (Cynocephalus variegatus, Dermoptera): The Primates' gliding sister?* Mol. Biol. Evol. 19(12): 2308-2312.
- Schneider, R. 1965.** *Der Larynx der Säugetiere.* In: *Handbuch der Zoologie*, VIII., 5. Teil, (Eds.) Niethammer, J., Schliemann, H. und Starck, D., De Gruyter, Berlin-New York. S. 1-128.
- Schnitzler, H.-U., Moss, C. F. und Denzinger, A. 2003.** *From spatial orientation to food*

- acquisition in echolocating bats*. Trends Ecol. Evol. 18(8): 386-394.
- Schrenk, F. 1989.** *Zur Schädelentwicklung von Ctenodactylus gundi (Rothmann 1776) (Mammalia, Rodentia)*. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 108: 1-241.
- Schultz, A. H. 1972.** *Die Primaten (Die Enzyklopädie der Natur, Bd 18)*. Editions Rencontre, Lausanne.
- Schumacher, G. H. und Schmidt, H. 1976.** *Anatomie und Biochemie der Zähne*. Fischer, Stuttgart.
- Schwartz, J. H. 1980.** *A discussion of dental homology with reference to primates*. Am. J. Phys. Anthropol. 52(4): 463-480.
- Schwartz, J. H. und Tattersall, I. 1985.** *Evolutionary relationships of living lemurs and lorises (Mammalia, Primates) and their potential affinities with European Eocene Adapidae*. Anthropol. Papers Am. Mus. Nat. Hist. 60: 1-100.
- Sears, K. E., Behringer, R. R., Rasweiler IV, J. J. und Niswander, L. A. 2006.** *Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits*. Proc. Natl Acad. Sci. USA 103(17): 6581-6586.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L. und Attia, Y. 2003.** *Fossil evidence for an ancient divergence of lorises and galagos*. Nature 422: 421-424.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L., Ryan, T. M. und Attia, Y. 2005.** *Additional remains of Wadilemur elegans, a primitive stem galagid of the late Eocene of Egypt*. Proc. Nat. Acad. Sci. 102(32): 11396-11401.
- Shelley, E. L. und Blumstein, D. T. 2005.** *The evolution of vocal alarm communication in rodents*. Behav. Ecol. 16(1): 169-177.
- Shipman, P. 1990.** *Primate origins up in the air again*. New Scientist 126: 57-60.
- Shoshani, J. und McKenna, M. C. 1998.** *Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data*. Mol. Phyl. Evol. 9: 572-584.
- Siemers, B. M. und Schnitzler, H.-U. 2004.** *Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species*. Nature 429: 657-661.
- Sigé, B. 1968.** *Les chiroptères du Miocène inférieur de Bouziques. I. Etude systématique*. Palaeovertebrata 1: 65-133.
- Sigé, B. 1971.** *Anatomie du membre antérieur chez un chiroptère molossidé (Tadarida sp.) du Stampien de Cérestre (Alpes-de-Haute-Provence)*. Palaeovertebrata 4: 1-38.
- Sigé, B. 1974.** *Données nouvelles sur le genre Stehlinia (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe*. Palaeovertebrata 6: 253-272.
- Sigé, B. 1977.** *Les insectivores et chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'histoire des faunes de mammifères sur le continent*. Jurj A. Orlov Memorial, J.

- Paleontol. Soc. India 20: 178-190.
- Sigé, B. 1985.** *Les chiroptères oligocènes du Fayum, Egypte.* Geol. Paleontol 19: 161-190.
- Sigé, B. 1988.** *Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur.* Palaeontogr. Abt. A 205: 69-102.
- Sigé, B. 1990.** *Nouveaux chiroptères de l'Oligocène moyen des phosphorites du Quercy, France.* C. R. Acad. Sci. Paris 310: 1131-1137.
- Sigé, B. 1991a.** *Rhinolophoidea et Vespertilionoidea (Chiroptera) du Chambi (Eocène inférieur de Tunisie): aspects biostratigraphique, biogéographique et paleoécologique des chiroptères modernes.* N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh. 182 : 355-376.
- Sigé, B. 1991b.** *Morphologie dentaire lactéale d'un chiroptère de l'Eocène inférieur-moyen d'Europe.* Geobios 13: 231-236.
- Sigé, B. und Legendre, S. 1983.** *L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin Méditerranéen: l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluvio-lacustres.* Mém. Biospéol. 10 : 209-225.
- Sigé, B. und Russell, D. E. 1980.** *Compléments sur les chiroptères de l'Eocène moyen d'Europe. Les genres Palaeochiropteryx et Cecilionycteris.* PalaeoVertbr., Mém. Jubil. R. Lavocat: 91-126.
- Silcox, M. T. 2007.** *Primate taxonomy, Plesiadapiformes, and approaches to primate origins.* In: *Primate origins. Adaptations and Evolution*, (Eds.) Ravosa, M. J. und Dagosto, M., Springer-Verlag, New York. S. 143-178.
- Silcox, M. T., Sargis, E. J., Bloch, J. I. und Boyer, D. M. 2007** (im Druck). *Primate origins and supraordinal relationships: Morphological evidence.* In: *Handbook of Paleoanthropology*, (Eds.) Henke, W. und Tattersall, I. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg .
- Silva, S. I., Jaksic, F. M. und Bozinovic, F. 2004.** *Interplay between metabolic rate and diet quality in the South American fox, Pseudalopex culpaeus.* Comp. Biochem. Physiol. Part A 137: 33-38.
- Simmons, N. B. 1993.** *Methods and archontan phylogeny.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 1-62.
- Simmons, N. B. 1994.** *The case for chiropteran monophyly.* Amer. Mus. Novit. 3103: 1-54.
- Simmons, N. B. 1995.** *Bat relationships and the evolution of flight.* In: *Ecology, Evolution and behaviour of bats*, (Eds.) Racey, P. A. und Kunz, Swift, S. M., Symp.

Zool. Soc. London 67: 27-43.

- Simmons, N. B. 1998.** *A reappraisal of interfamilial relationships of bats.* In: *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*, (Eds.) Kunz, T. H. und Racey, P. A. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Simmons, N. B. und Quinn, T. H. 1994.** *Evolution of the digital tendon locking mechanism in bats and dermopterans: A phylogenetic perspective.* J. Mamm. Evol. 2: 231-254.
- Simmons, N. B. und Geisler, J. 1998.** *Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 235, New York.
- Simpson, G. G. 1937.** *The Fort Union of the Crazy Mountain Field, Montana, and its mammalian faunas.* Bull. U. S. Nat. Mus. 169: 1-287.
- Simpson, G. G. 1945.** *The principles of classification and a classification of mammals.* Bull. Am. Mus. Natl. Hist. 85: 1-350.
- Slaughter, B. H. 1970.** *Evolutionary trends of chiropteran dentitions.* In: *About bats*, (Eds.) Slaughter, B. H. und Walton, W. D. Southern Methodist Univ. Press, Dallas. S. 51-83.
- Smith, J. D. 1972.** *Systematics of the chiropteran family Mormoopidae.* Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 56: 1-132.
- Smith, J. D. 1976.** *Chiropteran evolution.* Special Publications, The Museum, Texas Tech University 10: 49-69.
- Smith, J. D. 1977.** *Comments on flight and evolution in bats.* In: *Major patterns in vertebrate evolution*, (Eds.) Hecht, M. K., Goody, P. K. und Hecht, B. M. Plenum Press, New York. S. 427-437.
- Smith, J. D. 1980.** *Chiropteran phylogenetics: Introduction.* In: *Proceedings fifth international Bat research conference*, (Eds.) Wilson, D. E und Gardner, A. L. Texas Tech Press, Lubbock. S. 233-244.
- Smith, J. D. und Madkour, G. 1980.** *Penial morphology and the question of chiropteran phylogeny.* In: *Proceedings of fifth international bat research conference*, (Eds.) Wilson, D. E. und Gardner, A. L. Texas Tech Press, Lubbock. S. 347-365.
- Smith, J. D. und Storch, G. 1981.** *New Middle Eocene bats from the „Grube Messel“ near Darmstadt, W-Germany (Mammalia: Chiroptera).* Senckenberg Biol. 61: 153-168.
- Smith, J. D. und Russell, D. E. 1992.** *Mammifères (Marsupialia, Chiroptera) de l'Yprésian de la Belgique.* Bull. Institut. R. Sci. Nat. Belgique, Sci. Terre 62 : 223-227.
- Smith, J. D., Richter, G. und Storch, G. 1979.** *Wie Fledermäuse sich einmal ernährt*

- haben*. Umschau 79: 482-484.
- Soligo, C. 2001.** *Adaptations and ecology of the earliest primates*. Dissertation, Universität Zürich.
- Spatz, W. B. 1964.** *Beitrag zur Ontogenese des Cranium von Tupaia glis (Diard 1820)*. Morphol. Jb. 106: 321-416.
- Sprague, J. M. 1943.** *The hyoid region of placental mammals with special reference to the bats*. Am. J. Anat. 72: 385-472.
- Springer, M. S., Murphy, W., Eizirik, E. und O'Brien, J. O. 2003.** *Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary*. Proc. Nat. Acad. Sci. 100(3): 1056-1061.
- Springer, M. S., Stanhope, M. J., Madsen, O., und de Jong, W. W. 2004.** *Molecules consolidate the placental mammal tree*. Trends Ecol. Evol. 19(8): 430-438.
- Springer, M. S., Teeling, M. S., Madsen, O., Stanhope, M. J. und de Jong, W. W. 2001.** *Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98(11): 6241-6246.
- Stafford, B. J. und Thorington, Jr., B. J., 1998.** *Carpal development and morphology in archontan mammals*. J. Morphol. 235(2): 135-155.
- Stafford, B. J. und Szalay, F. S. 2000.** *Craniodental functional morphology and taxonomy of dermopterans*. J. Mamm. 81(2): 360-385.
- Stanhope, M. J., Bailey, W. J., Czelusniak, J., Goodman, M., Si, J., Nickerson, J., Sgouros, J. G., Singer, G. A. M. und Kleinschmidt, T. K. 1993.** *A molecular view of primate supraordinal relationships from the analysis of both nucleotide and amino sequences*. In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York.
- Stanhope, M. J., Smith, M. R., Waddell, V. G., Porter, C. A., Shivji, M. S. und Goodman, M. 1996.** *Mammalian evolution and the interphotoreceptor retinoid binding protein (IRBP) gene: Convincing evidence for several superordinal clades*. J. Mol. Evol. 43: 83-92.
- Starck, D. 1965.** *Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage*. Georg Thieme-Verlag, Stuttgart.
- Starck, D. 1982.** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Starck, D. und Schneider, R. 1960.** *Respirationsorgane: A. Larynx*. In: *Primatologia III/2*, (Eds.) Hofer, H., Schultz, A.H. und Starck, D., Karger, Basel. S. 423-587.
- Steele, D. G. 1973.** *Dental variability in the tree shrews (Tupaiaidae)*. In: *Craniofacial biology of primates: symposium of the IVth international congress of primatology, vol.*

- 3, (Ed.) Zingesser, M. R. Karger, Basel. S. 154-179.
- Storch, G. 1989.** *Die eozänen Flederdermäuse von Messel – frühe Zeugen der Stammesgeschichte.* Laichinger Höhlenfreund 24: 21-30.
- Storch, G. und Habersetzer, J. 1988.** *Archaeonycteris pollex (Mammalia, Chiroptera), eine neue Fledermaus aus dem Eozän der Grube Messel bei Darmstadt.* Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 107: 263-273.
- Strait, S. G. 2001.** *Dietary reconstruction of small-bodied omomyoid primates.* J. Vert. Paleontol. 21(2): 322-334.
- Strauss, F. 1978a.** *The ovoimplantation of Microcebus murinusw Miller (Primates, Lemuroidea, Strepsirhini).* Am. J. Anat. 152: 99-110.
- Strauss, F. 1978b.** *Eine Neuuntersuchung der Implantation und Placentation bei Microcebus murinus.* Mitt. Naturforsch. Ges. Bern 35: 107-119.
- Strickler, T. L. 1978.** *Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera.* Contr. Vertebr. Evol. 4: 1-198.
- Sudman, O. D., Barkley, L. J. und Hafner, M. S. 1994.** *Familial affinity of Tomopeas ravus (Chiroptera) based on protein electrophoretic and cytochrome b sequence data.* J. Mammal. 75: 365-377.
- Sussman, R. W. 1991.** *Primate origins and the evolution of angiosperms.* Am. J. Primatol. 23: 209-223.
- Sussman, R. W. 1995.** *How primates invented the rainforest and vice versa.* In: *Creatures of the dark: The nocturnal prosimians,* (Eds.) Alterman, L., Doyle, G. A. und Izard, M. K., Plenum Press, New York. S. 1-10.
- Sussman, R. W. 1999.** *Primate ecology and socials structure, Vol. 1, Lorises, Lemurs, and Tarsiers.* Pearson Custom Publishing, Needham Heights.
- Sussman, R. W. und Raven, P. H. 1978.** *Pollination by lemurs and marsupials: An archaic coevolutionary system.* Science 200: 731-736.
- Swindler, D. R. 2002.** *Primate dentition.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Swofford, D. L. 2000.** *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony. (and other methods). Version 4.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Szalay, F. S. 1968.** *The beginnings of primates.* Evolution 22: 19-36.
- Szalay, F. S. 1969.** *Mixodectidae, Microsyopidae and the insectivore-primate transition.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 140: 193-330.
- Szalay, F. S. 1973.** *New Paleocene primates and a diagnosis of the new suborder Paromomyiformes.* Fol. Primatol. 19: 73-87.
- Szalay, F. S. 1977.** *Phylogenetic relationships and a classification of the eutherian Mammalia.* In: *Major Patterns in Vertebrate Evolution,* (Eds.) Hecht, M.

- K., Goody, P. C. und Hecht, B. M., Plenum Press, New York.
- Szalay, F. S. 1985.** *Rodent and lagomorph adaptations, origins, and relationships: Some postcranial attributes analyzed.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 83-157.
- Szalay, F. S. 1994.** *Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Szalay, F. S. 2000.** *Function and adaptation in paleontology and phylogenetics: why do we omit Darwin?* *Palaeontologia Electronica* 3(2): 1-25.
- Szalay, F. S. und Decker, R. L. 1974.** *Origin, evolution and function of the tarsus in Late Cretaceous Eutheria and Paleocene primates.* In: *Primate locomotion*, (Ed.) Jenkins, Jr., F. A., Academic Press, New York. S. 223-259.
- Szalay, F. S. und Drawhorn, G. 1980.** *Evolution and diversification of the Archonta in an arboreal milieu.* In: *Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews*, (Ed.) Luckett, W. P., Plenum Press, New York. S. 133-169.
- Szalay, F. S. und Katz, C. C. 1973.** *Phylogeny of lemurs, galagos and lorises.* *Folia Primatol.* 19: 88-103.
- Szalay, F. S. und Lucas, S. G. 1993.** *Cranioskeletal morphology of archontans, and diagnoses of Chiroptera, Volitantia, and Archonta.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York.
- Szalay, F. S. und Lucas, S. G. 1996.** *The postcranial morphology of Paleocene Chriacus and Mixodectes and the phylogenetic relationships of archontan mammals.* *New Mexico Bull. Nat. Hist. Sci.* 7: 1-47.
- Szalay, F. S. und McKenna, M. C. 1971.** *Beginnings of the age of mammals in Asia: the Late Paleocene Gashato fauna, Mongolia.* *Bull. Am. Mus. Natl. Hist.* 144: 269-318.
- Szalay, F. S., Tattersall, I. und Decker, R. L. 1975.** *Phylogenetic relationships of Plesiadapis - postcranial evidence.* *Contrib. Primatol.* 5: 136-166.
- Tattersall, I. und Schwartz, J. H. 1974.** *Craniodental morphology and the systematics of the Malagasy lemurs (Primates, Prosimii).* *Anthropol. Papers Am. Mus. Nat. Hist.* 52: 141-192.
- Tattersall, I. und Schwartz, J. H. 1975.** *Craniodental evidence on lemur relationships.* In: *Phylogeny of the Primates*, (Eds.) Szalay, F. S. und Luckett W. P., Plenum Press, New York. S. 299-311.
- Tavaré, S., Marshall, O. W., Soligo, C. und Martin, R. D. 2002.** *Using the fossil record*

- to estimate the age of the last common ancestor of extant primates.* Nature 416: 726-729.
- Teeling, E. C., Scally, M., Kao, D. J., Romognoli, M. L., Springer, M. S. und Stanhope, M. J. 2000.** *Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats.* Nature 403: 188-192.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, J. und Murphy, W. J. 2005.** *A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record.* Science 307: 580-584.
- Thenius, E. 1989.** *Zähne und Gebiss der Säugetiere*, Bd. 8. In: *Handbuch der Säugetiere*, (Eds.) Niethammer, J., Schliemann, H. und Starck, D. De Gruyter, Berlin.
- Thewissen, J. G. M. und Babcock, S. K. 1991.** *Distinctive cranial and cervical innervation of wing muscles: New evidence for bat monophyly.* Science 251: 931-936.
- Thewissen, J. G. M. und Babcock, S. K. 1992.** *The origin of flight in bats.* Bioscience 42: 340-345.
- Thewissen, J. G. M. und Babcock, S. K. 1993.** *The implications of the propatagial muscles of flying and gliding mammals for archontan systematics.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York. S. 91-109.
- Thies, W., Kalko, E. K. V. und Schnitzler, H.-U. 1998.** *The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, Carollia perspicillata and C. castanea, feeding on piper.* Behav. Ecol. Sociobiol. 42(6): 397-409.
- Thomas, J. A., Moss, C. F. und Vater, M. (Eds.) 2004.** *Echolocation in bats and dolphins.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Thomas, O. 1896.** *On the genera of rodents: An attempt to bring up to date the current arrangement of the order.* Proc. Zool. Soc. London 1896: 1012-1028.
- Tiffney, B. H. 2004.** *Vertebrate dispersal of seed plants through time.* Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35: 1-29.
- Tiunov, M. P. 1989.** *The taxonomic implications of different morphological systems in bats.* In: *European bat research 1987*, (Eds.) Hanák, V., Horáček, I. und Gaisler, J., Charles University Press, Praha. S. 67-76.
- Tullberg, T. 1899.** *Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie.* Nova Acta Regiae Soc. Scientiarum Upsaliensis, Ser. 3(18): 1-514.
- Van den Bussche, R. A., Hofer, S. R. und Hansen, E. W. 2002.** *Characterization and phylogenetic utility of the mammalian protamine P1 gene.* Mol. Phyl. Evol. 22: 333-341.
- Van den Bussche, R. A. und Hofer, S. R. 2003.** *Phylogenetic relationships*

- among Recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate outgroup-taxa.* J. Mammal. 85(2): 321-330.
- Van Valen, L. 1960.** *A functional index of hypsodonty.* Evolution 14: 531-532.
- Van Valen, L. 1965.** *Tree shrews, primates, and fossils.* Evolution 19: 137-151.
- Van Valen, L. 1966.** *Deltatheridia, a new order of mammals.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 132: 1-126.
- Van Valen, L. 1979.** *The evolution of bats.* Evol. Theory 4: 103-121.
- Vater, M. 2000.** *Evolutionary plasticity and ontogeny of the bat cochlea.* In: *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats*, (Eds.) Adams, R. A. und Pedersen, S. C., Cambridge University Press, Cambridge. S. 137-173.
- Vianey-Liaud, M. 1989.** *Possible evolutionary relationships among Eocene and Lower Oligocene rodents of Asia, Europe and North America.* In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*, (Eds.) Luckett, W. P. und Hartenberger, J.-L., Plenum Press, New York. S. 277-309.
- Vianey-Liaud, M. und Jaeger, J. J. 1996.** *A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia).* Paleovertebrata. 25: 349-358.
- Volleth, M. und Heller, K.-G. 1994.** *Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis.* Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch. 32: 11-34.
- Von Koenigswald, W. 1980.** *Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren von Arvicolidae (Rodentia).* Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 539: 1-129.
- Waddell, P. J., Okada, N. und Hasegawa, M. 1999.** *Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals.* Syst. Biol. 48: 1-5.
- Waddell, P. J. und Shelley, S. 2003.** *Evaluating placental interordinal phylogenies with novel sequences including RAG1, gamma-fibrinogen, ND6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven nucleotide, amino acid, and codon models.* Mol. Phyl. Evol. 28: 197-224.
- Wägele, J.-W. 2000.** *Grundlagen der phylogenetischen Systematik.* Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Wagner, J. A. 1855.** *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur.* Weiger (Suppl.) 5: 1-810.
- Wahlert, J. H., Sawitzke, S. L. und Holden, M. E. 1993.** *Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae).* Am. Mus. Nov. 3061: 1-32.
- Wainwright, P. C. 1994.** *Functional morphology as a tool in ecological research.* In: *Ecological morphology: Integrative organismal biology*, (Eds.) Wainwright, P. C. und Reilly, S. M., The University of Chicago Press, Chicago. S. 42-59.

- Washburn, S. L. 1951.** *The new physical anthropology.* Acad. Sci., Ser. 11(13): 298-304.
- Wassif, K. und Madkour, G. 1968-1969.** *The structure of the hyoid bone, larynx and upper part of trachea in some Egyptian bats.* Bull. Zool. Soc. Egypt 22: 15-26.
- Watts, C. H. S. 1975.** *Vocalization in Australian hopping mice (Notomys).* J. Zool. (Lond.) 177: 247-263.
- Watts, C. H. S. 1980.** *Vocalization in nine species of rat.* J. Zool. (Lond.) 191: 531-555.
- Weatherbee, S. D., Behringer, R. R., Rasweiler IV, J. J. und Niswander, L. L. 2006.** *Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes in underlying amniote limb diversification.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103(41): 15103-15107.
- Weber, M. 1904.** *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.* G. Fischer, Jena.
- Westheide, W. und Rieger, R. R. 2004.** *Spezielle Zoologie, Teil 2.* Spektrum Akademischer Verlag, München.
- Weithofer, A. 1887.** *Zur Kenntnis der fossilen Chiropteren der französischen Phosphorite.* Sitzb. K. Akad. Wissenschaft. Wien 96: 341-361.
- Wheeler, Q. D. und Meier, R. 2000.** *Species concepts and phylogenetic theory. A debate.* Columbia University Press, New York.
- Wible, J. R. und Covert, H. H. 1987.** *Primates: cladistic diagnosis and relationships.* J. Hum. Evol. 16: 1-22.
- Wible, J. R. und Martin, J. R. 1993.** *Ontogeny of the tympanic floor and roof in archontans.* In: *Primates and their relatives in phylogenetic perspective*, (Ed.) MacPhee, R. D. E., Plenum Press, New York.
- Wible, J. R. und Novacek, M. J. 1988.** *Cranial evidence for the monophyletic origin of bats.* Am. Mus. Novit. 2911: 1-19.
- Wiesemüller, B., Rothe, H. und Henke, W. 2002.** *Phylogenetische Systematik.* Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. und Funk, V. A. 1991.** *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures.* Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 19: 1-158.
- Wilson, D. E. und Reeder, D. M. (Eds.) 1993.** *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wilson, D. E. und Reeder, D. M. (Eds.) 2005.** *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wind, J. 1970.** *On the phylogeny and the ontogeny of the human larynx. A morphological and functional study.* Wolters-Noordhoff Publishing, Groningen.
- Winge, H. 1941.** *The interrelationships of mammalian genera. Vol. 1: Monotremata,*

- Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata*. C. A. Reitzels, Kopenhagen.
- Wood, A. E. 1955.** *A revised classification of the rodents*. J. Mammal. 36: 165-187.
- Wood, A. E. 1959.** *Eocene radiation and phylogeny of the rodents*. Evolution 13: 354-361.
- Wood, A. E. 1962.** *The early Tertiary rodents of the family Paramyidae*. Transact. Phil. Soc. Philad. 52: 1-261.
- Wood, A. E. 1965.** *Grades and clades among rodents*. Evolution 19: 115-130.
- Woodburne, M. O. (Ed.) 1987.** *Cenozoic mammals of North America, geochronology and biostratigraphy*. University California Press, Berkeley.
- Wright, P. C., Simons, E. L. und Gursky, S. (Eds.) 2003.** *Tarsiers: Past, present, and future*. Rutgers University Press, New Brunswick-New Jersey-London.
- Wyder, M. 1998.** *Goethes Naturmodell. Die Scala naturae und ihre Transformationen*. Böhlau-Verlag, Köln-Weimar-Wien.
- Xijun, N., Yuanqing, W., Yaoming, H. und Chuankui, L. 2004.** *A euprimate skull from the early Eocene of China*. Nature 427: 65-68.
- Xijun, N und Zhuding, Q. 2002.** *The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implications for biochronology and paleoecology*. J. Hum Evol. 42: 535-54
- Yoder, A. D. 1992.** *The applications and limitations of ontogenetic comparisons for phylogeny reconstruction: The case of the strepsirrhine internal carotid artery*. J. Hum. Evol. 23: 183-195.
- Yoder, A. D. 1997.** *Back to the future: A synthesis of strepsirrhine systematics*. Evol. Anthropol. 6: 11-22.
- Zeller, U. 1986a.** *Ontogeny and cranial morphology of the tympanic region of the Tupaiidae, with special reference to Ptilocercus*. Fol. Primatol. 47: 61-80.
- Zeller, U. 1986b.** *The systematic relations of tree shrews: Evidence from skull morphogenesis*. In: *Primate Evolution*, (Eds.) Else, J. G. und Lee, P. C., Cambridge University Press, Cambridge. S. 273-280.
- Zeller, U. 1987.** *Morphogenesis of the mammalian skull with special reference to Tupaia*. In: *Morphogenesis of the mammalian skull*, (Eds.) Kuhn, H. J. und Zeller, U. A., Verlag Paul Parey, Hamburg. S. 17-50.
- Zimmer, C. 1991.** *Family affairs*. Discover 12: 64-65.
- Zuckermandl, E. 1891.** *Makroskopische Anatomie der Zähne*. Handb. Zahnheilkunde 1: 1-208.

APPENDICES

(der elektronische Appendix entspricht einer erweiterten Ausgabe:
AMIRA-Dateien, Osteofotografien, Datenmatrices, Zeichnungen,
etc.)

ABBILDUNGEN ZUR HYOLARYNGEALMORPHOLOGIE

Abbildung aus Copyrightgründen nicht verwendet.

Abb. 1. Orientierungspunkte zur Verdeutlichung der betrachteten Perspektiven des Hyolaryngealkomplexes anhand eines *Galago*-Repräsentanten. Modifiziert nach www.wildlife-art.nl/.../Looten_gerard/galago.jpg.

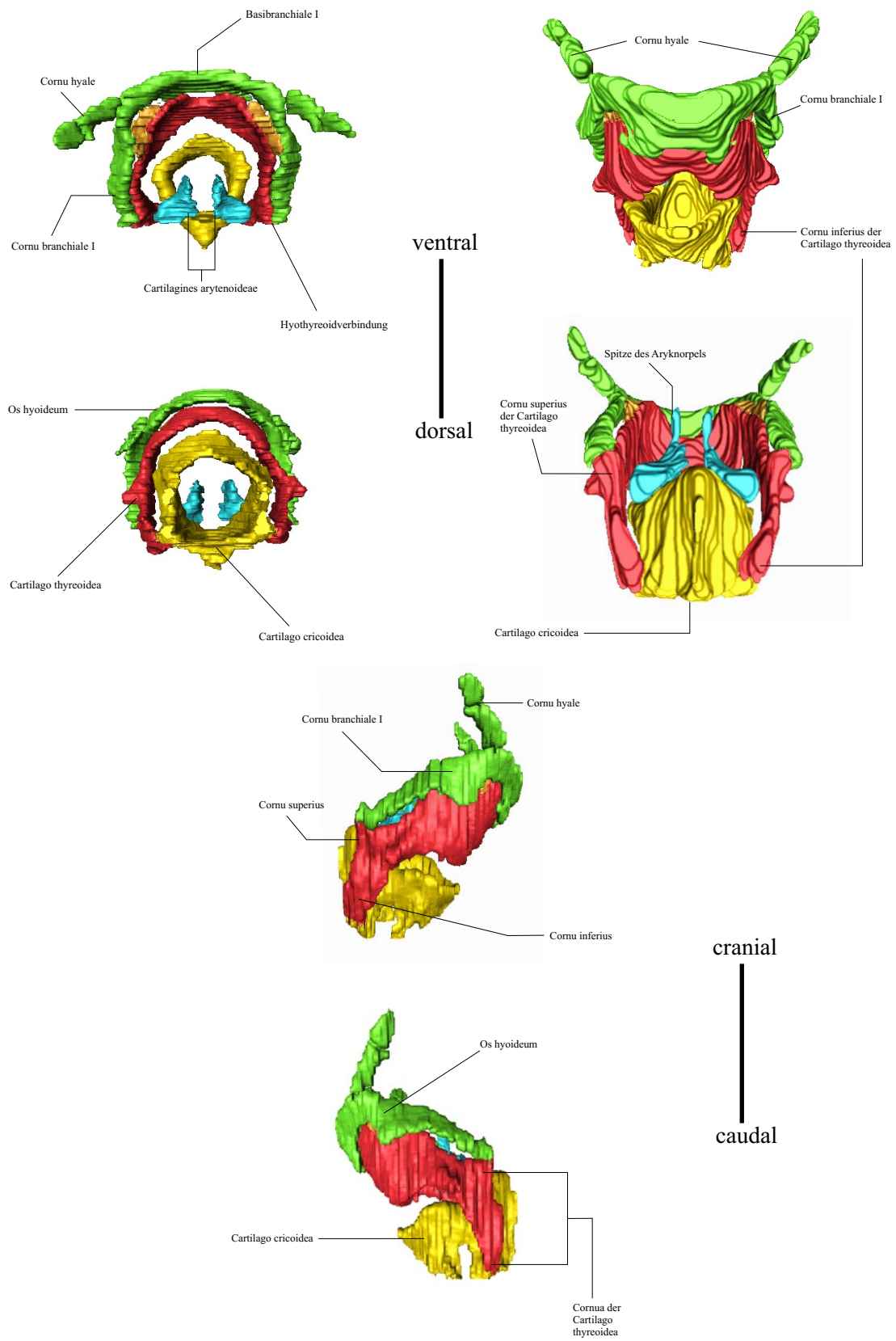


Abb. 2. Terminologie der Hyolaryngealregion. Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt. Alle Modellgrößen sind im 3. Kapitel aufgeführt.

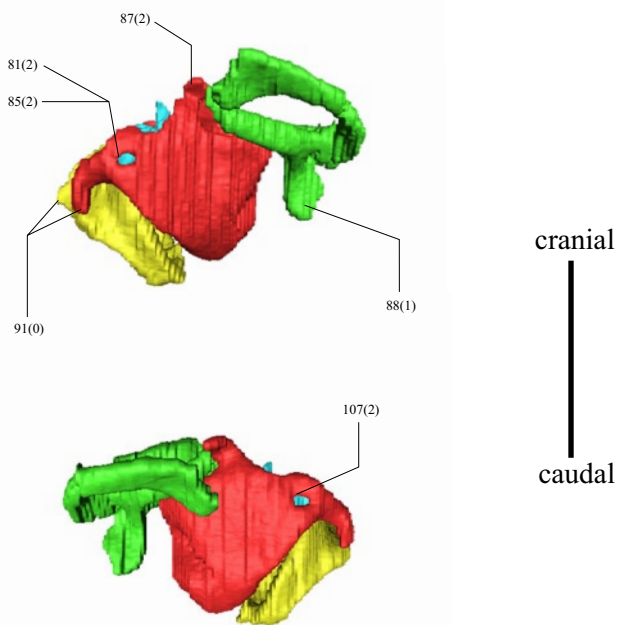
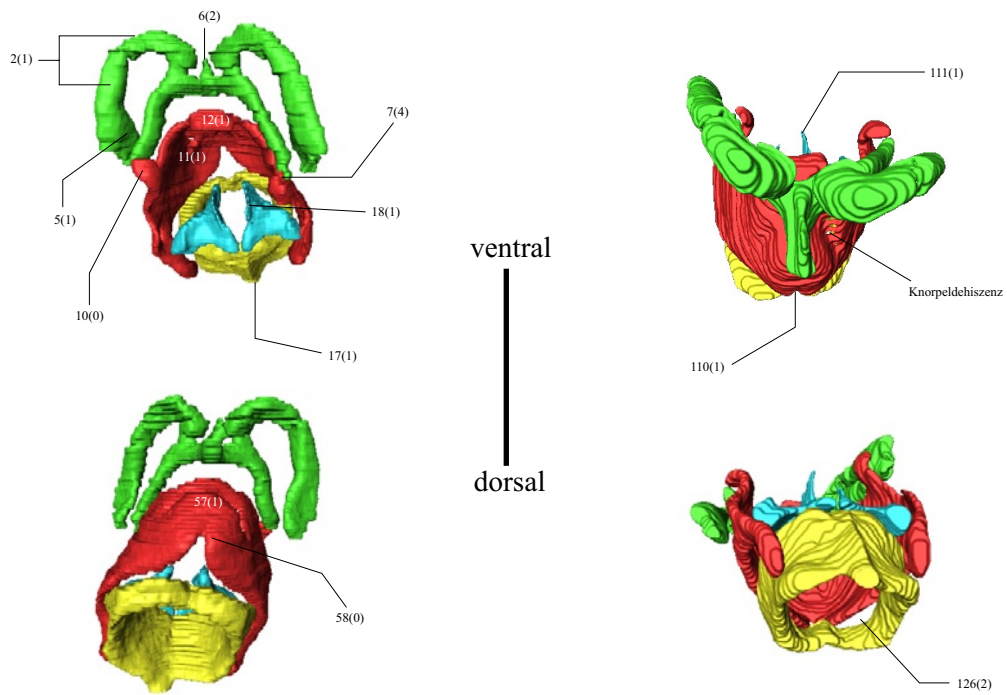


Abb. 3. Hyolaryngealregion von *Moschus* (Artiodactyla). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

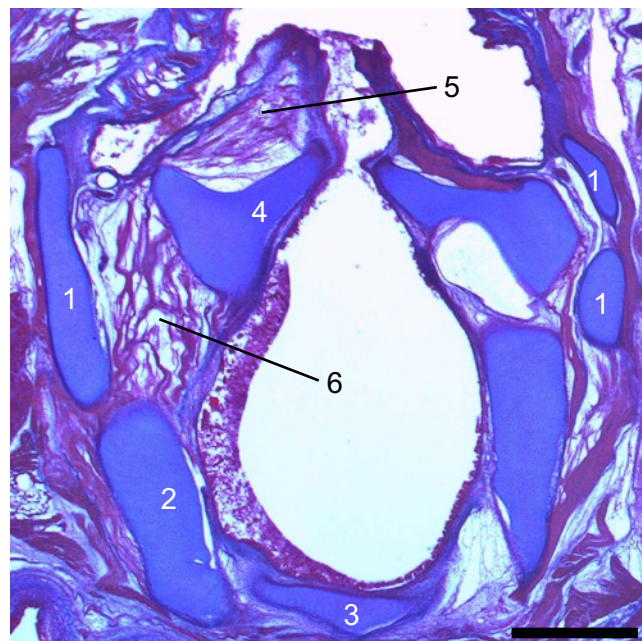
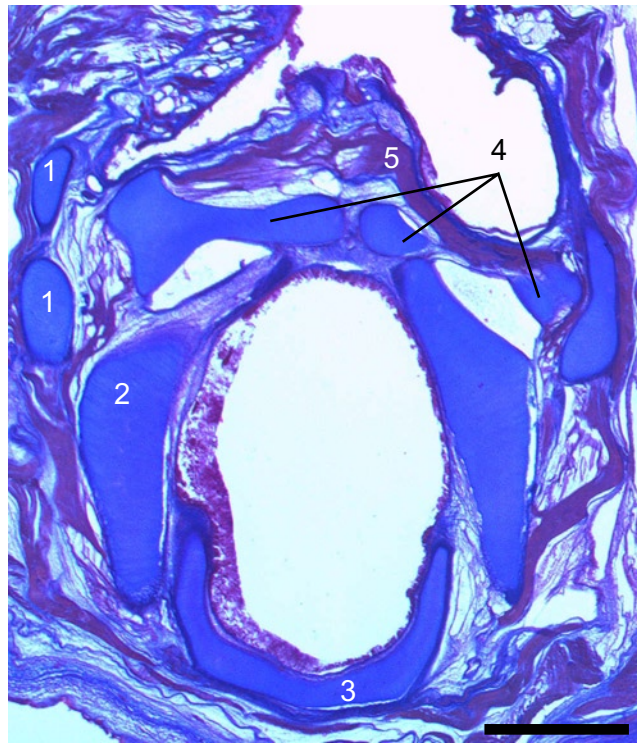


Abb. 4. *Moschus moschiferus* (Moschidae, 39 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 148-2 (oben) und 152-2 (jeweils 40 μ). 1 Cartilago thyroidea; 2 Cartilago cricoidea; 3 Trachealknorpel; 4 Cartilago arytenoidea; 5 M. transversus arytenoideus; 6 M. cricoarytenoideus lateralis. Massstab: 1,0 mm.

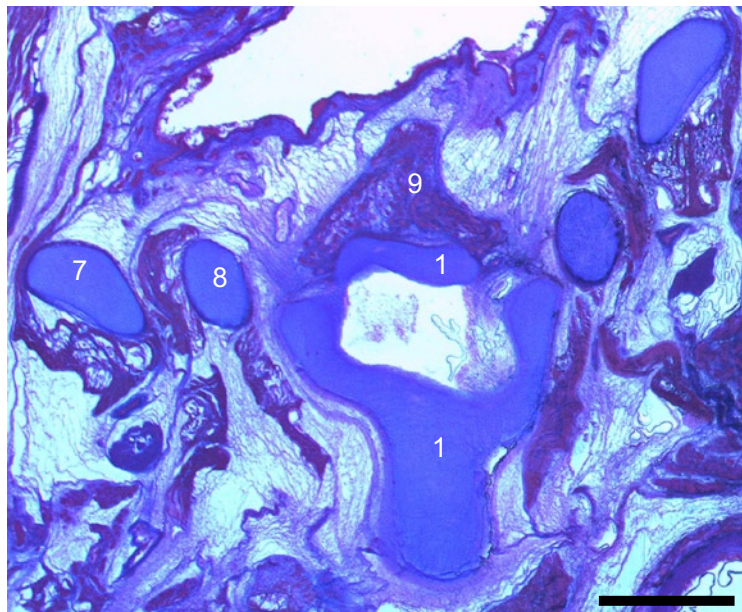
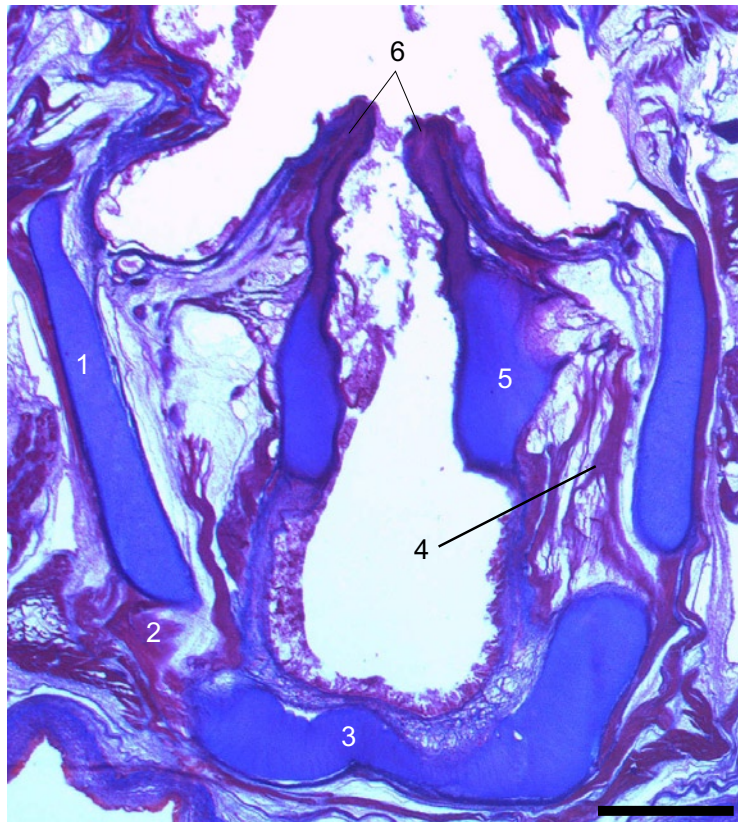


Abb. 5. *Moschus moschiferus* (Moschidae, 39 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 158-2 (oben) und 183-2 (jeweils 40 μ). 1 Cartilago thyreoidea; 2 M. cricothyreoideus; 3 Cartilago cricoidea; 4 M. cricoarytenoideus lateralis; 5 Cartilago arytenoidea; 6 Proc. Santorini; 7 Cornu hyale; 8 Cornu branchiale I; 9 Epiglottis. Massstab: 1,0 mm.

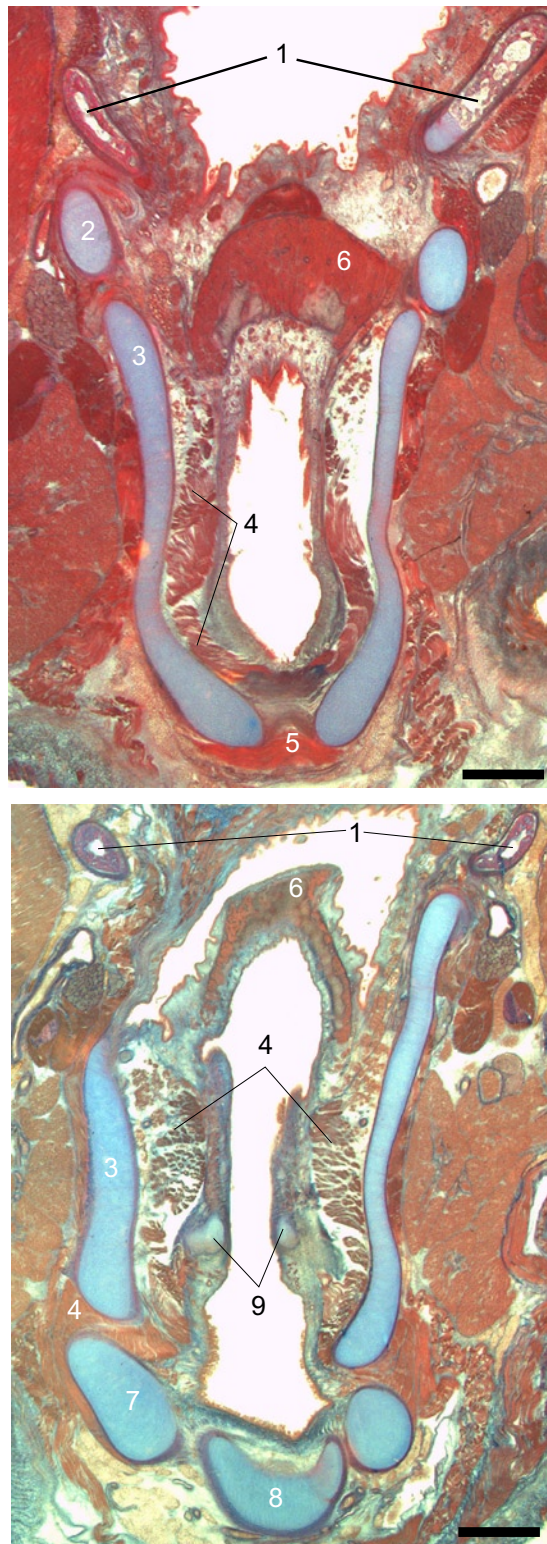


Abb. 6. *Moschus moschiferus* (70 mm-Stadium; Moschidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 340 (oben) und 356 (jeweils 30 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 M. thyreoarytenoideus; 5 M. cricothyreoideus; 6 Epiglottis; 7 Cartilago cricoidea; 8 Trachealknorpel; 9 Cartilago arytenoidea. Masstab: 1,0 mm.



Abb. 7. *Moschus moschiferus* (70 mm-Stadium; Moschidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 380 (oben) und 390 (jeweils 30 μ). 1 Cartilago cuneiformis (Wrisbergscher Knorpel); 2 M. arytenoideus transversus; 3 Cartilago arytenoidea; 4 Cartilago thyreoidea; 5 M. cricothyreoideus; 6 Cartilago cricoidea; 7 erste Trachealknorpel; 8 M. cricoarytenoideus lateralis; 9 M. cricoarytenoideus lateralis. Masstab: 1,0 mm.

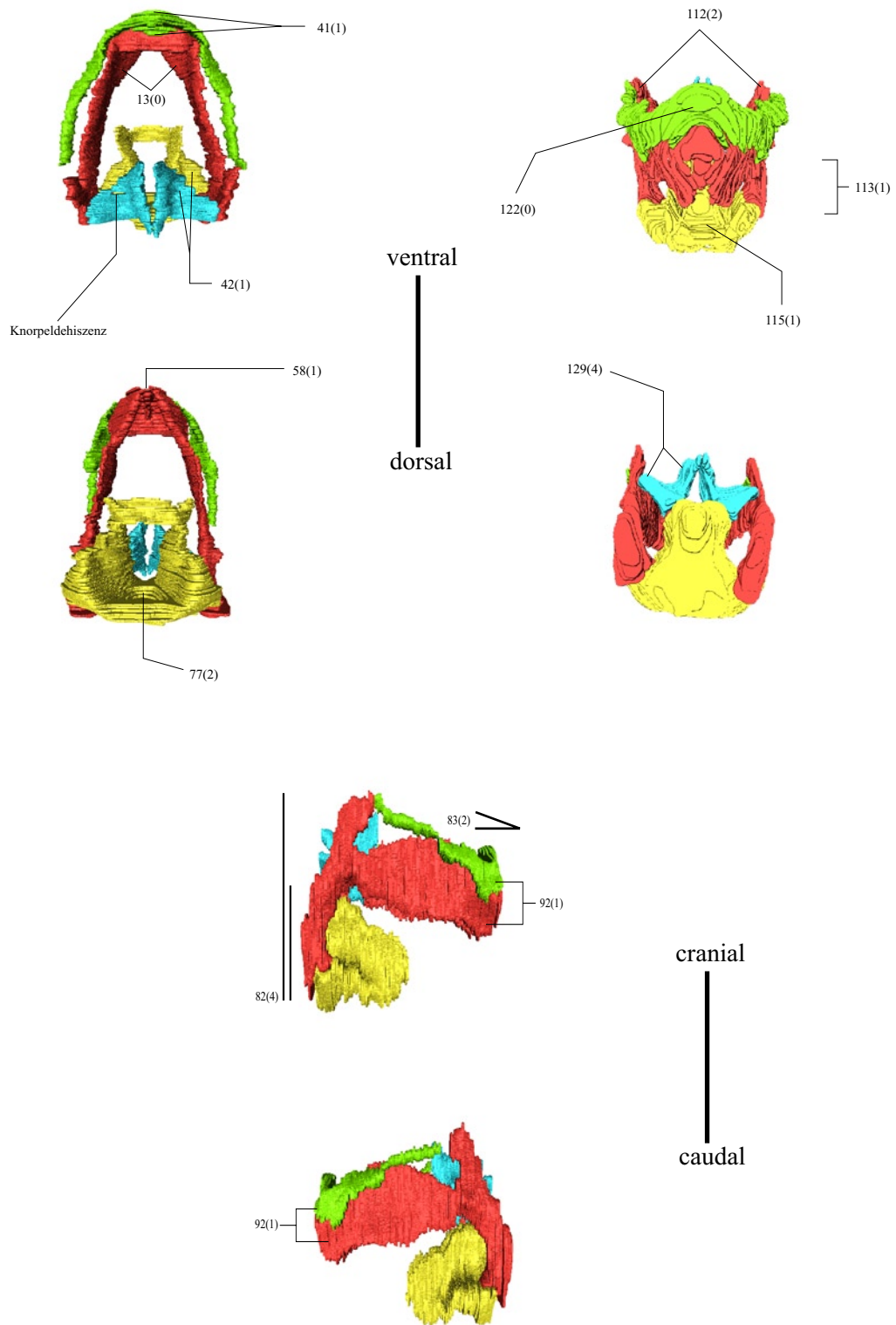


Abb. 8. Hyolaryngealregion von *Chaerephon* (Chiroptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

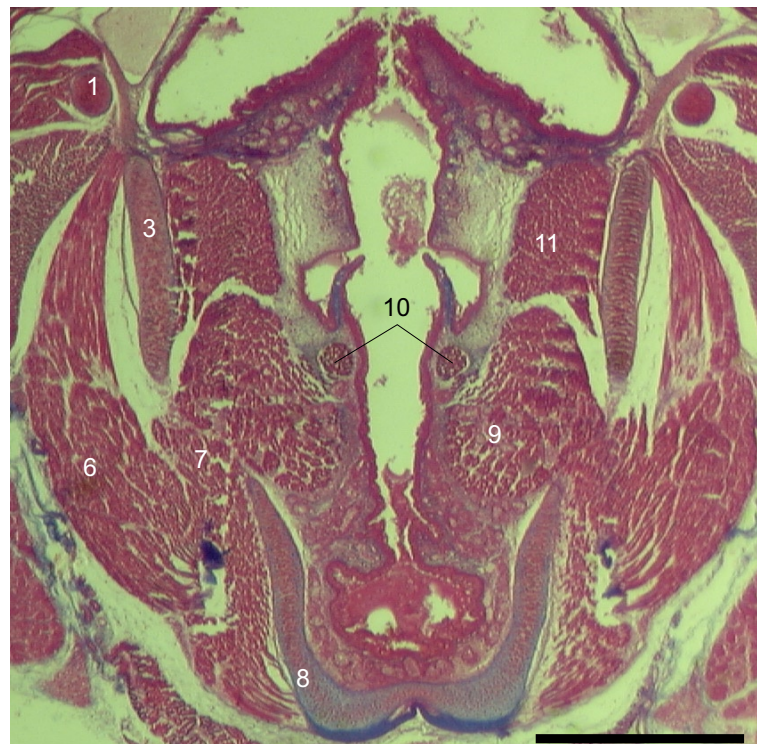
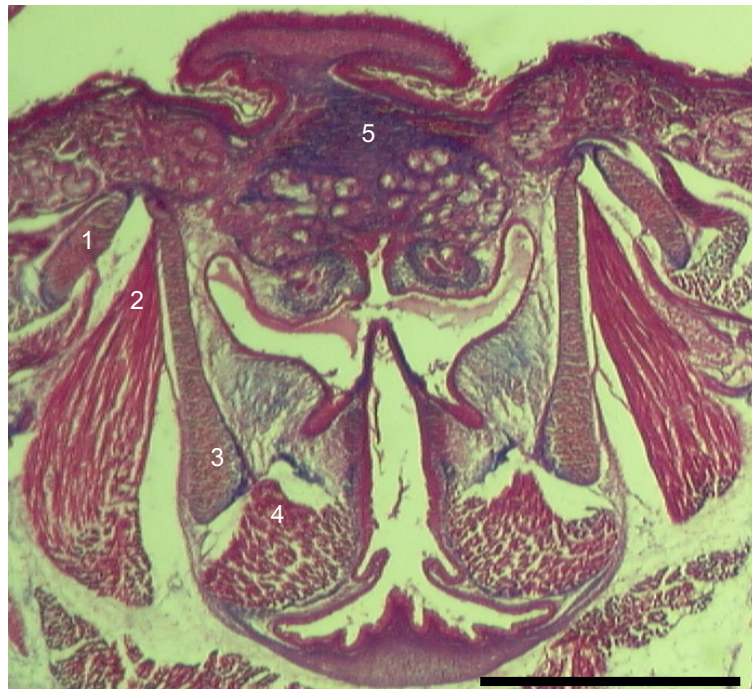


Abb.9. *Chaerephon pumila* (Molossidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 22-5-1 (oben) und 25-4-2 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 M. cricothyreoideus; 5 Epiglottis; 6 M. cricoarytenoideus, Portio externa; 7 M. cricoarytenoideus, Portio interna; 8 Cartilago cricoidea; 9 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 10 M. thyreoarytenoideus; 11 M. arytenoideus transversus. Masstab: 0,5 mm.

