

**Die evolutive Transformation  
der Oticalregion der Sarcopterygii beim  
Übergang vom Wasser- zum Landleben**

Unter besonderer Berücksichtigung des  
Quastenflossers *Latimeria chalumnae*

**D i s s e r t a t i o n**

der Fakultät für Biologie  
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

zur Erlangung des Grades eines Doktors  
der Naturwissenschaften

vorgelegt

von

**Peter Bernstein**  
aus Kiel

2002

Tag der mündlichen Prüfung:

21. Dezember 2001

Dekan:

Prof. Dr. H.-U. Schnitzler

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. W. Maier

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. D. Ammermann

## Inhaltsverzeichnis:

	Seite
Zusammenfassung.....	3
Summary.....	4
1. Einleitung.....	5
2. Systematischer Überblick.....	7
2.1 Vertebraten des Devon.....	7
2.2 Phylogenie der frühen Vertebraten und ihrer Nachfahren.....	8
2.2.1 Morphologische Systematik.....	9
2.2.2 Molekulare Systematik.....	11
2.3 Systematische Zusammenfassung.....	13
3. Material und Methoden.....	15
4. Problemstellung.....	19
5. Vergleichender Teil.....	21
5.1 Actinistia - <i>Latimeria chalumnae</i> .....	21
5.1.1 Äußere Morphologie der Oticalregion.....	22
5.1.2 Das intracranielle Gelenk.....	27
5.1.3 Hyalbogen und Kiefermechanik.....	28
5.1.4 Das Innenohr von <i>Latimeria</i> .....	33
5.1.4.1 Innenohr und Sinnesendstellen.....	34
5.1.4.2 Die „Basilarpapille“ im Innenohr von <i>Latimeria</i> .....	35
5.1.5 Die Hirnnerven der Oticalregion.....	45
5.1.6 Deckknochen des Oto-occipital-Blocks.....	57
5.1.7 Gefäße im Bereich der Oticalregion.....	59
5.1.8 Struktur der Skelettelemente.....	60
5.2 Dipnoi.....	62
5.2.1 <i>Neoceratodus</i> .....	63
5.2.1.1 Morphologie der Ohrkapsel.....	63
5.2.1.2 Hyomandibularapparat.....	63
5.2.1.3 Innenohr.....	65
5.2.2 <i>Protopterus</i> .....	66
5.2.2.1 Morphologie der Ohrkapsel.....	67
5.2.2.2 Innenohr.....	67
5.2.3 <i>Lepidosiren</i> .....	68
5.2.3.1 Morphologie der Ohrkapsel.....	68
5.2.3.2 Innenohr.....	68
5.2.4 Schlußfolgerungen.....	70
5.3 „Amphibia“ und andere Sarcopterygii – paläozoisch und rezent.....	73

5.3.1 Paläozoische Sarcopterygii.....	75
5.3.1.1 Die Oticalregion von <i>Eusthenopteron</i> .....	76
5.3.1.2 Die Oticalregion von <i>Acanthostega</i> .....	78
5.3.1.3 Der Stapes von <i>Greererpeton</i> und die Oticalregion von <i>Pholiderpeton</i> .....	80
5.3.1.4 Die Oticalregion von <i>Mastodonsaurus</i> (Temnospondyli).....	81
5.3.1.5 Die Oticalregion von <i>Mimia</i> .....	82
5.3.2 Lissamphibia.....	83
5.3.2.1 Gymnophiona.....	83
5.3.2.2 Urodela.....	84
5.3.2.3 Anura.....	85
5.3.3 Die Evolution des Ohres der Lissamphibien.....	86
6. Schlußfolgerungen und Diskussion.....	89
6.1 Phylogenie des Innenohrs der Sarcopterygier.....	89
6.2 Phylogenie des Mittelohrs der Sarcopterygier.....	94
6.3 Die Oticalregion der Sarcopterygier – eine abschließende Betrachtung.....	105
7. Danksagung.....	110
8. Literatur.....	112
9. Physikalische Grundlagen.....	125
10. Verzeichnis der Abkürzungen.....	127
11. Abbildungen.....	131

### **Zusammenfassung:**

Der Übergang vom Wasser- zum Landleben bildet einen der grossen Wendepunkte der Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Wie andere Organsysteme war auch die Oticalregion dabei erheblichen anatomischen Umgestaltungen unterworfen. Zum besseren Verständnis der evolutiven Transformation der Ohrregion wurde bisher vor allem Funden fossiler Sarcopterygier Beachtung geschenkt.