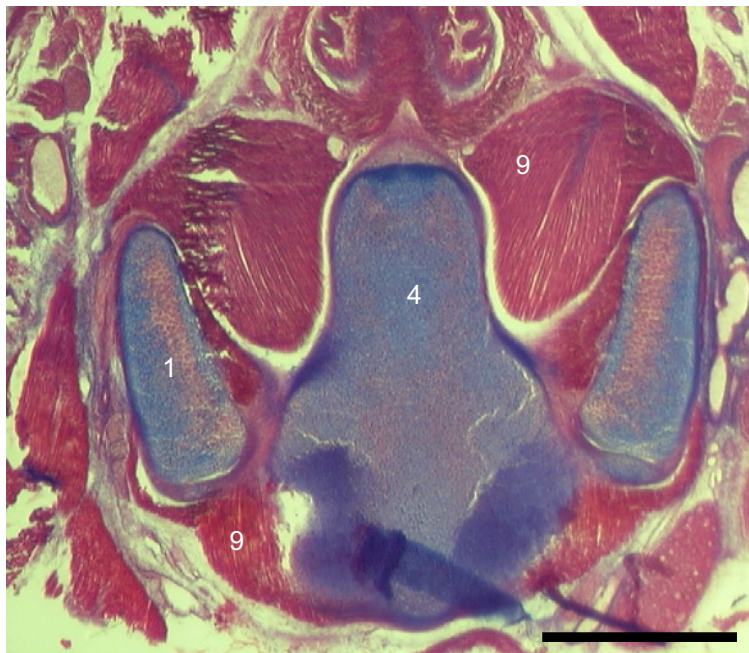
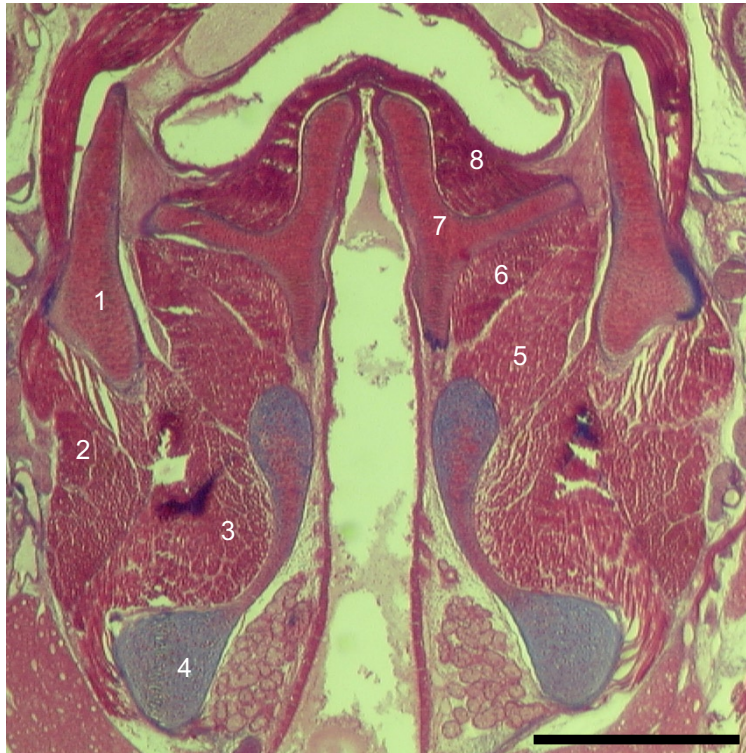


Abb. 10. *Chaerephon pumila* (Molossidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 27-4-3 (oben) und 29-1-2 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago thyreoidea; 2 M. cricothyreoideus, Portio externa; 3 M. cricothyreoideus, Portio interna; 4 Cartilago cricoidea; 5 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 6 M. cricoarytenoideus lateralis; 7 Cartilago arytenoidea, 8 M. arytenoideus transversus; 8 Cartilago cricoidea; 9 M. cricoarytenoideus posterior. Masstab: 0,5 mm.

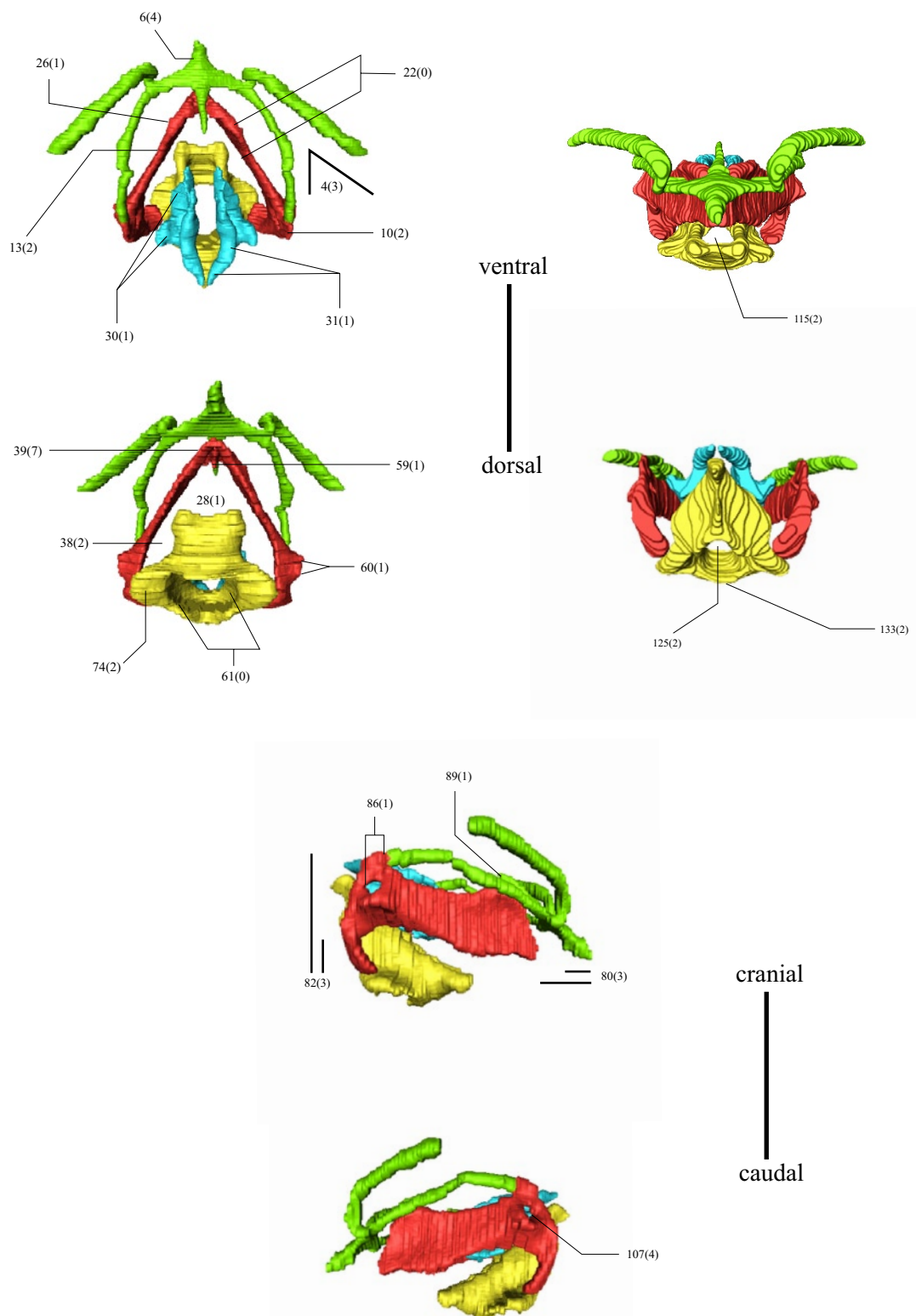


Abb. 11. Hyolaryngealregion von *Micronycteris* (Chiroptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

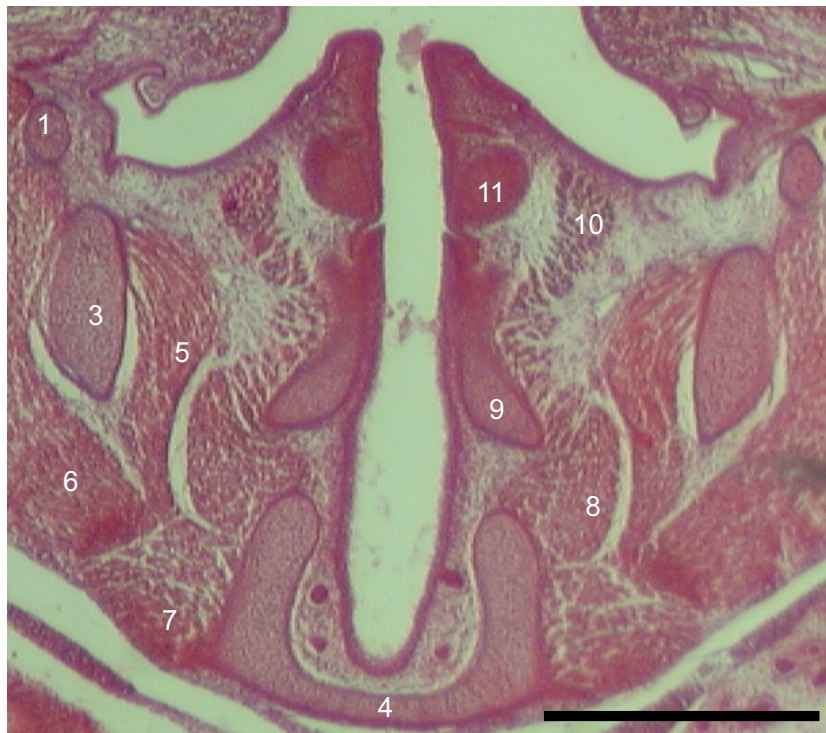
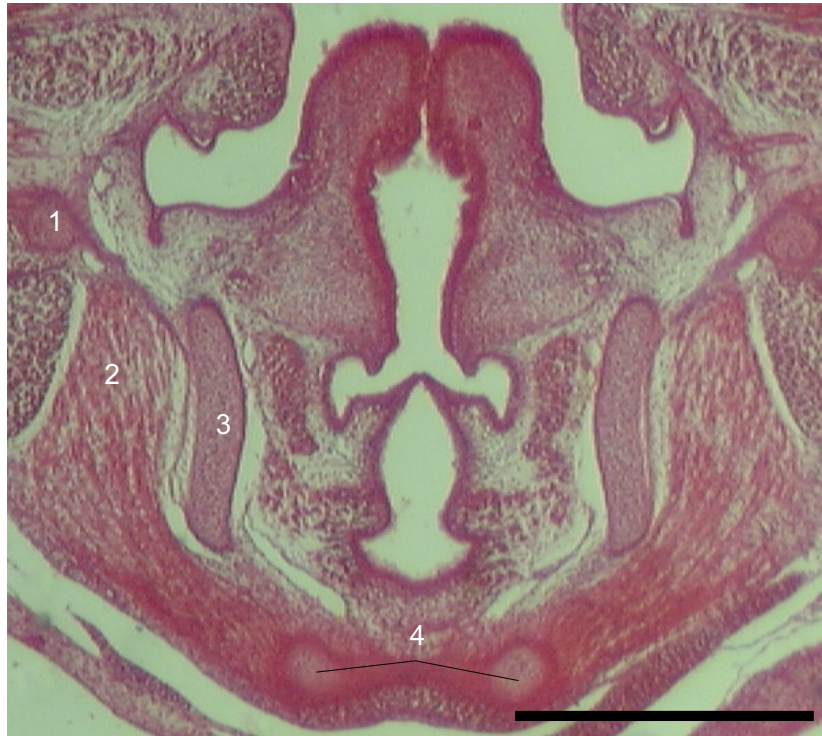


Abb. 12. *Micronycteris minuta* (Phyllostomidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 17-4-5 (oben) und 19-1-4 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 *M. cricothyroideus*; 3 *Cartilago thyreoidea*; 4 *Cartilago cricoidea*; 5 *M. cricothyroideus*, Portio interna; 6 *M. cricothyroideus*, Portio interna; 7 *M. cricothyroideus*; 8 *M. cricoarytenoideus lateralis*; 9 *Cartilago arytenoidea*; 10 *M. thyreoarytenoideus*; 11 Proc. Santorini. Massstab: 0,5 mm.

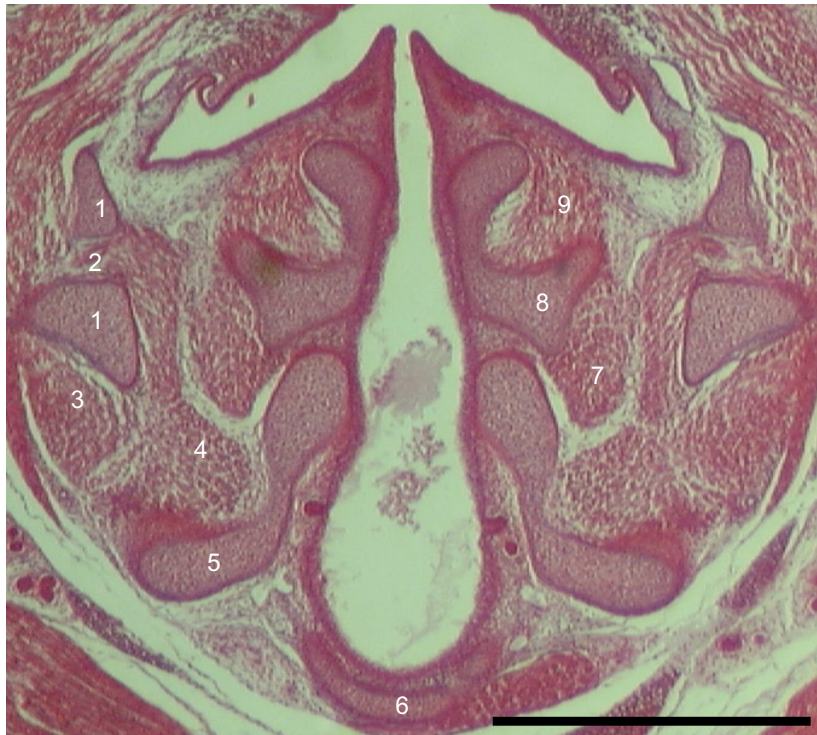


Abb. 13. *Micronycteris minuta* (Phyllostomidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 19-5-4 (oben) und 20-5-3 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago thyroidea; 2 Foramen thyroideum; 3 M. cricothyroideus, Portio externa; 4 M. cricothyroideus, Portio interna; 5 Cartilago cricoidea; 6 erster Trachealknorpel; 7 M. cricoarytenoideus lateralis; 8 Cartilago arytenoidea; 9 M. arytenoideus transversus; 10 M. cricoarytenoideus posterior; 11 Cartilago interarytenoidea (wurde im 3D-Modell nicht berücksichtigt). Masstab: 1,0 mm.

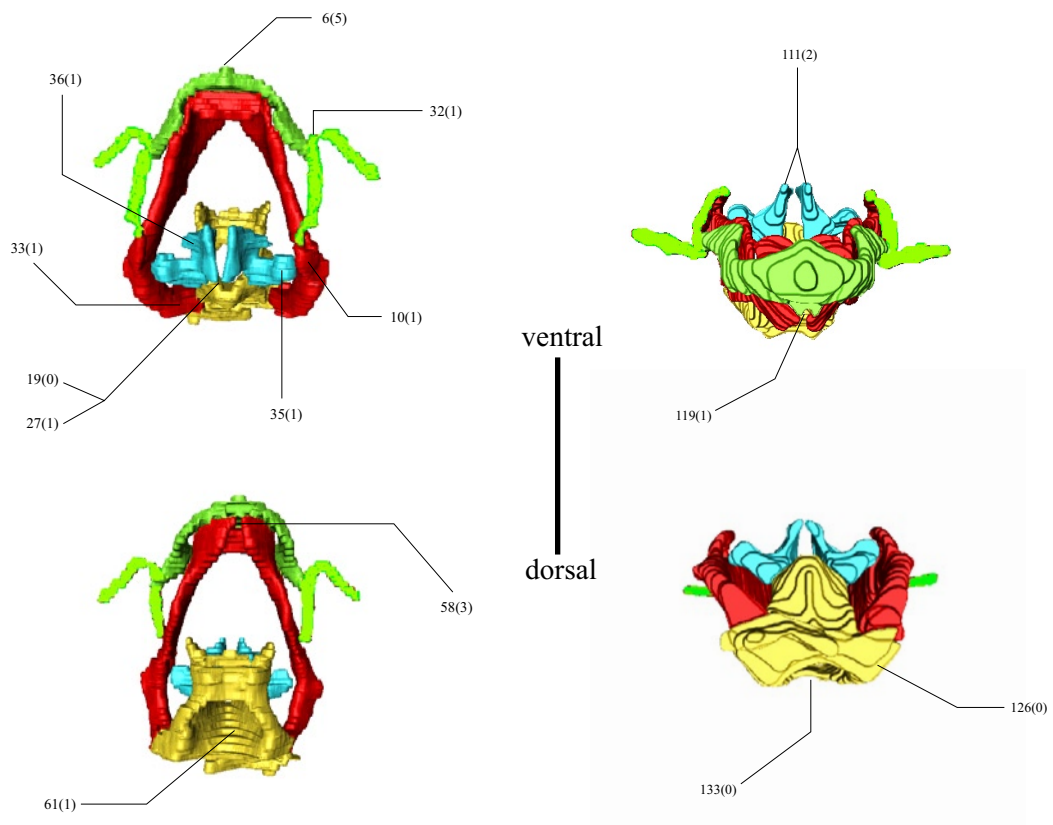


Abb. 14. Hyolaryngealregion von *Molossops* (Chiroptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

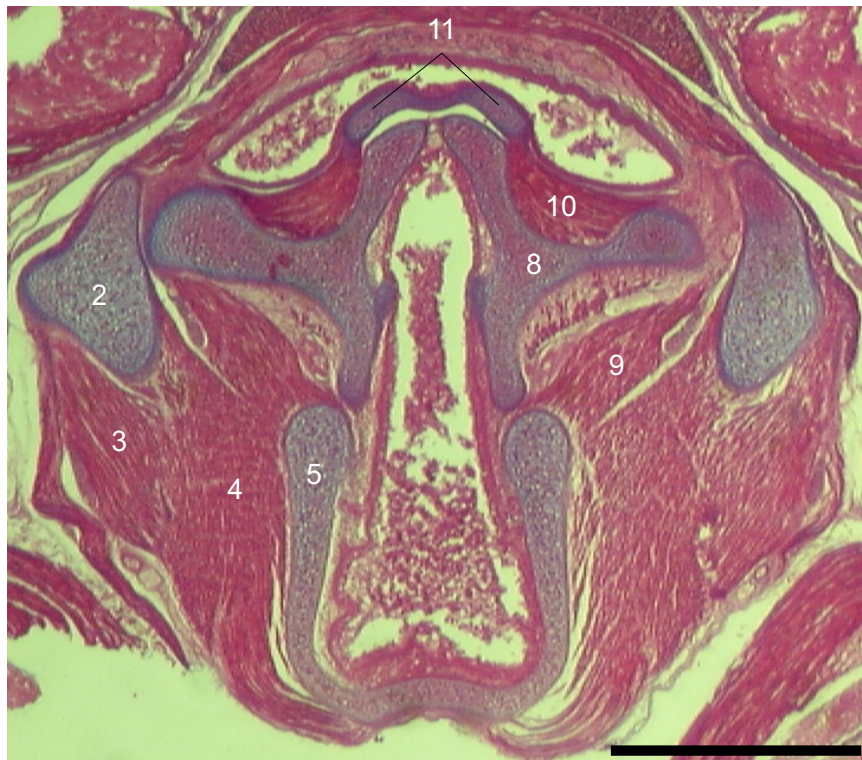
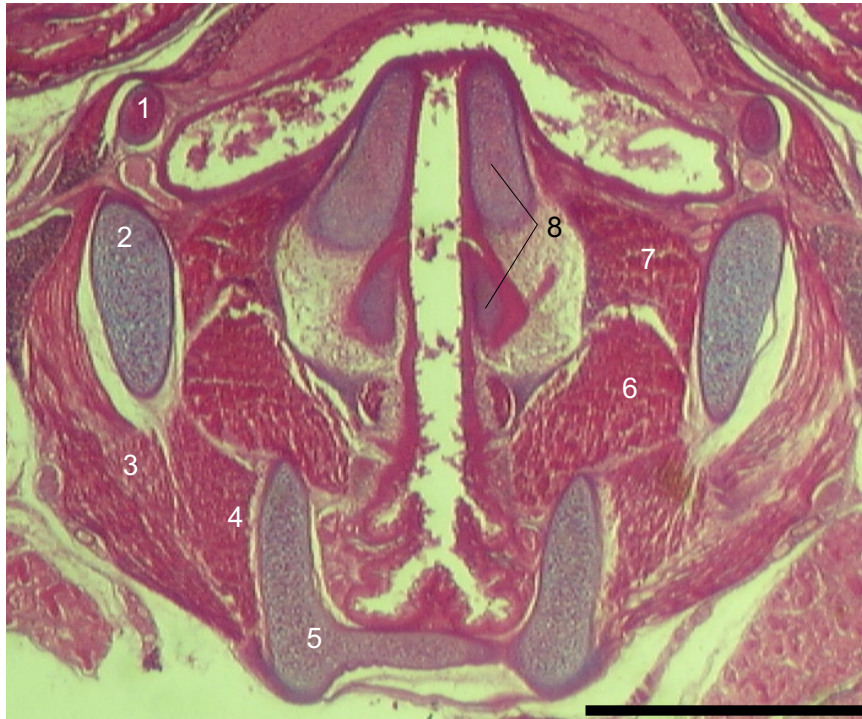


Abb. 15. *Molossops temminckii* (Molossidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 15-1-3 (oben) und 15-5-4 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyreoidea; 3 M. cricothyreoideus, Portio externa; 4 M. cricothyreoideus, Portio interna; 5 Cartilago cricoidea; 6 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 7 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 8 Cartilago arytenoidea; 9 M. cricoarytenoideus lateralis; 10 M. arytenoideus transversus; 11 Cartilago interarytenoidea (wurde im 3D-Modell nicht berücksichtigt). Massstab: 0,5 mm.

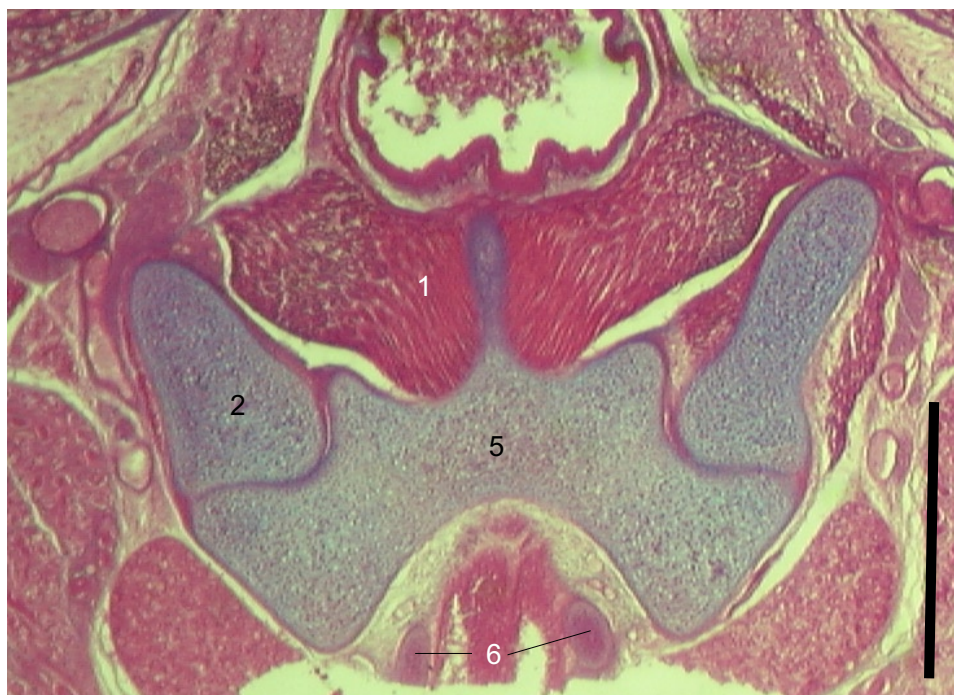
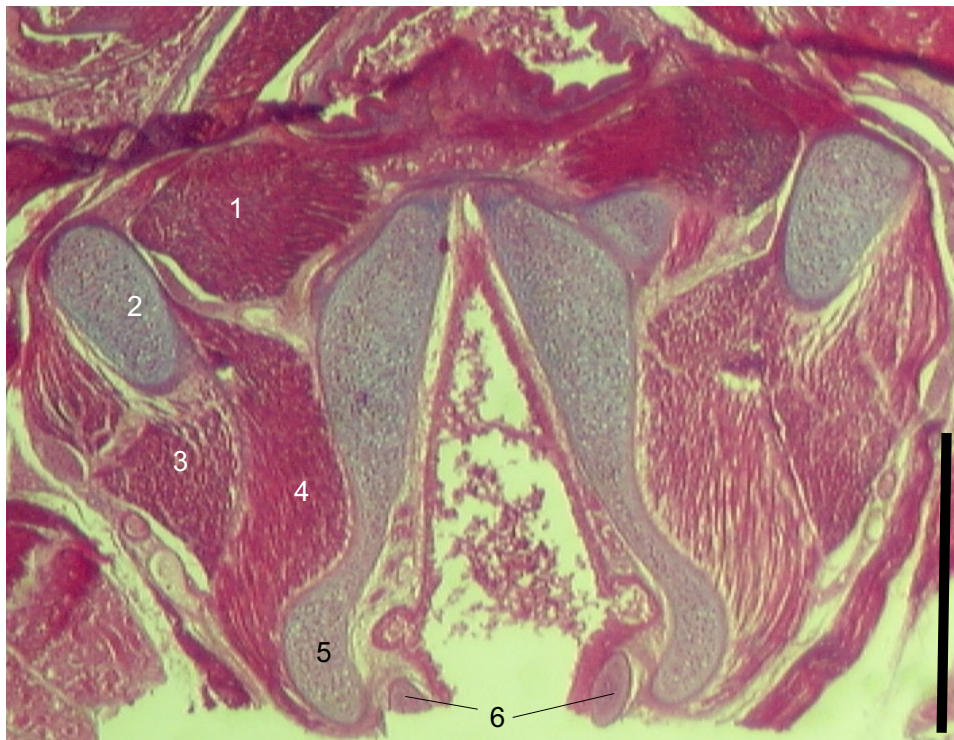


Abb. 16. *Molossops temminckii* (Molossidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 16-2-5 (oben) und 16-6-1 (jeweils 10 μ). 1 M. cricoarytenoideus posterior; 2 Cartilago thyroidea; 3 M. cricothyroideus, Portio externa; 4 M. cricothyroideus, Portio interna; 5 Cartilago cricoidea; 6 erster Trachealknorpel. Massstab: 0,5 mm.

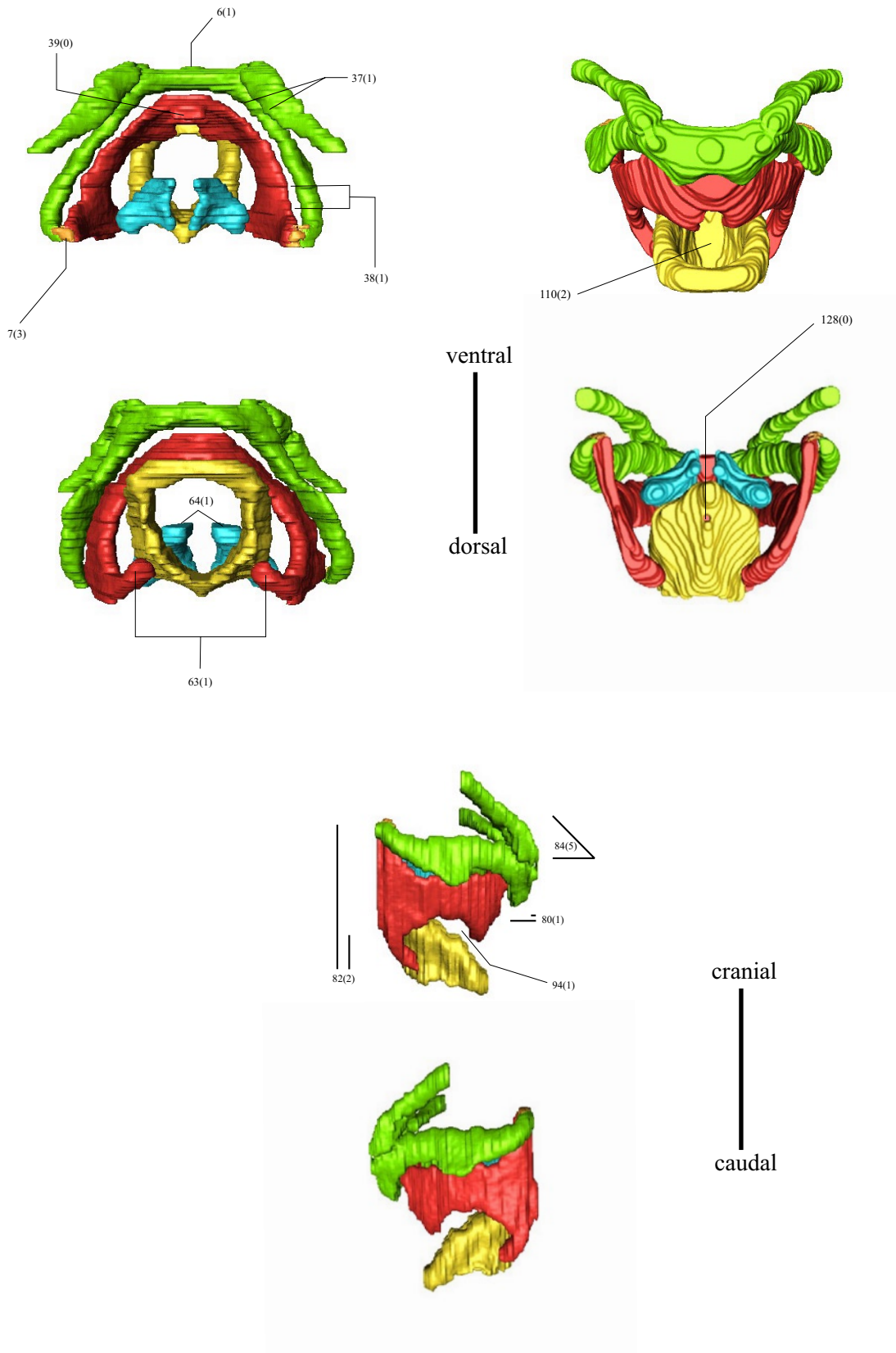


Abb. 17. Hyolaryngealregion von *Rousettus* (Chiroptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.



Abb. 18. *Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 29-2-4 (oben) und 30-1-3 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Corpus ossis hyoidei; 3 Cartilago thyroidea; 4 Cornu branchiale I. Massstab: 0,25 mm.

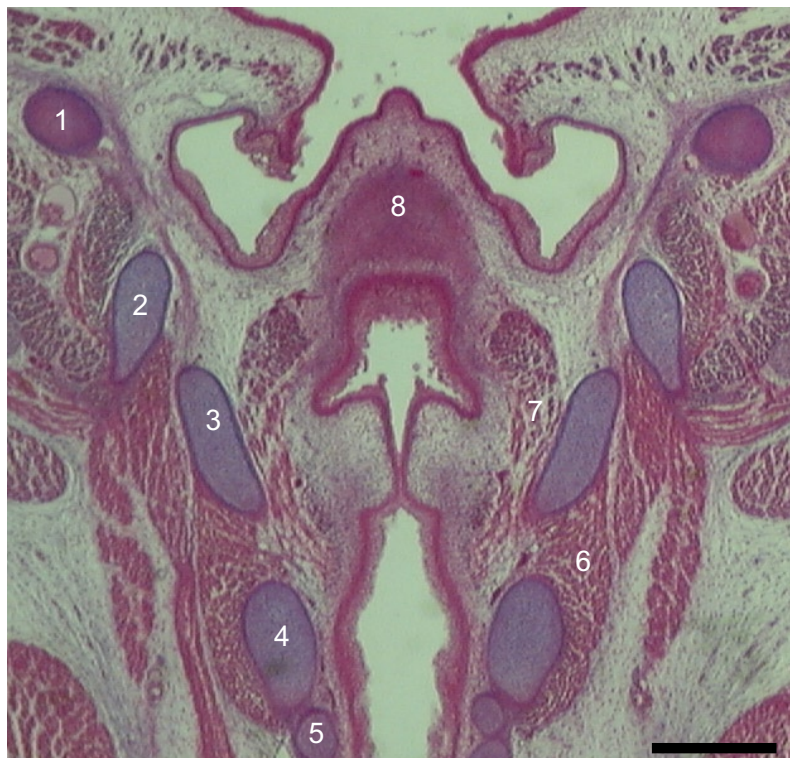


Abb. 19. *Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 30-4-1 (oben) und 31-4-2 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Cartilago cricoidea; 5 erster Trachealknorpel; 6 M. cricothyreoideus; 7 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 8 Epiglottis. Massstab: 0,25 mm.

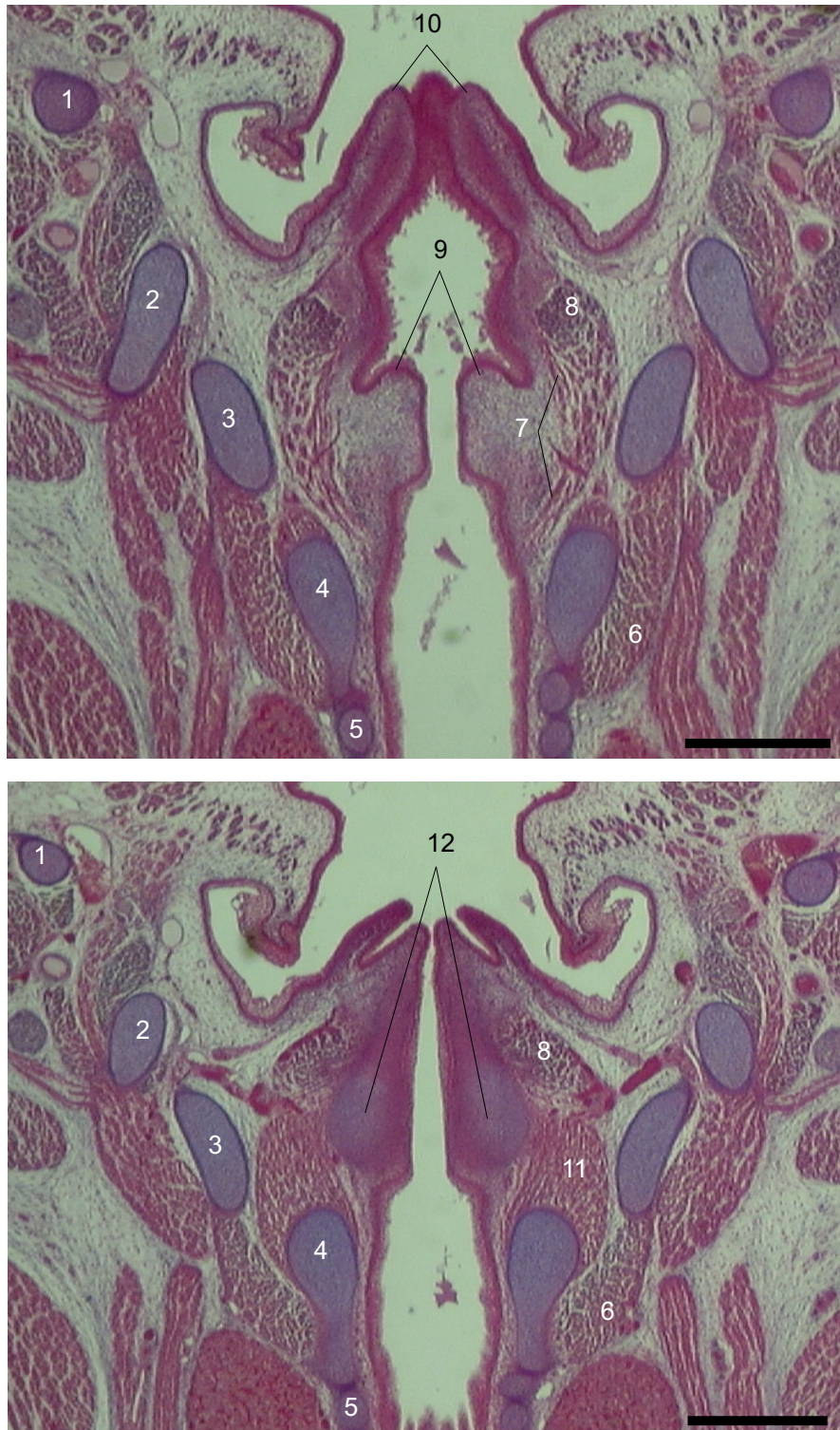


Abb. 20. *Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 32-2-4 (oben) und 33-2-4 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Cartilago cricoidea; 5 erster Trachealknorpel; 6 M. cricothyreoideus; 7 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 8 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 9 Plica vocalis; 10 Plica aryepiglottica; 11 M. cricoarytenoideus lateralis; 12 Cartilago arytenoidea. Masstab: 0,25 mm.

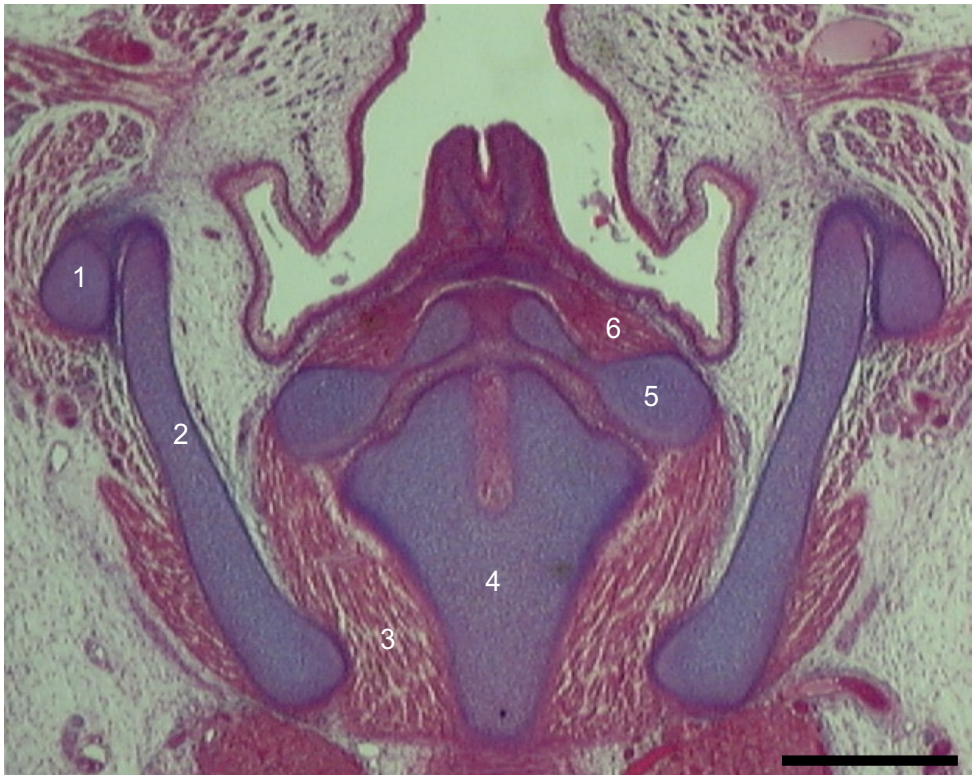


Abb. 21. *Rousettus aegyptiacus* (Pteropodidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 34-3-5 (oben) und 34-4-4 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyroidea; 3 M. cricoarytenoideus posterior; 4 Cartilago cricoidea; 5 Cartilago arytenoidea; 6 M. arytenoideus transversus. Massstab: 0,25 mm.

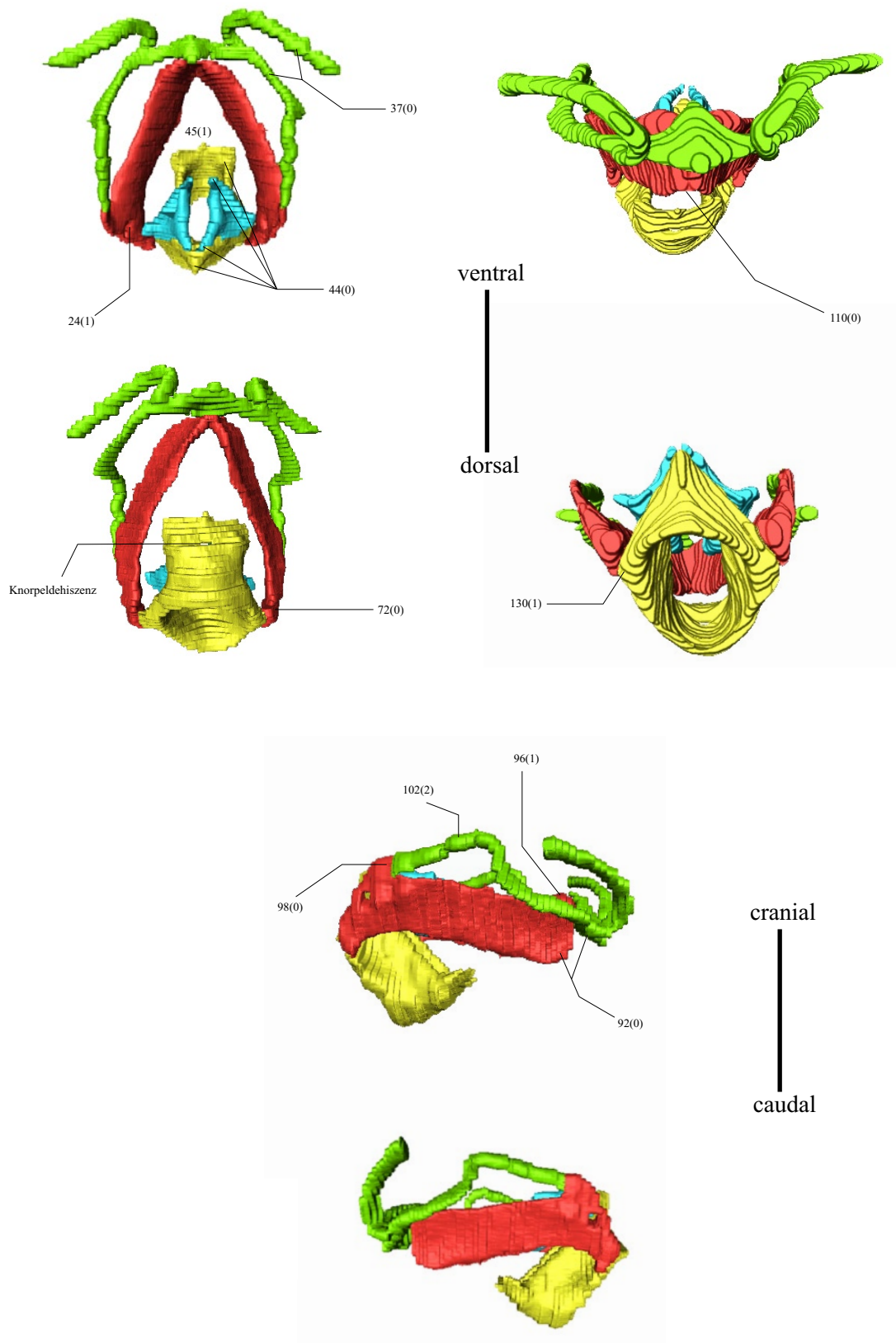


Abb. 22. Hyolaryngealregion von *Tonatia* (Chiroptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

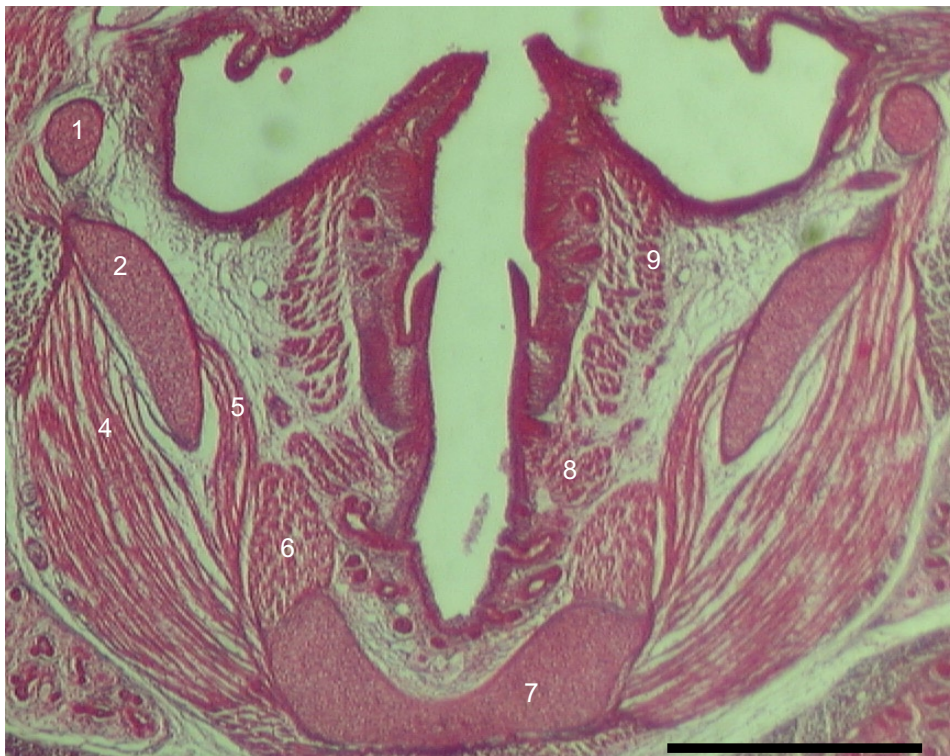
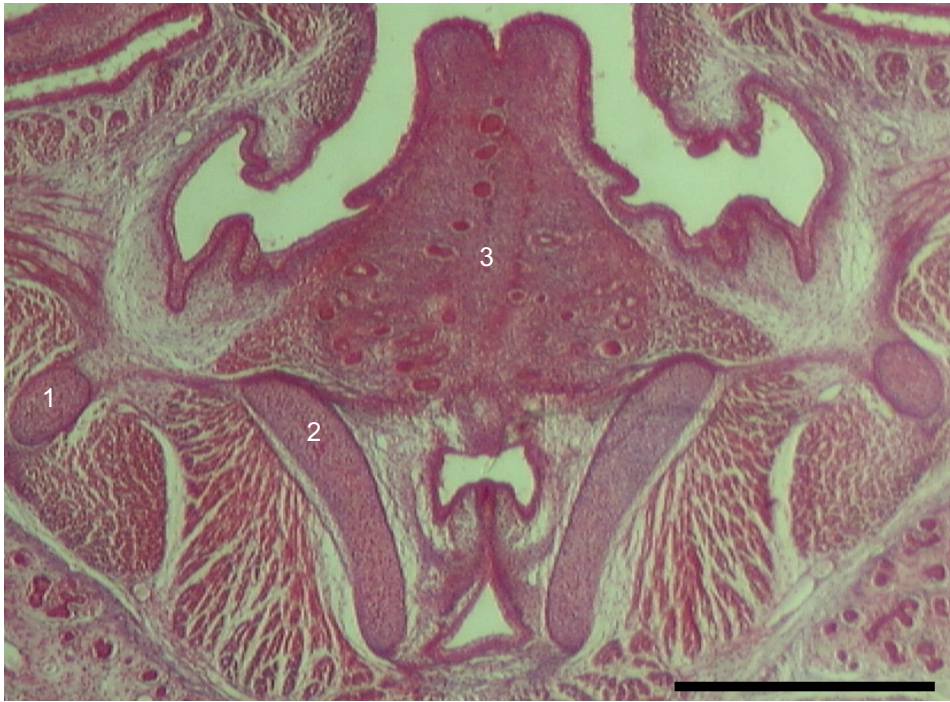


Abb. 23. *Tonatia bidens* (Phyllostomidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 34-1-1 (oben) und 38-1-1 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyroidea; 3 Epiglottis; 4 M. cricothyroideus, Portio externa; 5 M. cricothyroideus, Portio interna; 6 M. cricoarytenoideus lateralis; 7 Cartilago cricoidea; 8 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 9 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis. Masstab: 0,5 mm.

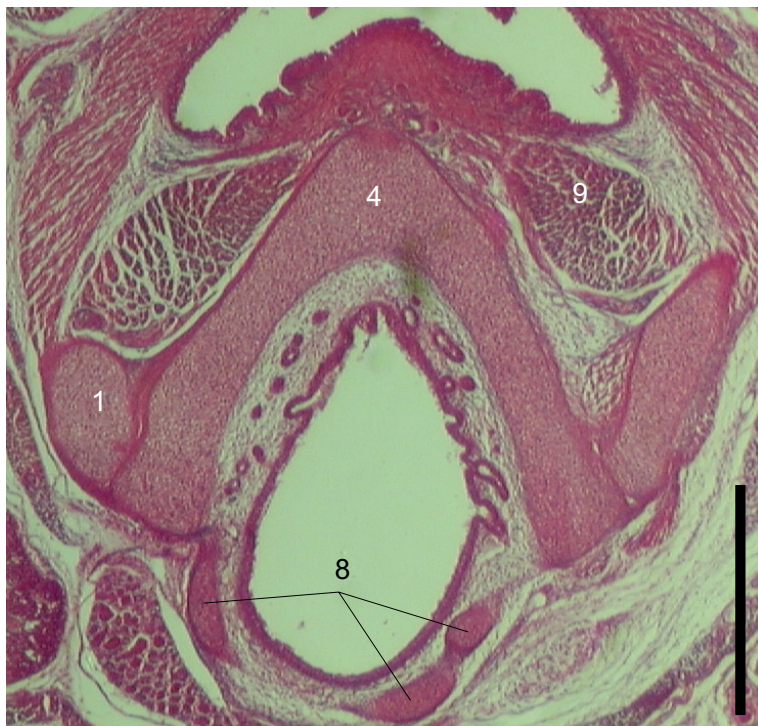
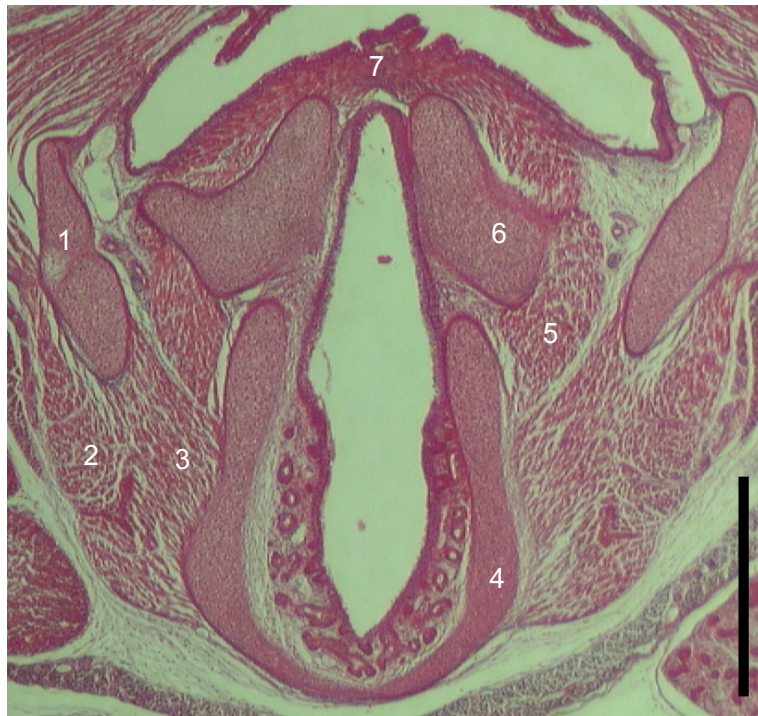


Abb. 24. *Tonatia bidens* (Phyllostomidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 40-1-1 (oben) und 41-2-4 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago thyroidea; 2 M. cricothyroideus, Portio externa; 3 M. cricothyroideus, Portio interna; 4 Cartilago cricoidea; 5 M. cricoarytenoideus lateralis; 6 Cartilago arytenoidea; 7 M. transversus arytenoideus; 8 Trachealknorpel; 9 M. cricoarytenoideus posterior. Massstab: 0,5 mm.

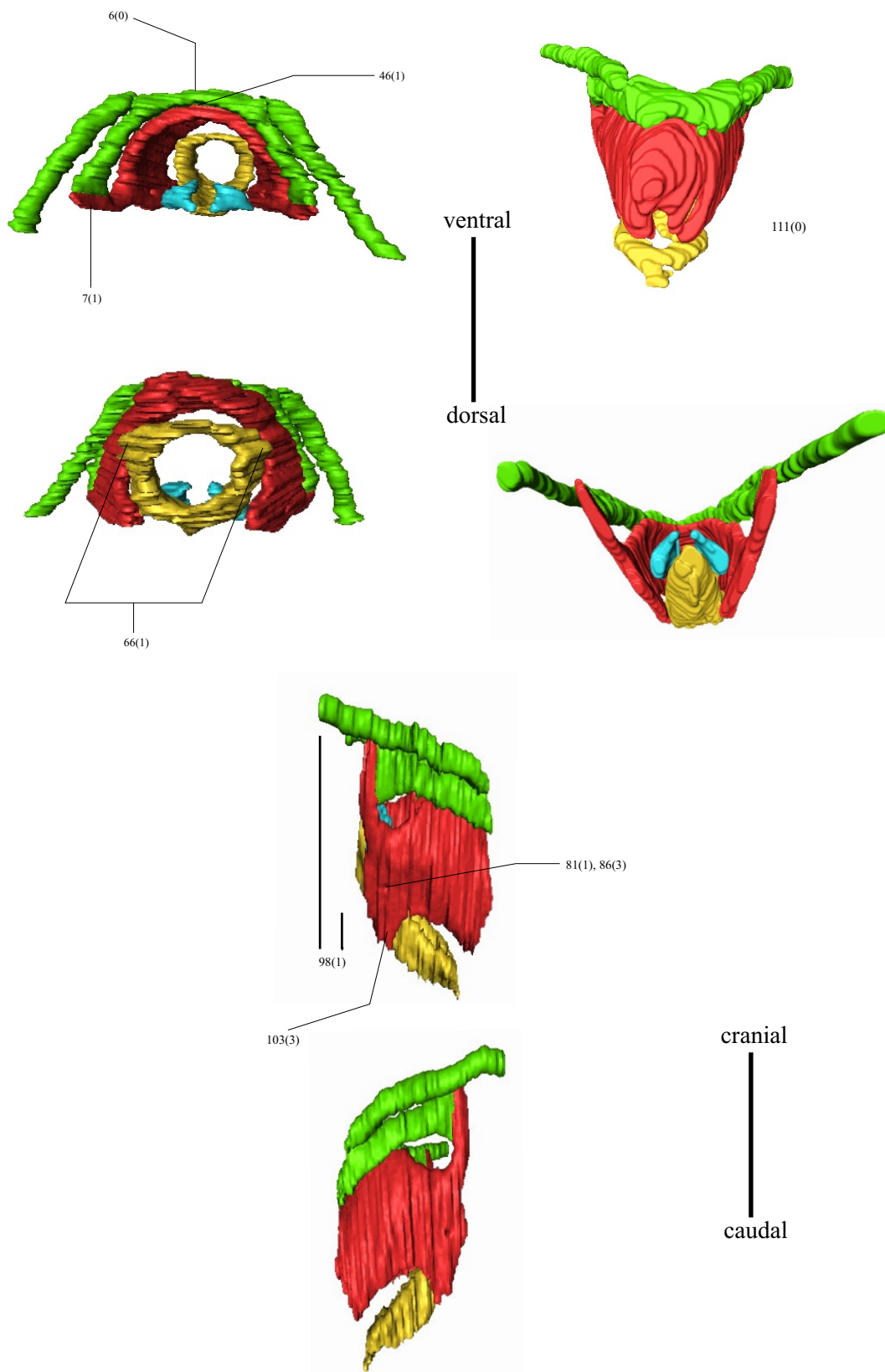


Abb. 25. Hyolaryngealregion von *Cynocephalus* (Dermoptera). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.



Abb. 26. *Cynocephalus volans* (45 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 77-2-2 (oben) und 82-2-2 (jeweils 15 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyroidea; 4 M. cricothyroideus; 5 Cartilago cricoidea; 6 erster Trachealknorpel; 7 M. cricothyroideus, Pars recta; 8 M. cricothyroideus, Pars obliqua; 9 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 10 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis. Masstab: 0,5 mm.

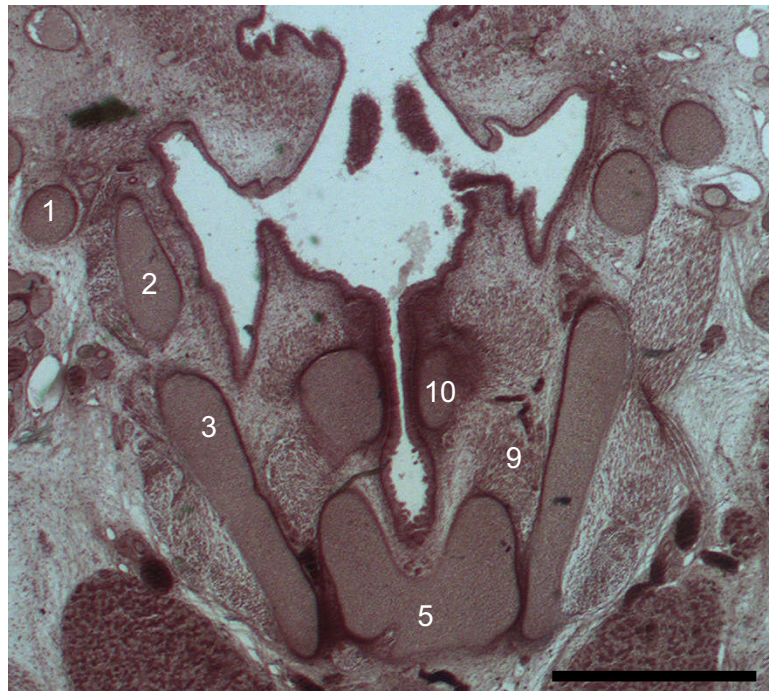


Abb. 27. *Cynocephalus volans* (45 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 86-1-3 (oben) und 88-2-2 (jeweils 15 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 M. cricothyreoideus; 5 Cartilago cricoidea; 6 erster Trachealknorpel; 7 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 8 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 9 M. cricoarytenoideus lateralis; 10 Cartilago arytenoidea. Massstab: 0,5 mm.

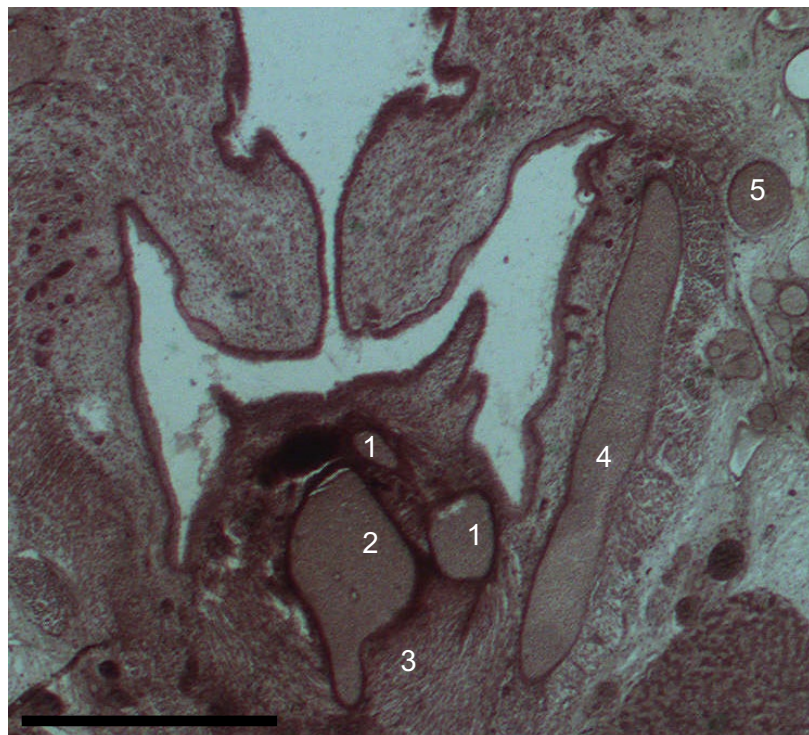


Abb. 28. *Cynocephalus volans* (45 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 91-1-3 (oben) und 92-1-3 (jeweils 15 μ). 1 Cartilago arytenoidea; 2 Cartilago cricoidea I; 3 M. cricoarytenoideus posterior; 4 Cartilago thyreoidea; 5 Cornu branchiale I; 6 Cornu hyale; 7 M. arytenoideus transversus. Massstab: 1,0 mm.

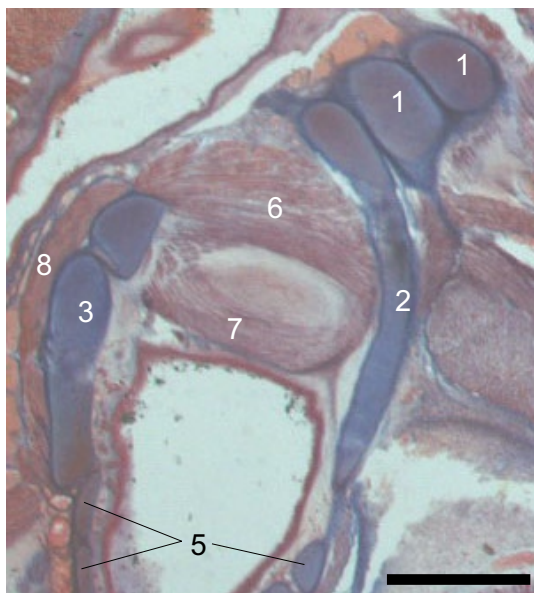
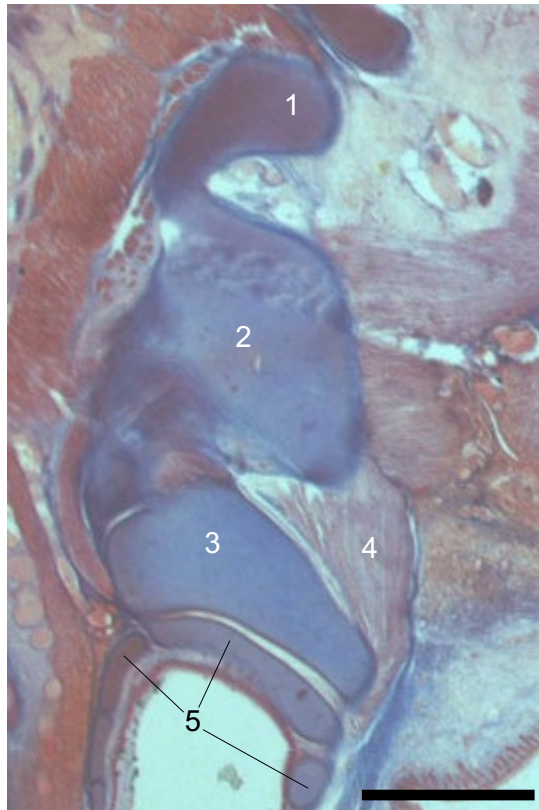


Abb. 29. *Cynocephalus volans* (63 mm-Stadium; Cynocephalidae), Hyolaryngeal-region. Sagittalschnitte 52-1 (oben) und 61-1 (jeweils 40 μ). 1 Os hyoideum; 2 Cartilago thyreoidea; 3 Cartilago cricoidea; 4 M. cricothyreoideus; 5 Trachealknorpel; 6 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 7 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis; 8 M. cricoarytenoideus posterior. Masstab: 1,0 mm.

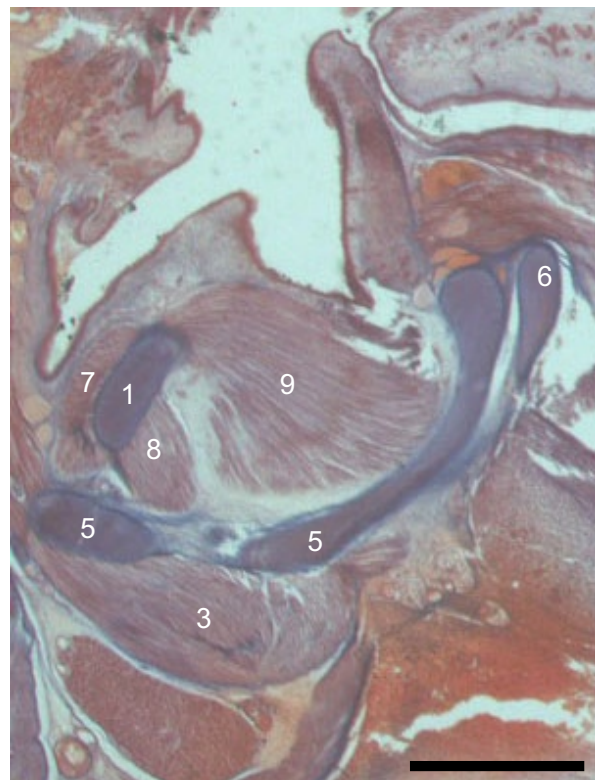
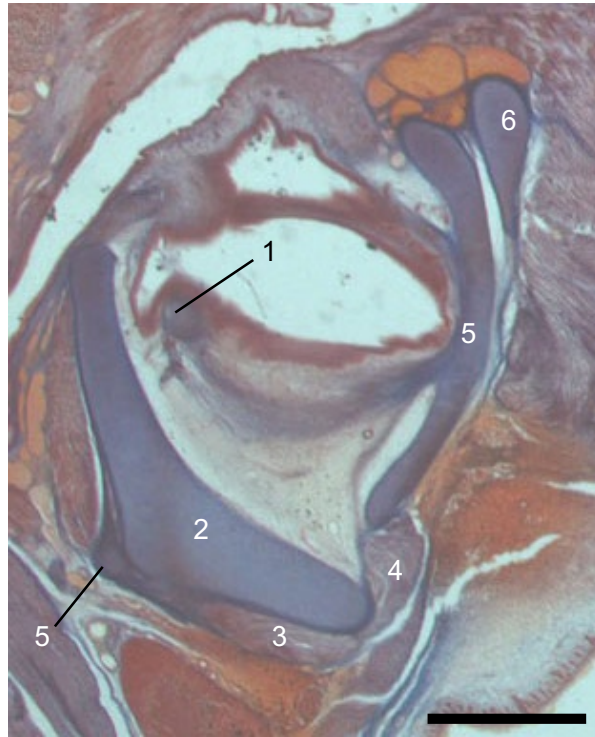


Abb. 30. *Cynocephalus volans* (63 mm-Stadium; Cynocephalidae), Hyolaryngealregion. Sagittalschnitte 68-1 (oben) und 75-1 (jeweils 40 μ). 1 Cartilago arytenoidea; 2 Cartilago cricoidea; 3 M. cricoarytenoideus posterior; 4 M. cricothyreoideus; 5 Cartilago thyreoidea; 6 Os hyoideum; 7 M. arytenoideus transversus; 8 M. cricoarytenoideus lateralis; 9 M. thyreoarytenoideus. Massstab: 1,0 mm.

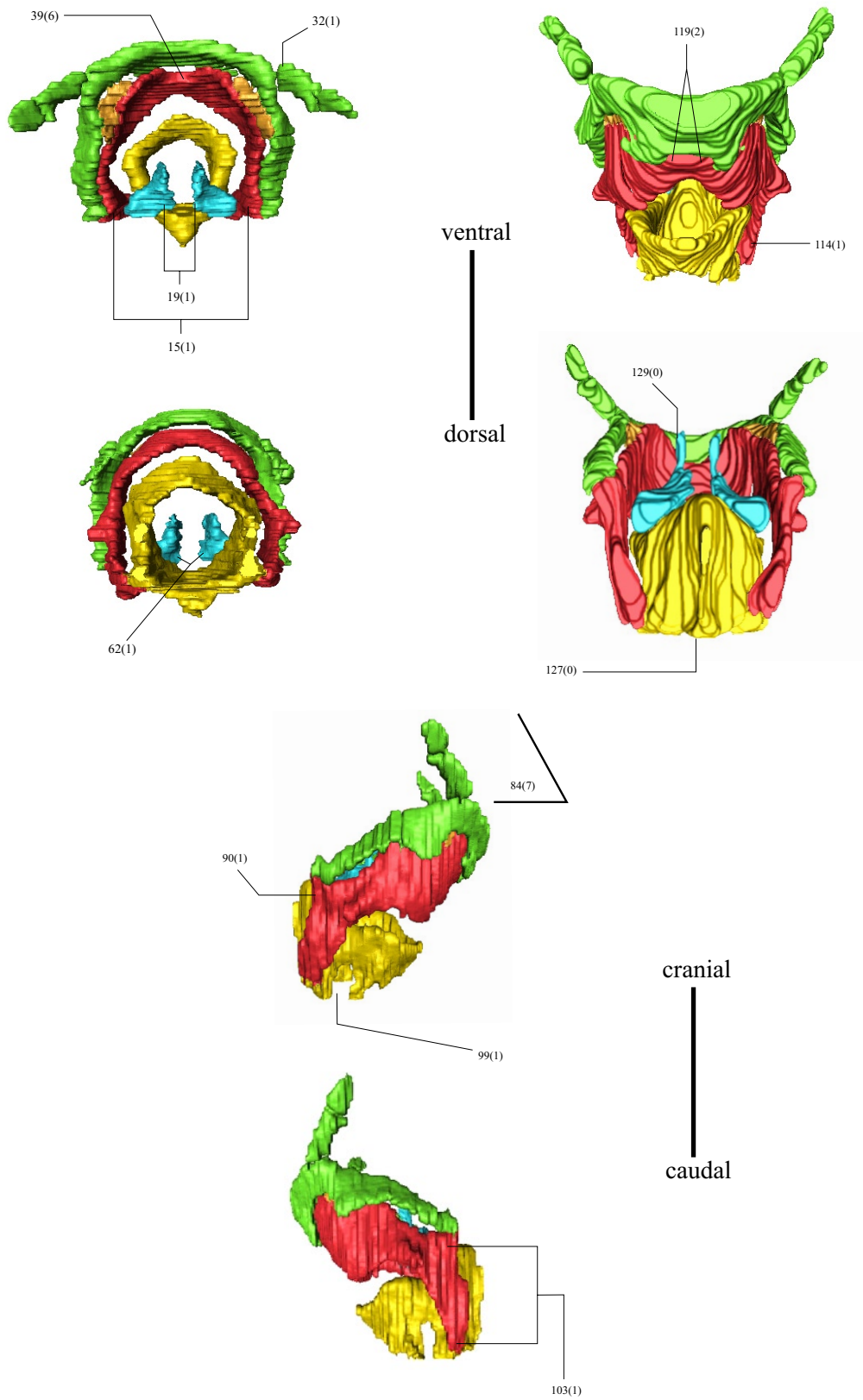


Abb. 31. Hyolaryngealregion von *Galago* (Primates). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

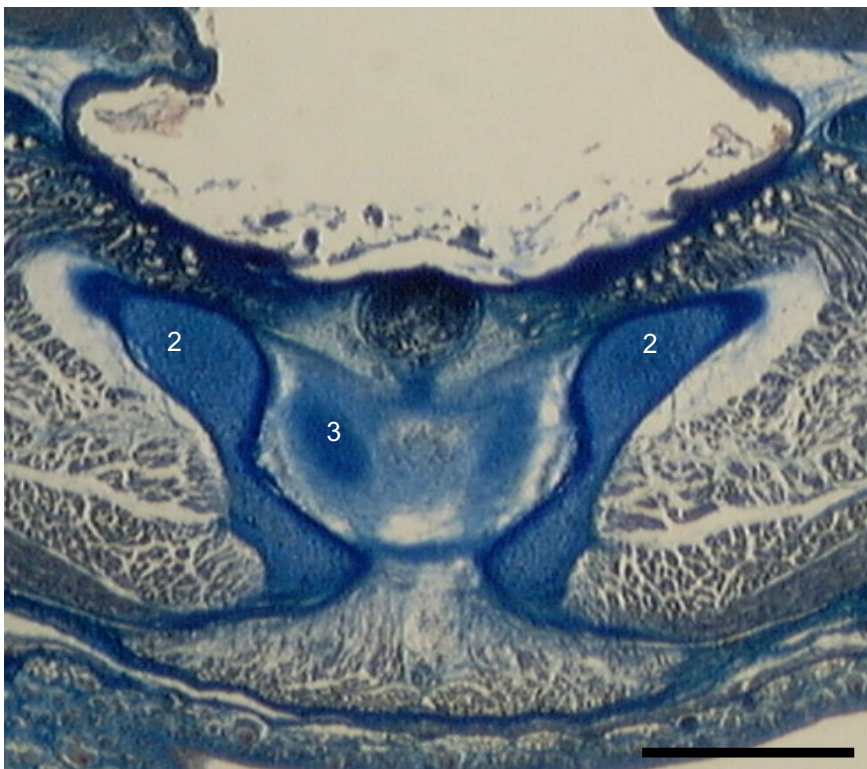
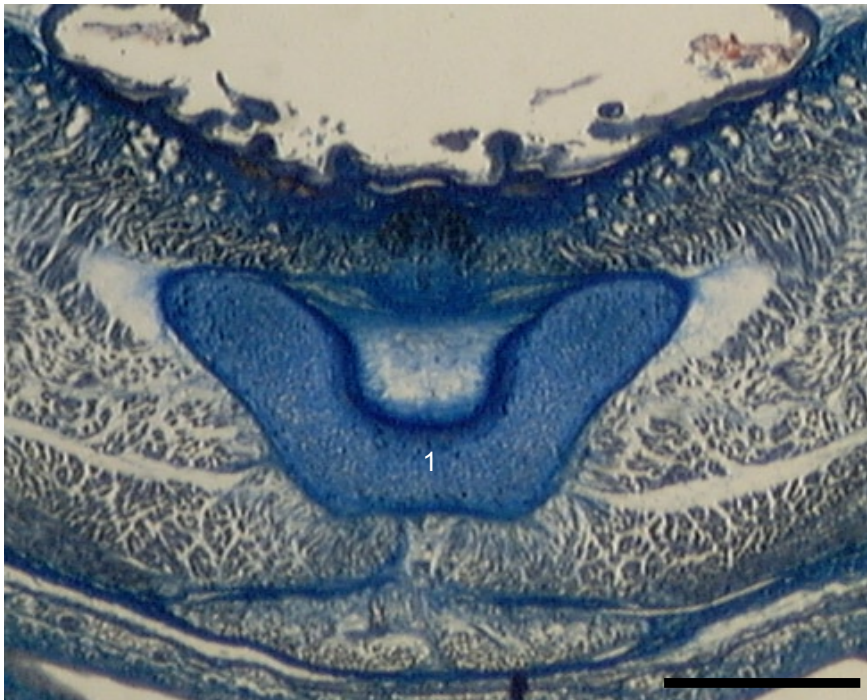


Abb. 32. *Galago demidoff* (Galagidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitt 30-4-3 (oben) und 31-1-4 (unten) mit jeweils 15 μ Schnittdicke. 1 Corpus ossis hyoideum, 2 Zungenbeinhörner, 3 Beginn der Cartilago thyreoidea. Massstab: 0,5 mm.

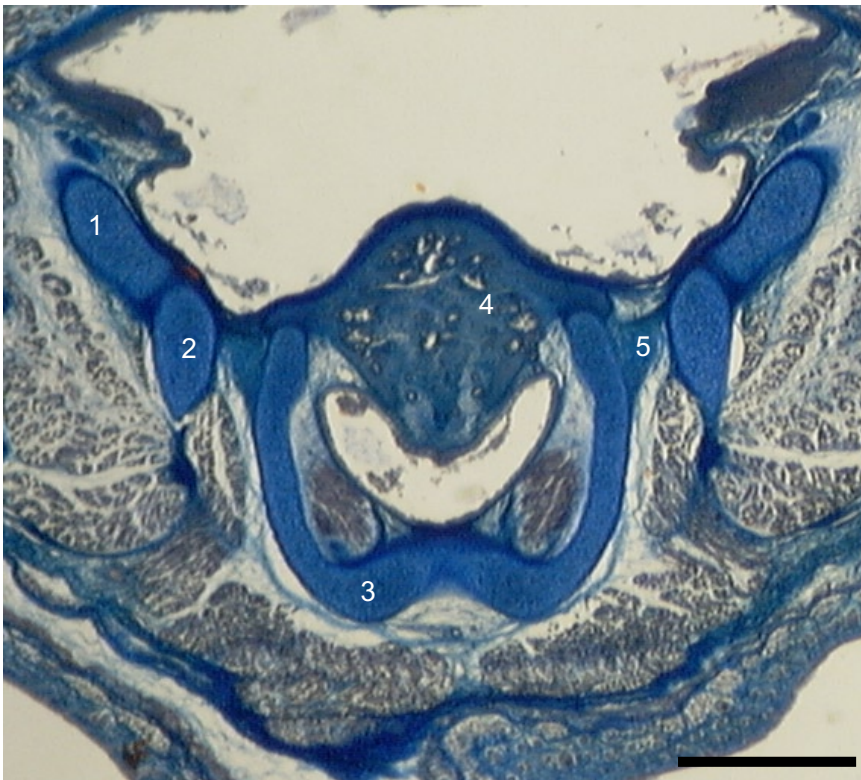
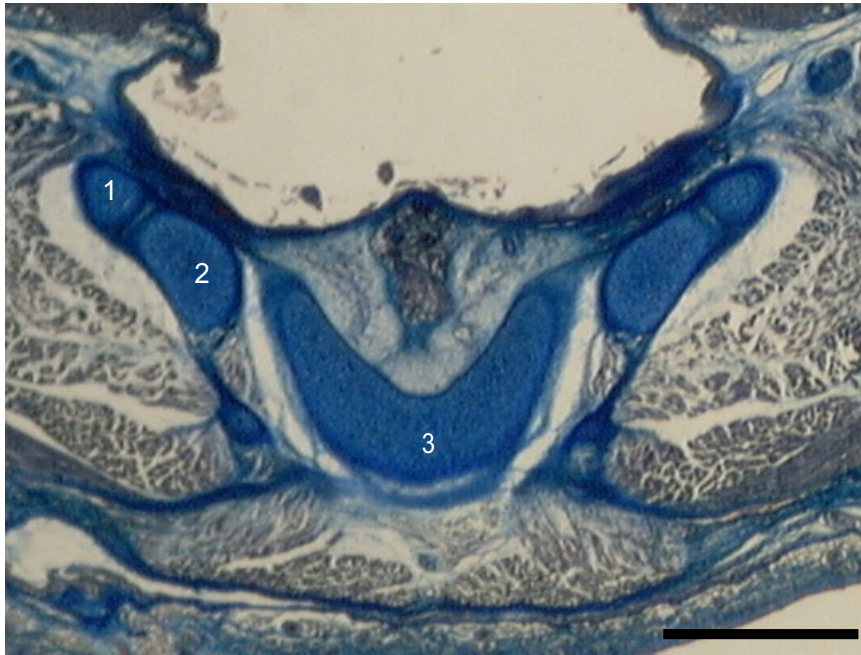


Abb. 33. *Galago demidoff* (Galagidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitt 31-3-1 (oben) und 32-2-2 mit jeweils 15 μ Schnittdicke. 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyroidea; 4 Epiglottis; 5 Knorpeliges Intermediärelement. Massstab: 0,5 mm.

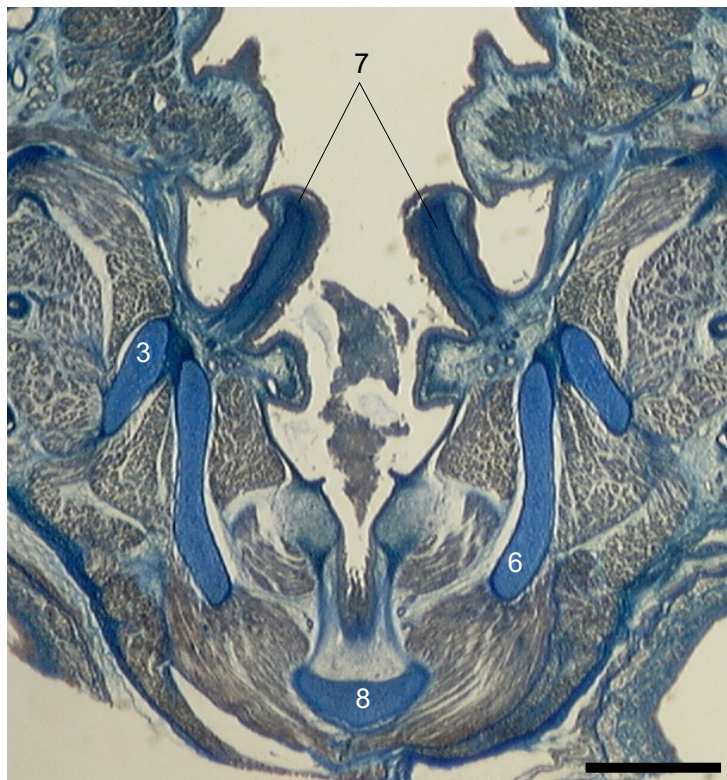
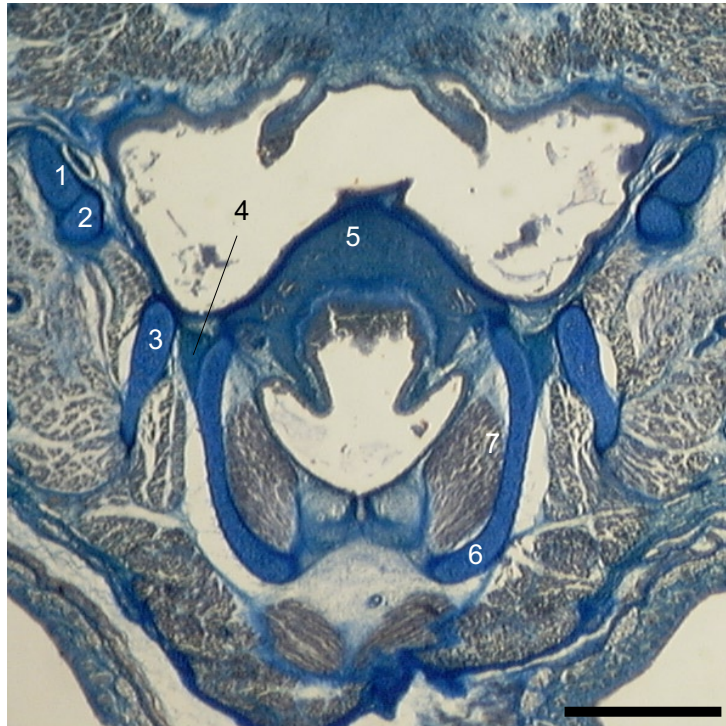


Abb. 34. *Galago demidoff* (Galagidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitt 32-4-2 (oben) und 33-3-3 mit jeweils 15 μ Schnittdicke. 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Ligamentum thyreohyoideum laterale; 5 Epiglottis; 6 Cartilago thyreoidea; 7 Plicae aryepiglotticae; 8 Cartilago cricoidea. Massstab: 0,5 mm.

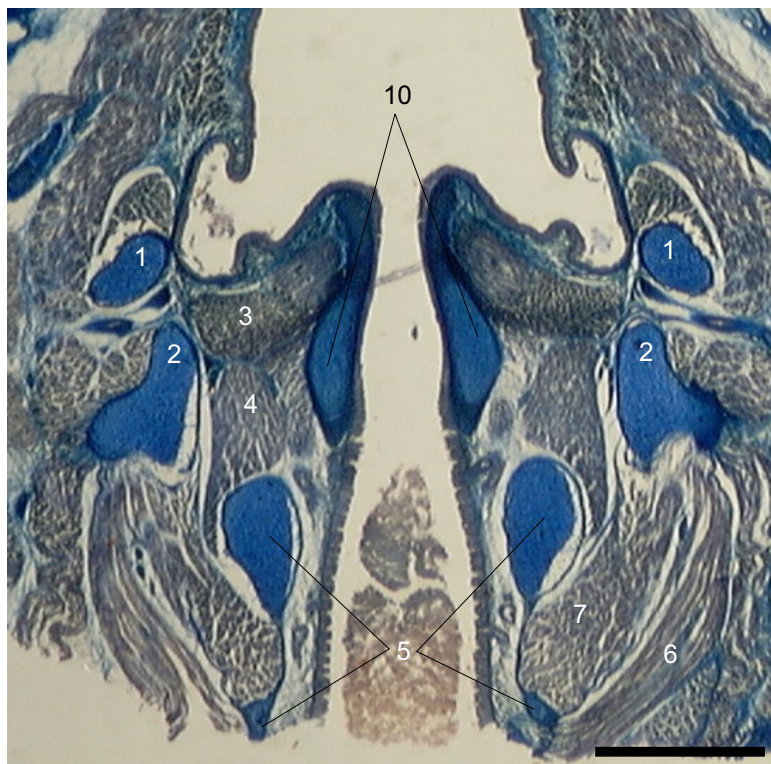
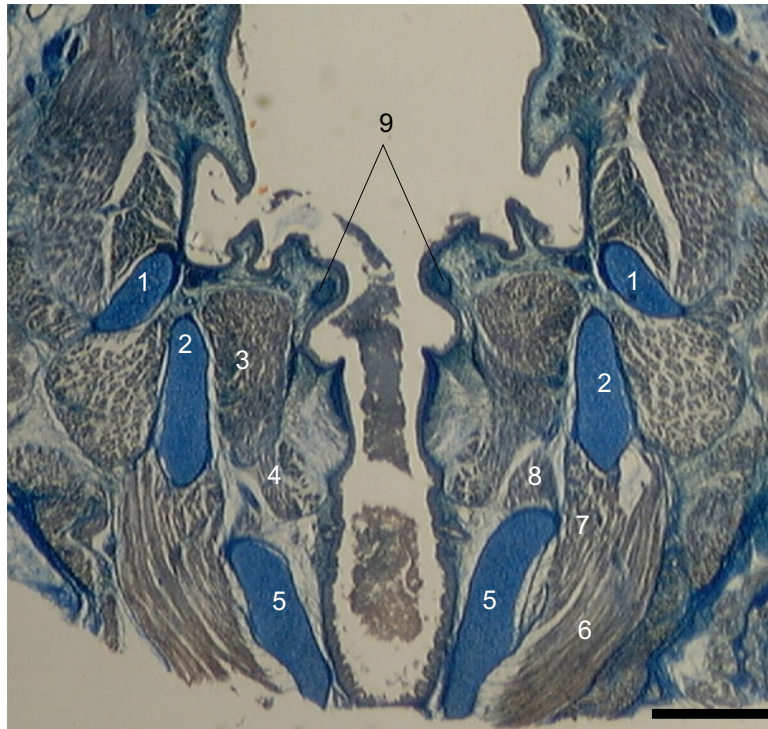


Abb. 35. *Galago demidoff* (Galagidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitt 34-4-2 (oben) und 36-1-1 mit jeweils 15 μ Schnittdicke. 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyroidea; 3 M. thyreoarytenoideus, Pars superior; 4 M. thyreoarytenoideus, Pars inferior; 5 Cartilago cricoidea; 6 M. cricothyroideus, Pars externa; 7 M. cricothyroideus, Pars interna; 8 M. cricoarytenoideus lateralis; 9 Cartilago cuneiformes (Wrisbergscher Knorpel); 10 Cartilago arytenoidea. Massstab: 0,5 mm.

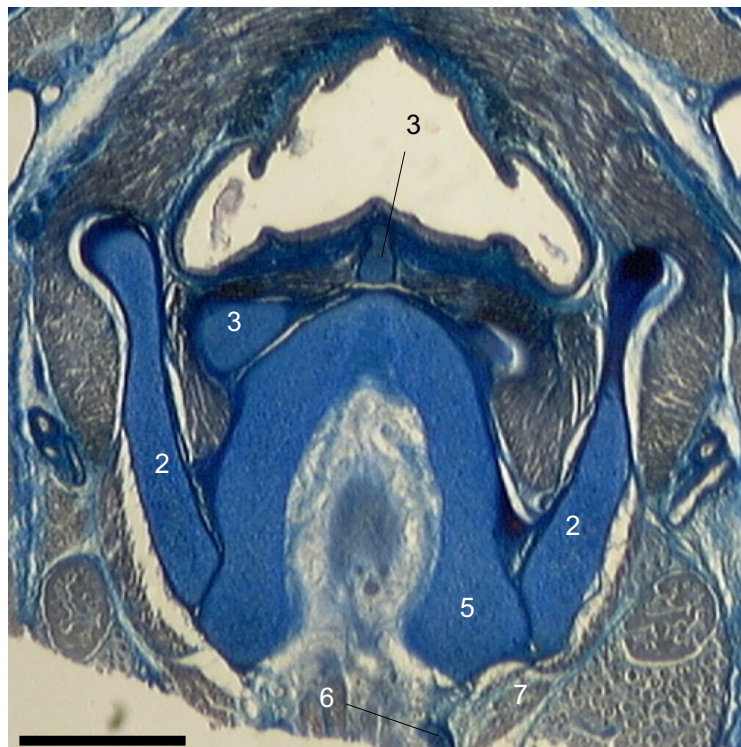
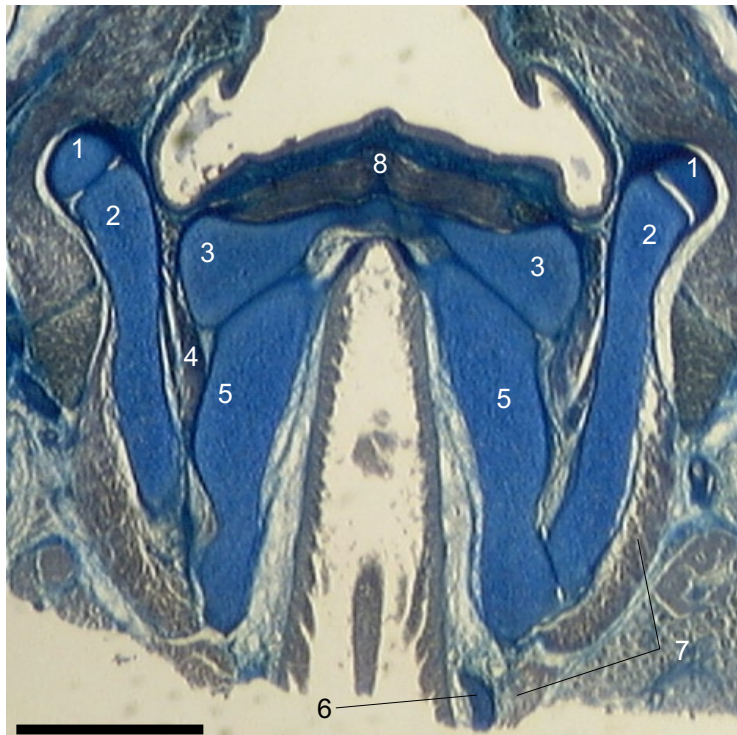


Abb.36. *Galago demidoff* (Galagidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitt 37-2-3 (oben) und 37-4-1 mit jeweils 15 μ Schnittdicke. 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyreoidea; 3 Cartilago arytenoidea; 4 M. cricoarytenoideus lateralis; 5 Cartilago cricoidea; 6 erste Cartilago trachealis; 7 M. cricothyreoideus (= M. thyreotrachealis?); 8 M. arytenoideus transversus. Masstab: 0,5 mm.

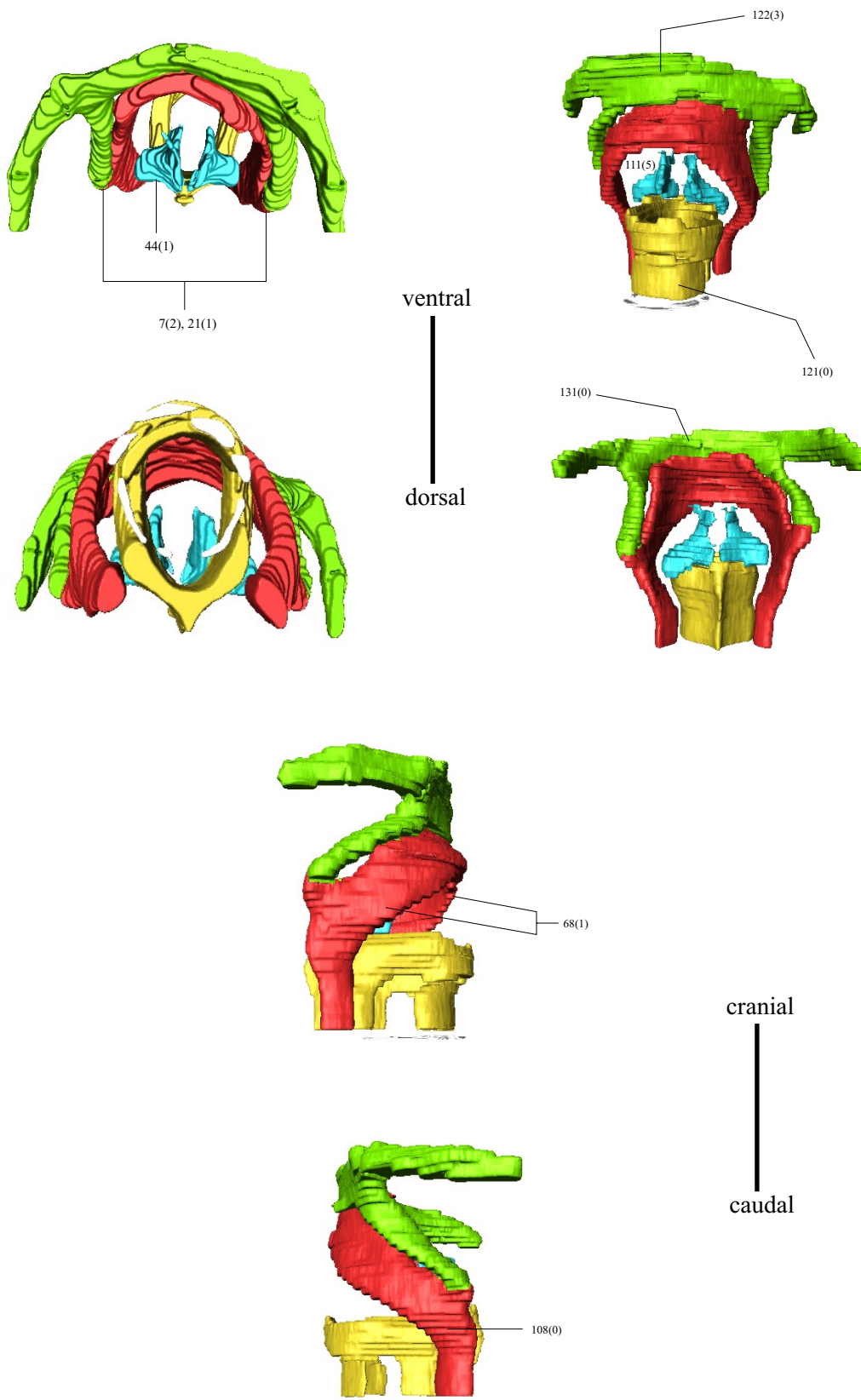


Abb. 37. Hyolaryngealregion von *Loris* (Primates). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt. Man beachte: Die Thyreoidspangen wurden ebenfalls modelliert.

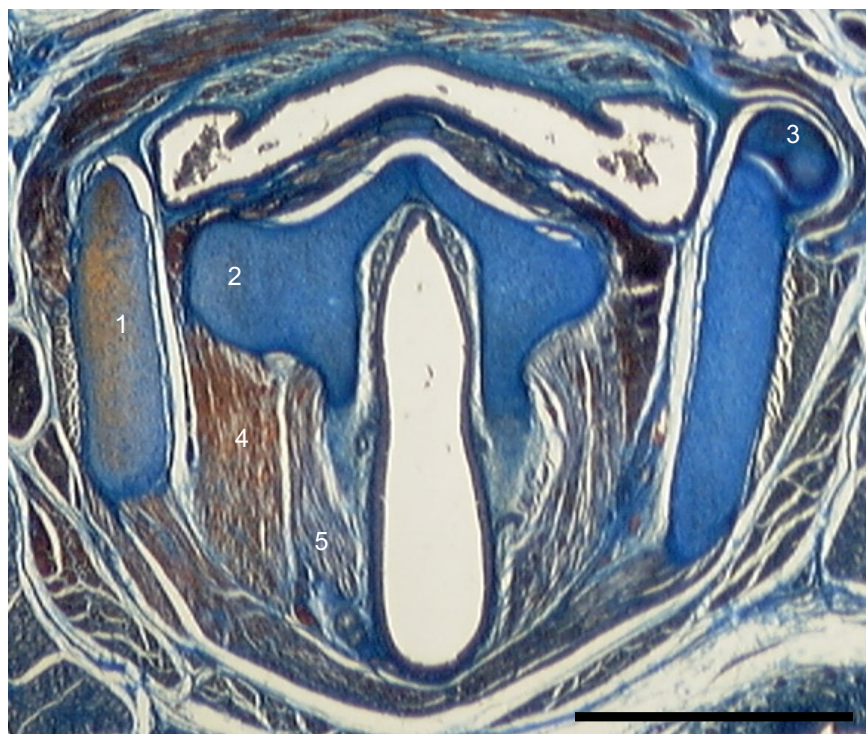
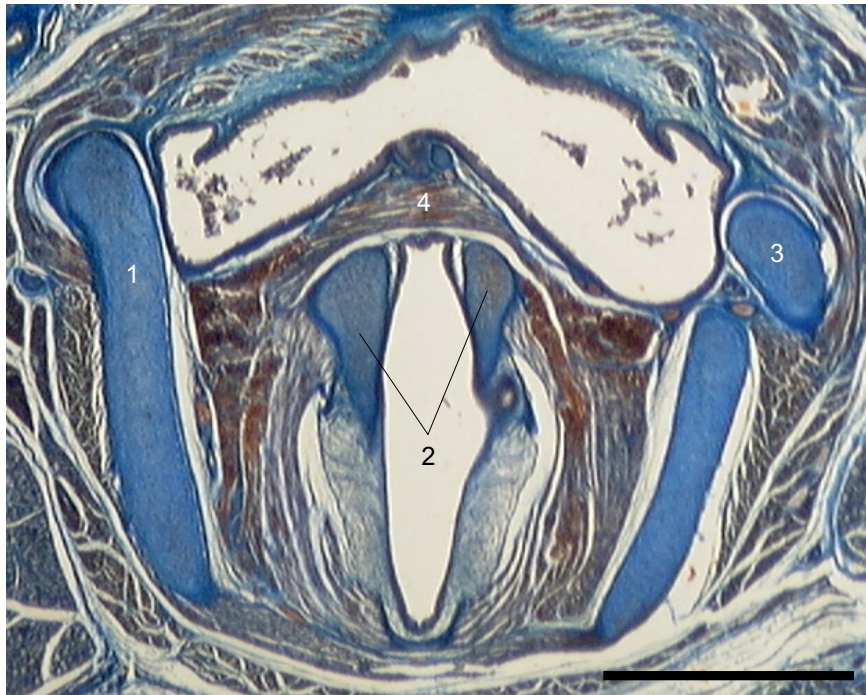


Abb. 38. *Loris* sp. (Lorisidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 118-2-2 (oben) und 122-2-1 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago thyroidea; 2 Cartilago arytenoidea; 3 Cornu branchiale I; 4 M. cricoarytenoideus lateralis; 5 M. cricoarytenoideus posterior. Masstab: 1,0 mm.

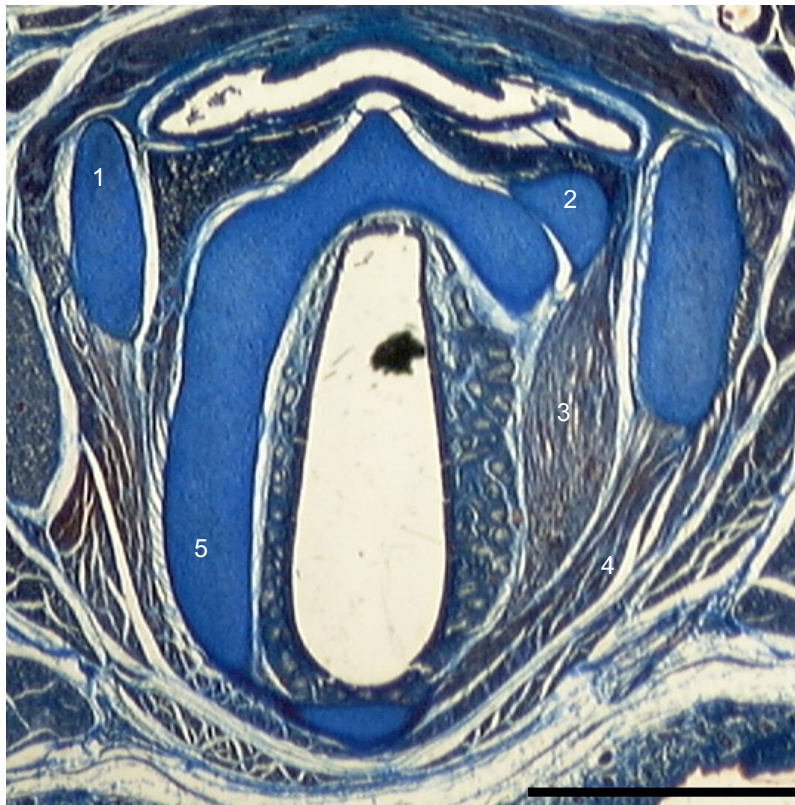
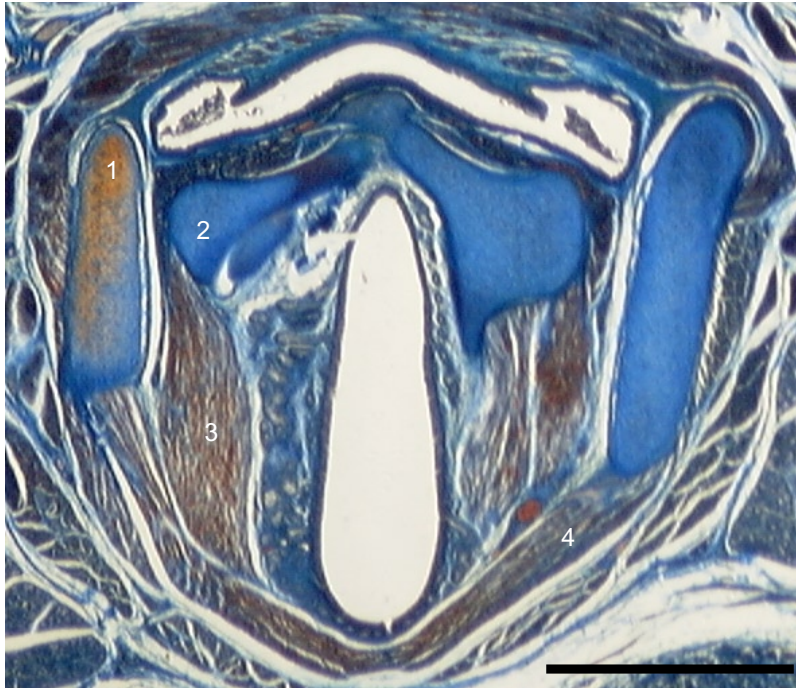


Abb. 39. *Loris* sp. (Lorisidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 124-1-1 (oben) und 126-2-2 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago thyreoidea; 2 Cartilago arytenoidea; 3 M. cricoarytenoideus lateralis; 4 M. cricothyreoideus; 5 Cartilago cricoidea. Masstab: 1,0 mm.