Ausgehend vom Quastenflosser *Latimeria chalumnae* wird in dieser Arbeit der Versuch unternommen, durch die Analyse der entsprechenden Strukturen bei rezenten Sarcopterygiern die Verhältnisse im Innen- und Mittelohr im Grundplan der Sarcopterygier und der Tetrapoden zu ermitteln. Ein besonderer Schwerpunkt liegt auf der Beschreibung der embryonalen Oticalregion von *Latimeria*, da zum einen zur Ontogenese dieser Art nur wenige Daten vorhanden sind und zum anderen in der jüngeren Vergangenheit im Innenohr des Quastenflossers abgeleitete Verhältnisse beobachtet wurden, die von besonderer Bedeutung für die Systematik der Sarcopterygii sind (z. B. Vorhandensein einer Basilarpapille nach FRITZSCH 1987). Weiterhin werden die Ohrregionen aller Gattungen der rezenten Lungenfische, sowie ausgewählter Vertreter der Lissamphibia untersucht und mit den Verhältnissen bei *Latimeria* verglichen.

Im Innenohr von *Latimeria* befindet sich eine besondere Sinnesendstelle, die aber entgegen früherer Studien nicht als Basilarpapille angesehen werden kann. Wie der *Canalis communicans* und die spezielle Kiefermechanik unterstreicht das Vorhandensein dieser Sinnesendstelle die isolierte Stellung der Actinistia innerhalb der Sarcopterygii.

Die Lungenfische weisen im Innenohr relativ zu anderen Sarcopterygiern plesiomorphe Zustände auf, verfügen aber über einen ausgeprägten *Saccus endolymphaticus*, der in seiner Ausdehnung an Verhältnisse bei den Lissamphibien und einigen Squamaten erinnert.

Die rezenten Lissamphibien weisen sowohl im Innen- als auch im Mittelohr so stark abgeleitete Verhältnisse auf, daß sie nicht als Modellorganismen für die Stammgruppenvertreter der Tetrapoden dienen können.

Anhand der beobachteten Merkmale und Literaturdaten wird eine Merkmalsverteilung erstellt und eine Analyse der einzelnen Merkmale durchgeführt. Die Bedeutung der daraus erhaltenen Ergebnisse für die Systematik der Sarcopterygii wird diskutiert. Die Verteilung der Merkmale des Oticalkomplexes zeigt, daß die Sarcopterygier und frühen Tetrapoden im Grundplan eine plesiomorphe Merkmalsausstattung besaßen als bisher angenommen.

## Summary

The transition from an aquatic to a terrestrial mode of life marks one of the greatest turning points in vertebrate history. Like other organ systems, the otical region was subject to major anatomical reorganization in this process. In order to get a better understanding of the evolutionary transformation of the otical region, mainly fossil sarcopterygian forms have been examined so far.

The present work is analysis of the character states within the inner and middle ear in the groundplan of the sarcopterygians and the tetrapods. Special emphasis is laid on the description of the embryonic otical region of the coelacanth *Latimeria chalumnae*, because there are only few data on the ontogeny of this species. There are some derived conditions in the inner ear of the coelacanth with special significance for the systematics of the Sarcopterygii (e.g., the existence of a basilar papilla, FRITZSCH 1987). Furthermore, the otical regions of representatives of all genera of Recent lungfishes and selected representatives of the Lissamphibia are examined and compared to the conditions of *Latimeria*.

In *Latimeria* there is a peculiar receptor end organ that, contrary to earlier reports, is not regarded in this work as a basilar papilla. This end organ, like the existence of a canalis communicans and particular jaw mechanism, emphasizes the isolated position of the Actinistia within the Sarcopterygii.

In comparison to other sarcopterygians the lungfishes show plesiomorphic conditions, but possess a distinctive endolymphatic sac as is known from lissamphibians and some squamates.

The Recent lissamphibians show such derived conditions in the inner and middle ear that they cannot be used as model organisms for the stemgroup members of the tetrapods.