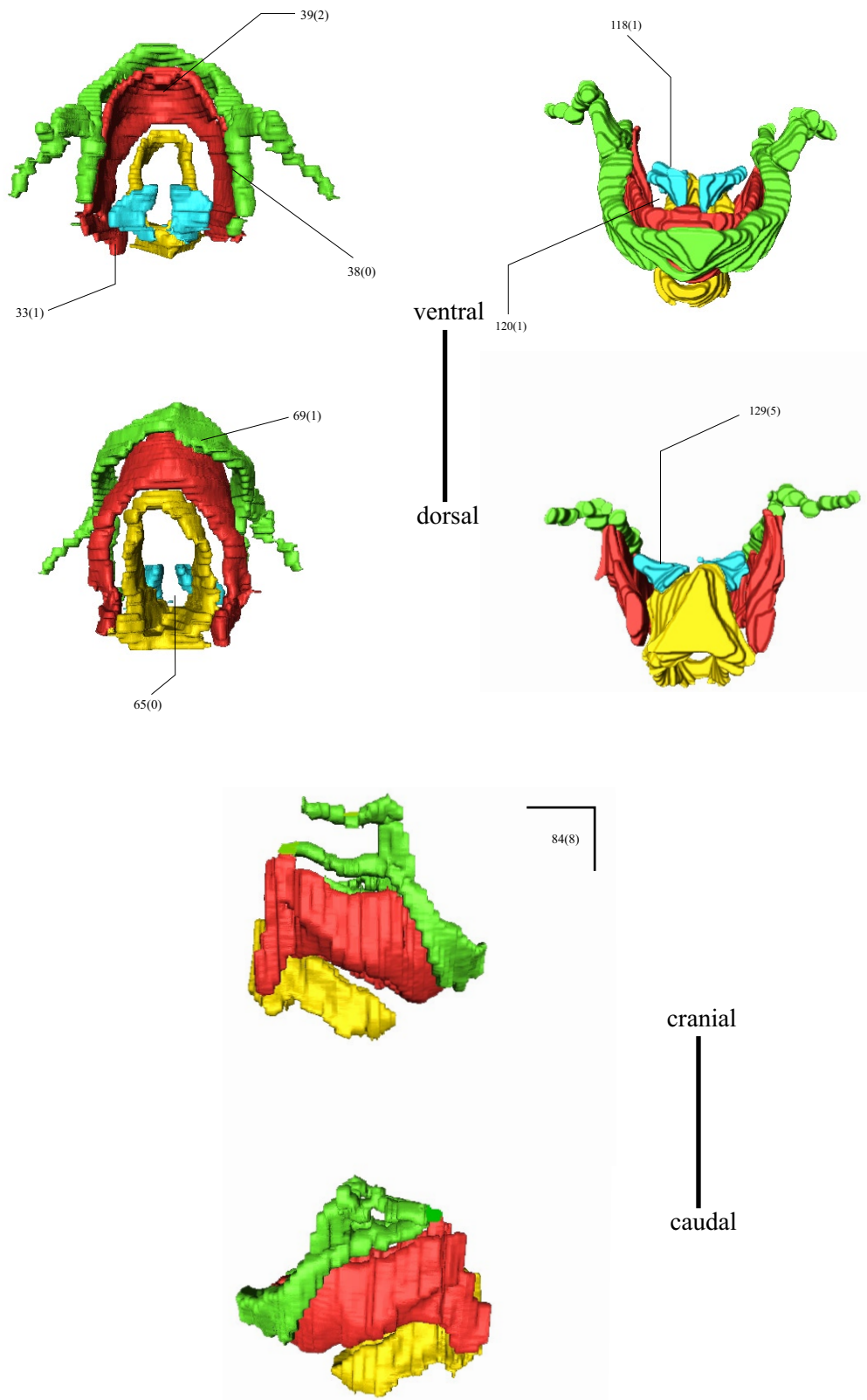


Abb. 40. Hyolaryngealregion von *Tarsius* (Primates). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

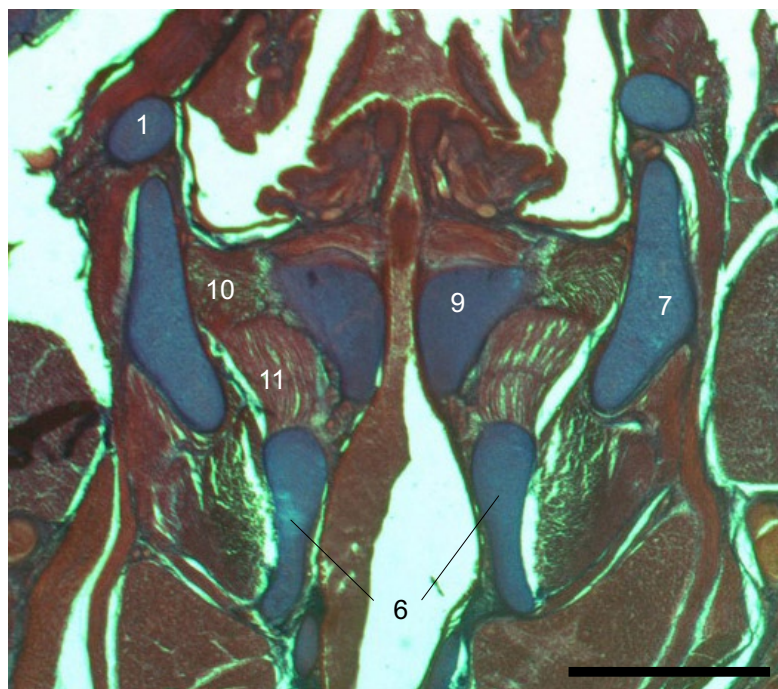
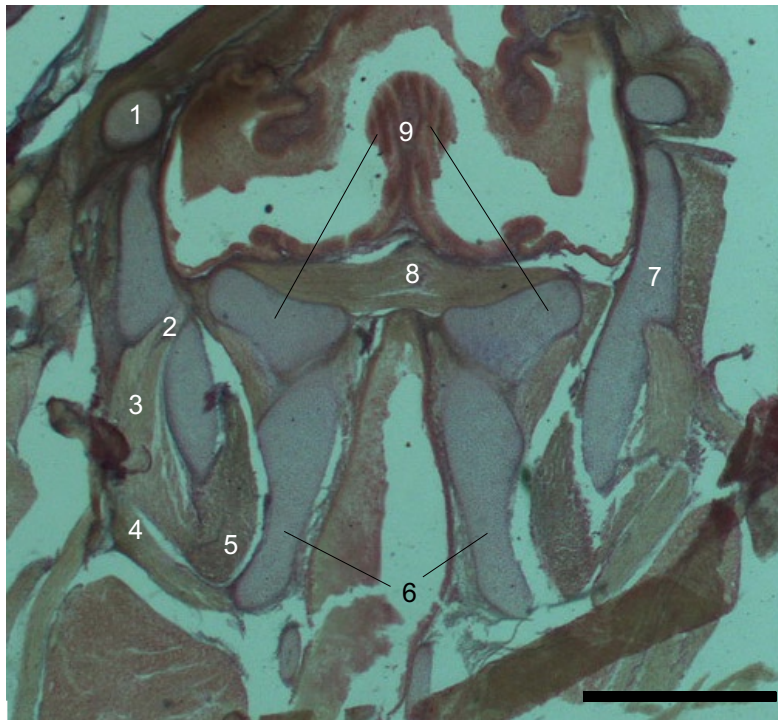


Abb. 41. *Tarsius bancanus* (fetal; Tarsiidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 50-2-1 (oben) und 53-1-1 (jeweils 40 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Foramen thyreoideum; 3 M. cricothyreoideus, Portio externa (Pars obliqua); 4 M. cricothyreoideus, Portio externa (Pars recta); 5 M. cricothyreoideus, Portio interna; 6 Cartilago cricoidea; 7 Cartilago thyreoidea; 8 M. arytenoideus transversus; 9 Cartilago arytenoidea; 10 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 11 M. cricoarytenoideus lateralis. Massstab: 1,0 mm.

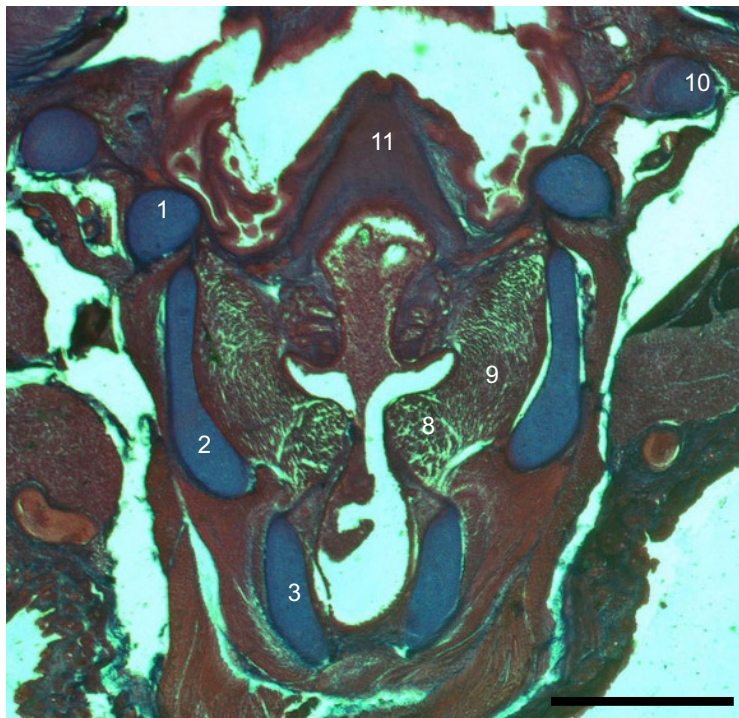
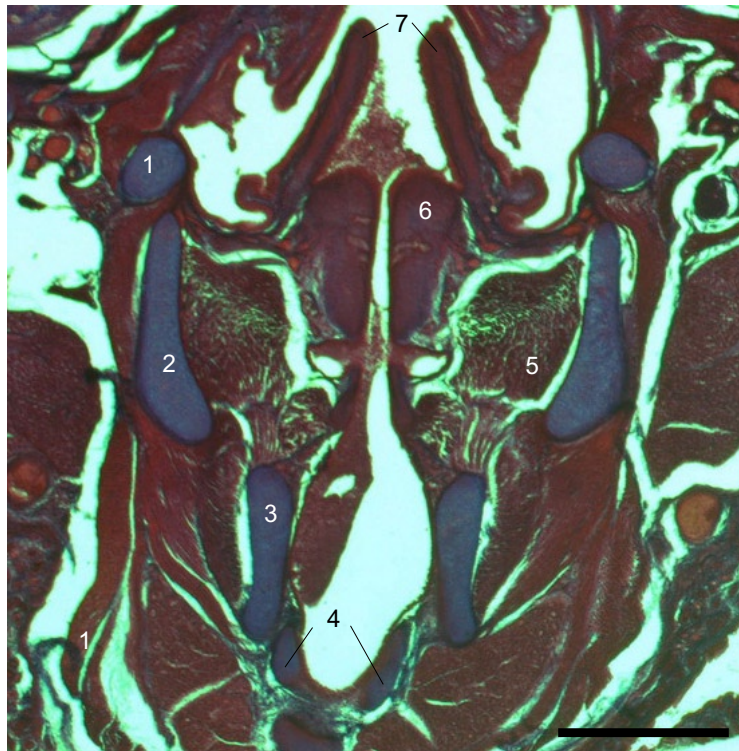


Abb. 42. *Tarsius bancanus* (fetal; Tarsiidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 55-1-1 (oben) und 57-1 (jeweils 40 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyroidea; 3 Cartilago cricoidea; 4 Cartilago trachealis; 5 M. thyroarytenoideus; 6 Proc. Santorini; 7 Plicae aryepiglotticae; 8 M. thyroarytenoideus, Pars medialis; 9 M. thyroarytenoideus, Pars lateralis; 10 Cornu hyale; 11 Epiglottis; Masstab: 1,0 mm.

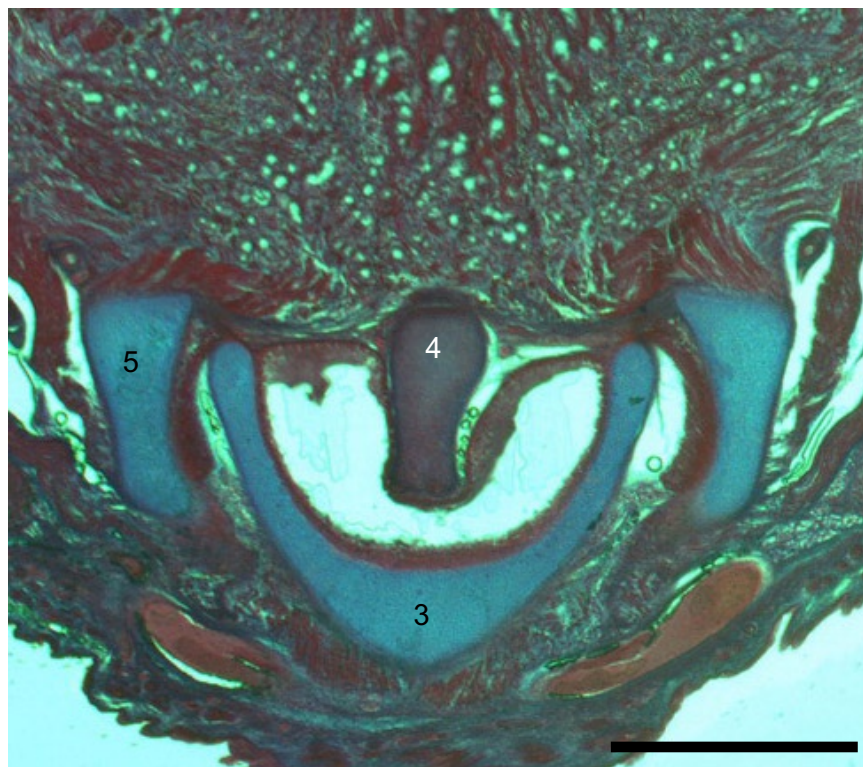


Abb. 43. *Tarsius bancanus* (fetal; Tarsiidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 61-2-1 (oben) und 63-1-1 (jeweils 40 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cornu hyale; 3 Cornu thyreoidea; 4 Epiglottis; 5 Os hyoideum; Masstab: 1,0 mm.

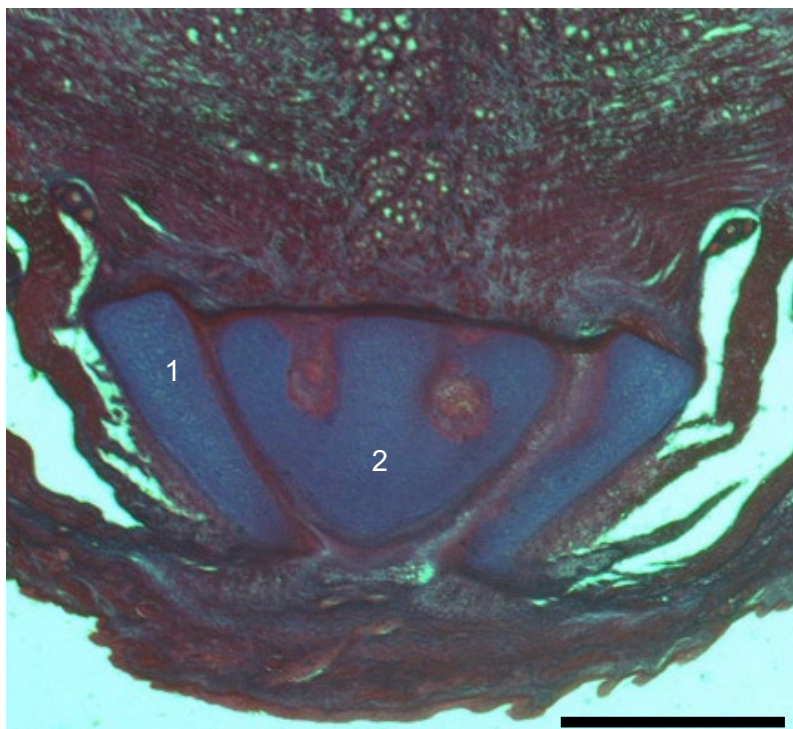
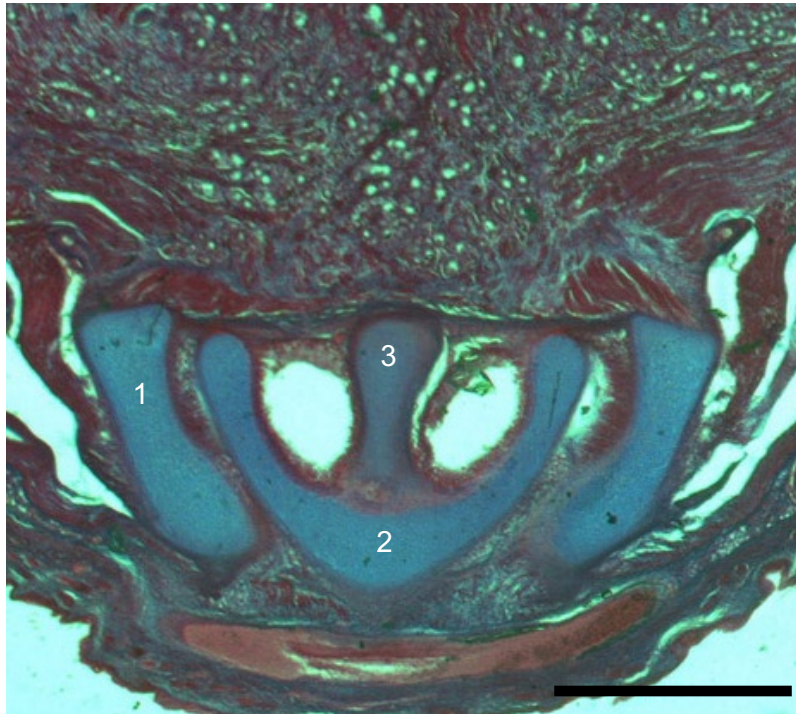


Abb. 44. *Tarsius bancanus* (fetal; Tarsiidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 64-1-1 (oben) und 65-1-1 (jeweils 40 μ). 1 Os hyoideum; 2 Cartilago thyreoidea; 3 Epiglottis. Masstab: 1,0 mm.

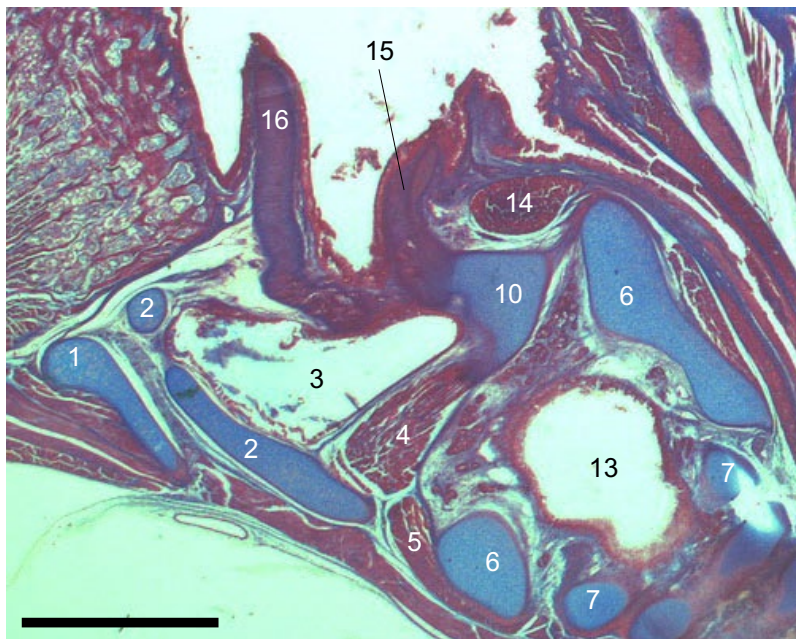
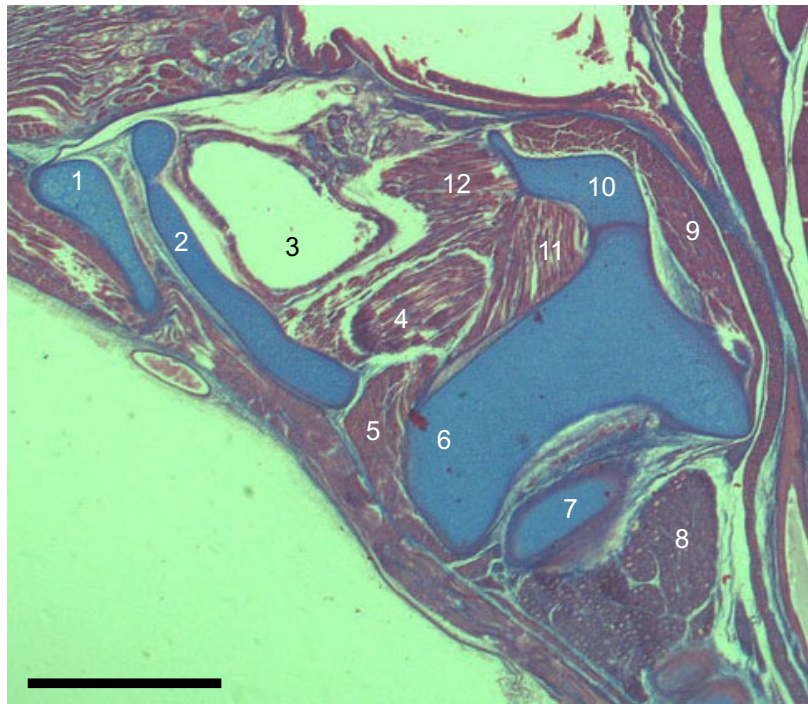


Abb. 45. *Tarsius bancanus* (59 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Sagittalschnitte 138 (oben) und 180 (jeweils 20 μ). 1 Corpus ossis hyoidei; 2 Cartilago thyroidea; 3 Recessus laryngis; 4 M. thyroarytenoideus, Pars medialis; 5 M. cricothyroideus; 6 Cartilago cricoidea; 7 Trachealknorpel; 8 Glandula thyroidea; 9 M. cricoarytenoideus posterior; 10 Cartilago arytenoidea; 11 M. cricoarytenoideus lateralis; 12 M. thyroarytenoideus, Pars lateralis; 13 Trachea; 14 M. arytenoideus transversus; 15 Cartilago cuneiformis; 16 Epiglottis. Massstab: 1,0 mm.

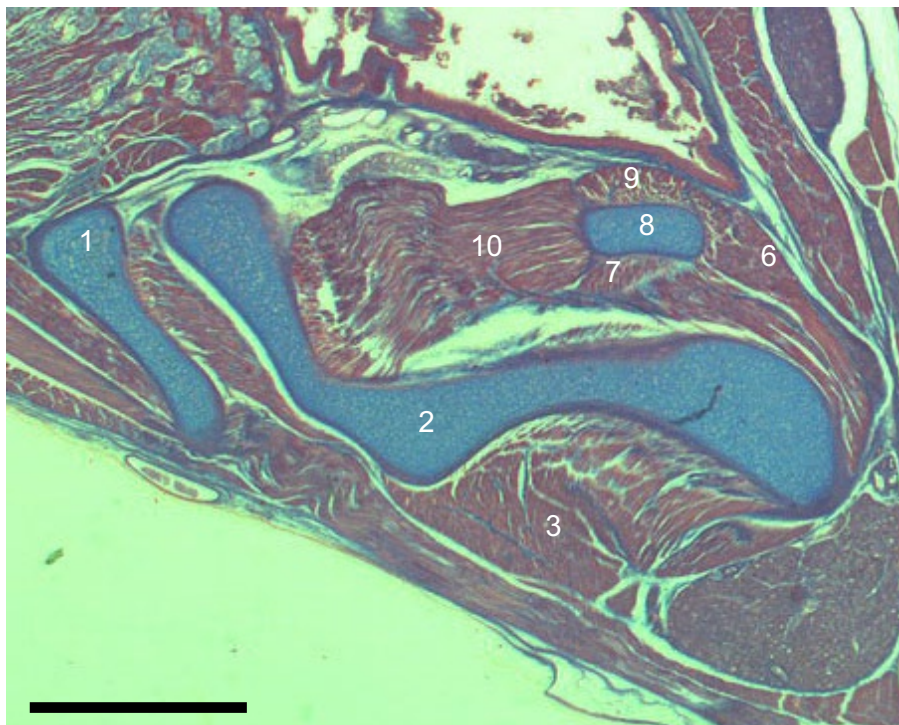
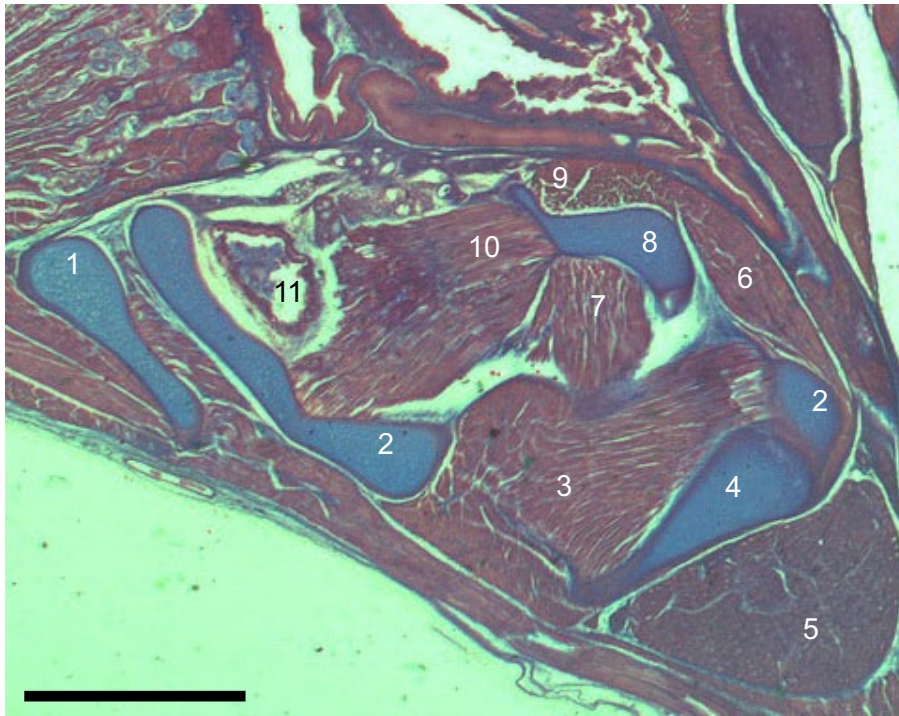


Abb. 46. *Tarsius bancanus* (59 mm-Stadium), Hyolaryngealregion. Sagittalschnitte 202 (oben) und 212 (jeweils 20 μ). 1 Corpus ossis hyoidei; 2 Cartilago thyroidea; 3 M. cricothyroideus, man beachte die unterschiedlichen Faserverläufe der Pars recta als auch der Pars obliqua; 4 Cartilago cricoidea; 5 Glandula thyroidea; 6 M. cricoarytenoideus posterior; 7 M. cricoarytenoideus lateralis; 8 Cartilago arytenoidea; 9 M. arytenoideus transversus; 10 M. thyroarytenoideus, Pars lateralis; 11 Recessus laryngis. Massstab: 1,0mm.

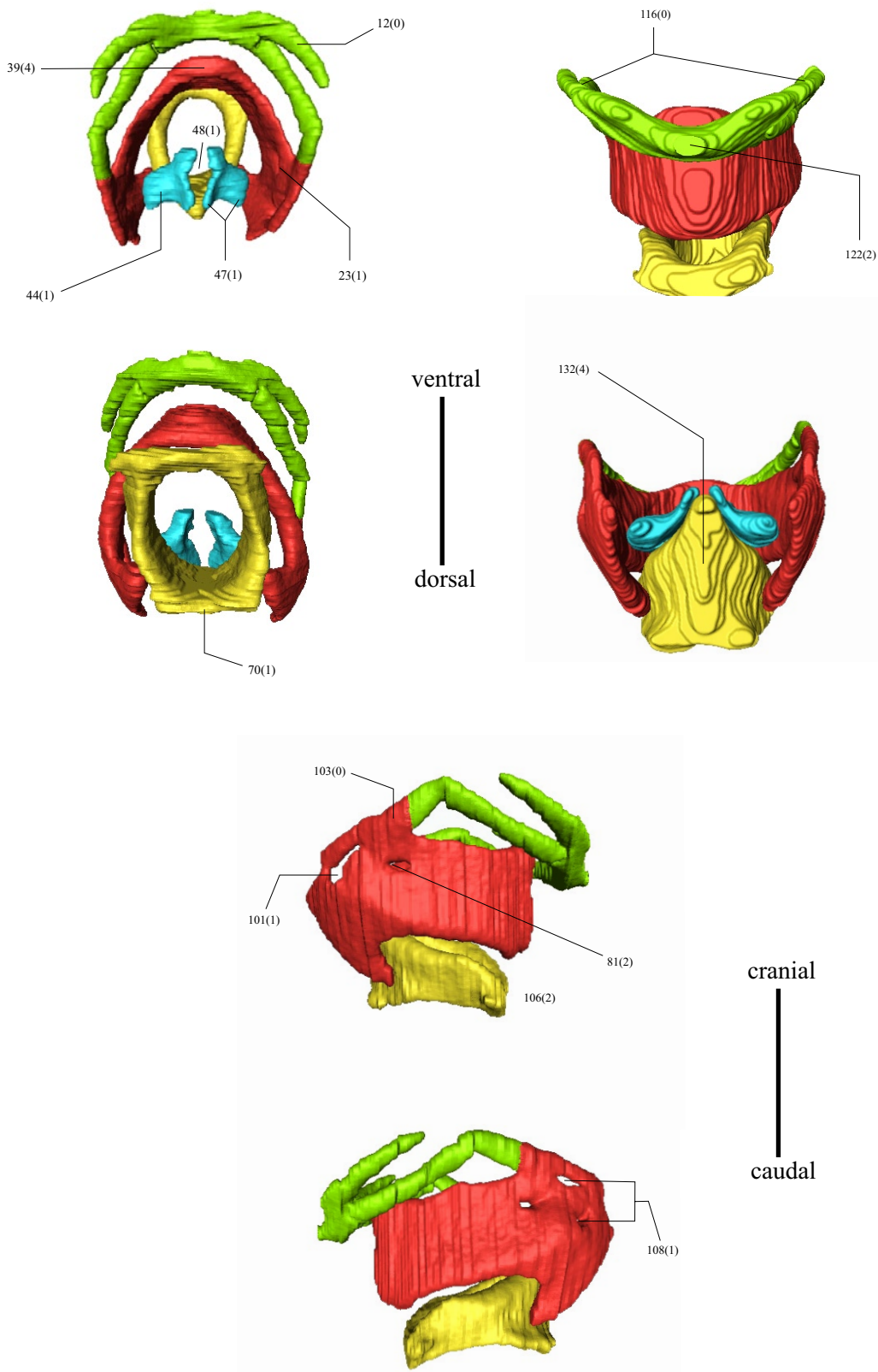


Abb. 47. Hyolaryngealregion von *Anomalurops* (Rodentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

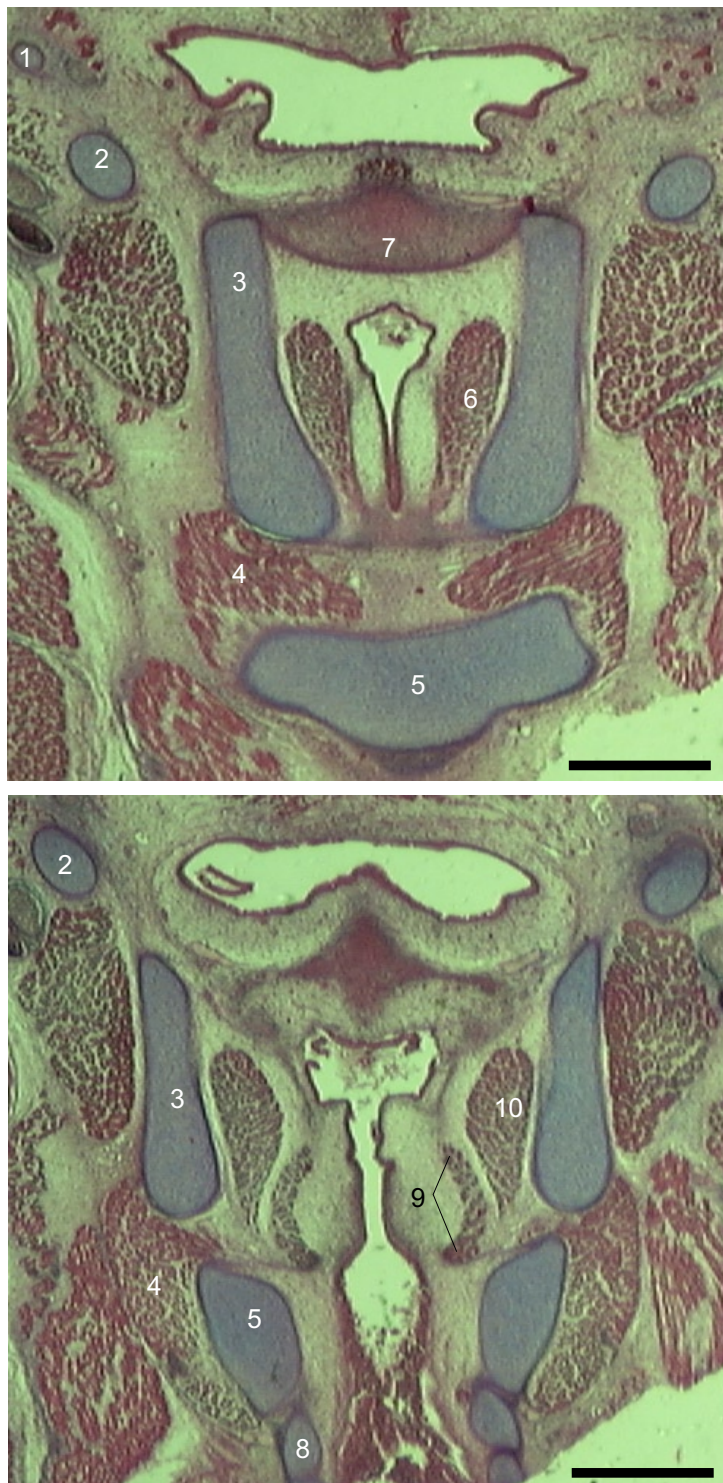


Abb. 48. *Anomalurops beecrofti* (Anomaluridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 109-2-2 (oben) und 112-1-3 (jeweils 14 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyroidea; 4 M. cricothyroideus; 5 Cartilago cricoidea; 6 M. thyreoarytenoideus; 7 Epiglottis; 8 erster Trachealknorpel; 9 M. thyreoarytenoideus, Pars vocalis; 10 M. thyreoarytenoideus, Pars ventricularis. Massstab: 0,5 mm.

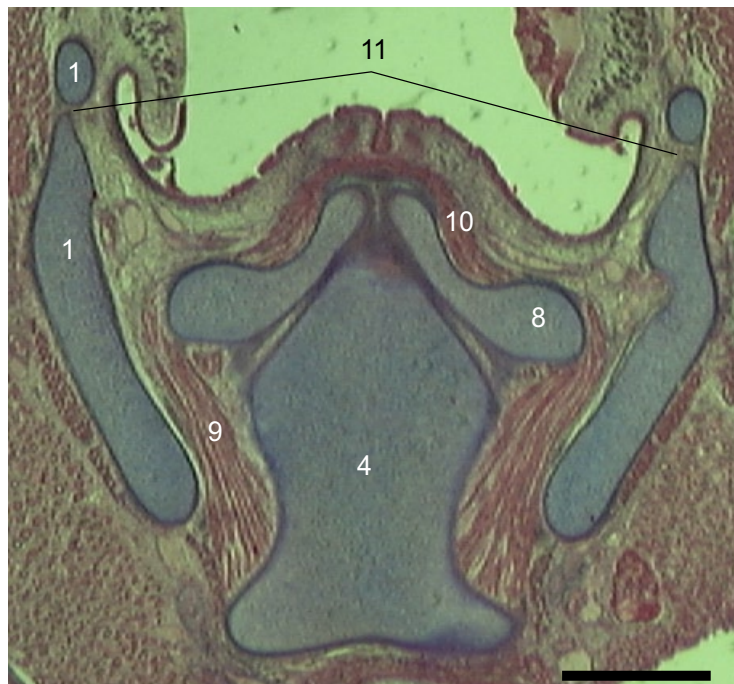
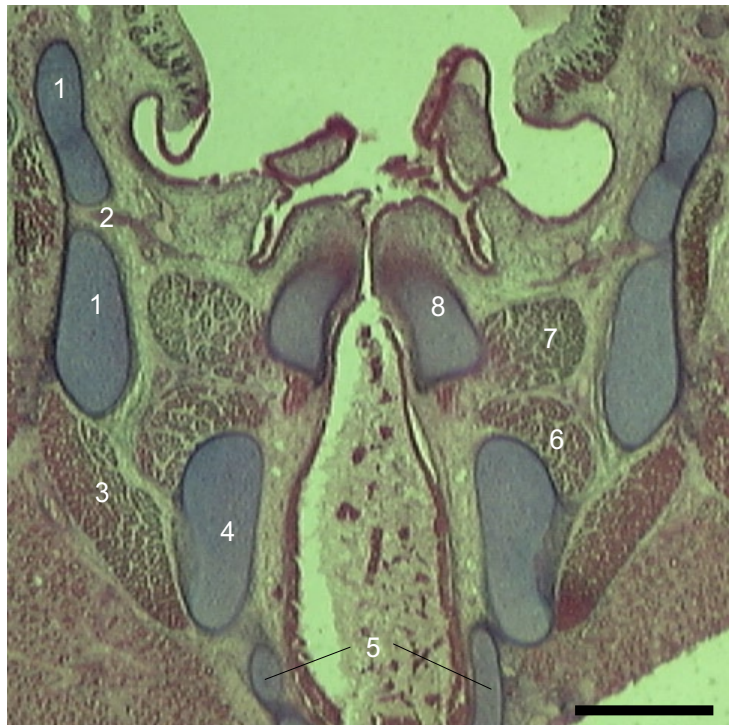


Abb. 49. *Anomalurops beecrofti* (Anomaluridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 116-2-2 (oben) und 119-2-2 (jeweils 14 μ). 1 Cartilago thyreoidea; 2 Foramen thyroideum; 3 M. cricothyroideus; 4 Cartilago cricoidea; 5 Trachealknorpel; 6 M. cricoarytenoideus lateralis; 7 M. thyreoarytenoideus; 8 Cartilago arytenoidea; 9 M. cricoarytenoideus posterior; 10 M. transversus arytenoideus; 11 Öffnungen der Cartilago thyreoidea. Massstab: 0,5 mm.

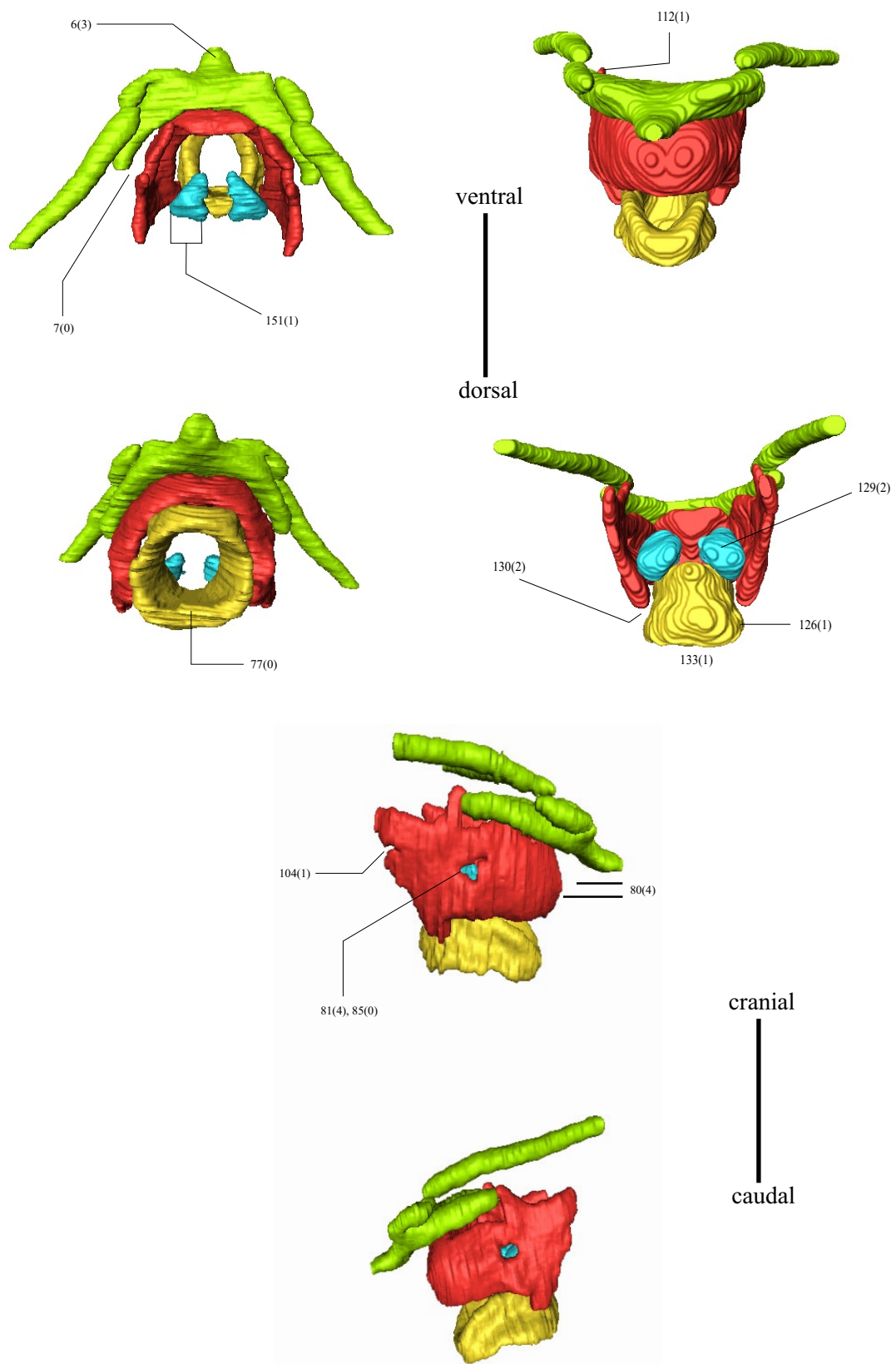


Abb. 50. Hyolaryngealregion von *Castor* (Rodentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

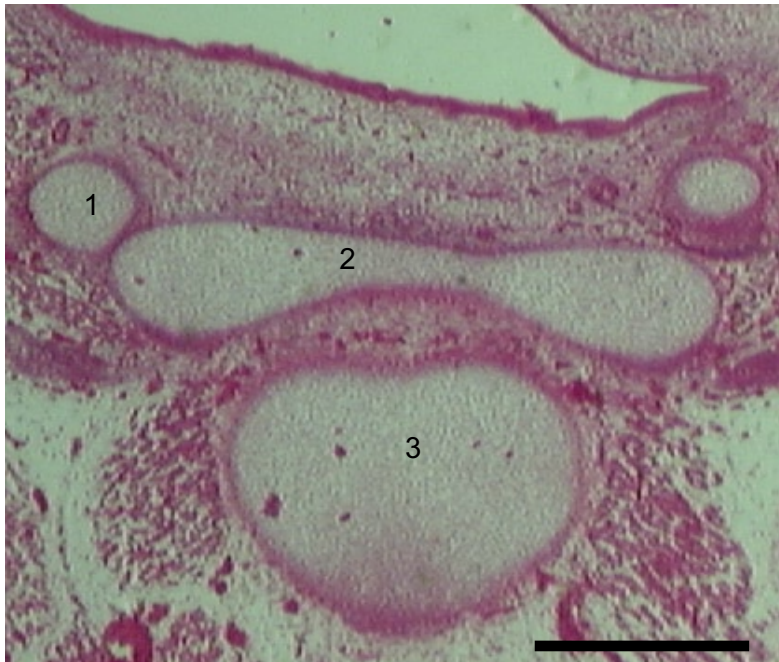


Abb. 51. *Castor canadensis* (Castoridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 38-3-4 (oben) und 41-1-1 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Corpus ossis hyoidei; 3 Cartilago thyroidea; 4 Cornu branchiale I; 5 Cartilago cricoidea; 6 Trachealknorpelement; 7 M. cricothyroideus; 8 Basibranchiale I. Massstab: 0,5 mm.

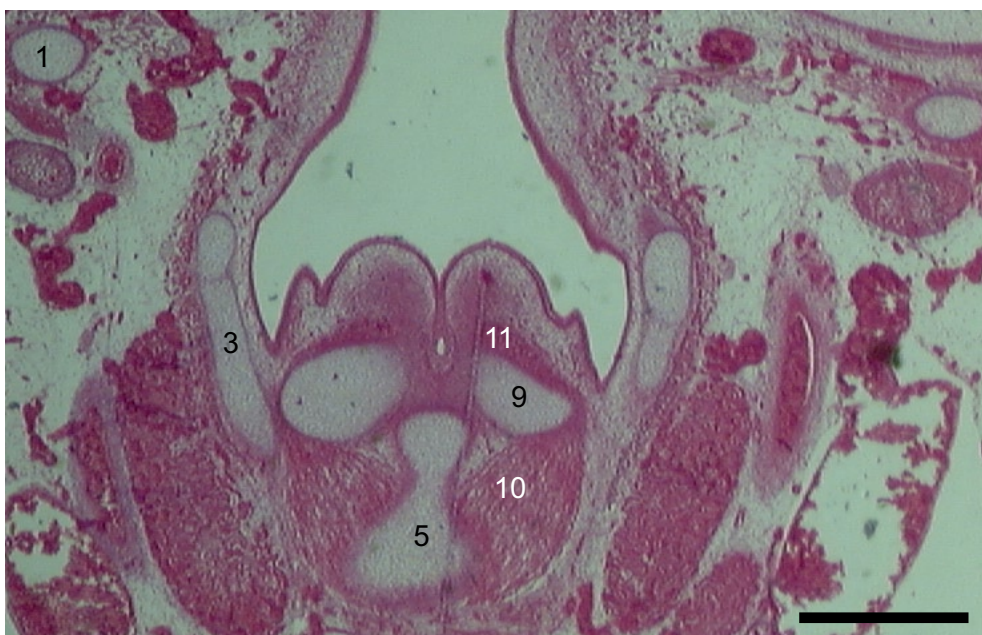
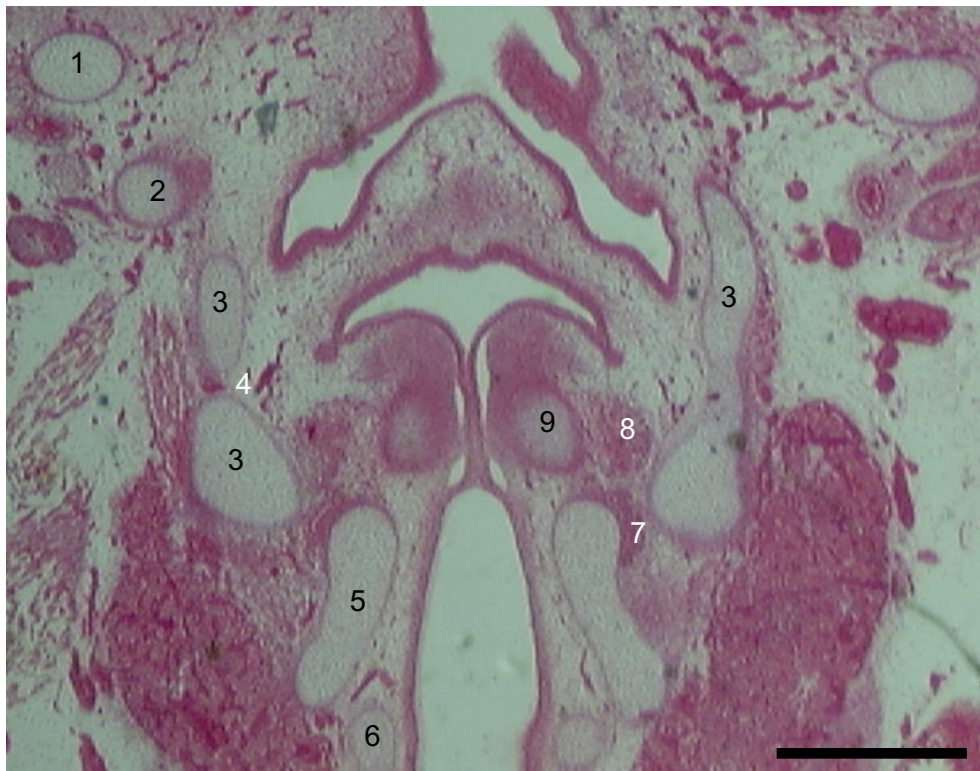


Abb. 52. *Castor canadensis* (Castoridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 44-1-3 (oben) und 46-3-4 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyroidea; 4 Foramen thyroideum; 5 Cartilago cricoidea; 6 Trachealknorpelement; 7 M. cricoarytenoideus lateralis; 8 M. thyreoartenoideus; 9 Cartilago arytenoidea; 10 M. cricoarytenoideus posterior; 11 M. arytenoideus transversus. Masstab: 0,5 mm.

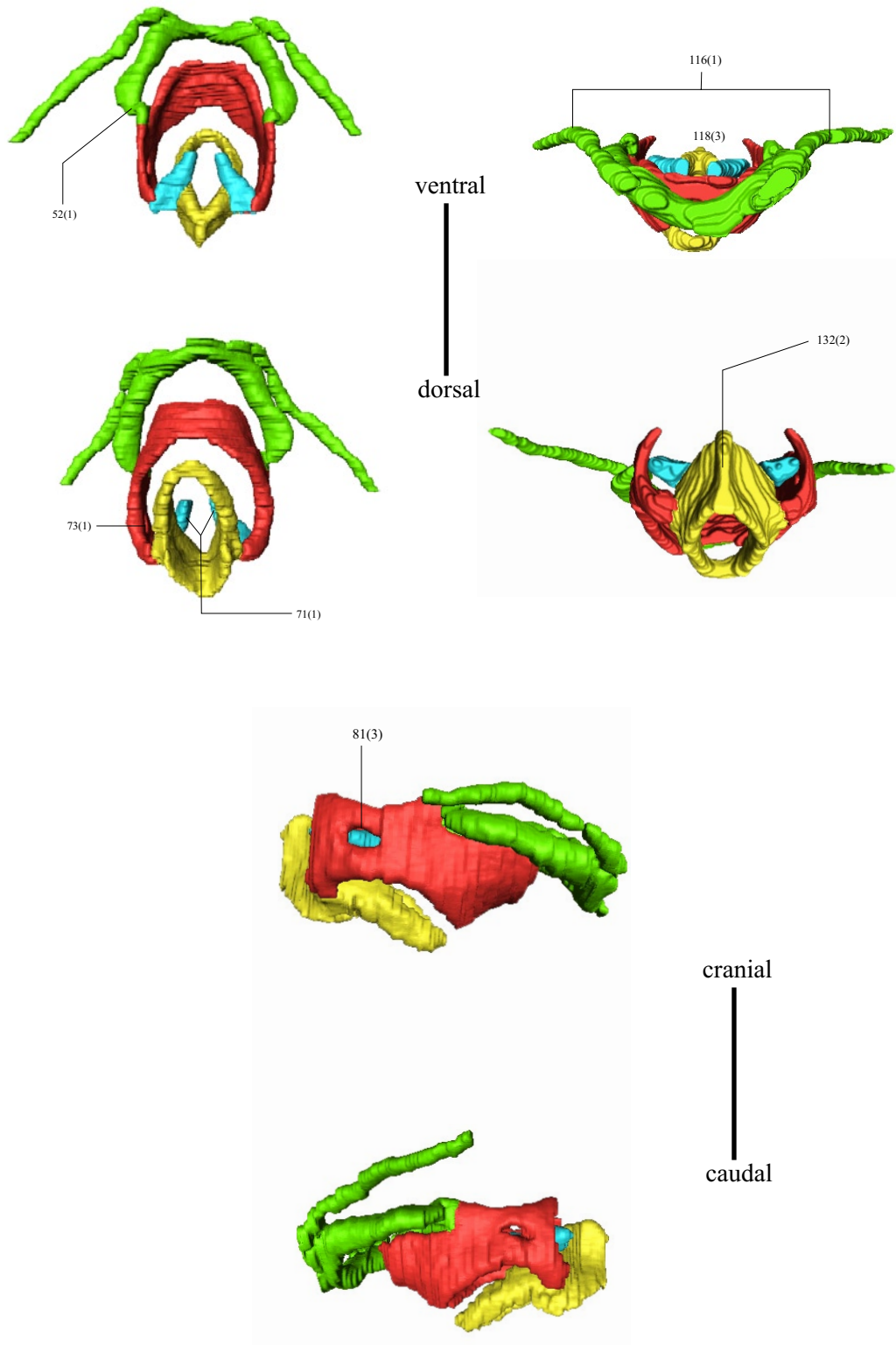


Abb. 53. Hyolaryngealregion von *Ctenodactylus* (Rodentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

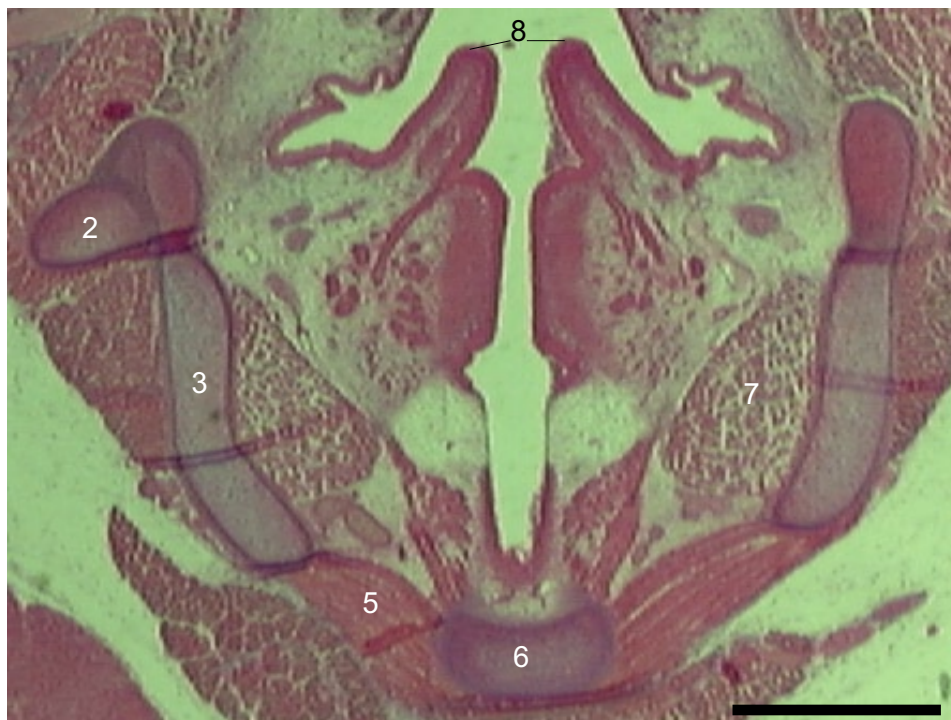
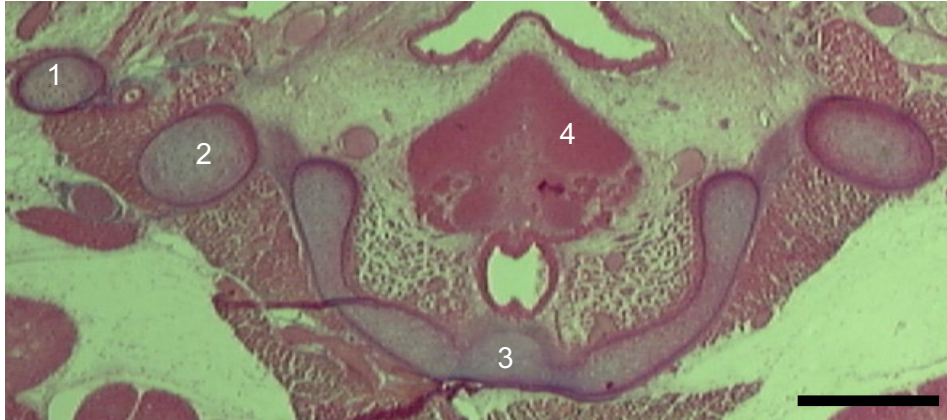


Abb. 54. *Ctenodactylus* sp. (Ctenodactylidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 92-1-3 (oben) und 97-1-3 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Epiglottis; 5 M. cricothyreoideus; 6 Cartilago cricoidea; 7 M. thyreoarytenoideus; 8 Plica aryepiglottica. Massstab: 0,5 mm.