On the basis of the observed character states and data from the literature a character distribution is generated and an analysis of each character is made. The meaning of the results for the systematics of the Sarcopterygii is discussed. The distribution of the otical characters shows the sarcopterygians and early tetrapods had a more plesiomorphic character configuration in the groundplan than previously thought.

## 1. Einleitung

Der Übergang vom Wasser- zum Landleben stellt einen der größten Wendepunkte in der Stammesgeschichte der Vertebraten dar. Ein Wechsel zwischen physikalisch so unterschiedlichen Lebensräumen stellte extreme Anforderungen an die Anpassungsleistungen der Organismen.

Der zeitliche Rahmen, in dem dieser Übergang stattfand, läßt sich heute relativ gut eingrenzen, da sich der Umfang der Fossilfunde in der jüngsten Zeit erheblich vergrößert hat. Nach diesen Erkenntnissen setzten die Wirbeltiere in der Zeit des oberen Devon vor ca. 340-360 Mio. Jahren zur Eroberung des terrestrischen Lebensraumes an. Obwohl viele Einzelheiten dieses Vorgangs immer noch im Dunkeln der Erdgeschichte verborgen sind, beginnt sich allmählich ein Bild der beteiligten Taxa und Entwicklungsschritte herauszukristallisieren. Vervollständigen zum einen neue Fossilien bisher unbekannter früher Vertebraten unser Verständnis, sind es zum anderen neue Funde bereits bekannter Arten wie bspw. *Acanthostega*, die eine erheblich genauere Analyse dieses Problems zulassen.

Ein so gravierender Schritt wie der Wechsel vom Wasser zum Land ließ kaum ein Organsystem unverändert. Die Art der Fortbewegung ohne den tragenden Effekt des Wassers, die Möglichkeiten der Osmoregulation, die Fortpflanzung, die Art und Weise der Umweltwahrnehmung und der Atmung in dem so viel dünneren Medium Luft, sie alle wurden so radikal verändert, wie es in der Geschichte der Vertebraten ohne Beispiel ist.

Viele dieser Aspekte betreffen die Weichteile der Tiere und sind in den Fossilien daher nur schwer zu beurteilen, während andere, wie z.B. das Extremitätenskelett, in der Regel besser erhalten sind.

Die Sinnesorgane, die zumeist auch sehr feine (Weichteil-) Strukturen beinhalten, sind von diesem Problem in besonderer Weise betroffen. Dennoch sind in den letzten Jahren besonders auf dem Gebiet der Erforschung der Ohrregion erhebliche Fortschritte erzielt worden.

Die Evolution der Ohrregion, bzw. der Wandel eines Kieferstützapparates zum Teil des Mittelohrs und die phylogenetische Entwicklung des Innenohres sind nur zum Teil verstanden, aus den schon genannten Gründen. In dieser Region fand eine der tiefgreifendsten Veränderungen in der Anatomie der frühen Vertebraten bzw. Tetrapoden statt, die sich später in der Stammesgeschichte der Säugetiere fortsetzt (Reichert'sche Theorie der Umwandlung von Kieferknochen zu Gehörknöchelchen).

Die Oticalregion ist mittlerweile von einer Reihe spätdevonischer Stammgruppenvertreter bekannt, die z.T. auch diffizilere anatomische Merkmale erkennen lassen, wie bspw. die Öffnungen in der Ohrkapsel oder die Form und Lage des Stapes. Insbesondere hat sich CLACK (1983, 1989, 1992, 1993a, 1993b, 1994b, 1997 und 1998) um die Frage der evolutiven Änderungen der Ohrregion der frühen Tetrapoden verdient gemacht.

Das Verständnis der evolutiven Schritte in der Ohrregion ist somit erheblich gewachsen, dennoch bleiben viele Fragen unbeantwortet, vor allem aufgrund der Beschränkungen, die sich aus der unzureichenden Fossilerhaltung ergeben. Hier kann eine vergleichende Untersuchung der Strukturen des Otical- und Hyomandibularapparates rezenter Formen neue Aufschlüsse erbringen. Geeignete Untersuchungsobjekte sind dafür basale Sarcopterygier, die heute in Form der Actinistia (mit dem einzigen Vertreter *Latimeria*), der Dipnoi (Lungenfische) und der Lissamphibia (Urodela, Gymnophiona und Anura) vertreten sind. Zwar finden sich auch bei ihnen mehr oder weniger abgeleitete Verhältnisse, doch sind hier noch am ehesten Merkmalszustände des Grundplans der Sarcopterygier-Oticalregion zu ermitteln.