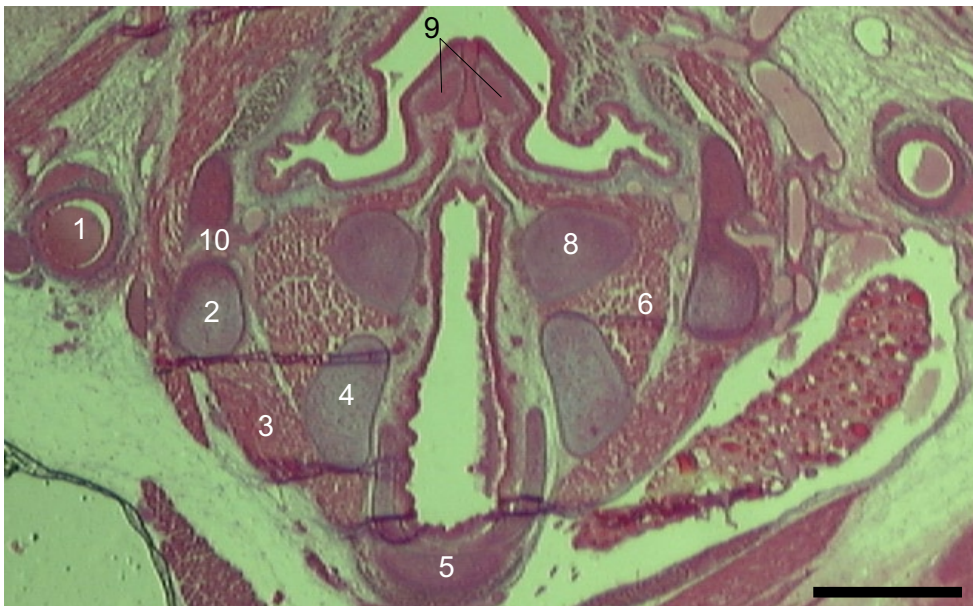
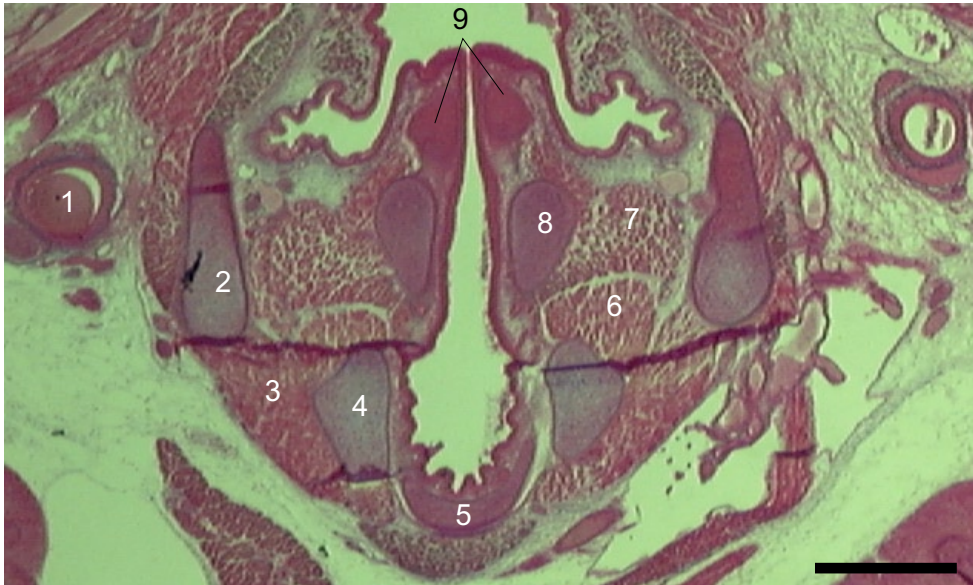


Abb. 55. *Ctenodactylus* sp. (Ctenodactylidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 101-3-3 (oben) und 103-3-3 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cartilago thyreoidea; 3 M. cricothyroideus; 4 Cartilago thyreoidea; 5 Trachealknorpel; 6 M. cricoarytenoideus lateralis; 7 M. thyreoarytenoideus; 8 Cartilago arytenoidea; 9 Proc. Santorini; 10 Foramen thyroideum. Massstab: 0,5 mm.

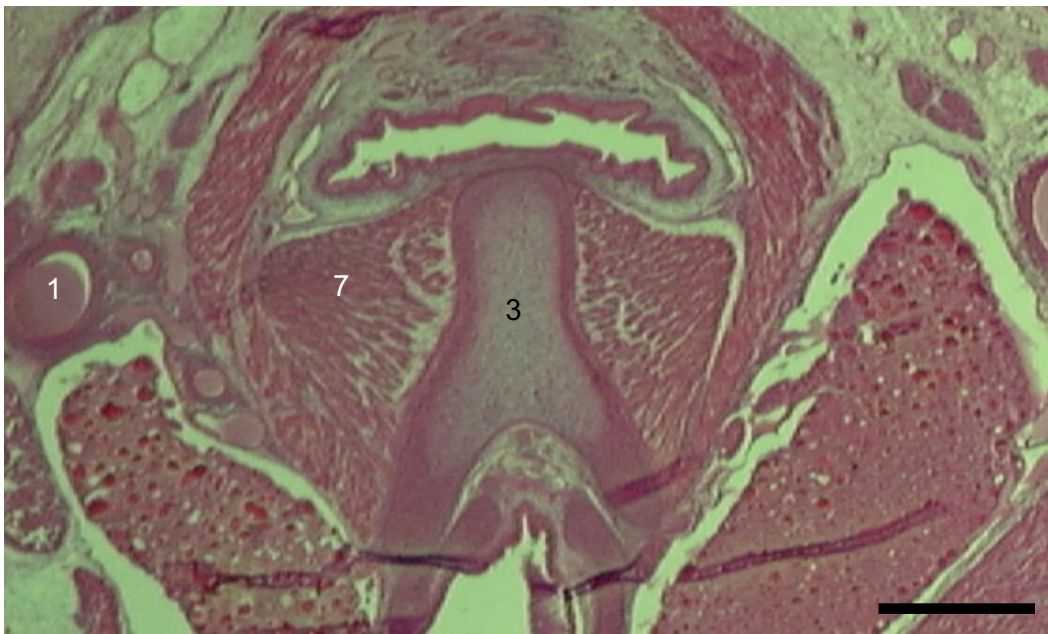
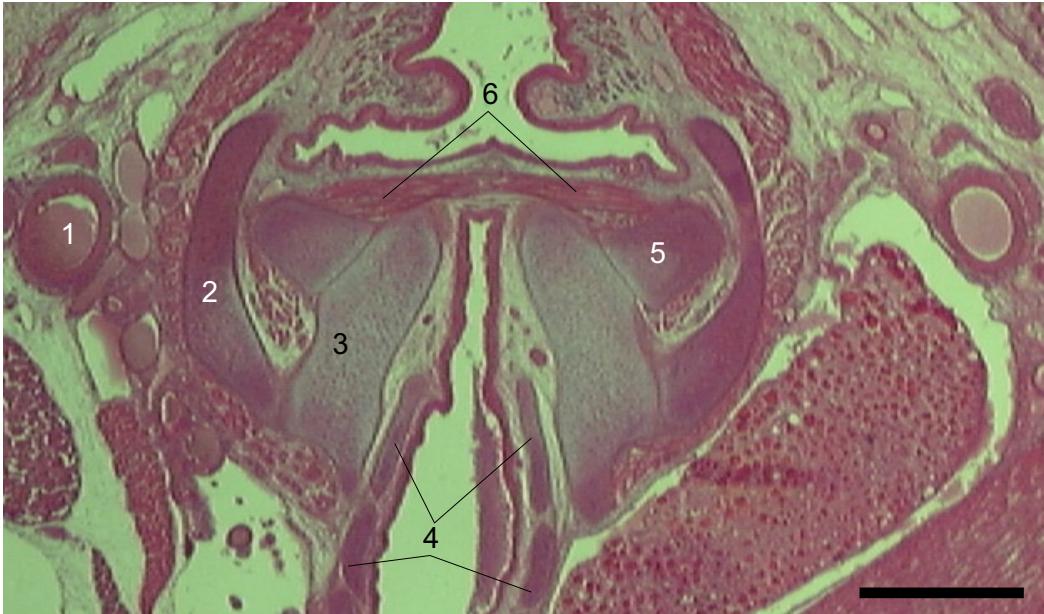


Abb. 56. *Ctenodactylus* sp. (Ctenodactylidae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 106-2-1 (oben) und 108-3-3 (jeweils 10 μ). 1 Cornu hyale; 2 Cartilago thyroidea; 3 Cartilago cricoidea; 4 Trachealknorpel; 5 Cartilago arytenoidea; 6 M. transversus arytenoideus; 7 M. cricoarytenoideus posterior. Masstab: 0,5 mm.

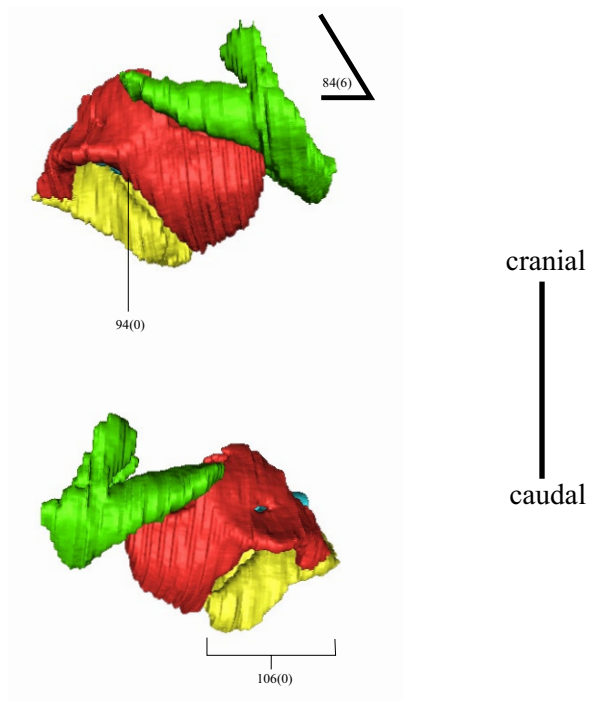
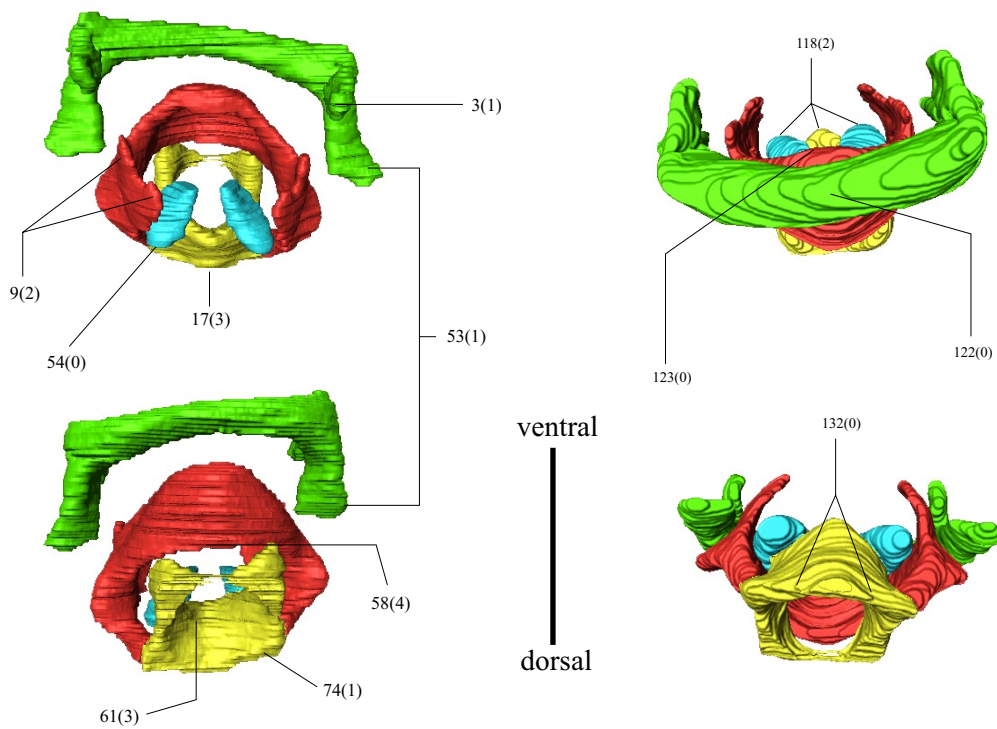


Abb. 57. Hyolaryngealregion von *Eliomys* (Rodentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

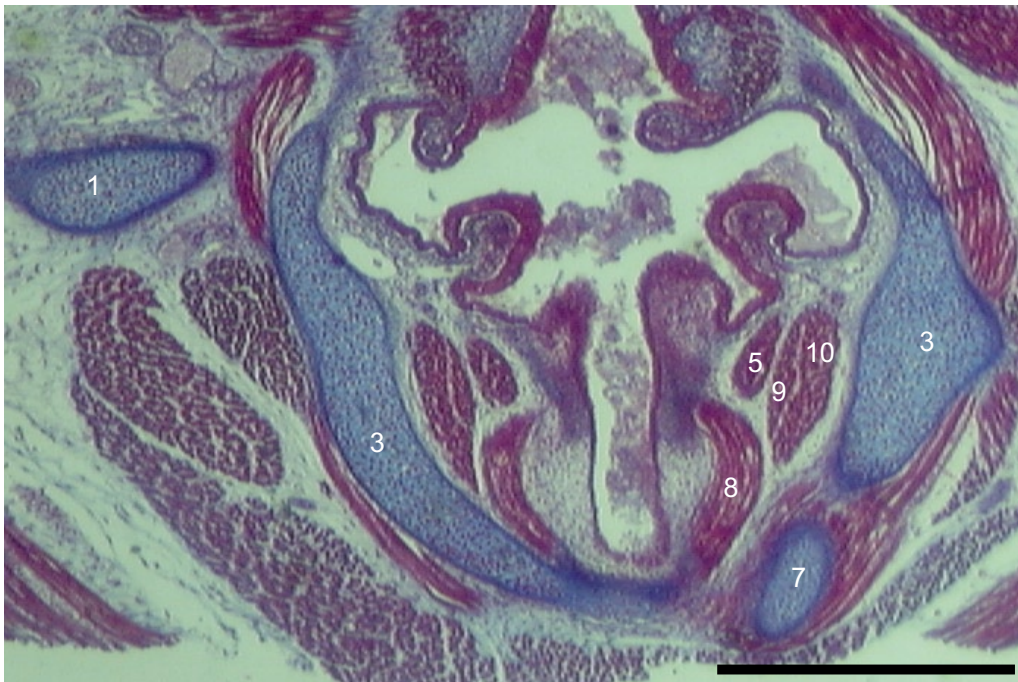
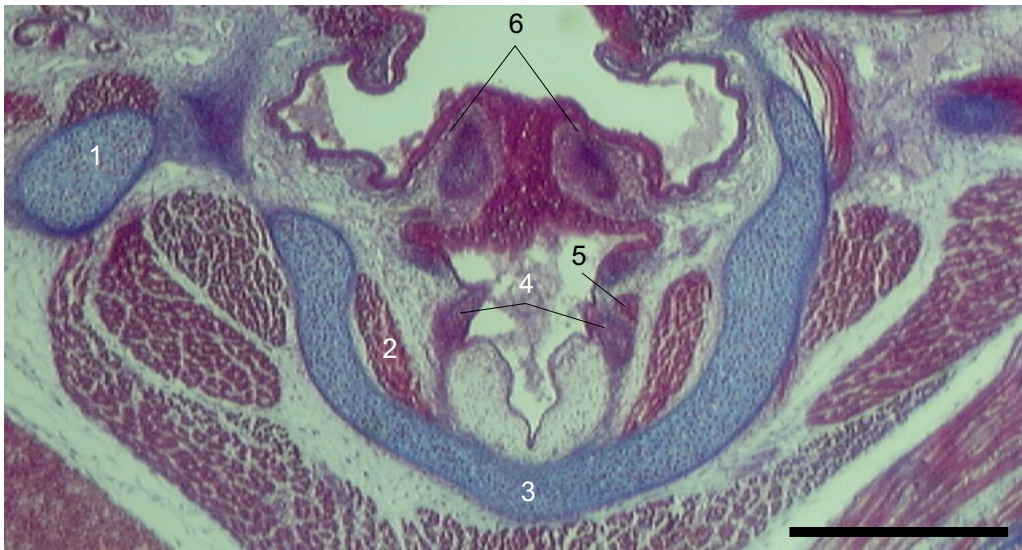


Abb. 58. *Eliomys* sp. (Gliridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 27-3-3 (oben) und 28-1-5 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 M. thyroarytenoideus, Pars ventricularis; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Plica vocalis; 5 M. thyroarytenoideus, Pars ventricularis, Pars medialis; 6 Plica aryepiglottica; 7 Cartilago cricoidea; 8 M. thyroarytenoideus, Pars vocalis; 9 M. thyroarytenoideus, Pars ventricularis, Pars lateralis, Portio interna; 10 M. thyroarytenoideus, Pars ventricularis, Pars lateralis, Portio externa. Massstab: 0,5 mm.

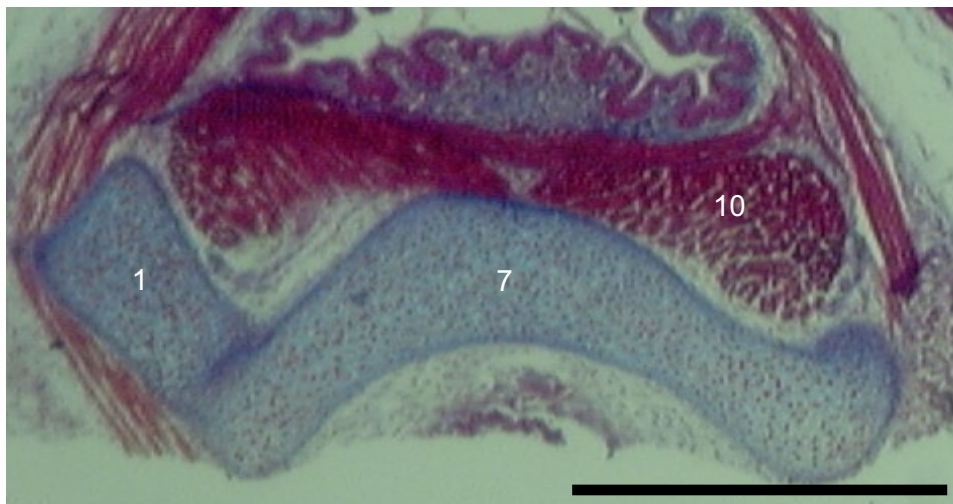
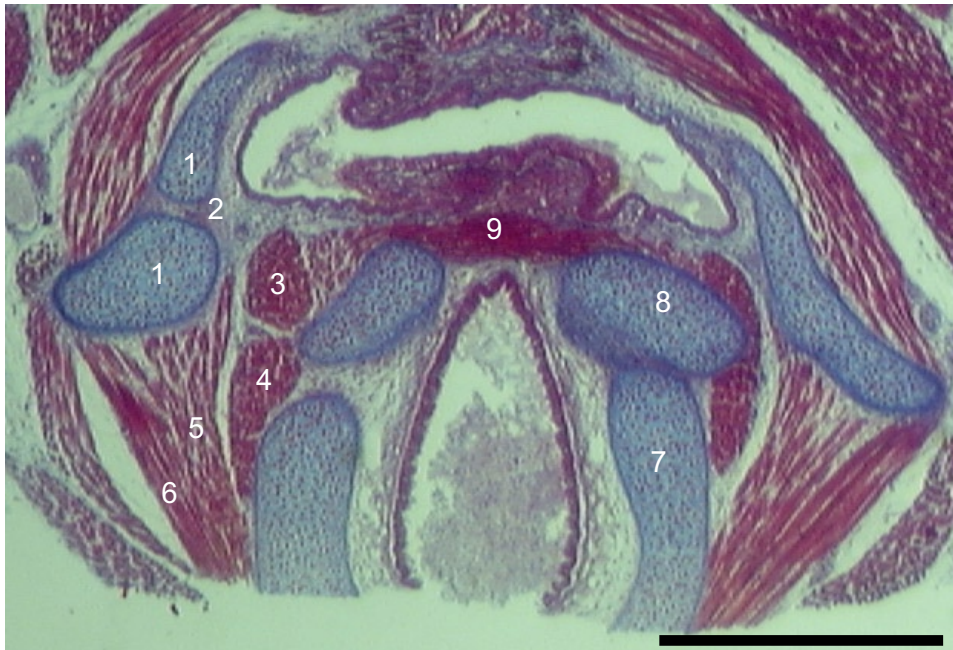


Abb. 59. *Eliomys* sp. (Gliridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 29-2-3 (oben) und 30-3-1 (jeweils 10 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Foramen thyroideum; 3 M. thyroarytenoideus; 4 M. cricoarytenoideus lateralis; 5 M. cricothyroideus, Portio interna; 6 M. cricothyroideus, Portio externa; 7 Cartilago cricoidea; 8 Cartilago arytenoidea; 9 M. arytenoideus transversus; 10 M. cricoarytenoideus posterior. Masstab: 0,5 mm.

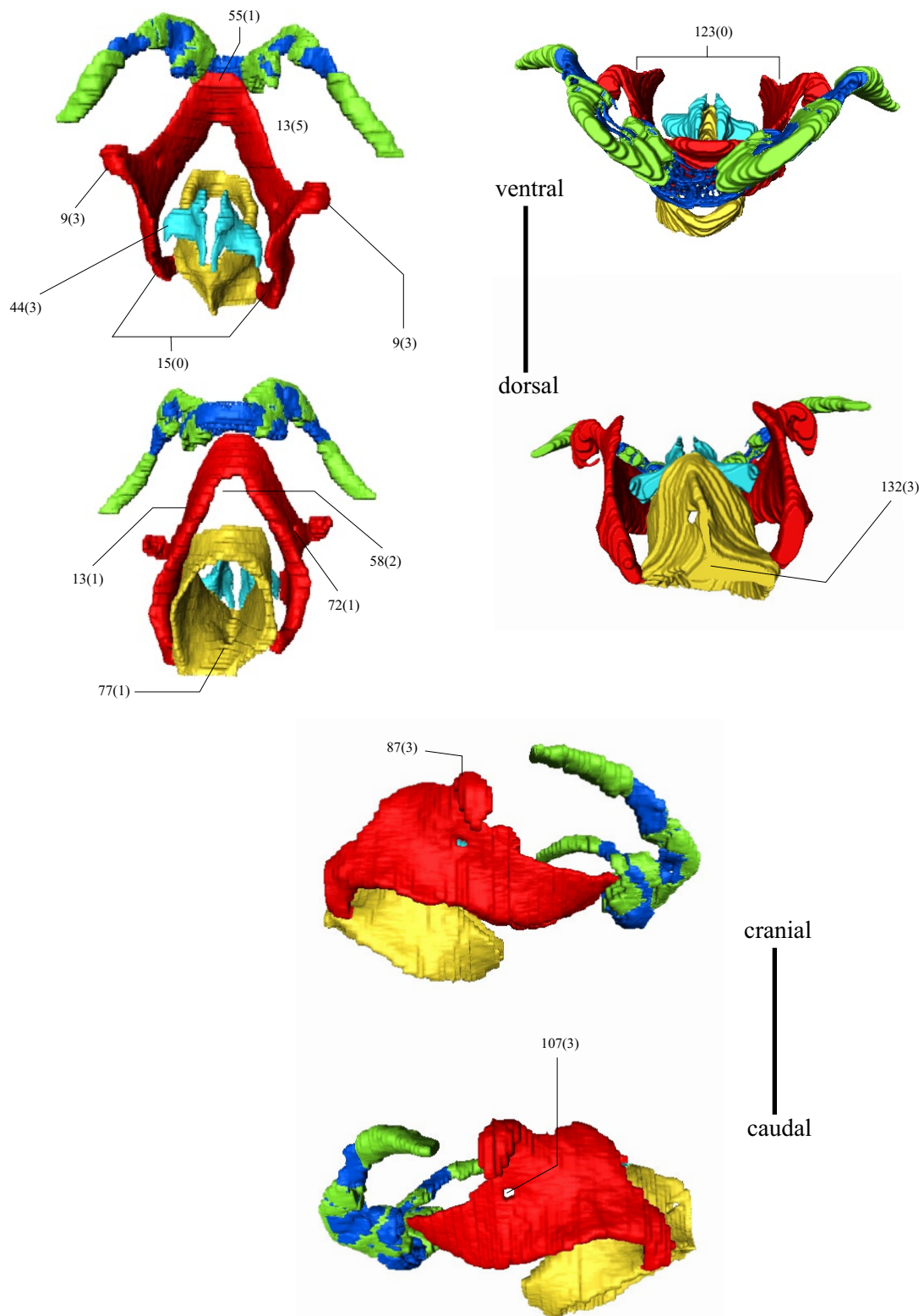


Abb. 60. Hyolaryngealregion von *Glis* (Rodentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt. Blaue Regionen zeigen heterogene Knorpelstrukturen an.

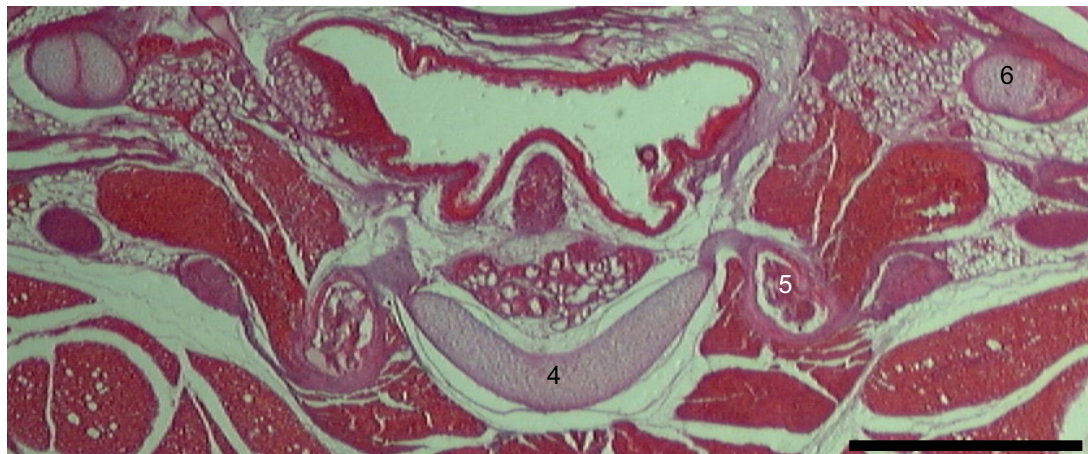
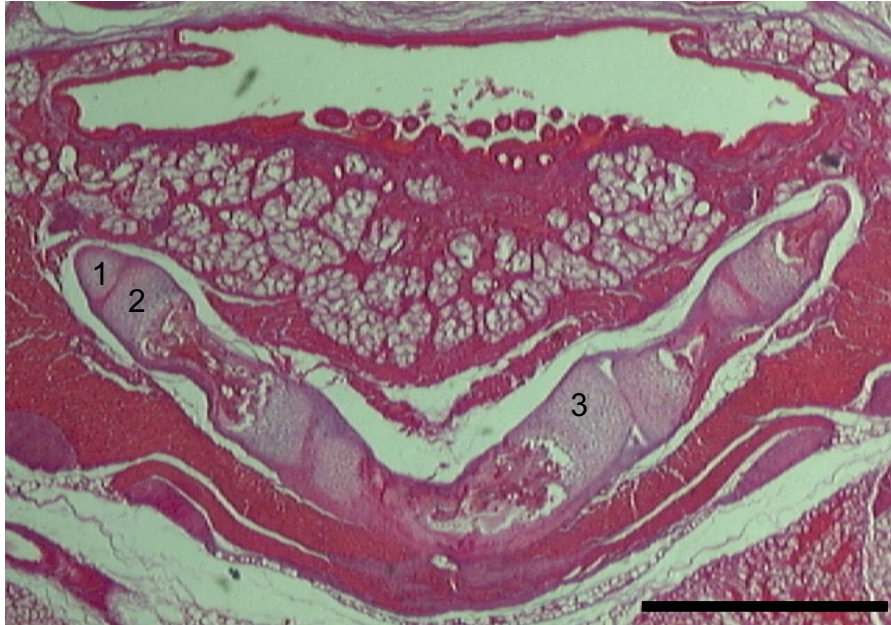


Abb. 61. *Glis glis* (Gliridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 139-3-2 (oben) und 147-1-1 (jeweils 15 μ). 1 Ceratohyale; 2 Hypohyale; 3 Basibranchiale I; 4 Cartilago thyroidea; 5 Cornu branchiale I; 6 Cornu hyale. Masstab: 1,0 mm.

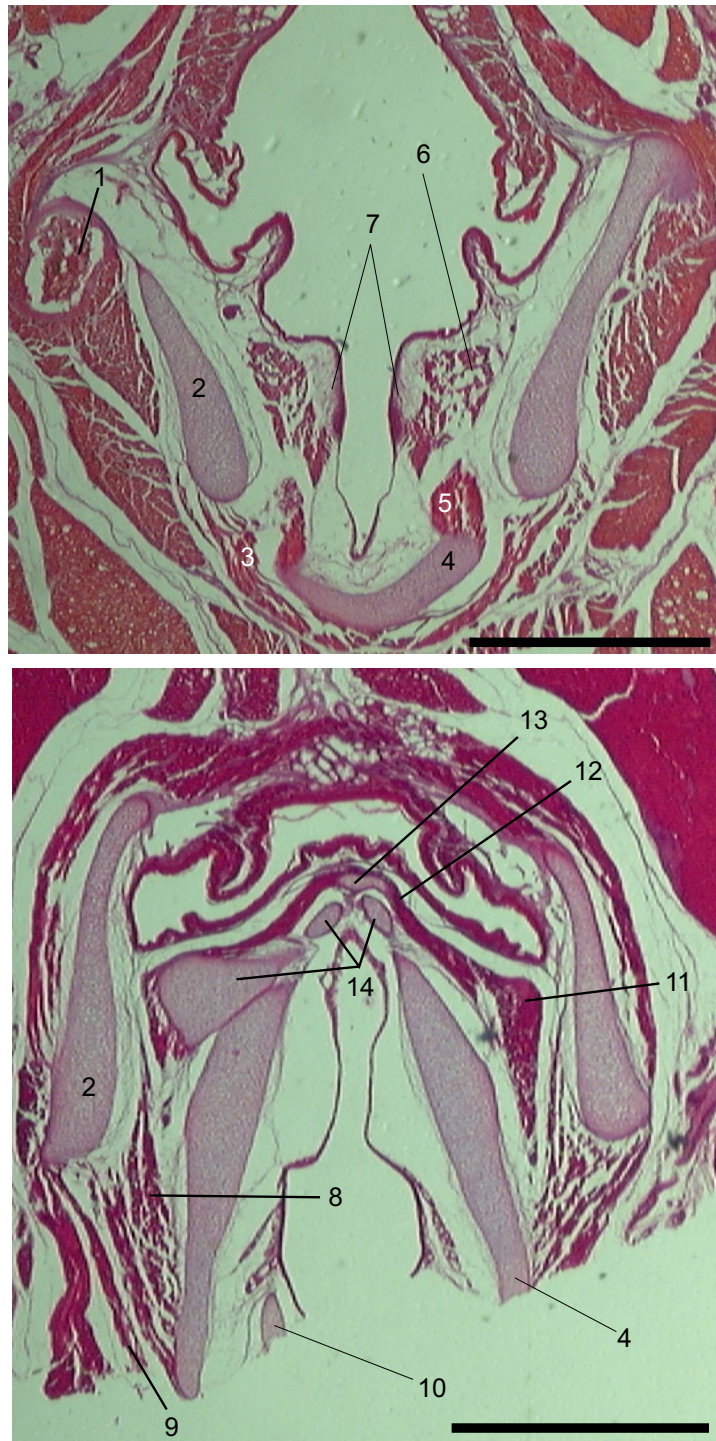


Abb. 62. *Glis glis* (Gliridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 154-3-1 (oben) und 162-2-1 (jeweils 15 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyreoidea; 3 M. cricothyreoideus; 4 Cartilago cricoidea; 5 M. cricoarytenoideus lateralis; 6 M. thyreoarytenoideus; 7 Plica vocalis; 8 M. cricothyreoideus, Portio interna; 9 M. cricothyreoideus, Portio externa; 10 erster Trachealknorpel; 11 M. cricoarytenoideus posterior; 12 M. arytenoideus transversus; 13 Cartilago interarytenoidea; 14 Cartilago arytenoidea. Massstab: 1,0 mm.



Abb. 63. *Glis glis* (Gliridae), Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 167-3-2 (oben) und 168-2-1 (jeweils 15 μ). 1 Cartilago thyroidea; 2 M. cricoarytenoideus posterior; 3 Cartilago cricoidea; 4 Einbuchtung der Cartilago cricoidea; 5 Durchbruch der Cartilago cricoidea. Masstab: 0,5 mm.

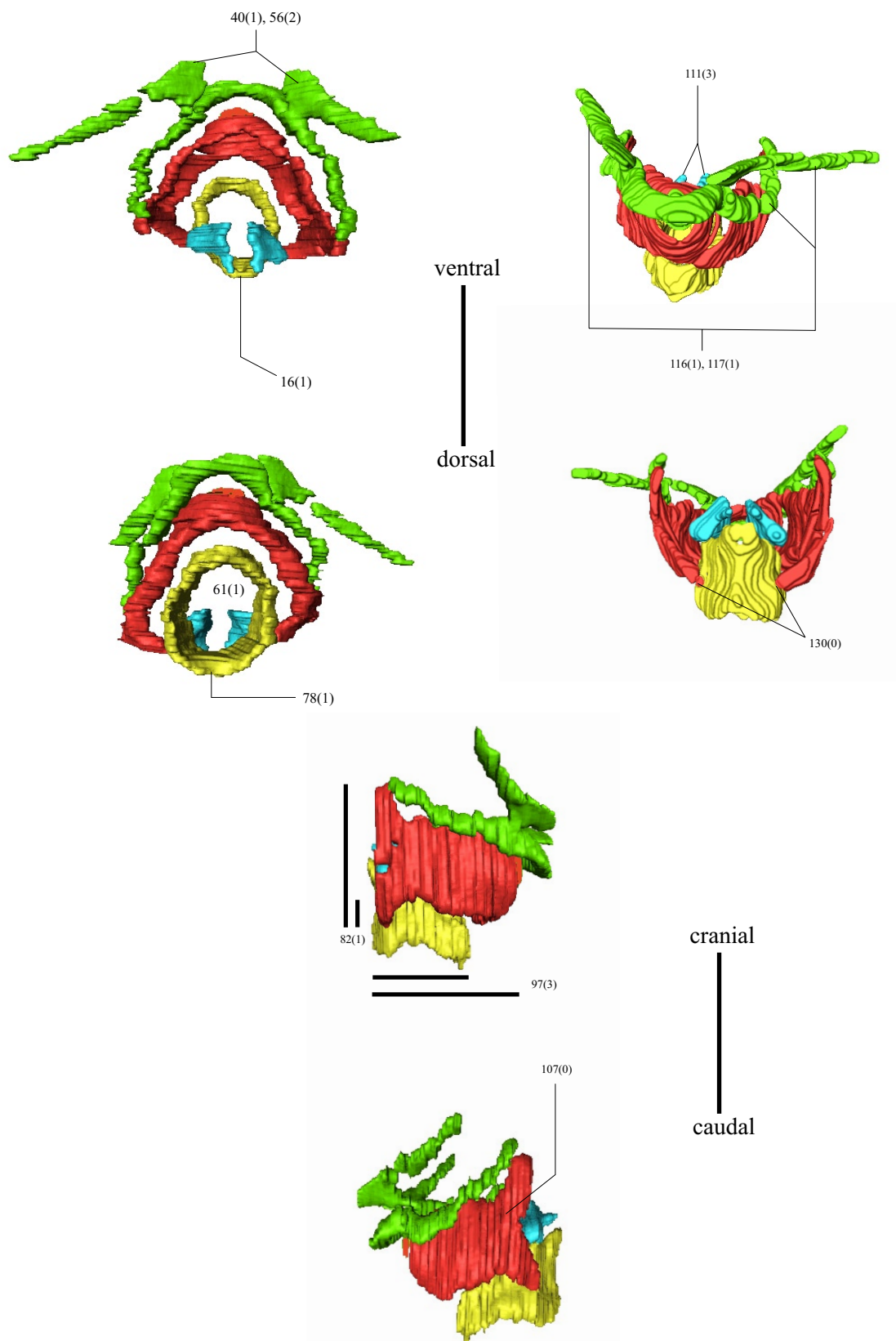


Abb. 64. Hyolaryngealregion von *Tupaia* (Scandentia). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

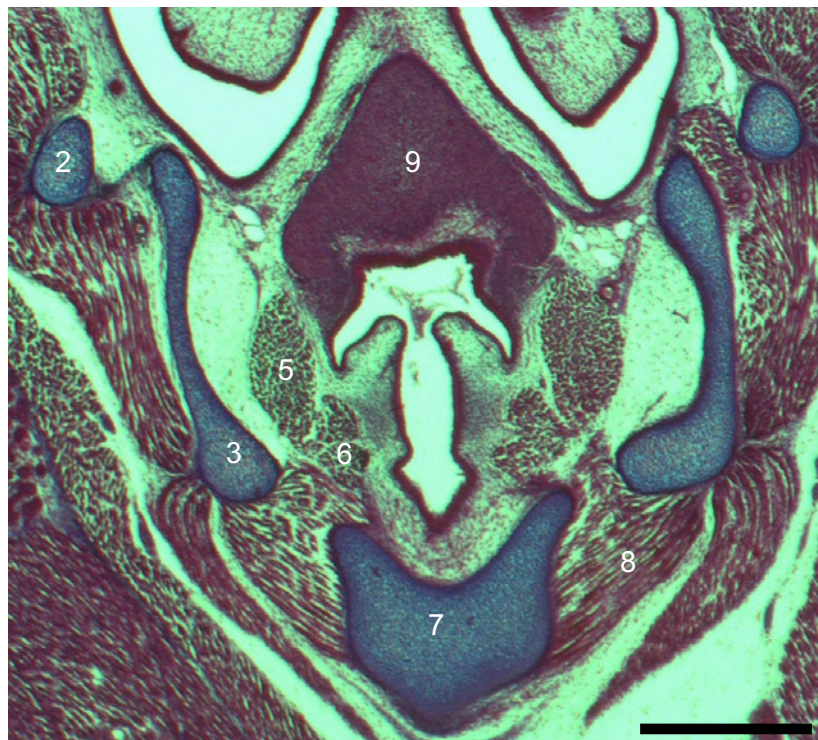


Abb. 65. *Tupaia* sp. (Tupaiaidae), Jenaer Exemplar: Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 56-3-3 (oben) und 60-2-2 (jeweils 15 μ). 1 Übergang zum Cornu hyale; 2 Beginn des Cornu branchiale I; 3 Cartilago thyreoidea; 4 Cornu hyale; 5 M. thyroarytenoideus, Pars lateralis; 6 M. thyroarytenoideus, Pars medialis; 7 Cartilago cricica; 8 M. cricothyreoideus; 9 Epiglottis. Masstab: 0,5 mm.

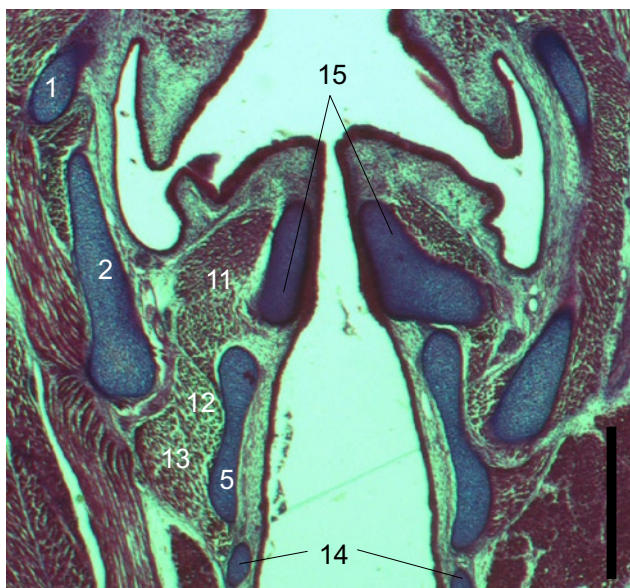
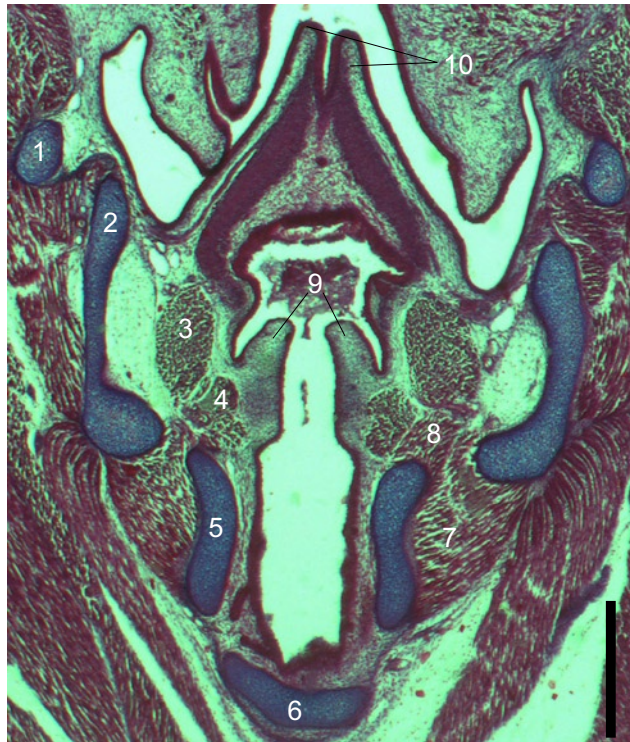


Abb. 66. *Tupaia* sp. (Tupaiidae), Jenaer Exemplar: Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 61-1-3 (oben) und 63-1-1 (jeweils 15 μ). 1 Cornu branchiale I; 2 Cartilago thyroidea; 3 M. thyroarytenoideus, Pars lateralis; 4 M. thyroarytenoideus, Pars medialis; 5 Cartilago cricoidea; 6 Trachealknorpel; 7 M. cricothyroideus; 8 M. cricoarytenoideus lateralis; 9 Plica vocalis; 10 Plica aryepiglottica; 11 M. cricoarytenoideus lateralis; 12 M. cricothyroideus, Pars externa; 13 M. cricothyroideus, Pars interna; 14 erster Trachealknorpel; 15 Cartilago arytenoidea. Massstab: 0,5 mm.

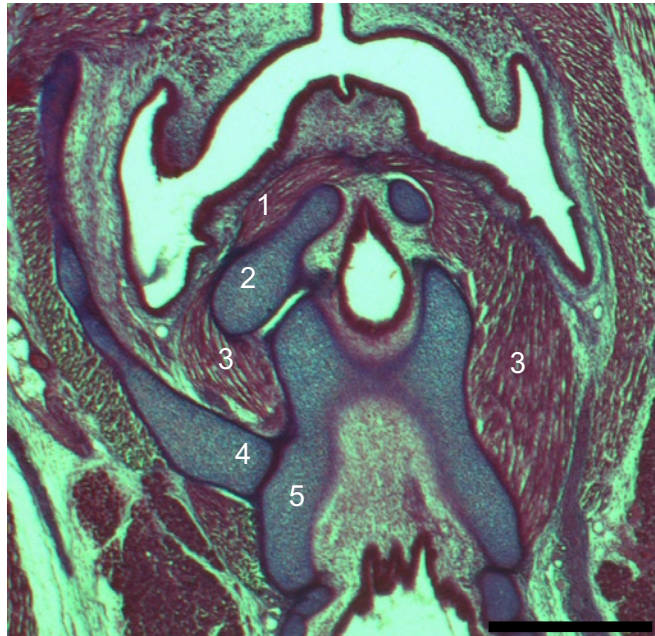


Abb. 67. *Tupaia* sp. (Tupaiidae), Jenaer Exemplar: Hyolaryngealregion. Transversalschnitte 64-4-2 (oben) und 66-1-1 (jeweils 15 μ). 1 M. arytenoideus transversus; 2 Cartilago arytenoidea; 3 M. cricoarytenoideus posterior; 4 Cartilago thyreoidea; 5 Cartilago cricoidea. Massstab: 0,5 mm.

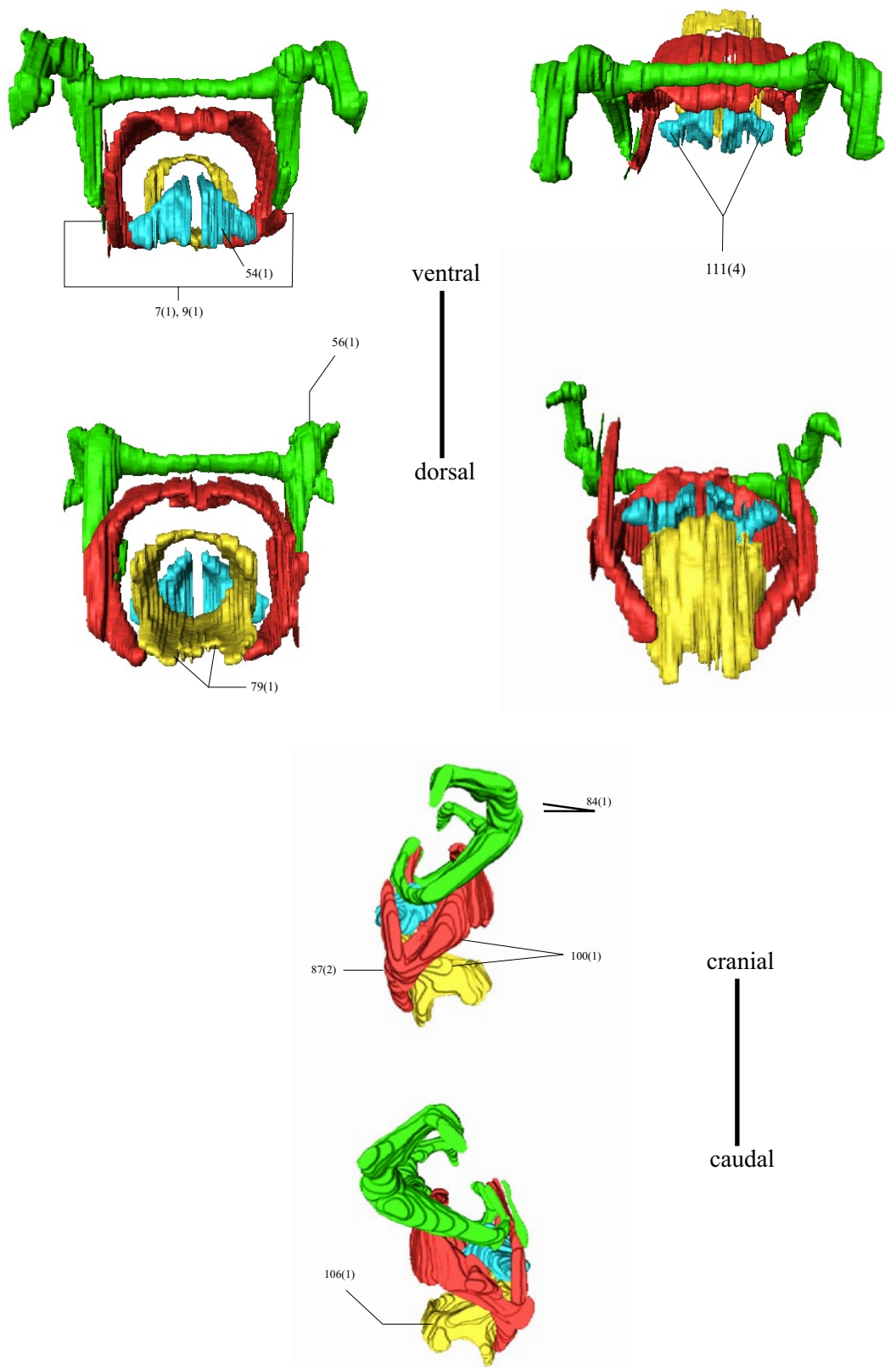


Abb. 68. Hyolaryngealregion von *Crocidura* (Soricomorpha). Cranialer und caudaler (links oben), ventraler und dorsaler (rechts oben) sowie rechter und linker (unten) Aspekt.

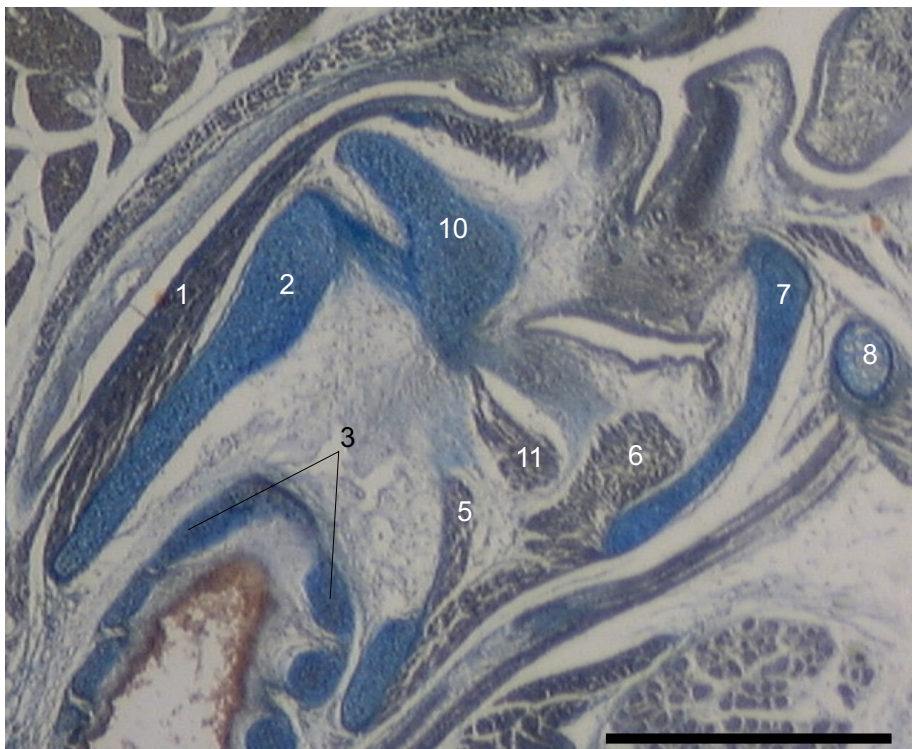
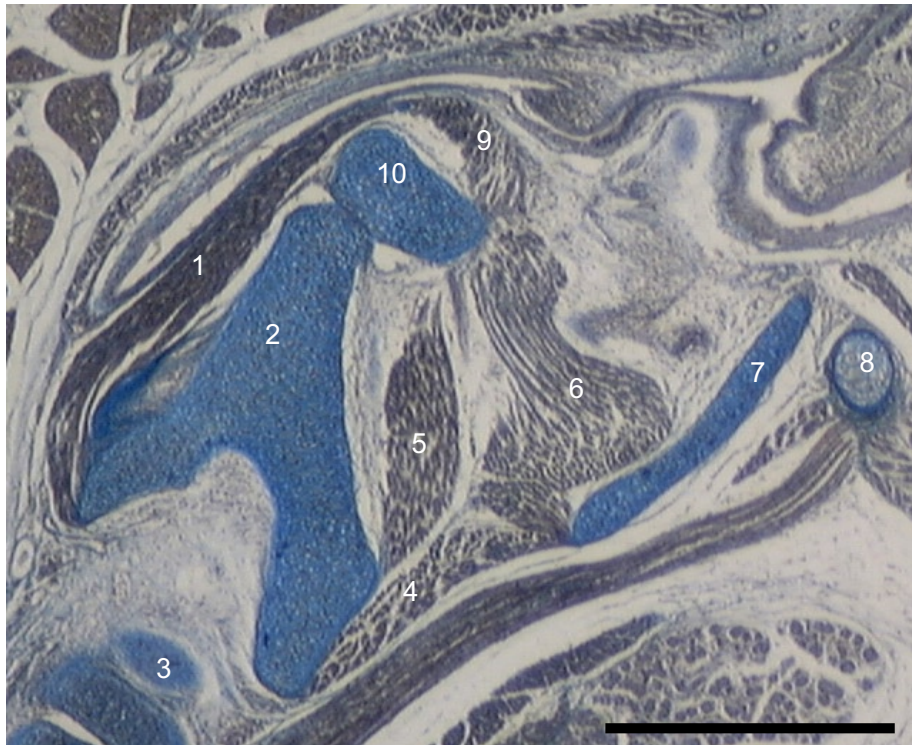


Abb. 69. *Crocidura russula* (Soricidae), Hyolaryngealregion. Sagittalschnitte 24-2-5 (oben) und 25-1-5 (jeweils 10 μ). 1 M. cricoarytenoideus posterior; 2 Cartilago cricoidea; 3 Trachealknorpel; 4 M. cricothyreoideus; 5 M. cricoarytenoideus lateralis; 6 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 7 Cartilago thyreoidea; 8 Os hyoideum; 9 M. arytenoideus transversus; 10 Cartilago arytenoidea; 11 M. thyreoarytenoideus, Pars medialis. Masstab: 0,5 mm.

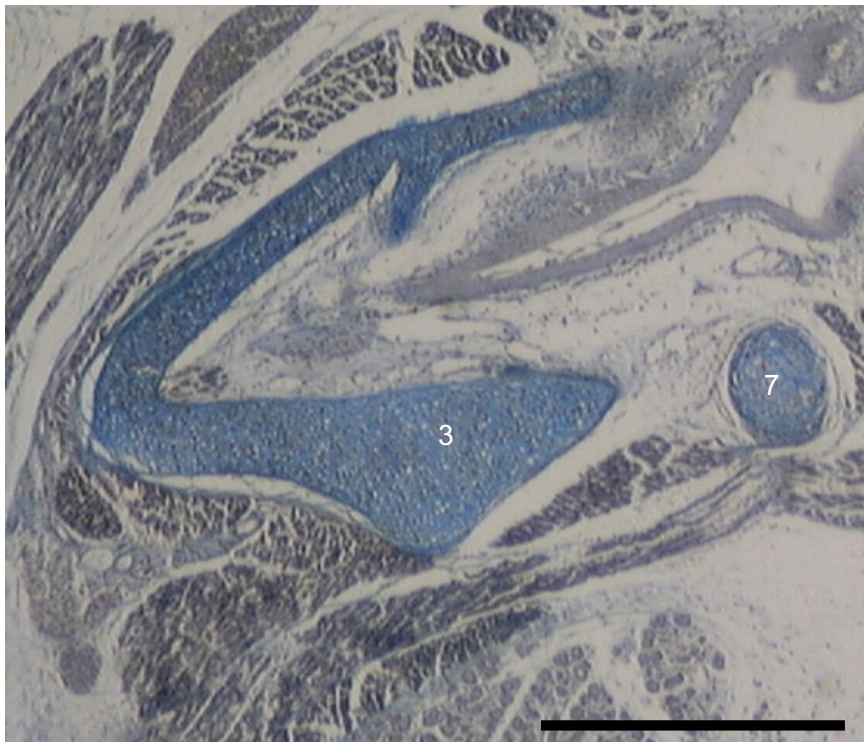
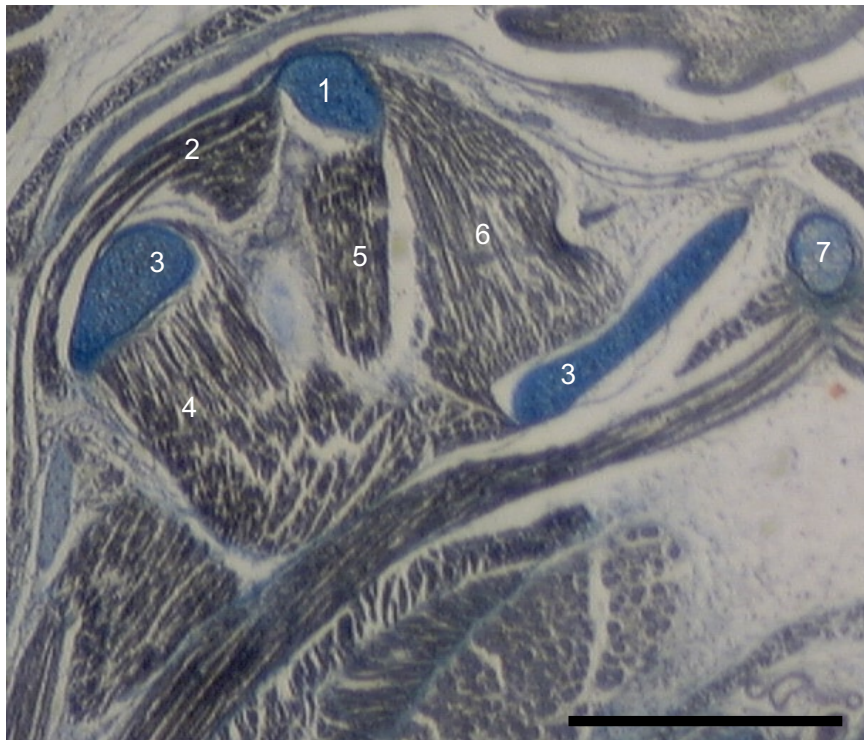


Abb. 70. *Crocidura russula* (Soricidae), Hyolaryngealregion. Sagittalschnitte 28-1-4 (oben) und 29-1-5 (jeweils 10 μ). 1 Cartilago arytenoidea; 2 M. cricoarytenoideus posterior; 3 Cartilago thyreoidea; 4 M. cricothyreoideus; 5 M. cricoarytenoideus lateralis; 6 M. thyreoarytenoideus, Pars lateralis; 7 Os hyoideum. Massstab: 0,5 mm.

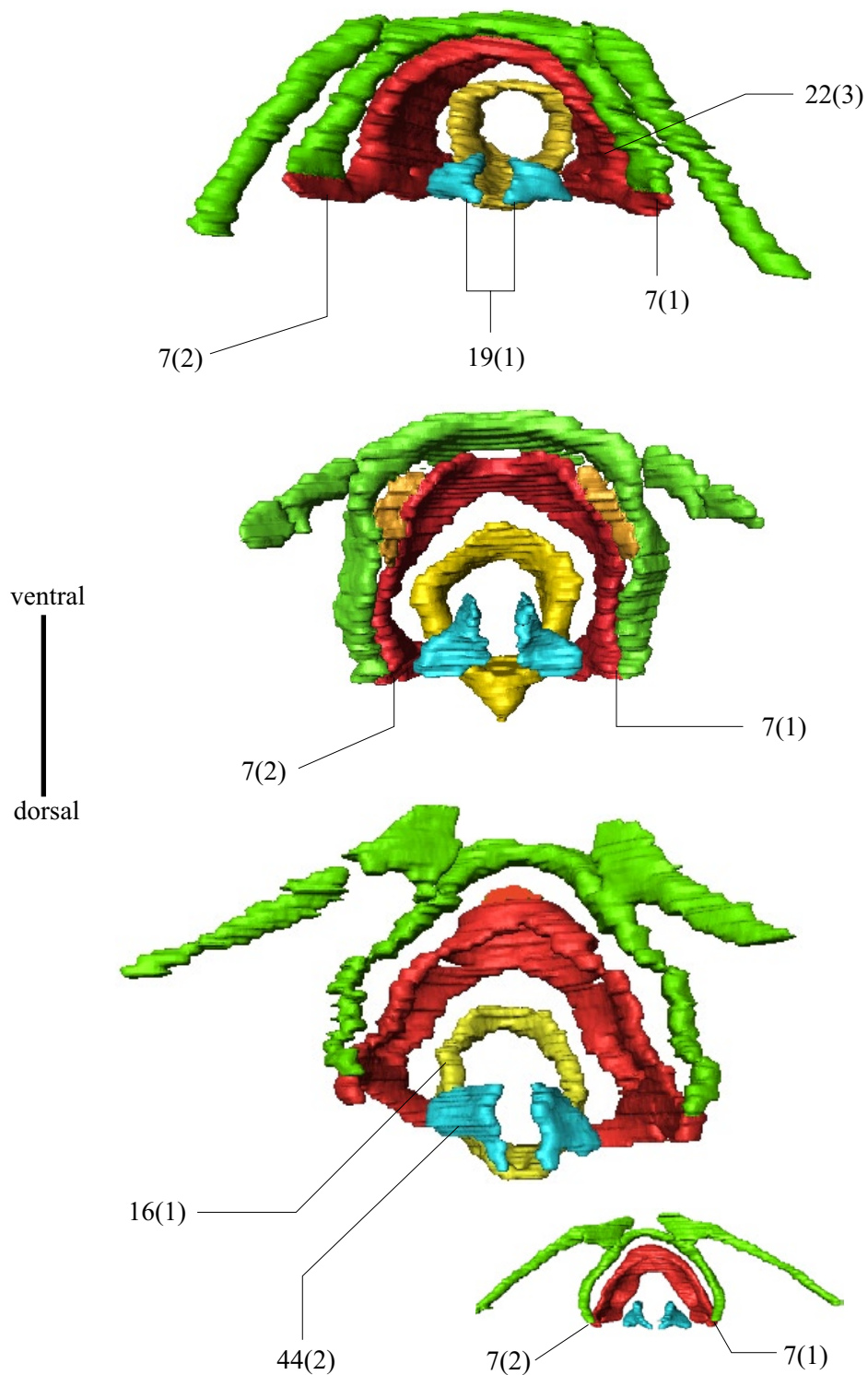


Abb. 71. Potentielle Grundplanmerkmale der Euarchonta (cranialer Aspekt: Auswahl). Für die folgenden Abbildungen gilt: oben (*Cynocephalus*), Mitte (*Galago*), unten (*Tupaia* 44,0 mm-Stadium; gelegentlich additive Abbildung des älteren Stadiums).

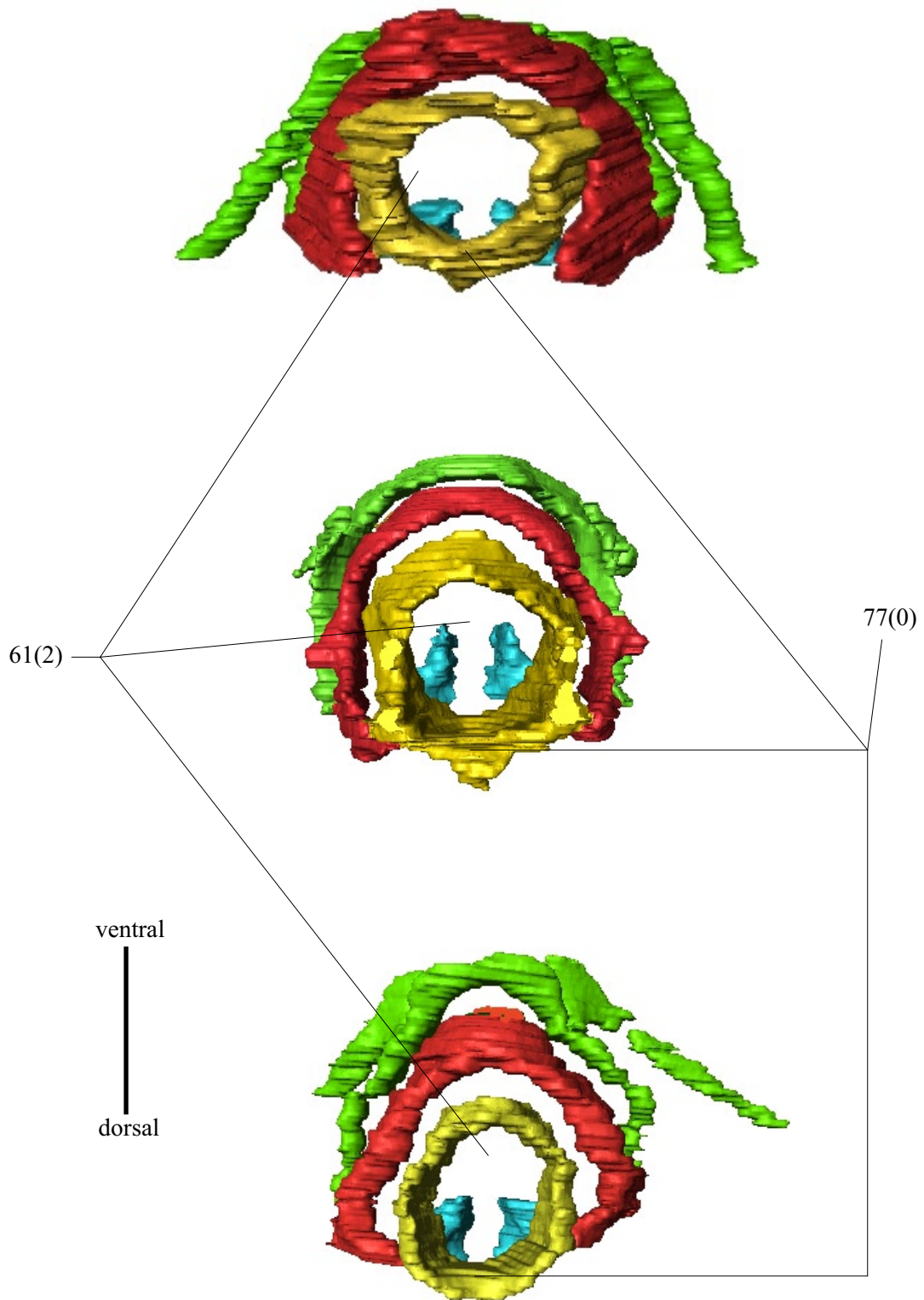


Abb. 72. Potentielle Grundplanmerkmale (Auswahl) der Euarchonta (caudaler Aspekt).

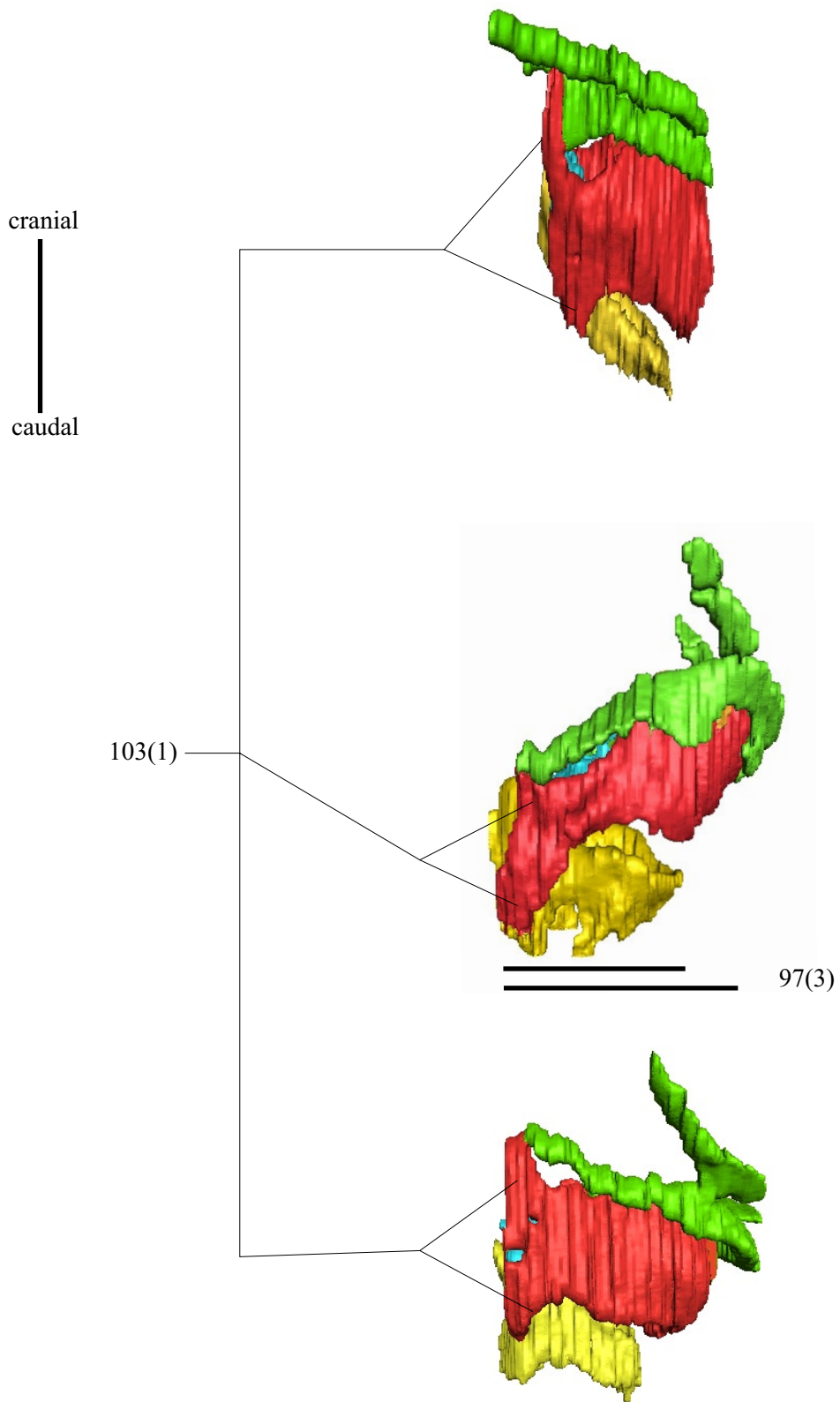


Abb. 73. Potentielle Grundplanmerkmale der Euarchonta (von rechts: Auswahl).



cranial
|
caudal

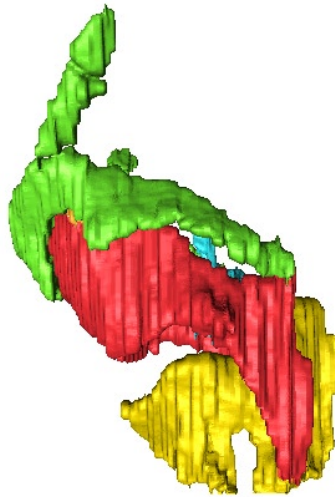


Abb. 74. Euarchonta-Modelle von links.

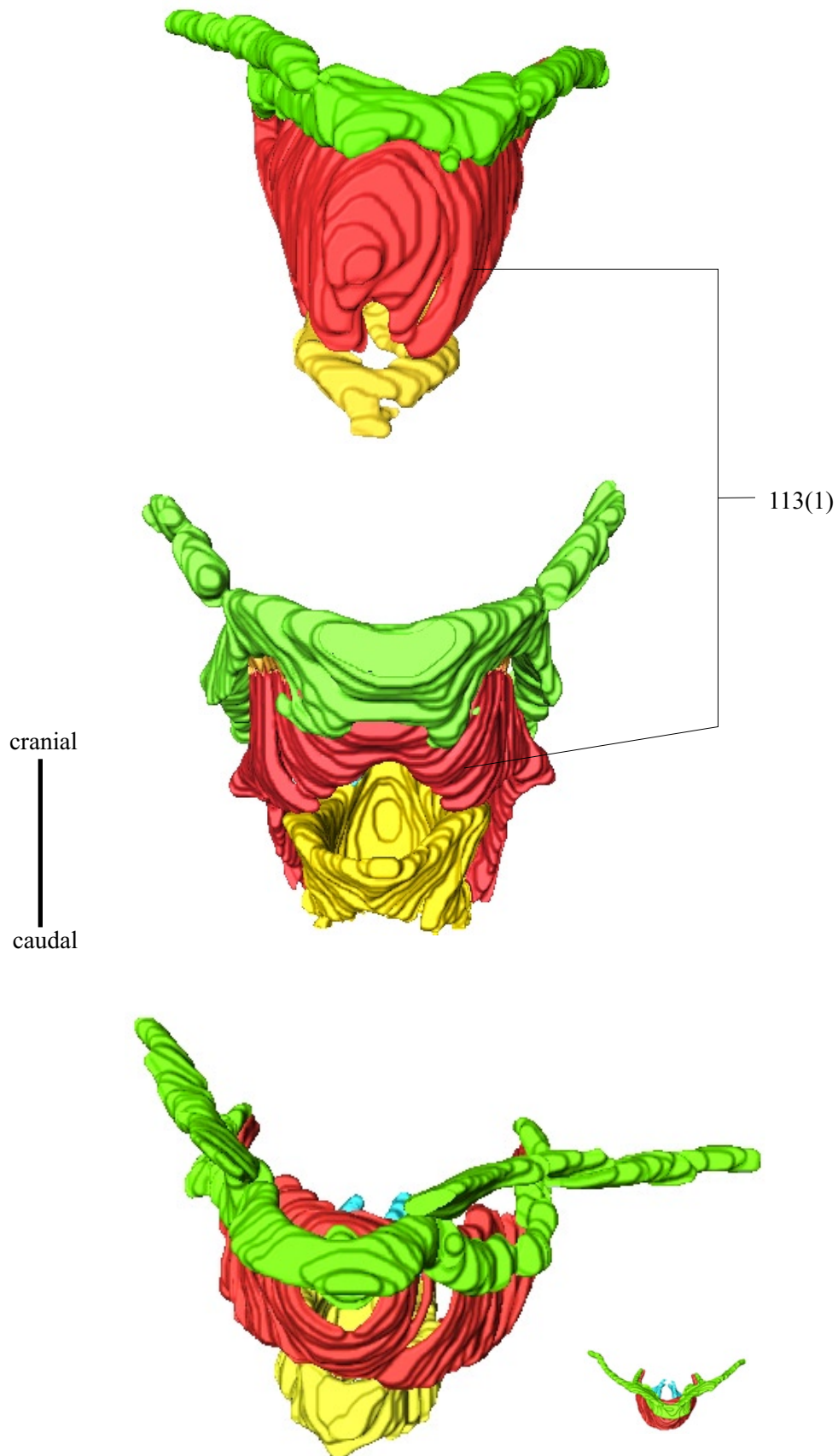


Abb. 75. Potentielle Grundplanmerkmale der Euarchonta (ventraler Aspekt).

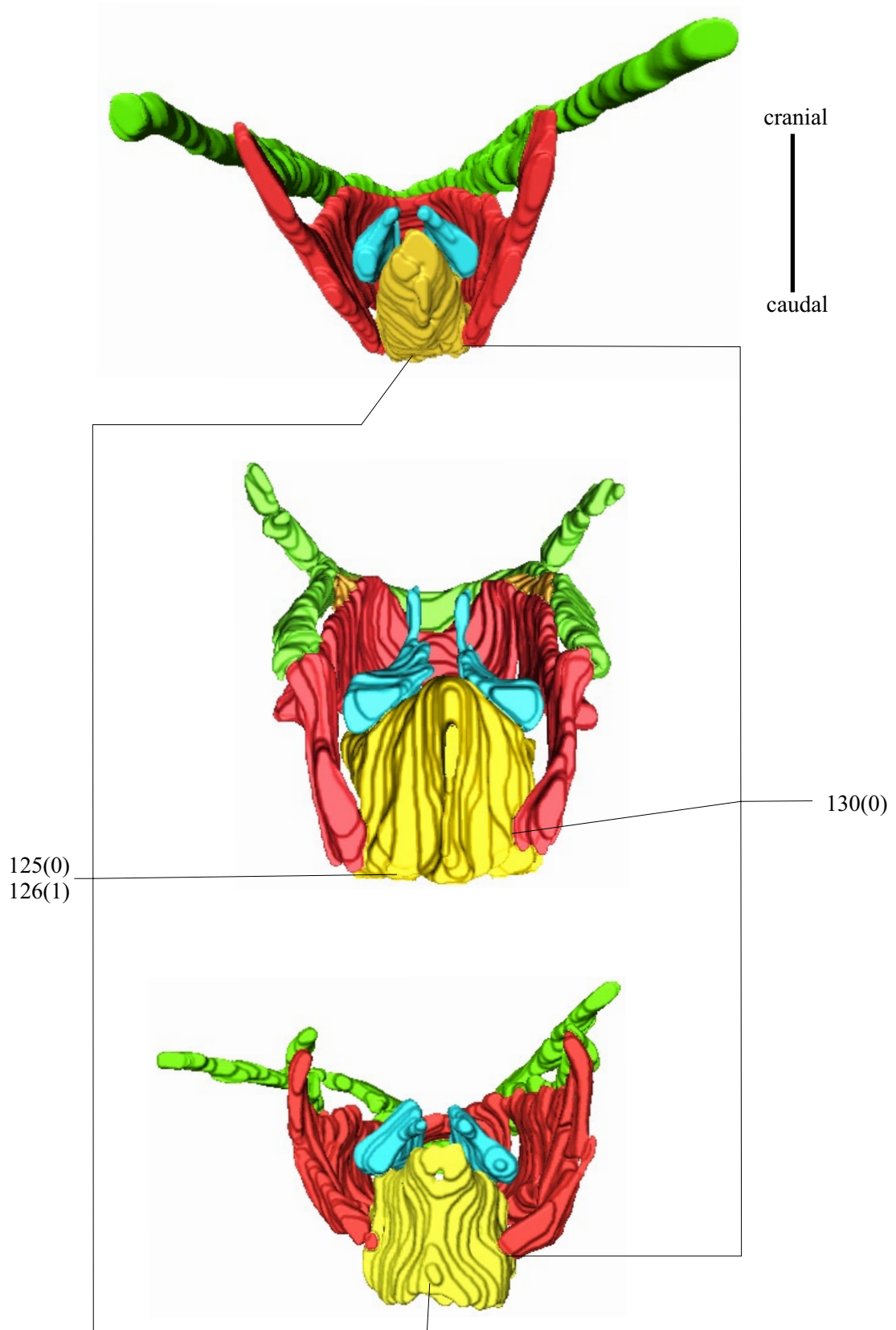


Abb. 76. Potentielle Grundplanmerkmale der Euarchonta (dorsaler Aspekt).

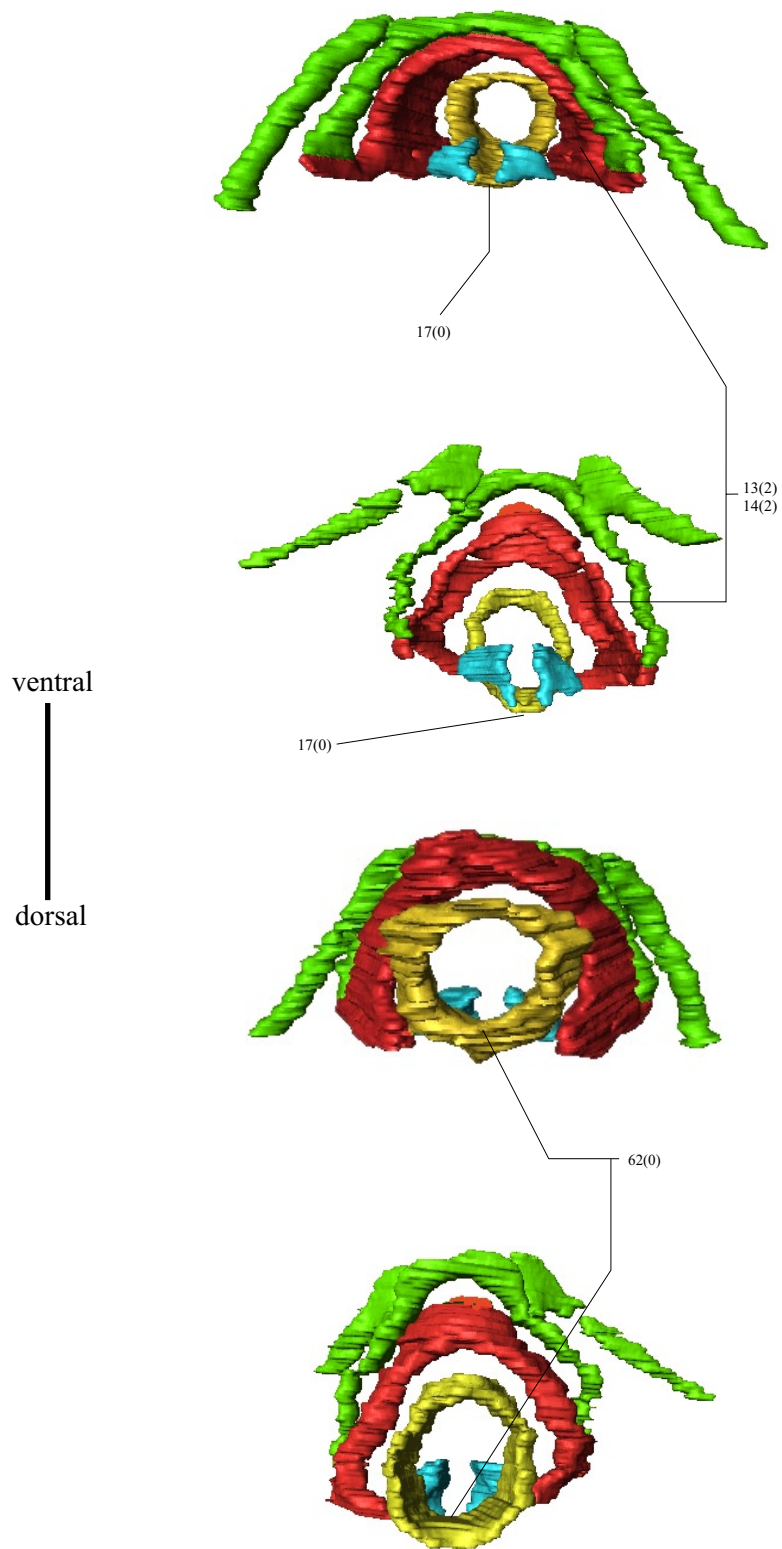


Abb. 77. Potentielle Grundplanmerkmale der Sundatheria (jeweils cranialer und caudaler Aspekt).

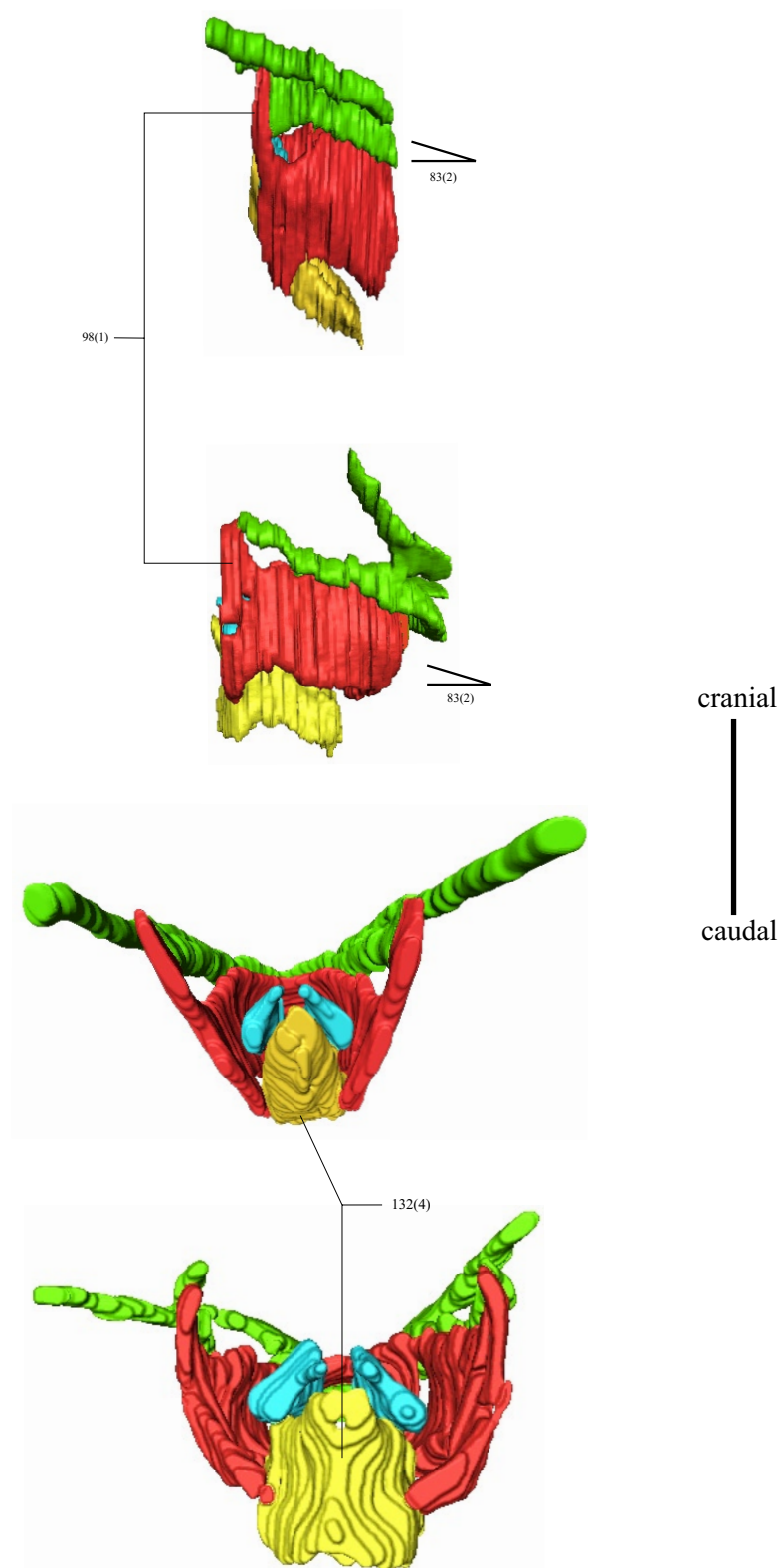


Abb. 78. Potentielle Grundplanmerkmale der Sundatheria (rechter und dorsaler Aspekt).

ABBILDUNGEN ZUR DENTALMORPHOLOGIE
(AUSWAHL AN SEMISCHEMATISCHEN ZEICHNUNGEN)

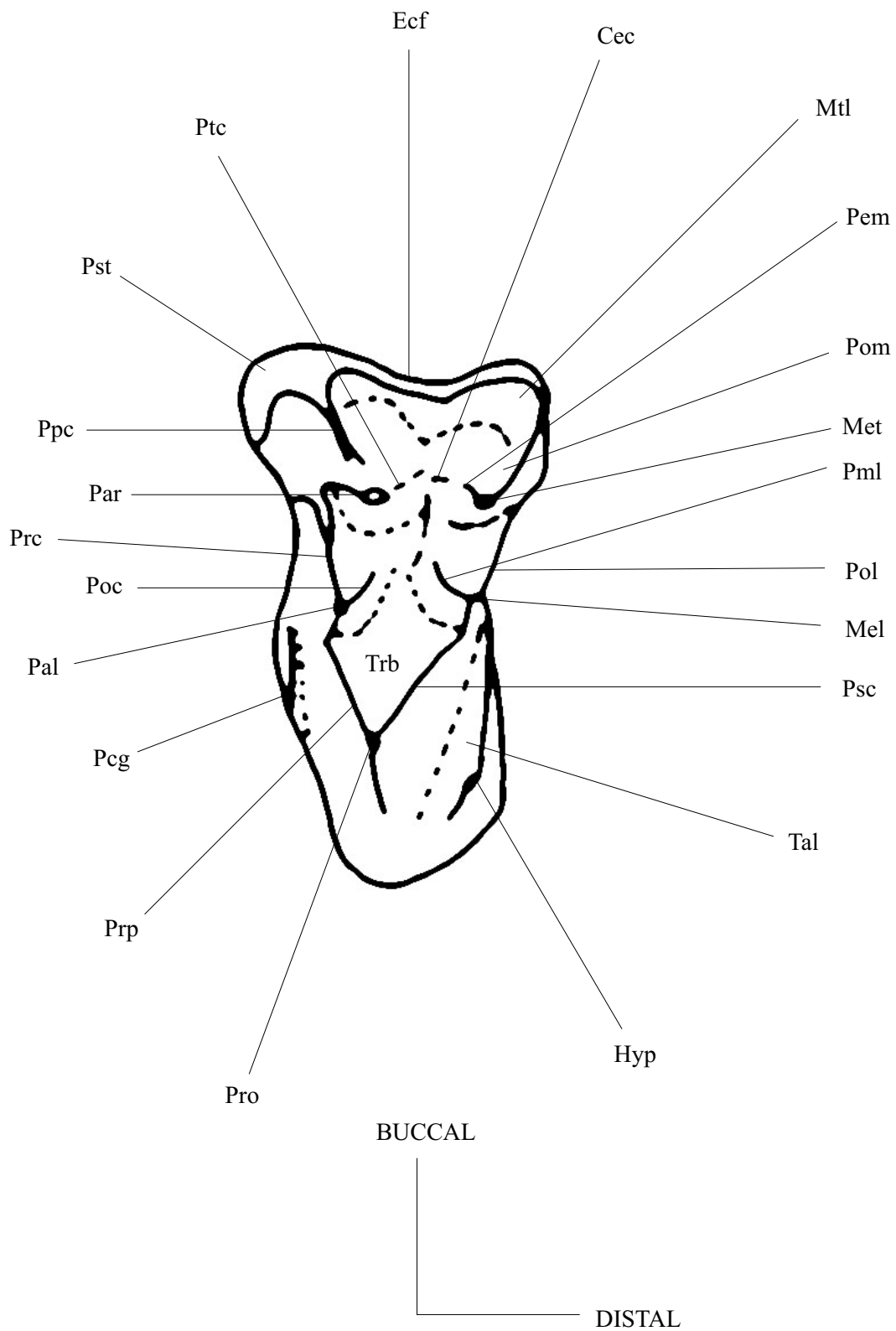


Abb. 79. Darstellung eines generalisierten, oberen Molaren des tribosphenischen Typus. Kein Massstab. Modifiziert nach Meng und Wyss (2001).

Die Dentalterminologie zur semischematischen Zeichnung eines generalisierten, oberen tribosphenischen Molaren:

Cec	Centrocrista
Ecf	Ectoflexus
Hyp	Hypoconus
Mel	Metaconulus
Met	Metaconus
Mtl	Metastyl
Pal	Paraconulus
Par	Paraconus
Pcg	Präcingulum
Pem	Prämetacrista*
Pml	Prämetaconulus-Crista
Poc	Postparaconulus-Crista
Pol	Postmetaconulus-Crista
Pom	Postmetacrista
Ppc	Präparacrista
Prc	Präparaconulus-Crista
Pro	Protoconus
Prp	Präpotocrista
Psc	Postprotocrista
Pst	Parastyl
Ptc	Postparacrista
Tal	Talon
Trb	Trigonbasin

*Um eine Vereinheitlichung mit der angelsächsischen Literatur zu erleichtern wird bei der Abkürzung ein „e“ statt eines „ä“ verwendet

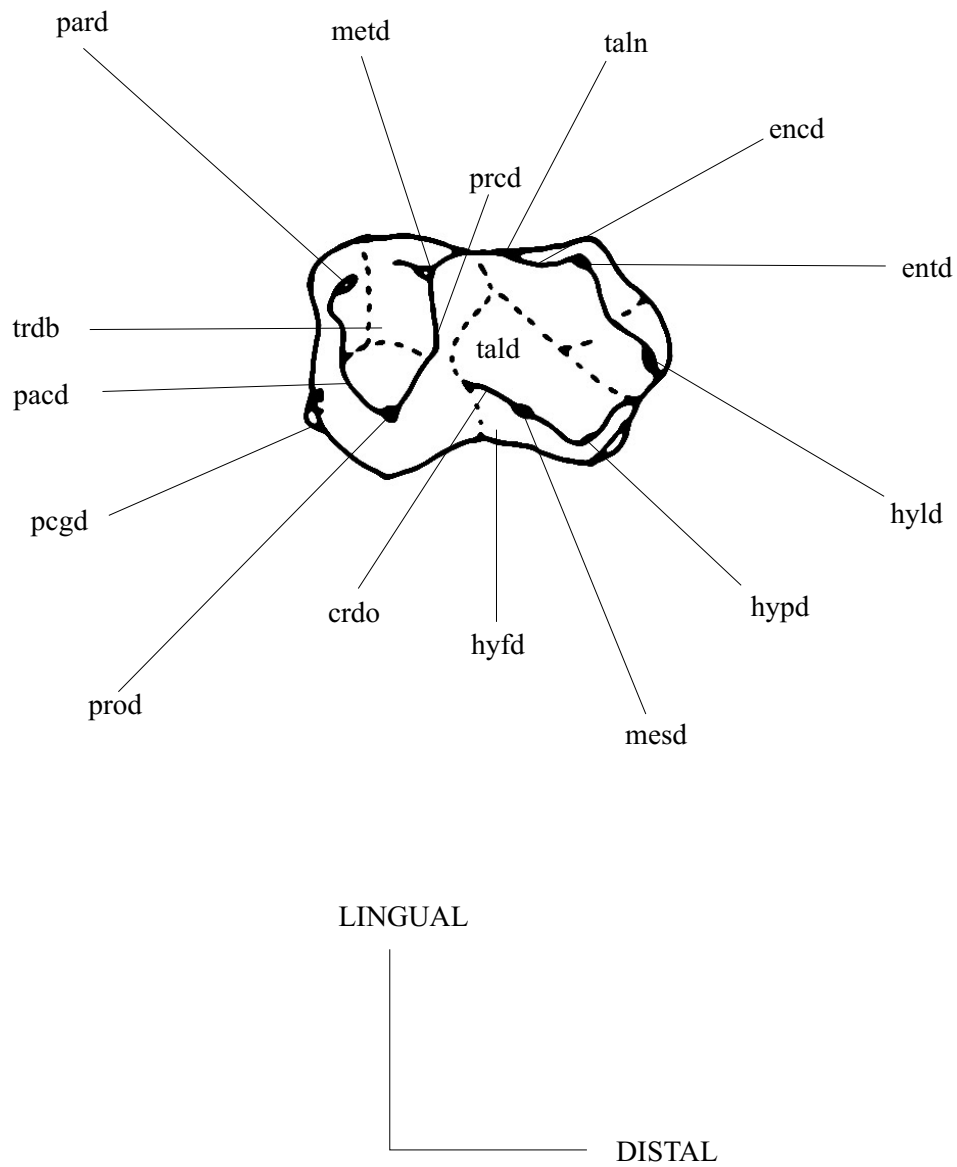


Abb. 80. Darstellung eines unteren, tribosphenischen Molaren in generalisierter Erscheinungsform. Kein Massstab. Modifiziert nach Meng und Wyss (2001).

Die Dentalterminologie zur semischematischen Zeichnung eines generalisierten, unteren tribosphenischen Molaren:

crdo	Cristid obliqua
encd	Entocristid
entd	Entoconid
hyfd	Hypoflexid
hyld	Hypoconulid
hypd	Hypoconid
mesd	Mesoconid
metd	Metaconid
pacd	Paracristid oder Paralophid
pard	Paraconid
pcgd	Präcingulid
pred	Protocristid oder Protolophid
prod	Protoconid
taln	Talonid „notch“ = Einkerbung
tald	Talonidbasin
trdb	Trigonidbasin

PRIMATES



Lorisiformes



Craniallänge: 5,7 cm. Alle weiteren Messwerte sind im elektronischen Appendix zu finden.



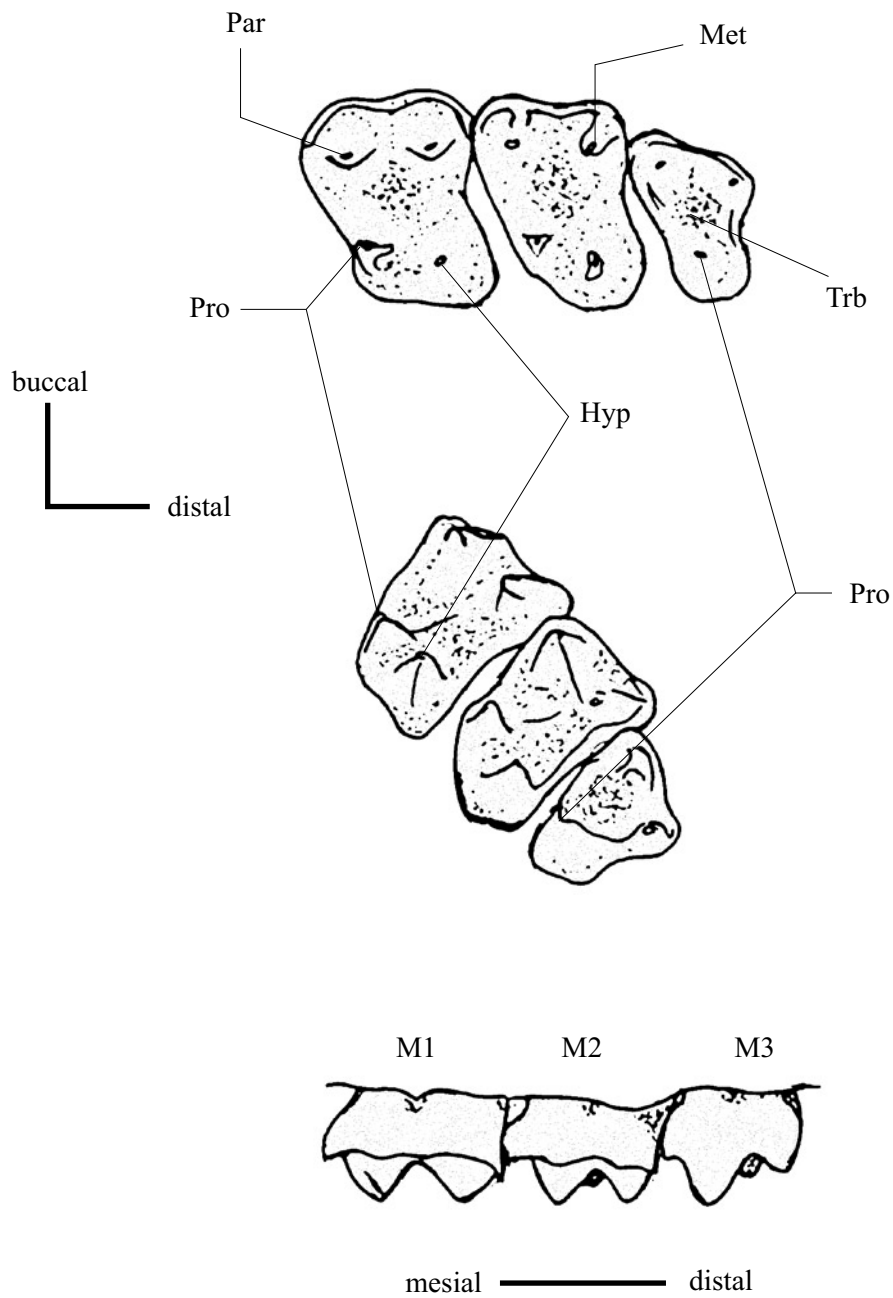


Abb. 81. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Molares superiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

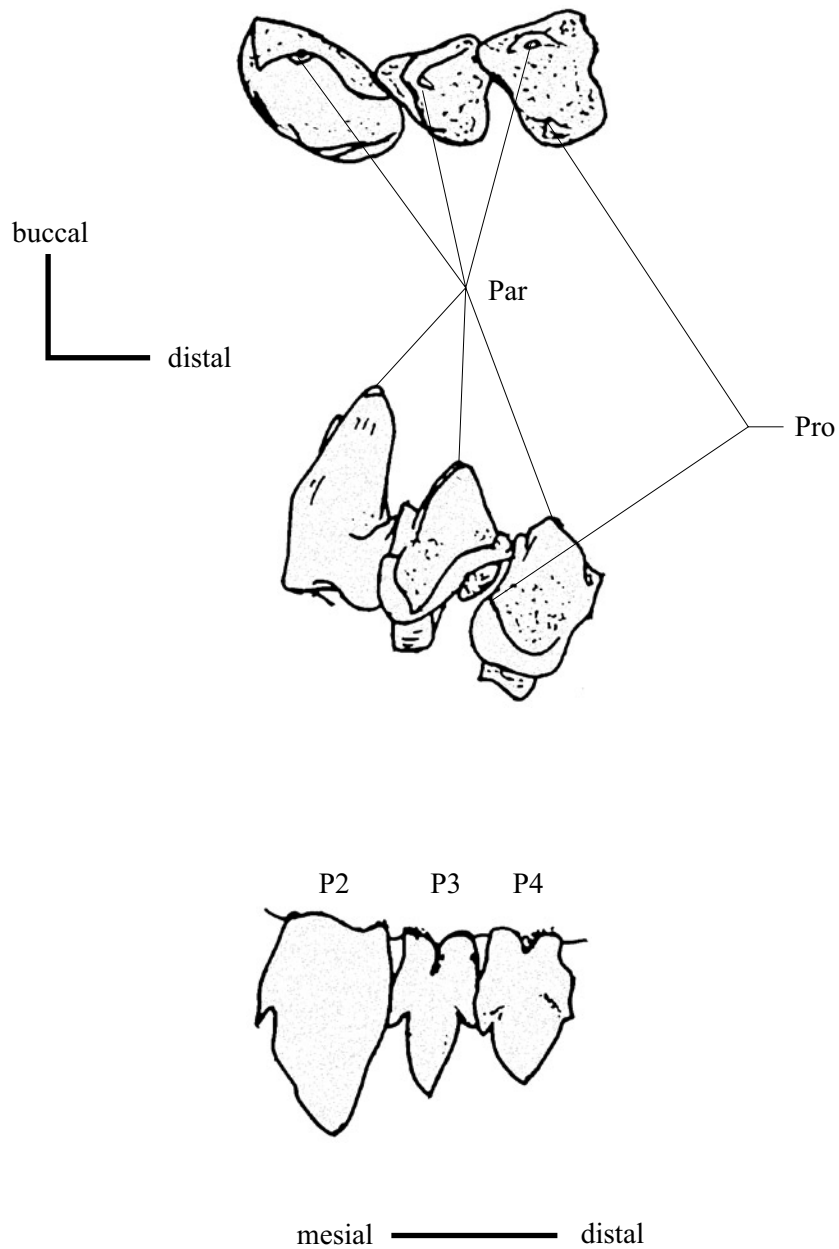


Abb. 82. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Prämolares superiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

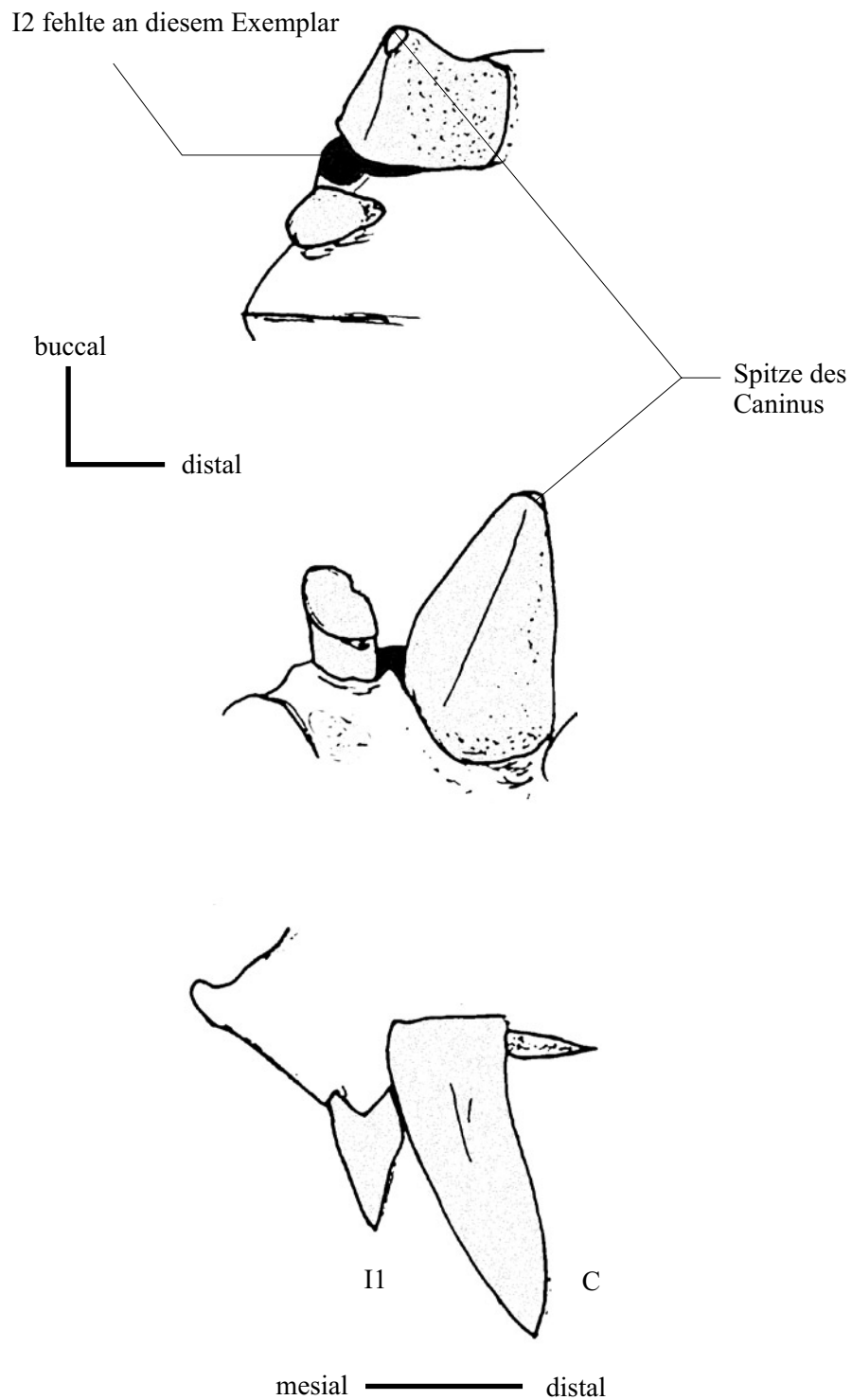


Abb. 83. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Caninus und I1 des Oberkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

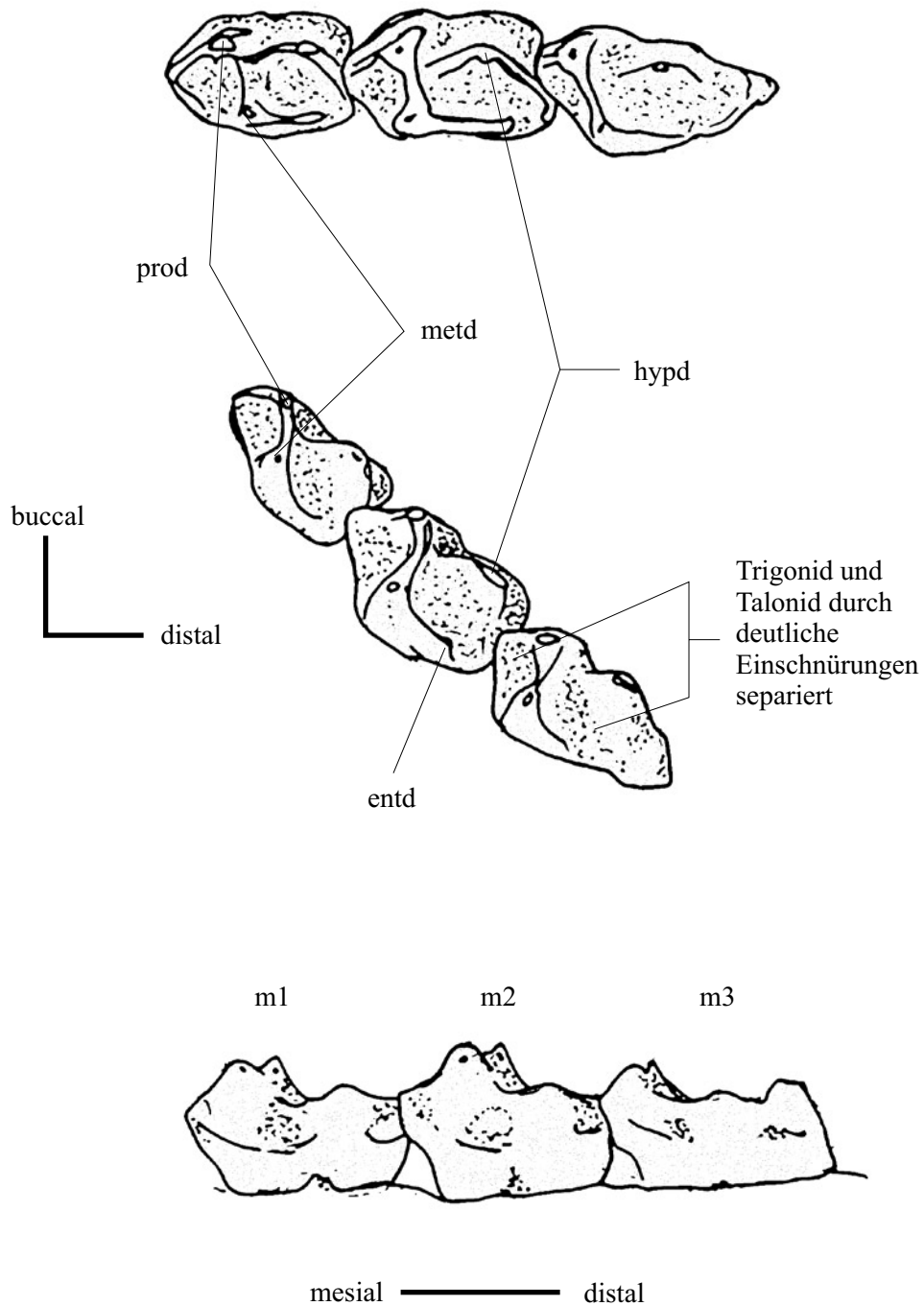


Abb. 84. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Molares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

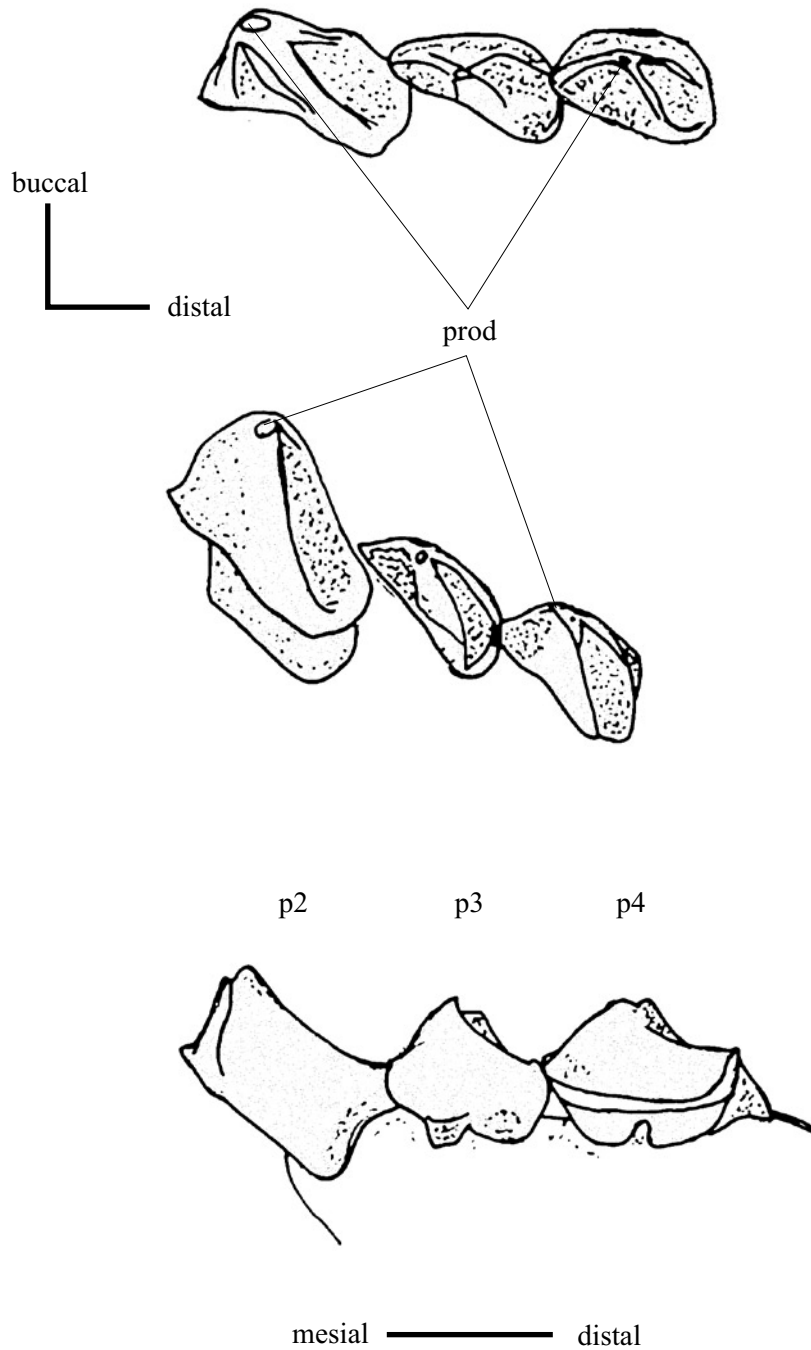


Abb. 85. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Prämolares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

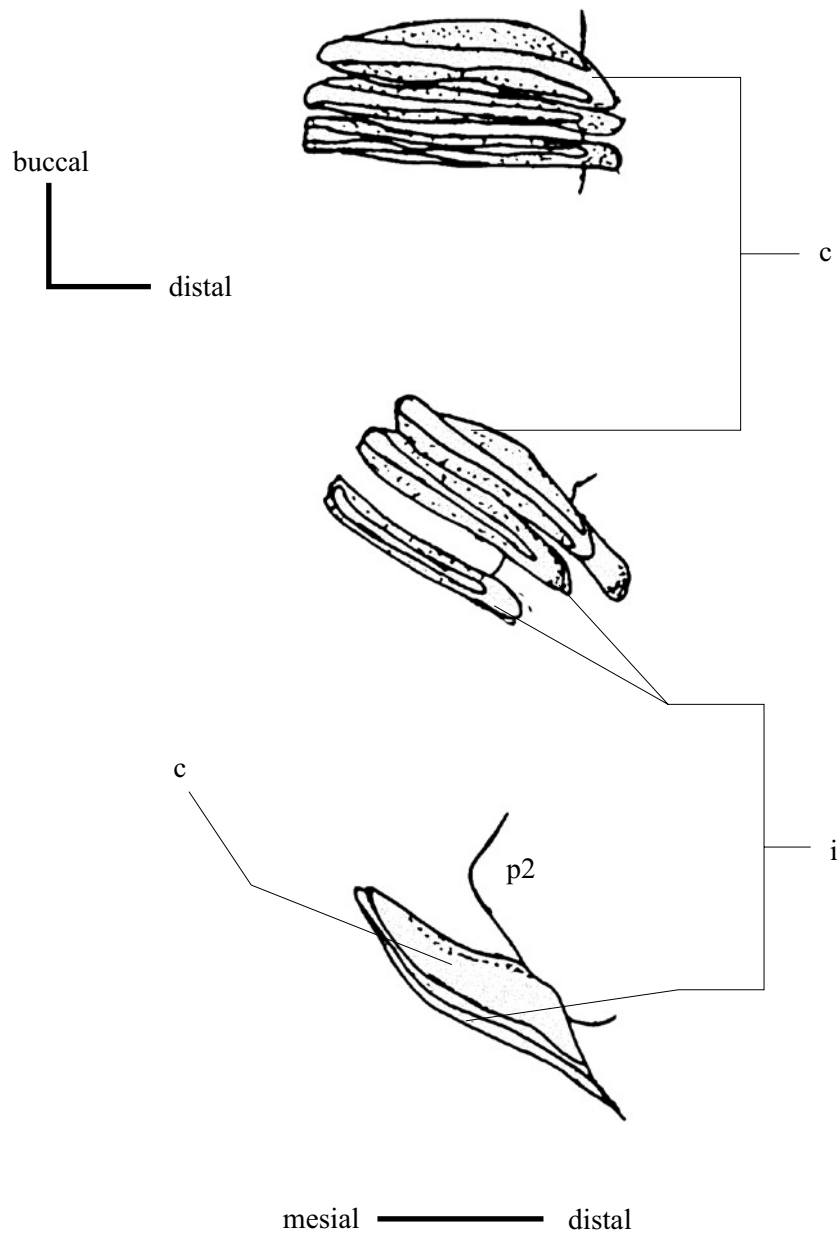


Abb. 86. *Loris tardigradus* (Lorisiformes), Caninus und Incisivi des Unterkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

DERMOPTERA



Cynocephalidae



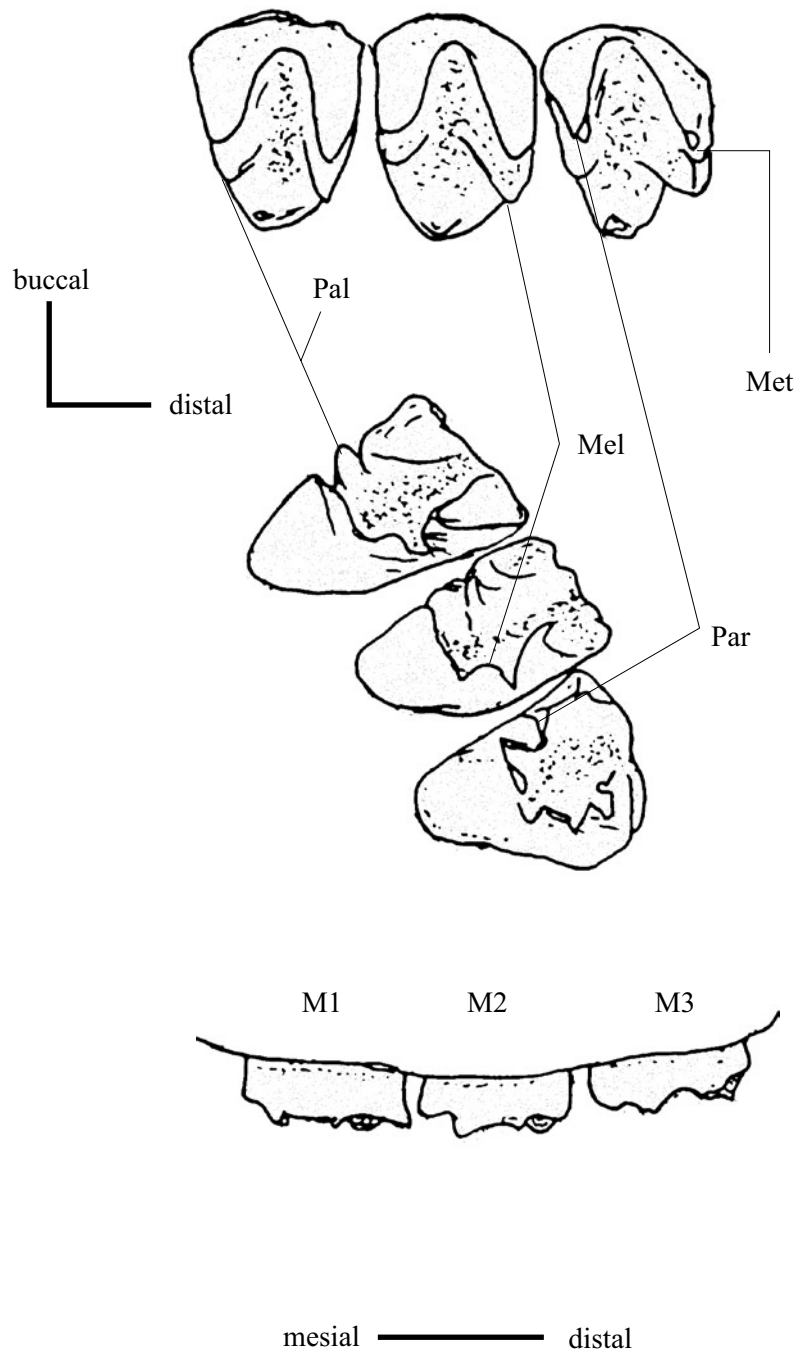


Abb.87. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Molaressuperiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

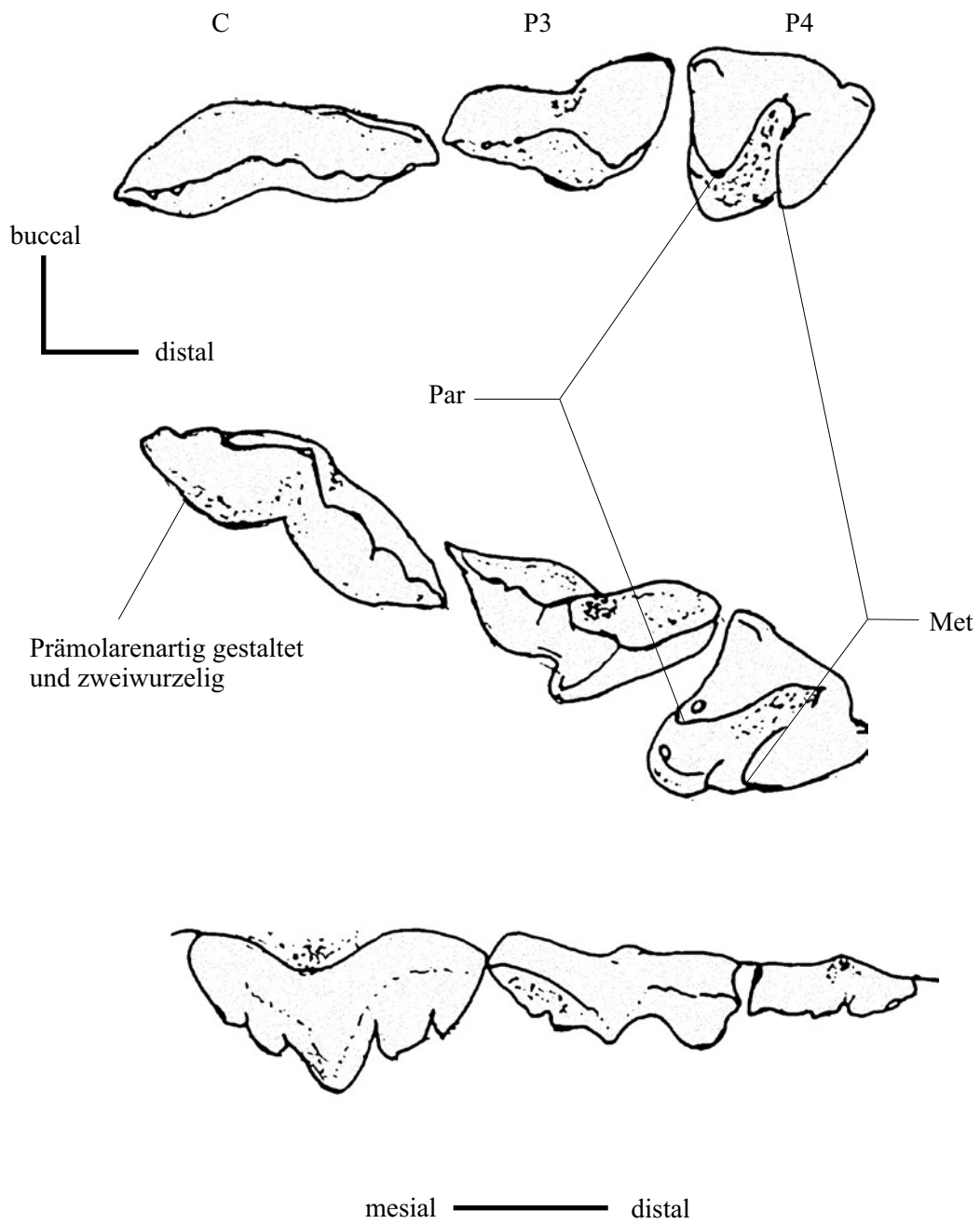


Abb. 88. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Prämolares superiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

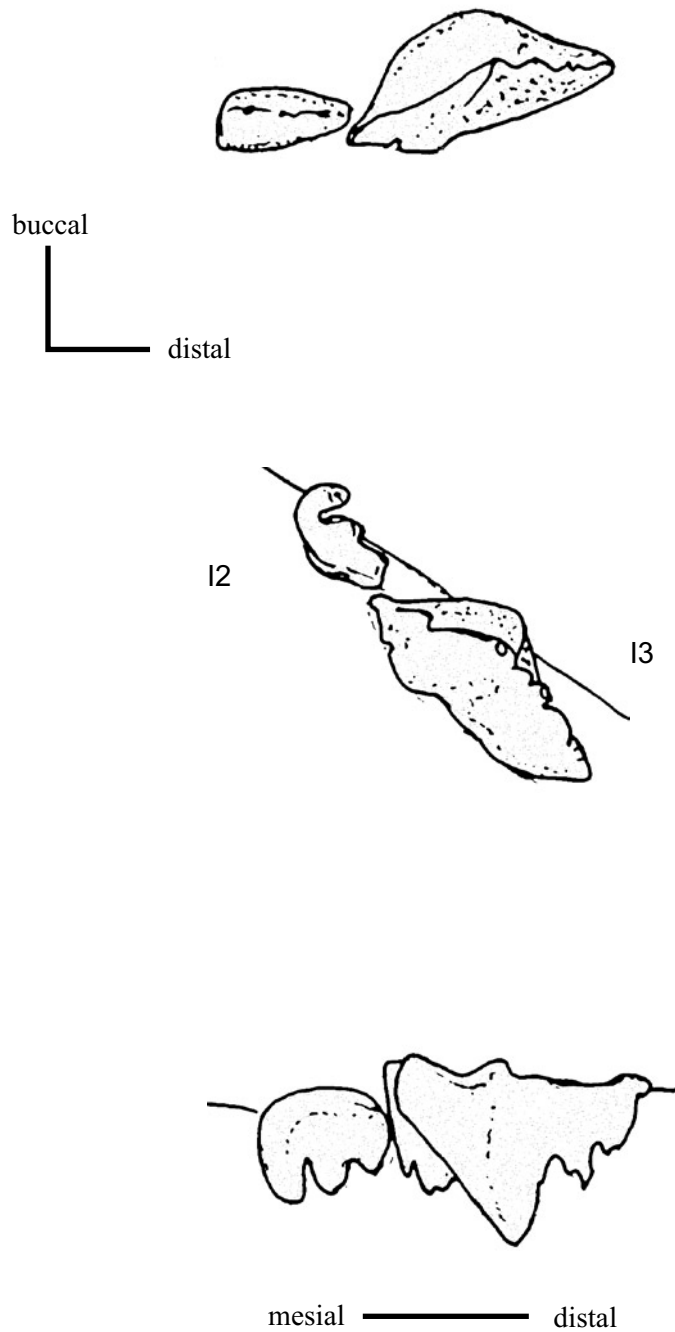


Abb. 89. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Incisivi des Oberkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

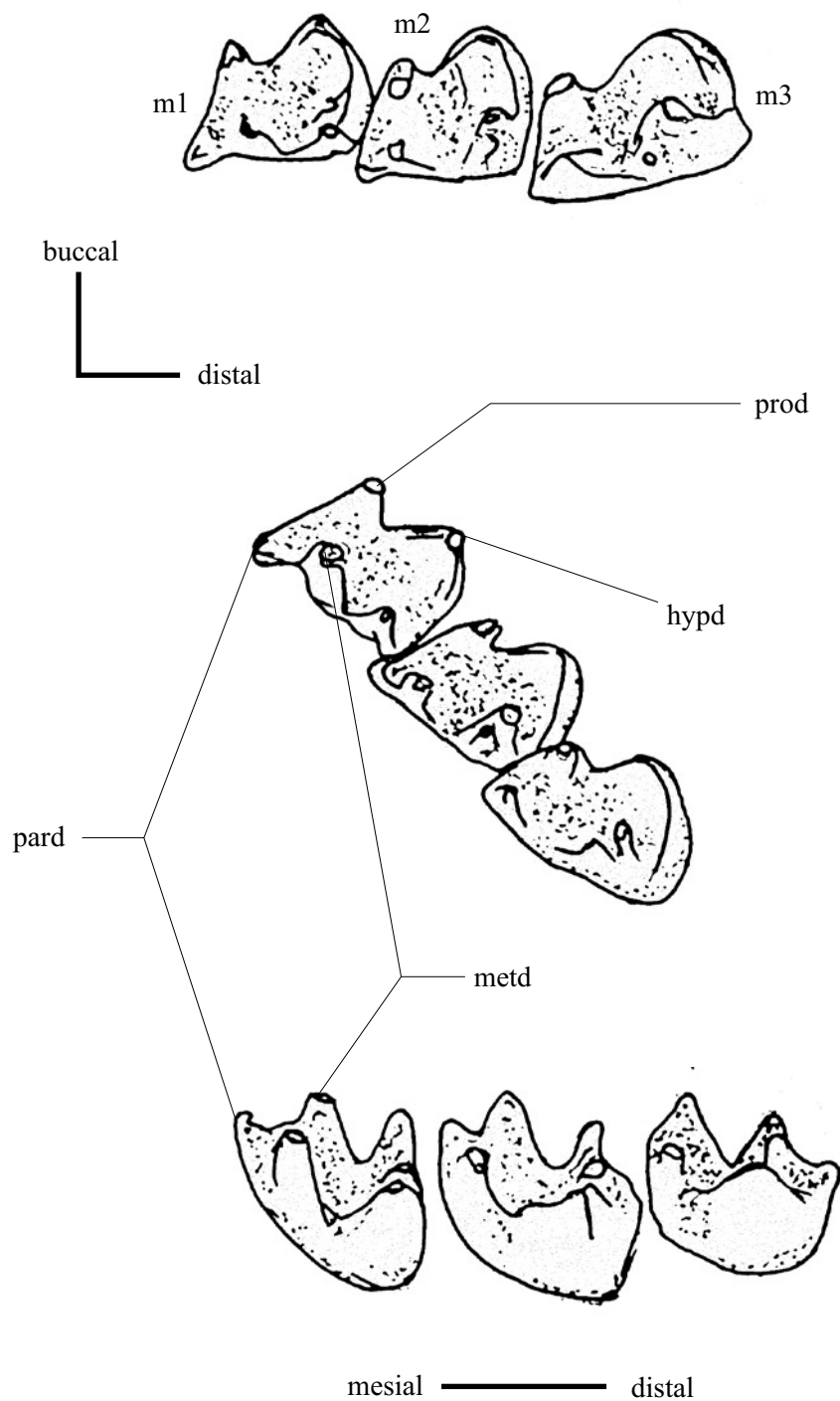


Abb. 90. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Molares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

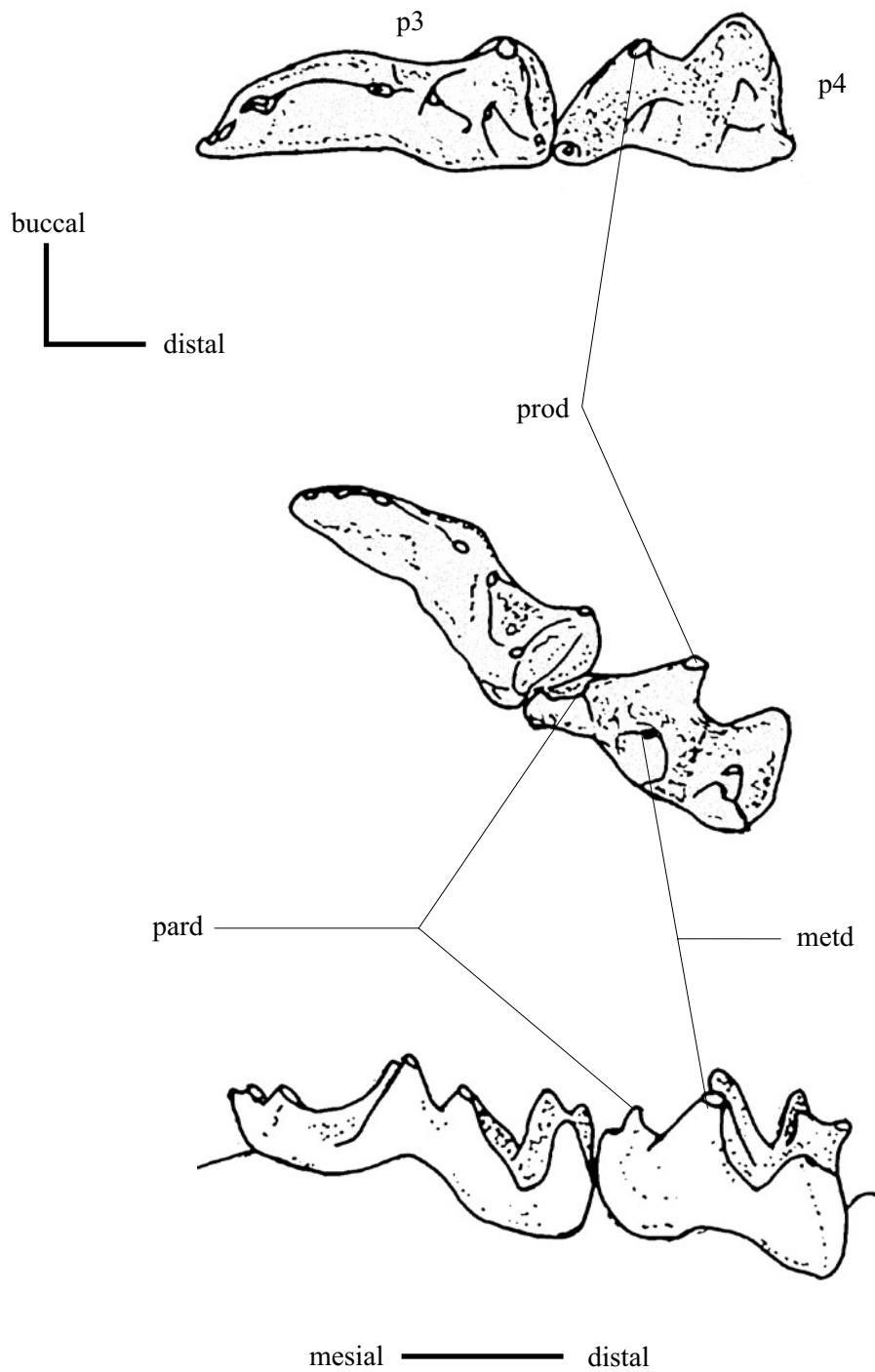


Abb. 91. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Prämolares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

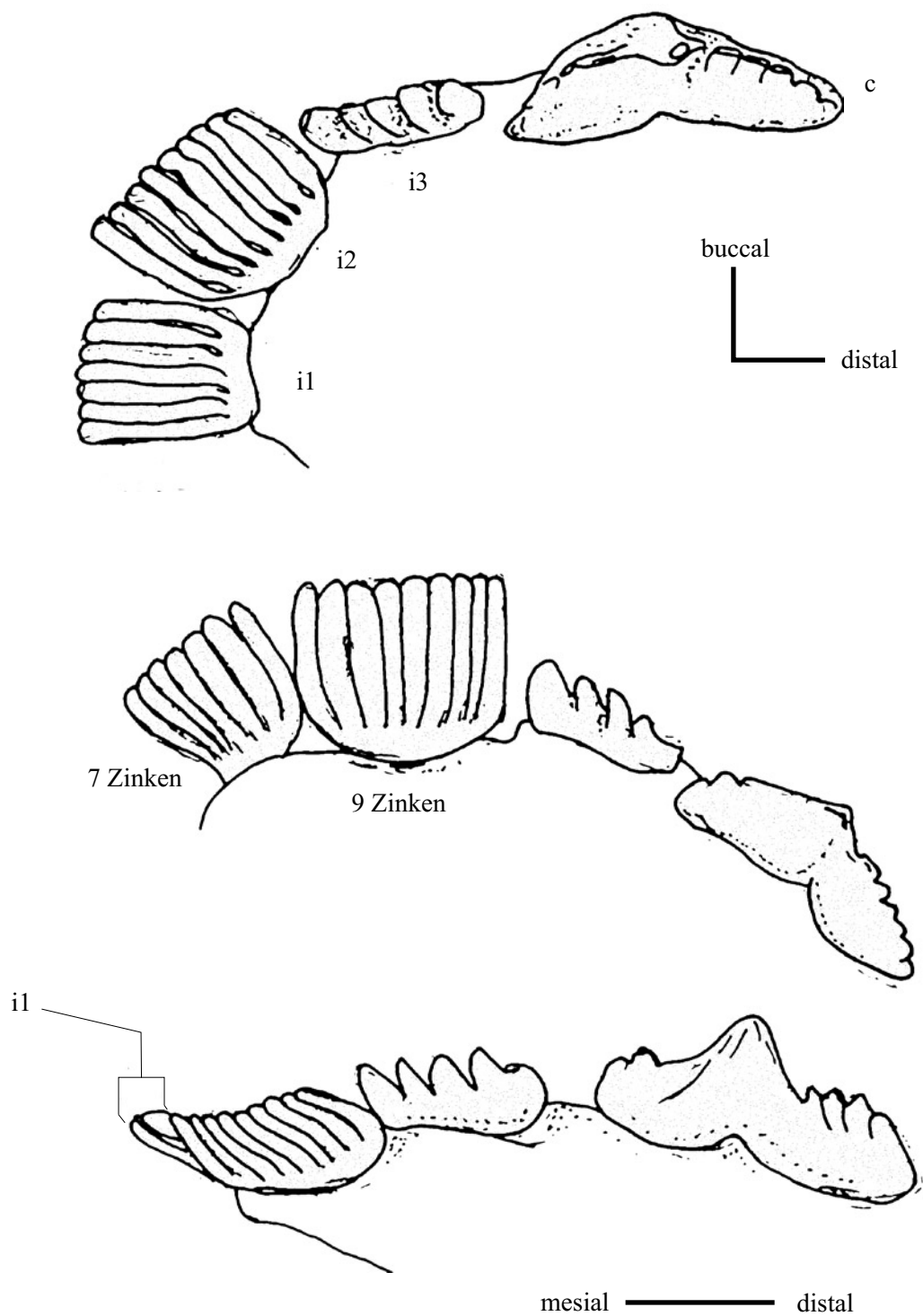
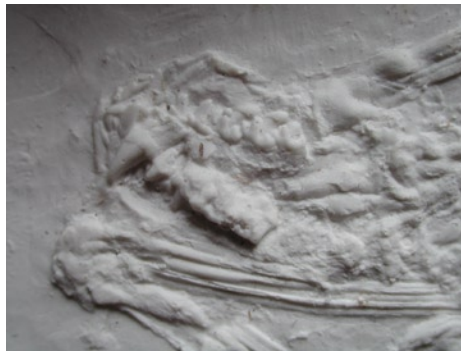


Abb. 92. *Cynocephalus variegatus* (Cynocephalidae), Caninus und Incisivi des Unterkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 6fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

CHIROPTERA



Archaeonycteridae



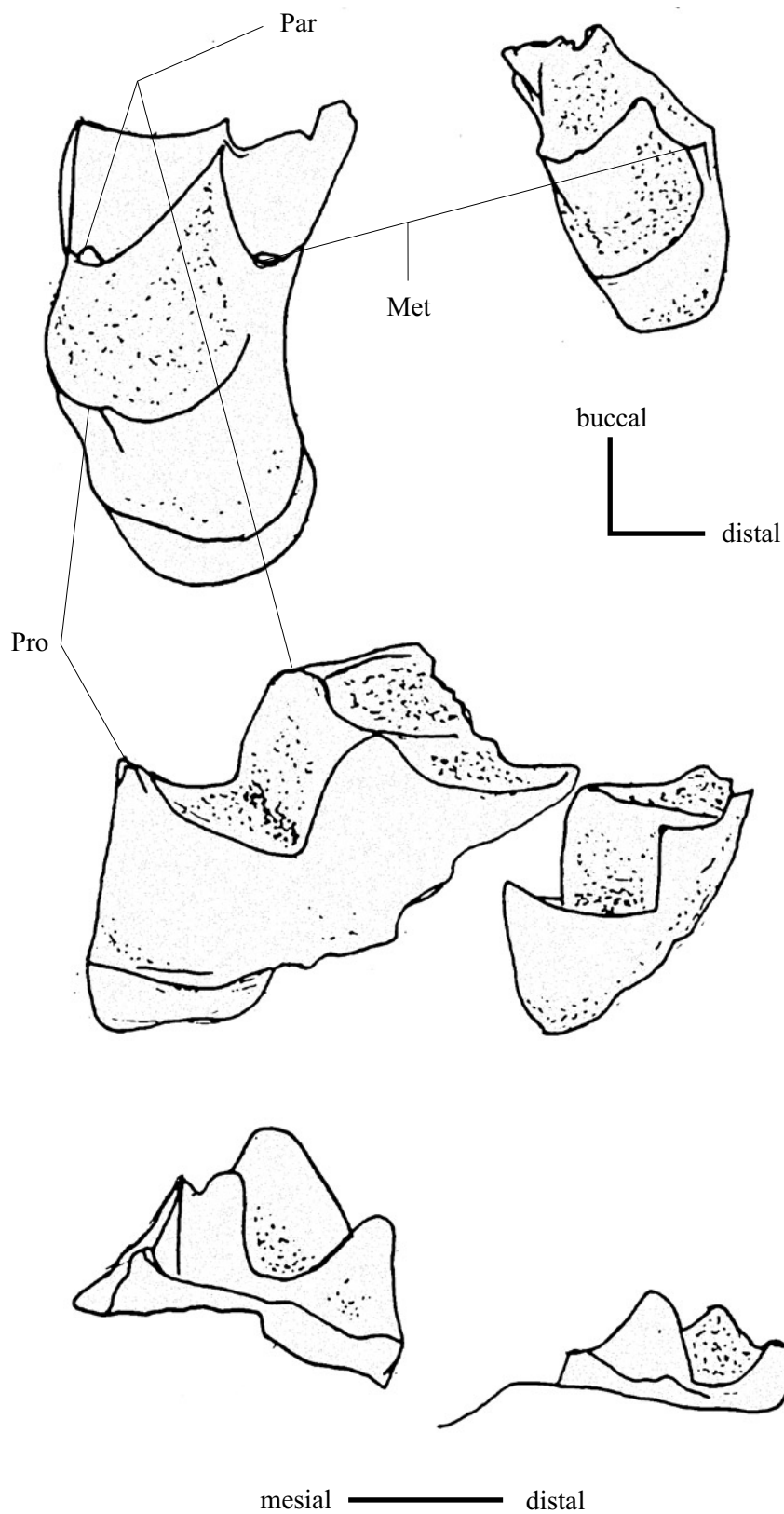


Abb. 93. *Archaeonycteris revilliodi* (Archaeonycteridae), Molares superiores (bruchstückhaft). Zeichnungen (ca. 25fache Größe): occlusale Perspektive (oben); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

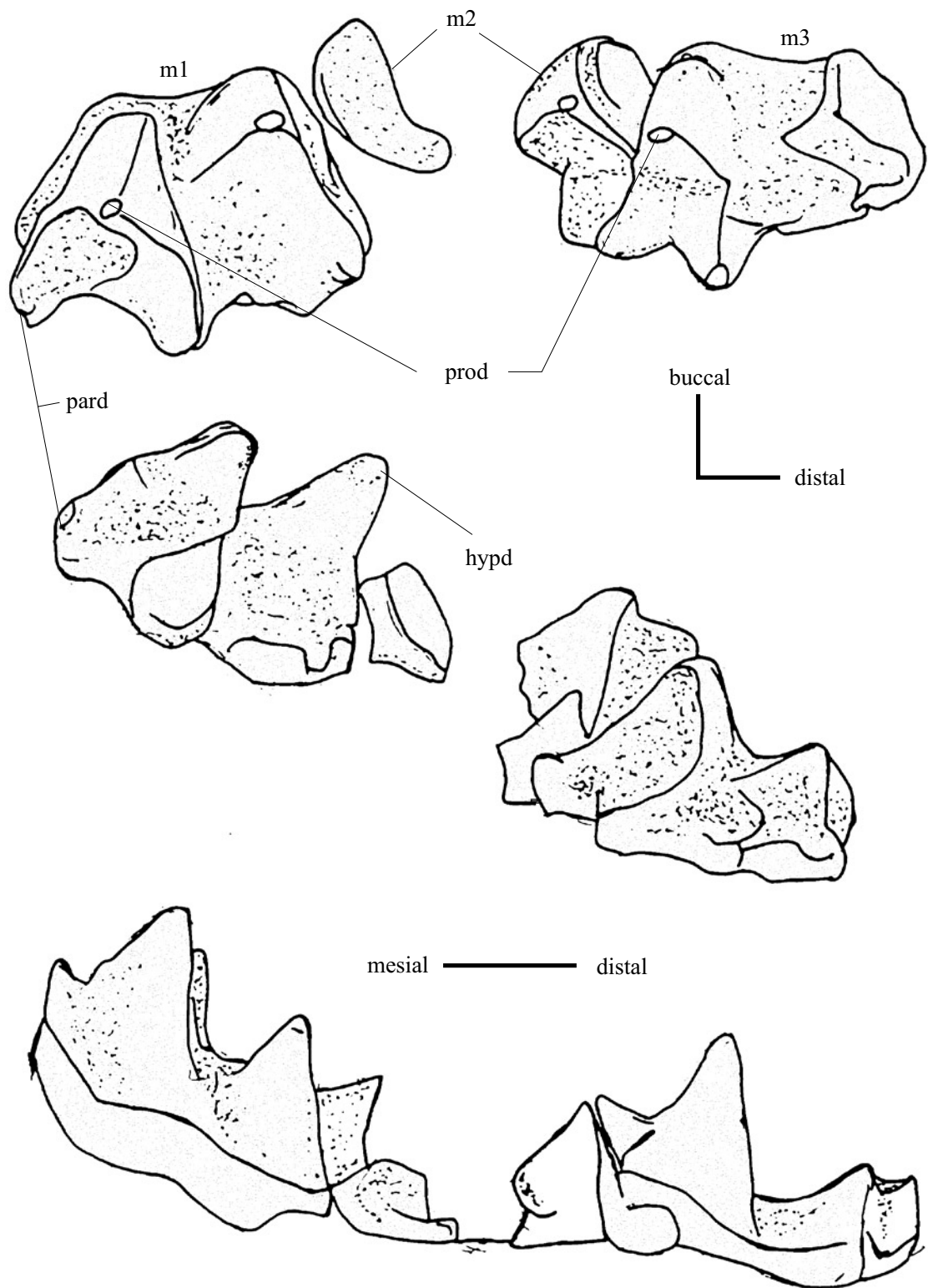


Abb. 94. *Archaeonycteris revilliodi* (Archaeonycteridae), Molares inferiores (m2 bruchstückhaft). Zeichnungen (ca. 25fache Größe): occlusale Perspektive (oben); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten: man beachte das buccale Cingulum).

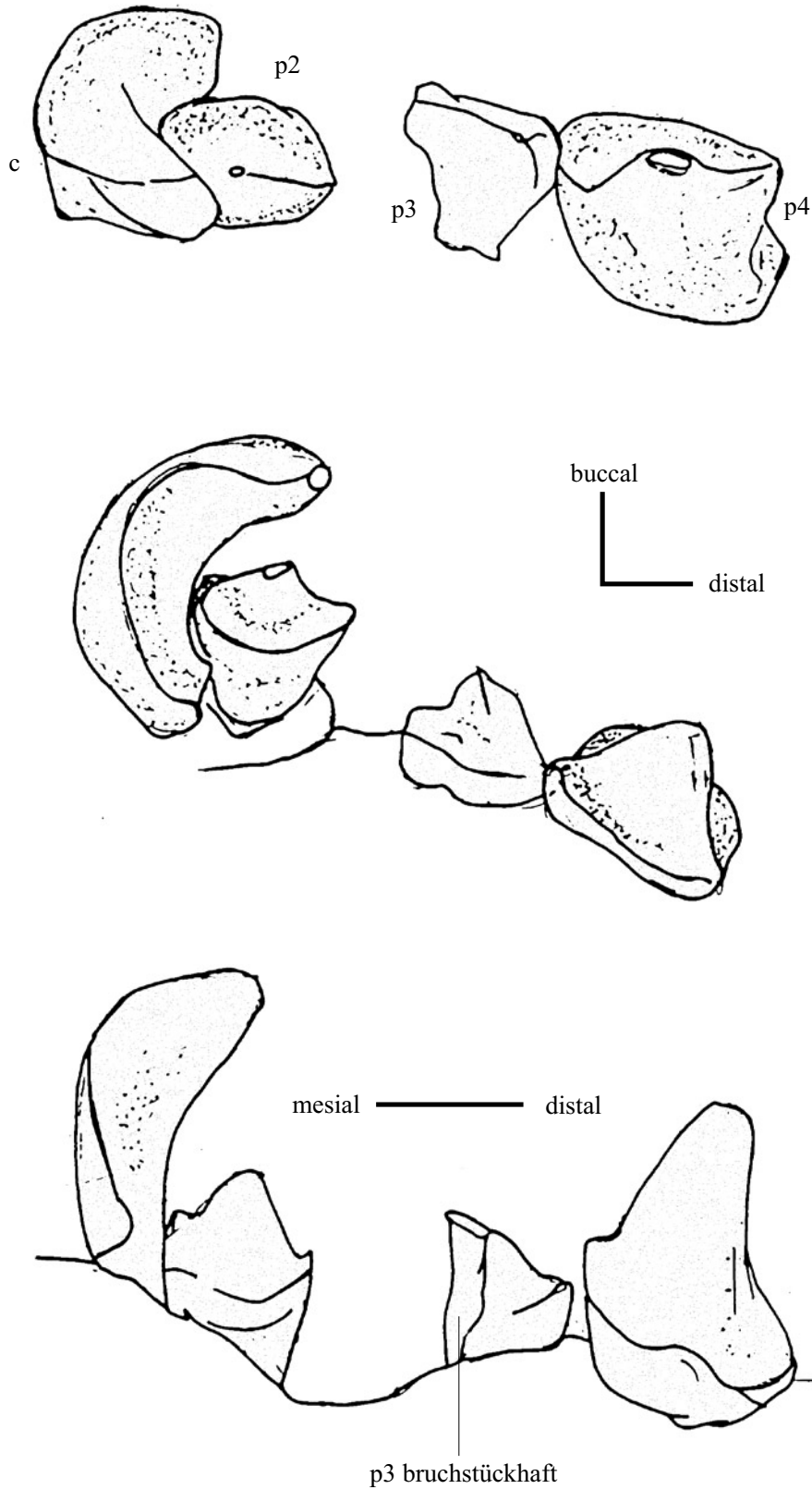


Abb. 95. *Archaeonycteris revilliodi* (Archaeonycteridae), Prämolares inferiores und Caninus (p3 bruchstückhaft). Zeichnungen (ca. 25fache Größe): occlusale Perspektive (oben); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten: man beachte das buccale Cingulum der Prämolares).

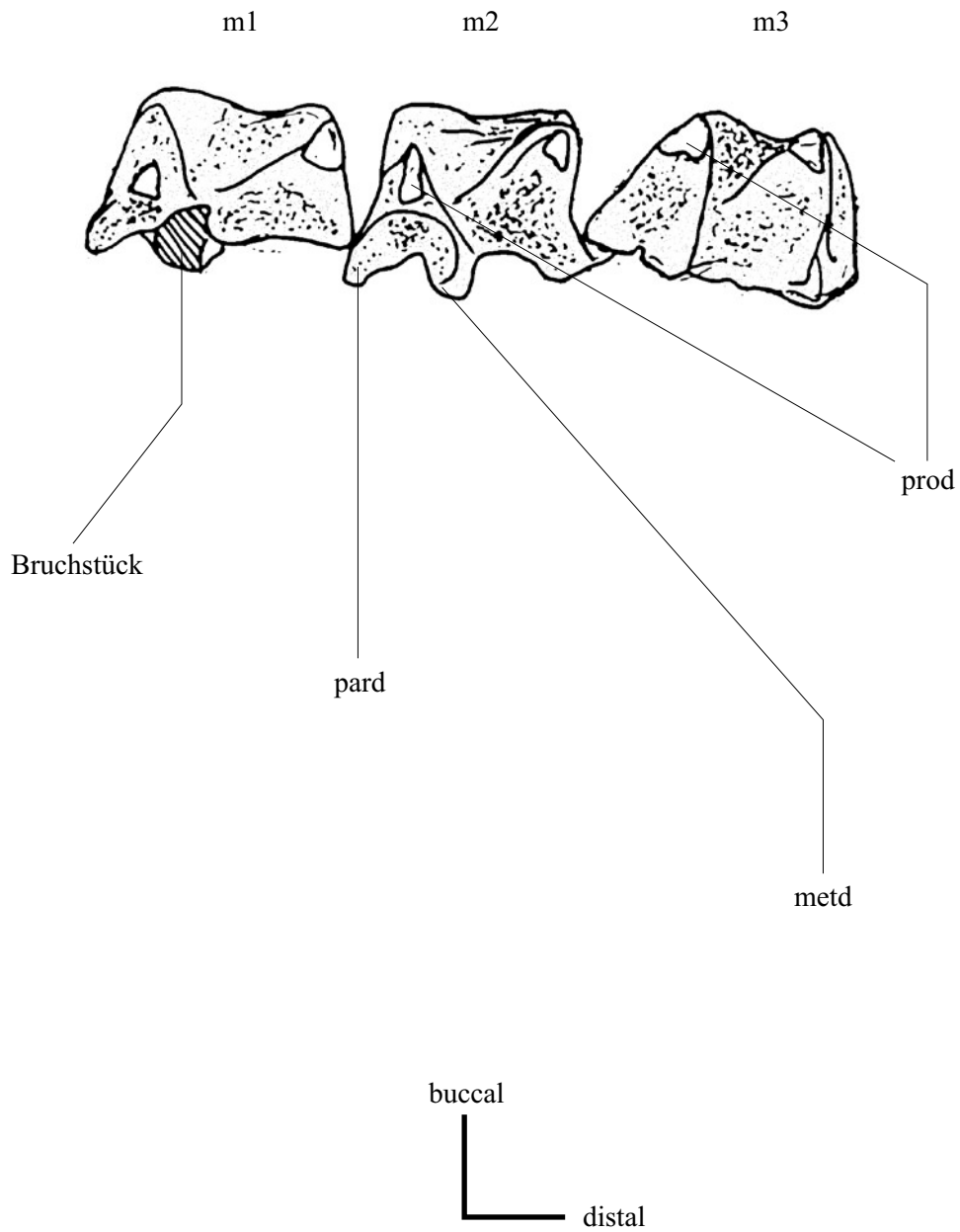


Abb. 96. *Palaeochiropteryx tupaiodon* (Palaeochiropterygidae), Molares inferiores (m1 bruchstückhaft). Zeichnungen (ca. 25fache Größe): occlusale Perspektive.

Rhinolophidae



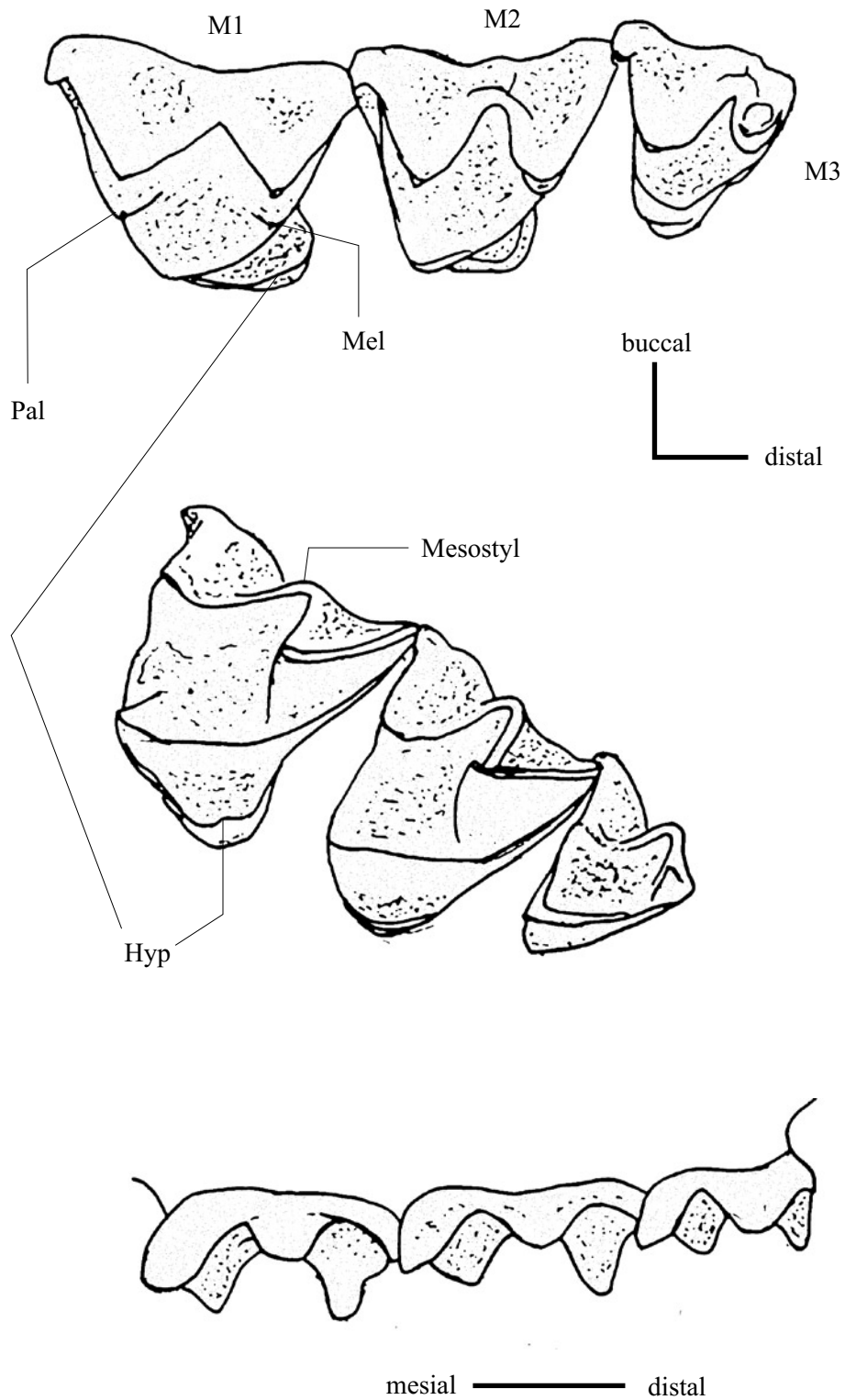


Abb. 97. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae), Molares superiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

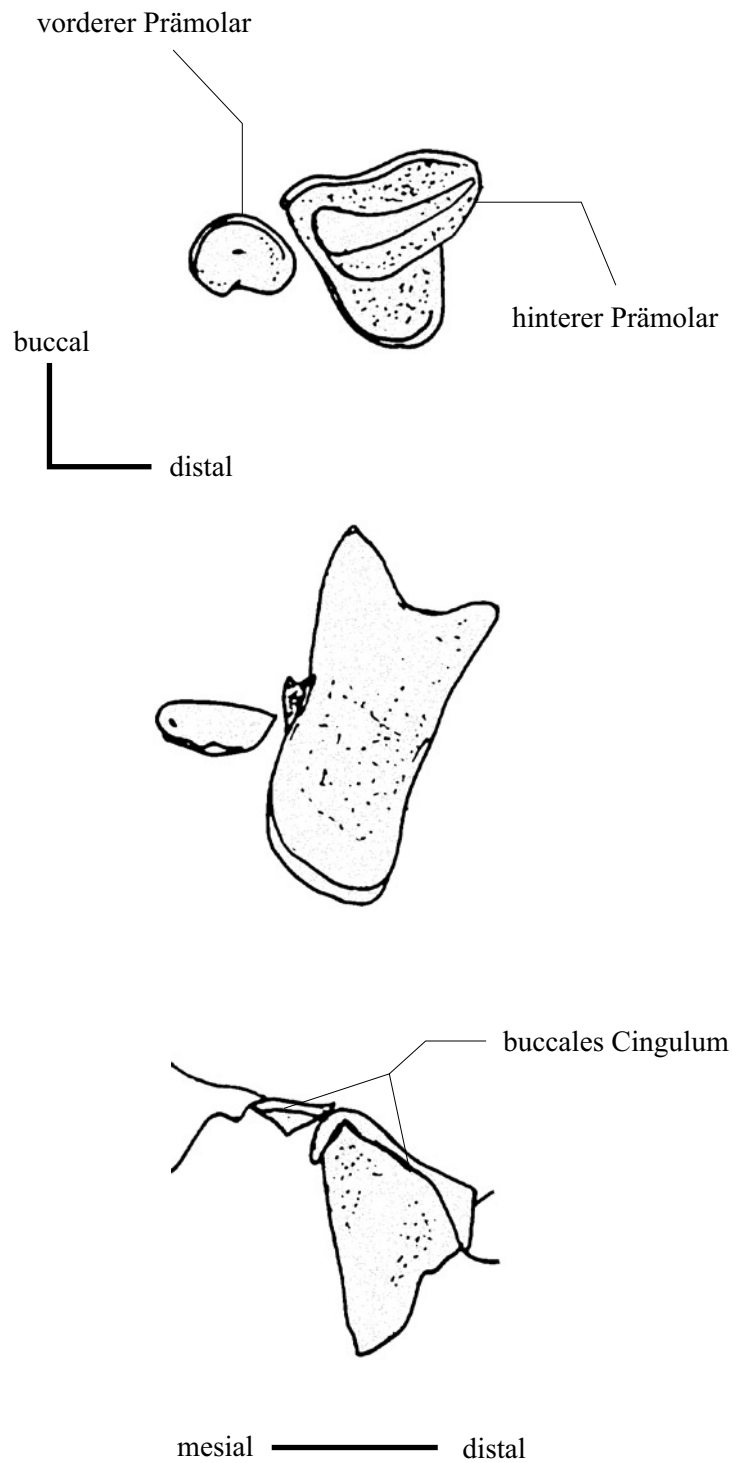


Abb. 98. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae), Prämolares superiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

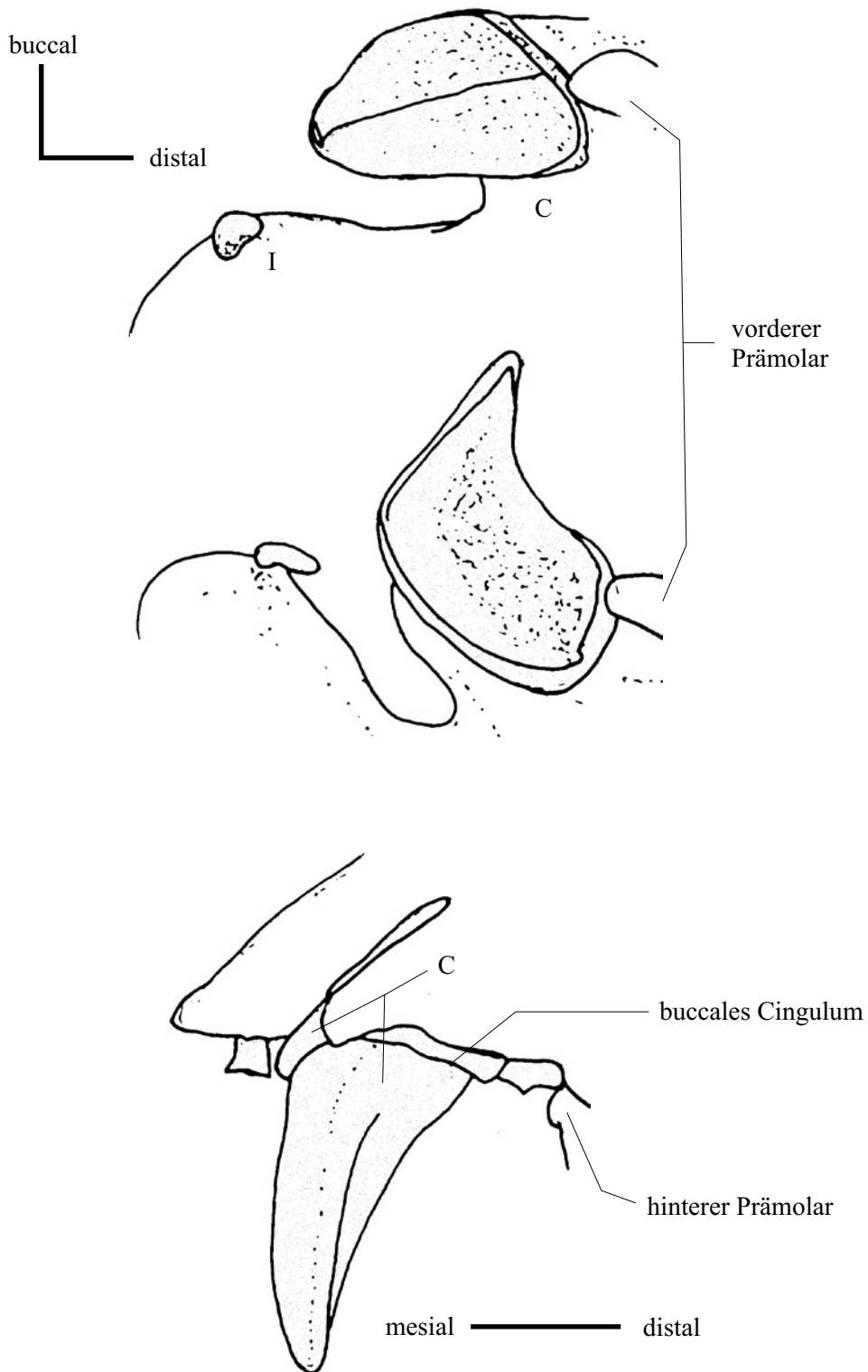


Abb. 99. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae). Caninens und Incisivus des Oberkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

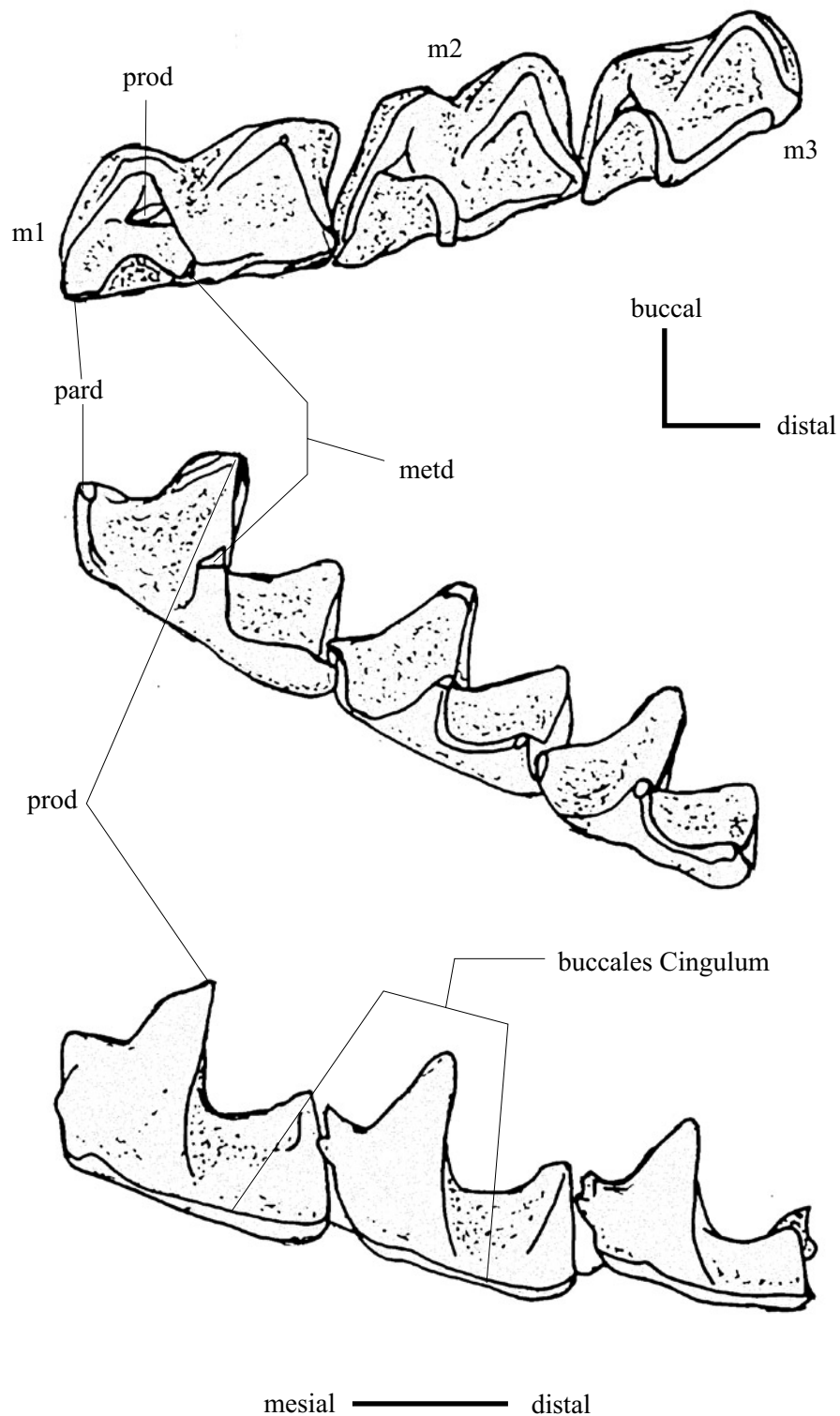


Abb. 100. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae), Molares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

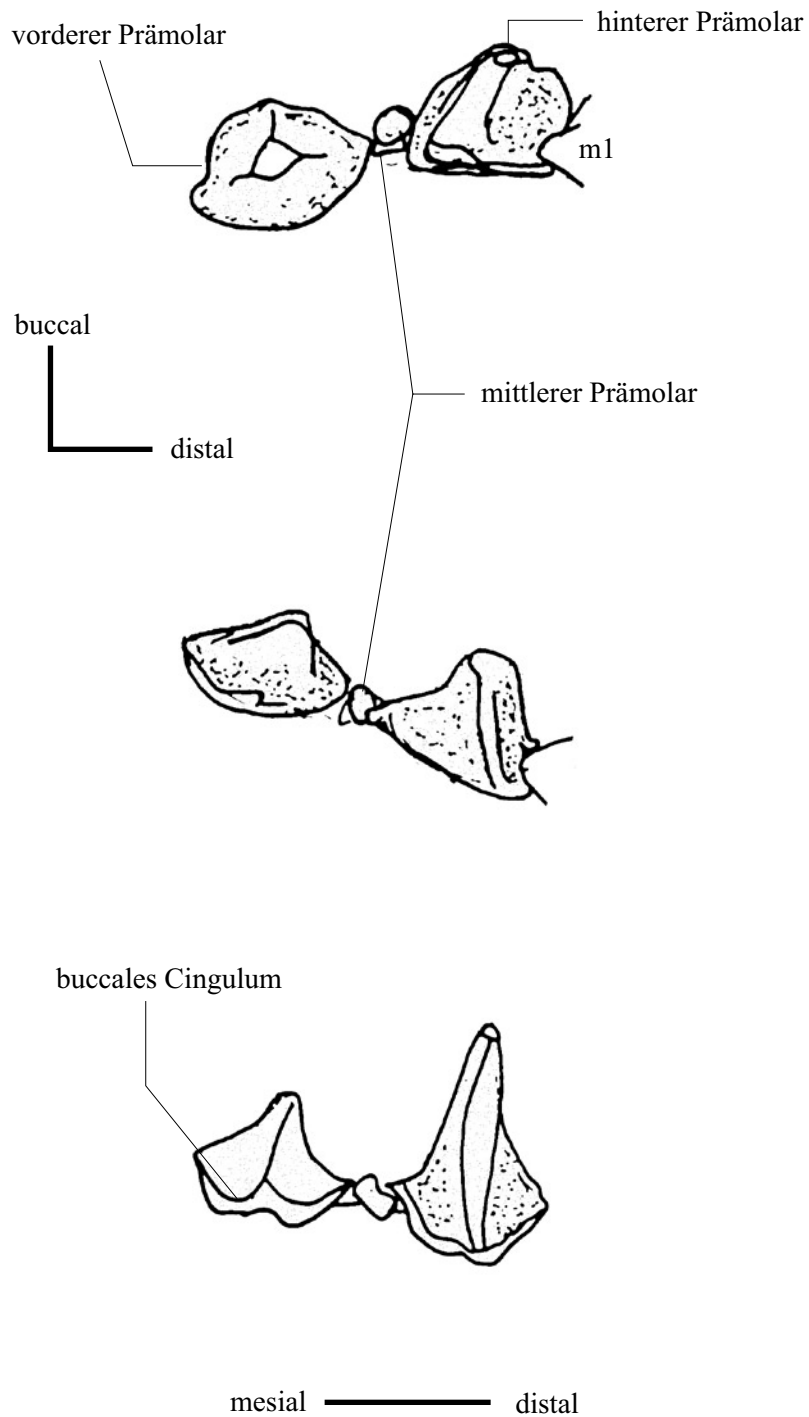


Abb. 101. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae), Prämolares inferiores. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

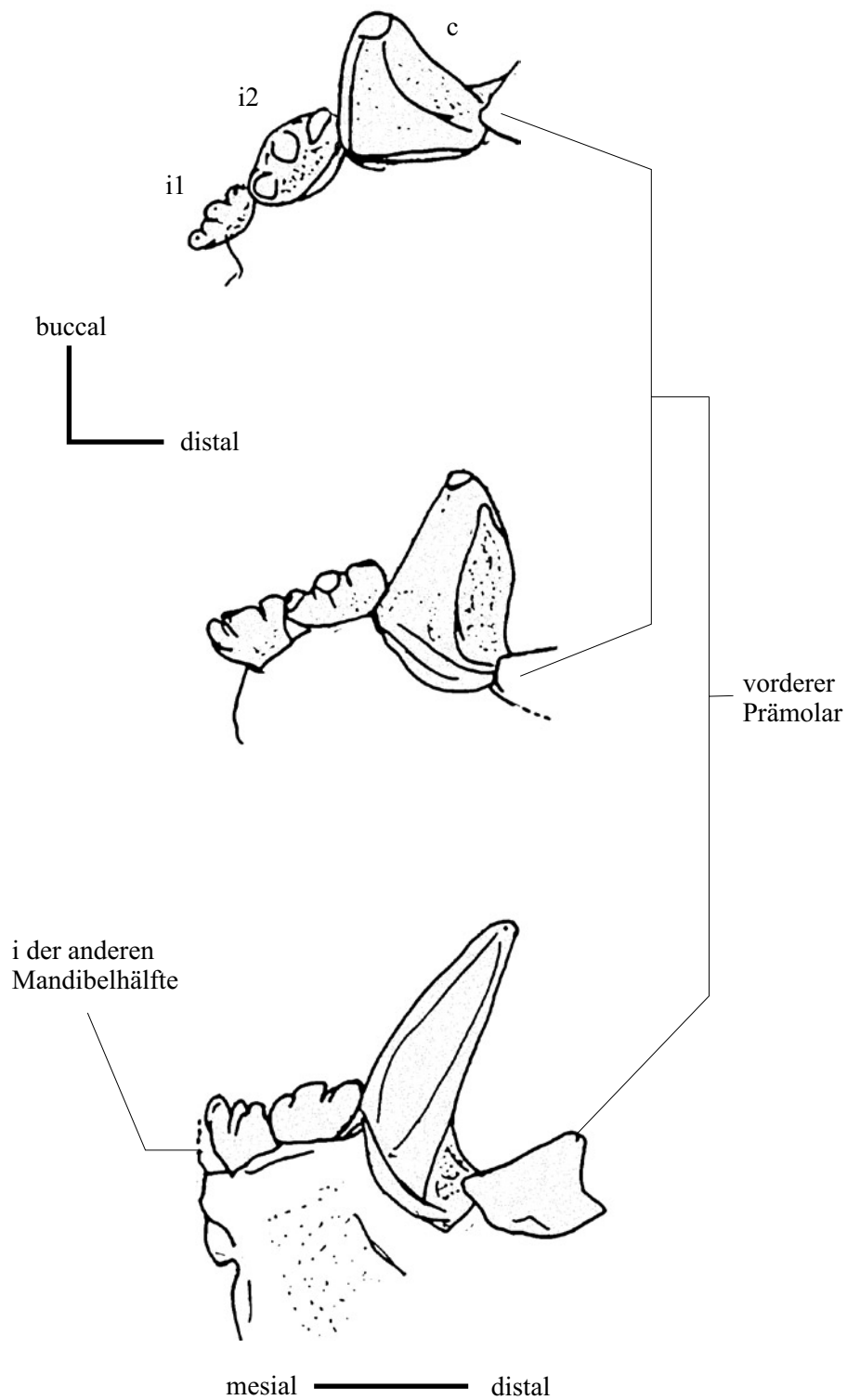


Abb. 102. *Rhinolophus blasii* (Rhinolophidae), Caninus und Incisivi des Unterkiefers. Zeichnungen: occlusale Perspektive (oben, ca. 25fache Größe); Aufsicht von schräg-lingual (Mitte); buccale Perspektive (unten).

ABBILDUNGEN ZUR TARSALMORPHOLOGIE
(AUSWAHL AN SEMISCHEMATISCHEN ZEICHNUNGEN)

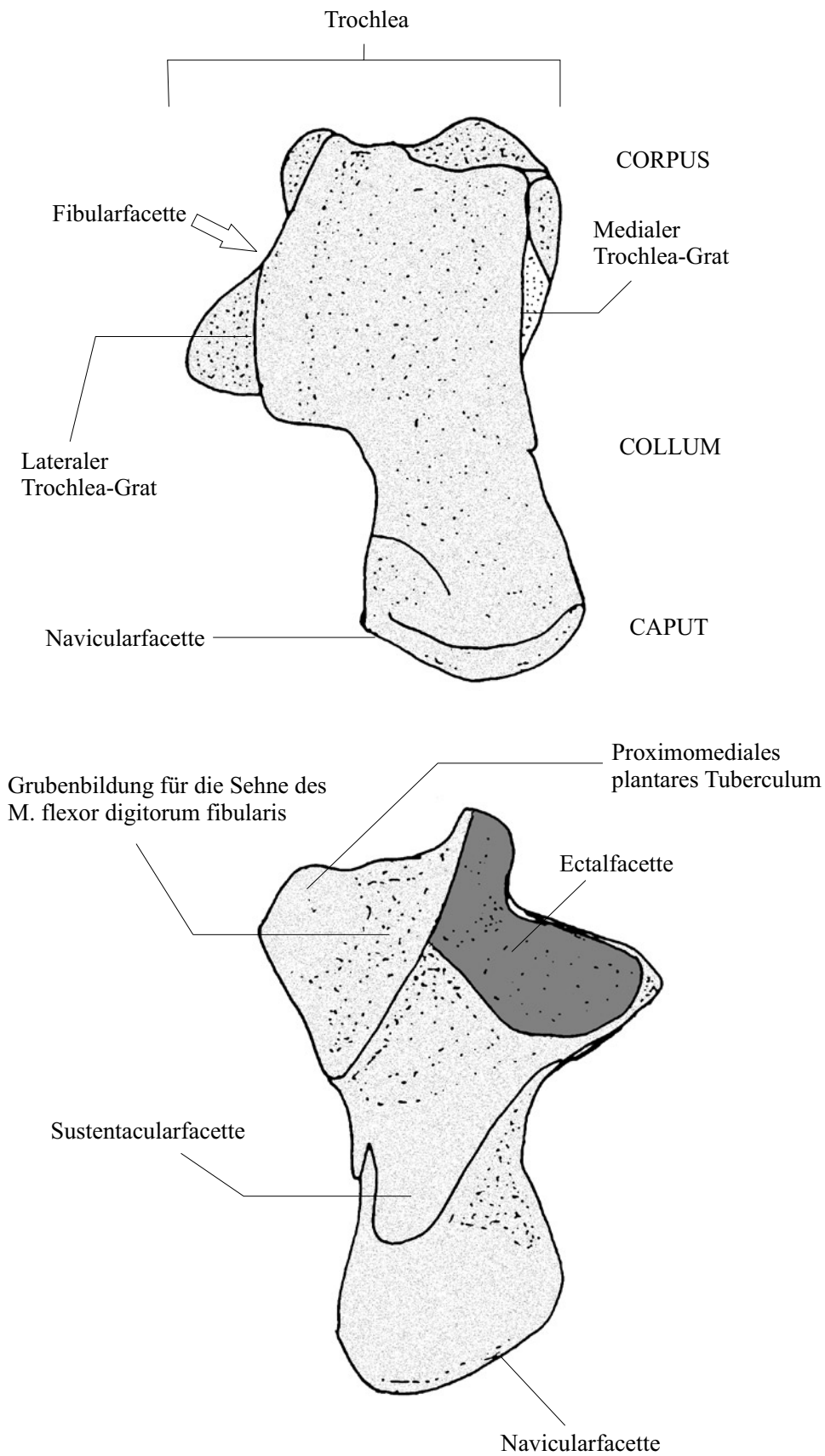


Abb. 103. Terminologie des Astragalus (anhand von *Galago*). Dorsaler (oben) und ventraler (unten) Aspekt. Höhe: ca. 0,7 cm.

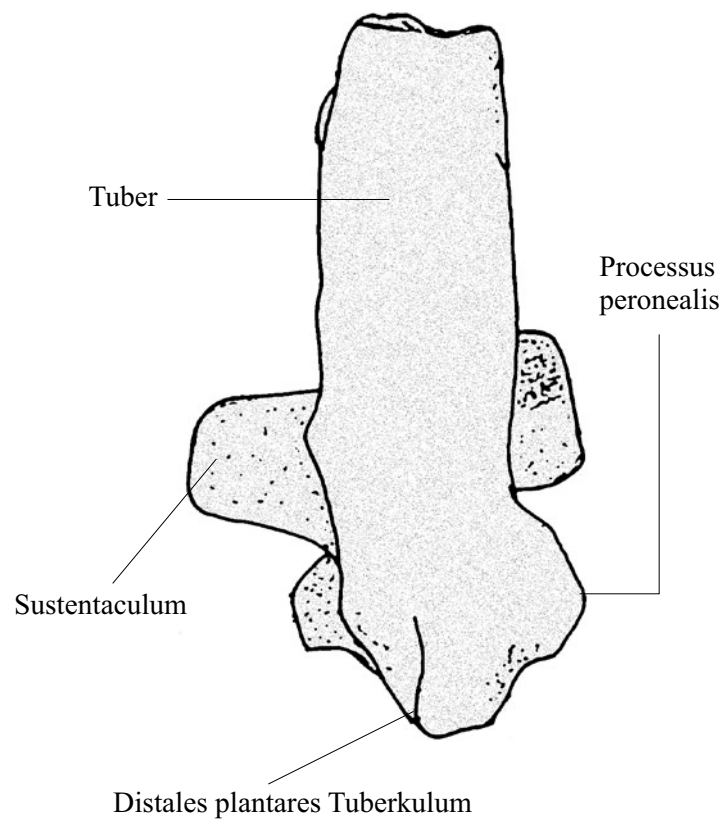
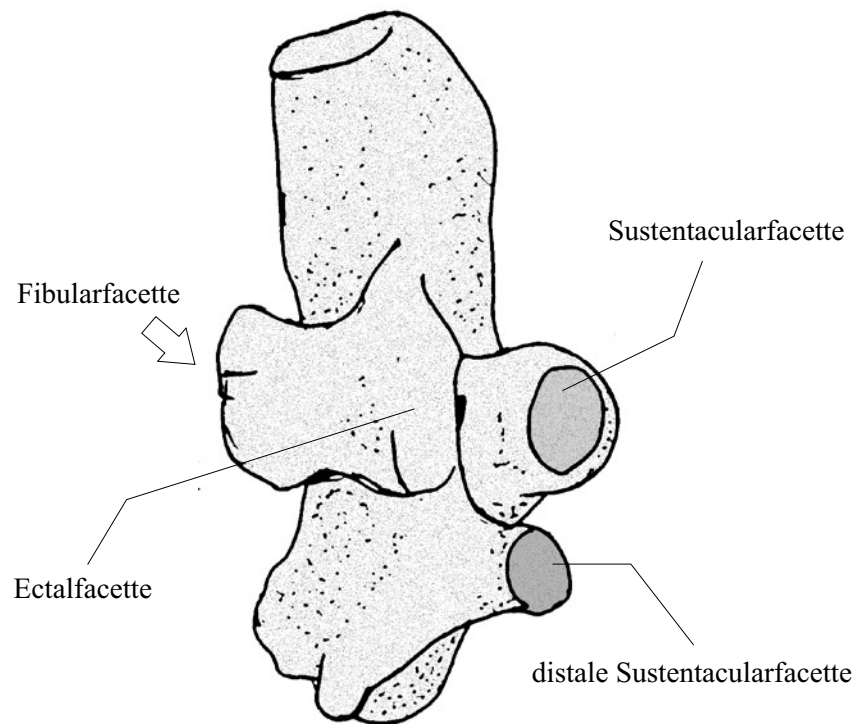


Abb. 104. Terminologie des Calcaneus (anhand von *Ochotona*). Dorsaler (oben) und ventraler (unten) Aspekt. Höhe: 0,7 cm.

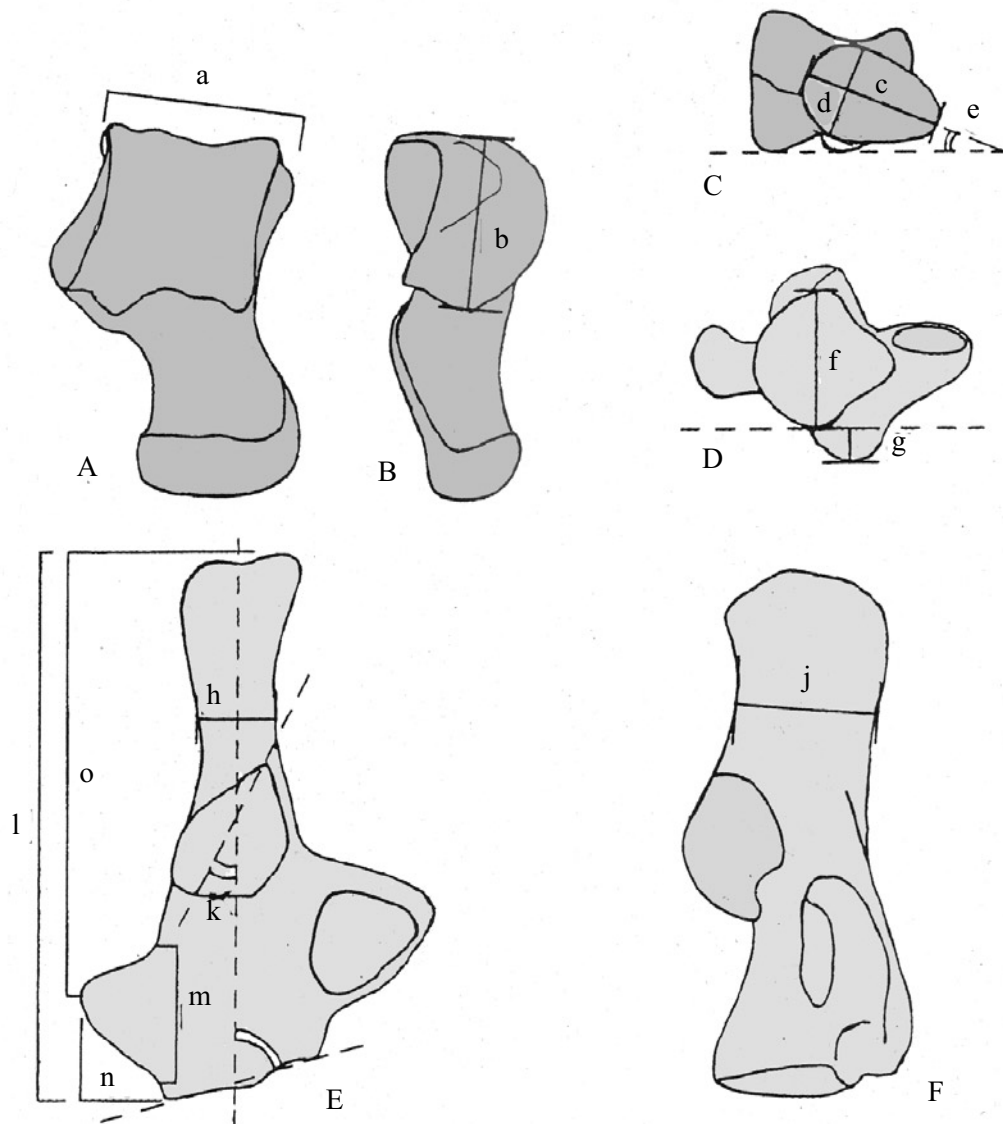


Abb. 105. Gemessene Distanzen (modifiziert nach Hooker 2001). Kein Massstab. Dunkelgraue Elemente: A Dorsaler Aspekt des Astragalus; B Astragalus von rechts; C Distaler Aspekt des Astragalus. Hellgraue Elemente: D Distaler Aspekt des Calcaneus; E Dorsaler Aspekt des Calcaneus; F Medialer Aspekt des Calcaneus. Distanzen: a Proximale Weite des Corpus astragali; b Laterale Länge des Corpus astragali; c Längsachse des Caput astragali; d Kurzachse des Caput astragali; e Winkelbildung der ideellen Längsachse des Caput astragali zwischen der distalen Kante der Ectalfacette und dem ventralsten Punkt der Sustentacularfacette; f dorso-ventrale Ausdehnung des distalen plantaren Tuberkulum; h Minimum-Weite des Tuber calcanei; j Minimum-Höhe des Tuber calcanei; k Winkelbildung der Ectalfacette mit der Längsachse des Calcaneus; l Maximale Länge des Calcaneus parallel zur Längsachse; m proximodistale Länge des Processus peronealis; n Laterale Protuberanz des Processus peronealis zur Kante der Cuboidfacette; o Distanz vom proximalen Ende zur maximalen Ausstülpung des Processus peronealis; p Winkel zwischen der Cuboidfacette zur Längsachse des Calcaneus.

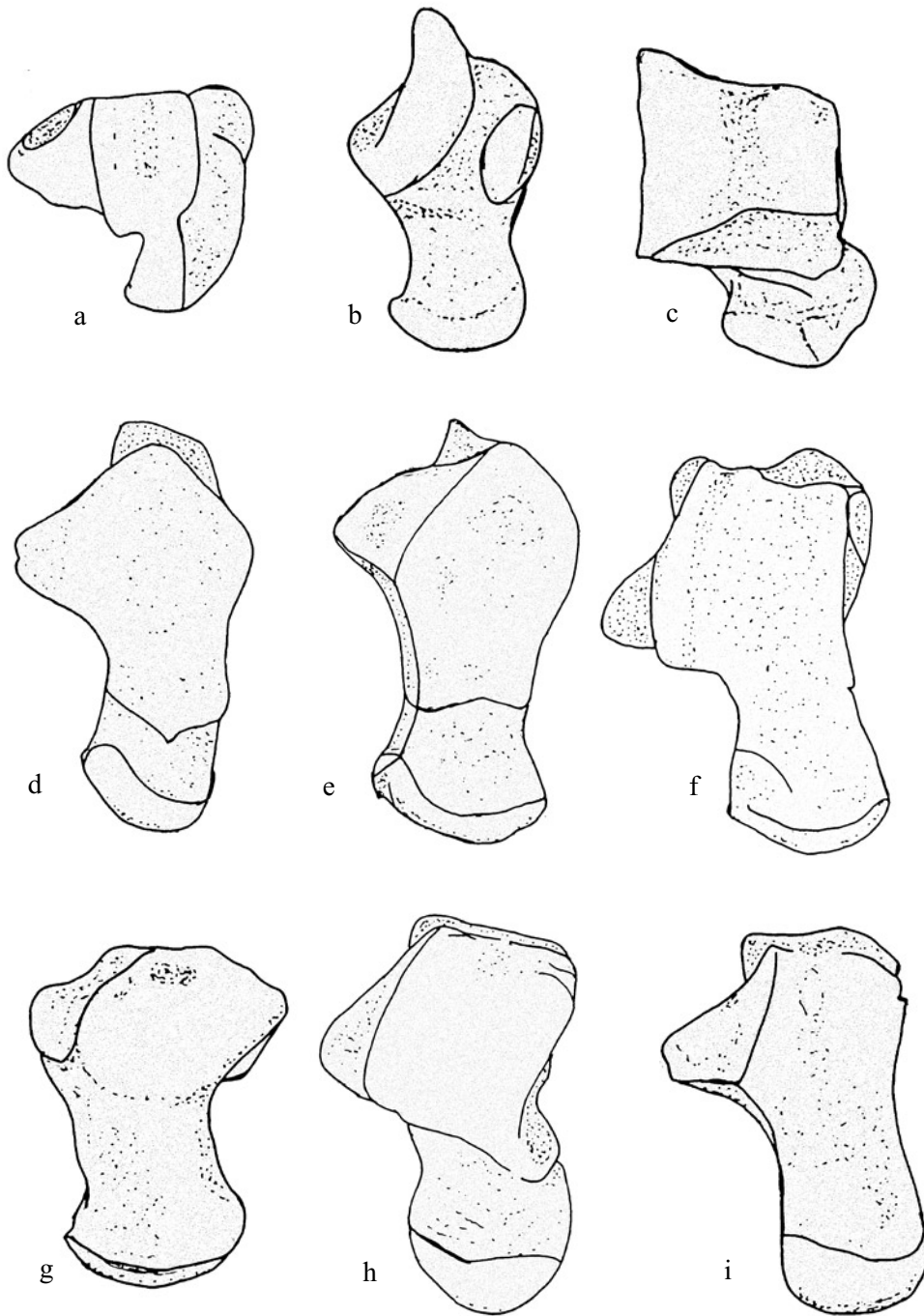


Abb. 106. Dorsaler Aspekt der Astragali. Kein Massstab. a *Didelphis* (Didelphi-
dae); b *Glis* (Gliridae); c *Ochotona* (Ochotonidae); d *Avahi* (Indriidae); e *Dauben-*
tonia (Daubentoniidae); f *Galago* (Galagidae); g *Nycticebus* (Lorisidae); h *Lemur*
(Lemuridae); i *Lepilemur* (Lepilemuridae).

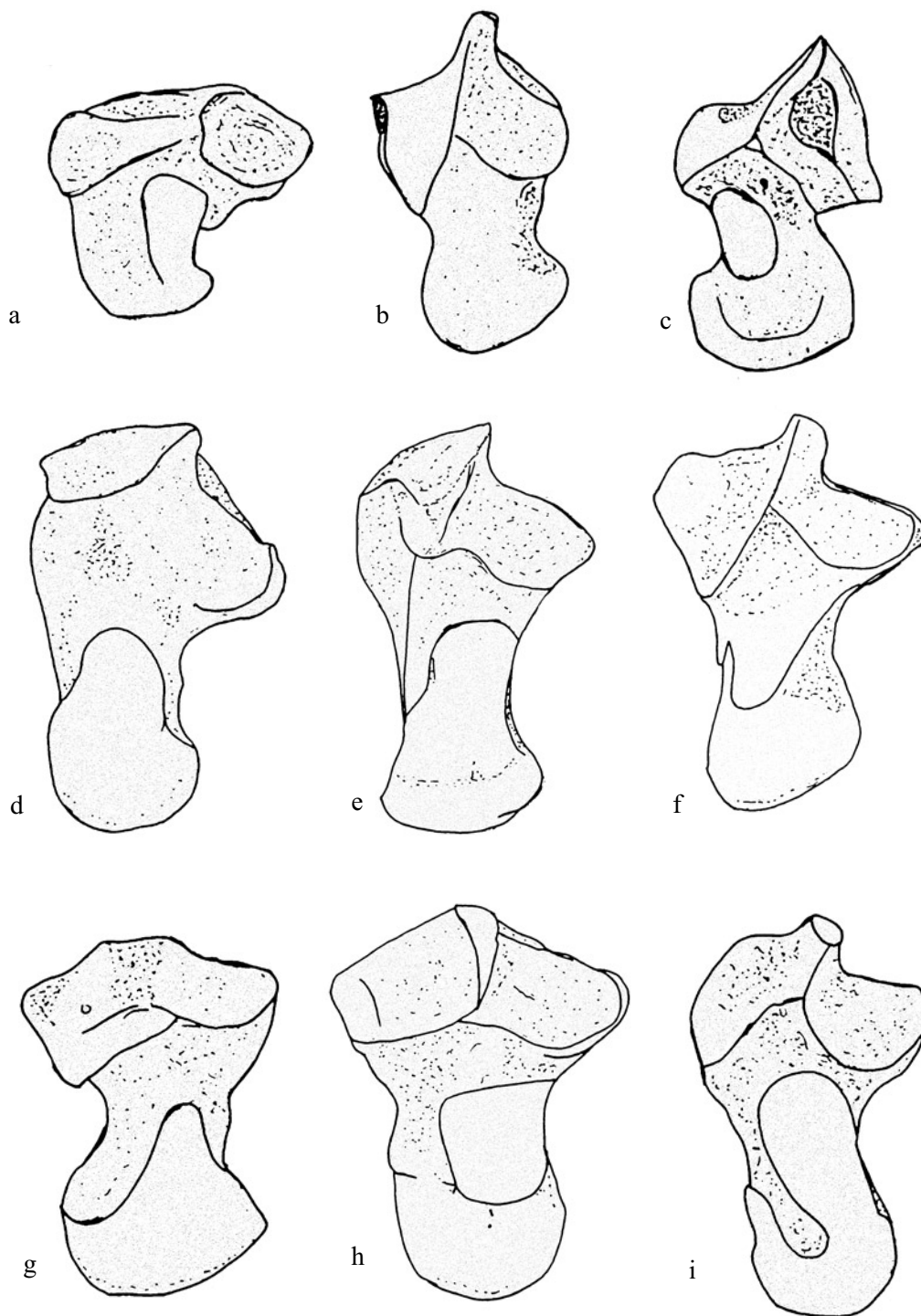


Abb. 107. Ventraler Aspekt der Astragali. Kein Massstab. a *Didelphis* (Didelphi-
dae); b *Glis* (Gliridae); c *Ochotona* (Ochotonidae); d *Avahi* (Indriidae); e *Dauben-
tonia* (Daubentoniidae); f *Galago* (Galagidae); g *Nycticebus* (Lorisidae); h *Lemur*
(Lemuridae); i *Lepilemur* (Lepilemuridae).

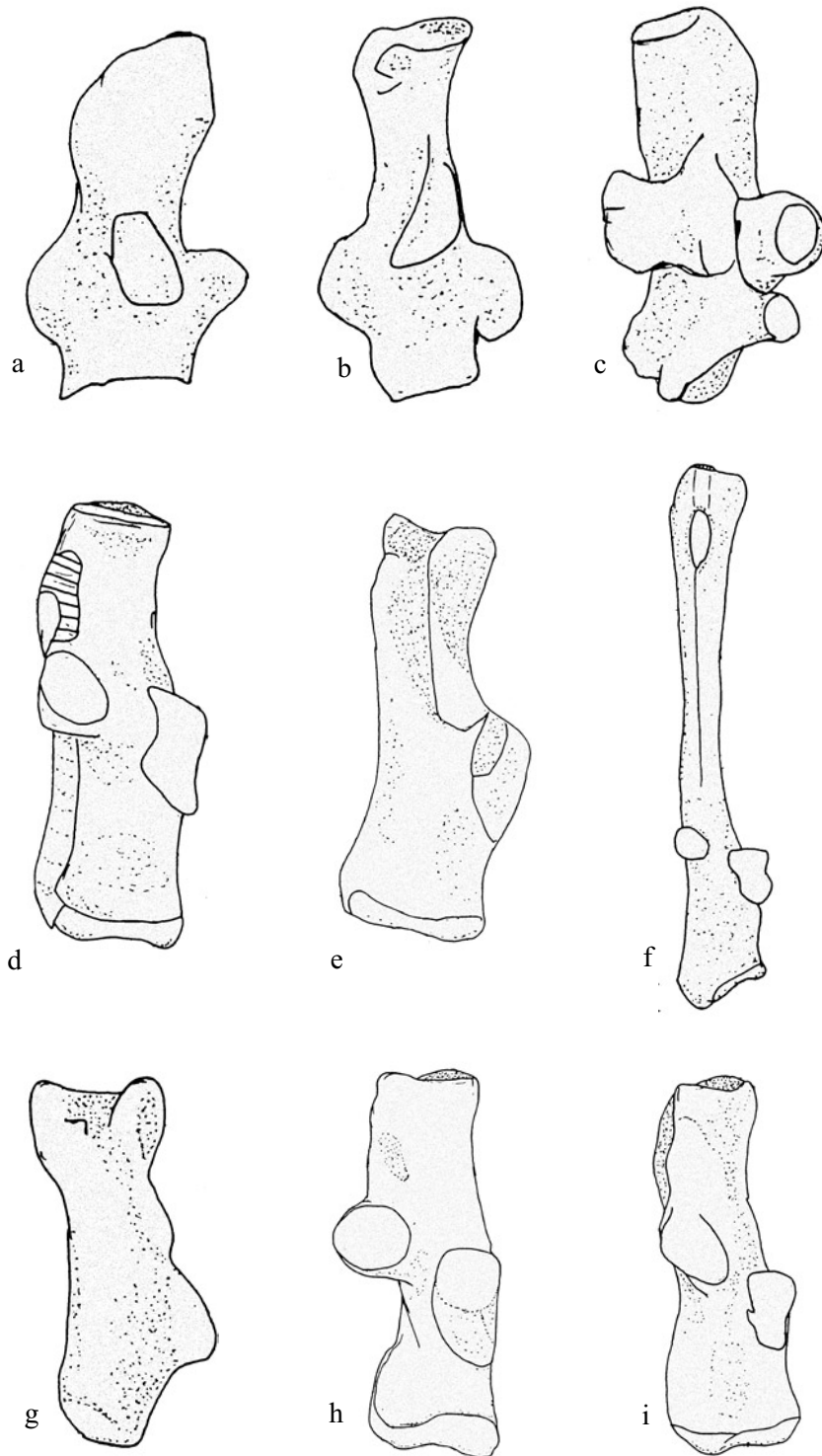


Abb. 108. Dorsaler Aspekt der Calcanei. Kein Massstab. a *Didelphis* (Didelphi-
dae); b *Glis* (Gliridae); c *Ochotona* (Ochotonidae); d *Avahi* (Indriidae); e *Dauben-*
tonia (Daubentoniidae); f *Galago* (Galagidae); g *Nycticebus* (Lorisidae); h *Lemur*
(Lemuridae); i *Lepilemur* (Lepilemuridae).

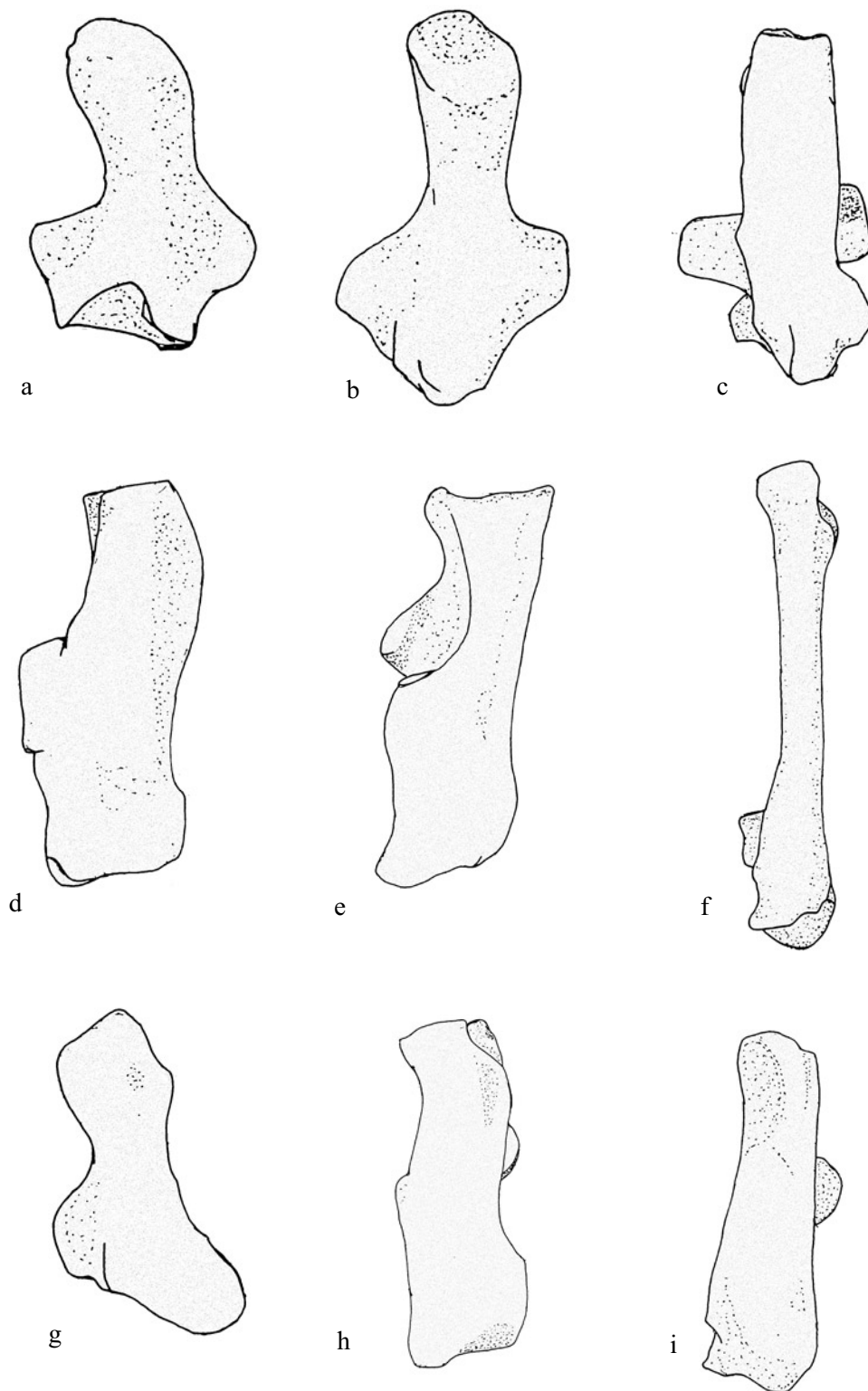


Abb. 109. Ventraler Aspekt der Calcanei. Kein Massstab. a *Didelphis* (Didelphidae); b *Glis* (Gliridae); c *Ochotona* (Ochotonidae); d *Avahi* (Indriidae); e *Daubentonia* (Daubentoniidae); f *Galago* (Galagidae); g *Nycticebus* (Lorisidae); h *Lemur* (Lemuridae); i *Lepilemur* (Lepilemuridae).