In der vorliegenden Arbeit werden daher die Strukturen der Ohr- und Hyomandibularregion bei den rezenten Sarcopterygiern untersucht und zu jenen der fossilen Sarcopterygier in Beziehung gesetzt. Das Ziel ist ein besseres Verständnis der Evolutionsschritte, die sich beim Übergang vom Wasser- zum Landleben in der Ohrregion vollzogen haben. Ebenfalls wird die Bedeutung dieser Erkenntnisse für die Phylogenie der frühen Vertebraten hervorgehoben.

Ausgehend von *Latimeria chalumnae*, die aufgrund der Seltenheit und der Bedeutung des Materials den breitesten Raum einnimmt, werden Exemplare aller drei rezenten Gattungen der Lungenfische und Vertreter der Gymnophionen, Urodelen und Anuren einer Untersuchung unterzogen.



## **2. Systematischer Überblick**

Nach heutigem Wissensstand fand der Übergang der Vertebraten vom Wasser- zum Landleben in einem Zeitfenster von etwa 10-20 Millionen Jahren im Devon (vor 408-360 Mio. Jahren) statt. Im Rahmen dieses Geschehens entwickelten sich, anders ausgedrückt, die Tetrapoden, die heute die typischen Landbewohner innerhalb der Wirbeltiere darstellen.

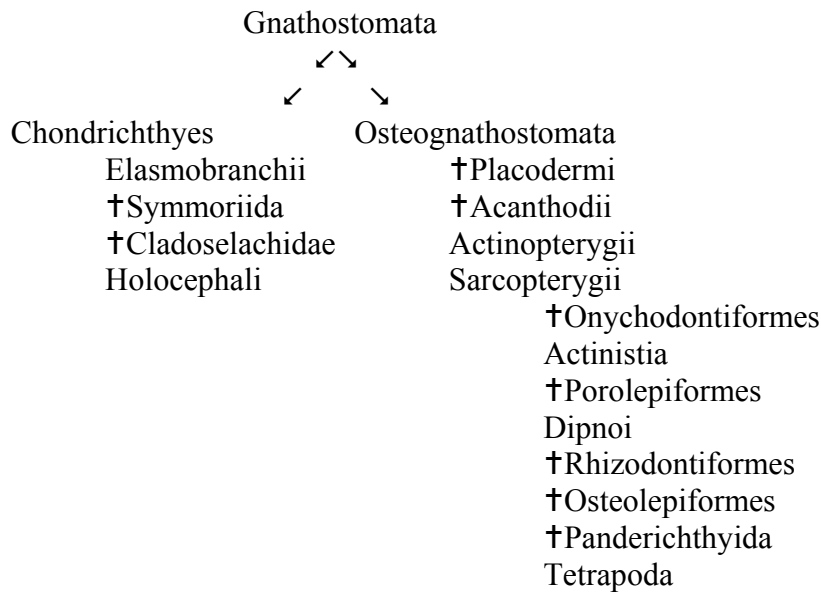
Um sich der eigentlichen Fragestellung der vorliegenden Untersuchung zu nähern, muß zunächst ein Überblick über diejenigen Gruppen der Vertebrata und ihrer systematischen Beziehungen gegeben werden, die bei dem Landgang direkt oder indirekt eine Rolle spielten. Zunächst werden die Taxa der frühen Tetrapoden und ihrer Vorfahren aus dem Devon, insb. Oberdevon, vorgestellt. Anschließend wird die phylogenetische Systematik dieser Gruppen und ihrer Nachfahren, der heute lebenden Sarcopterygier, näher betrachtet. Dabei werden sowohl die „traditionelle“ Systematik, die sich im wesentlichen auf die Analyse morphologischer Merkmale stützt, wie auch die molekulare und serologische Systematik berücksichtigt, da die letztgenannte eine immer größere Bedeutung erlangt, ohne freilich die morphologische ersetzen zu können.

### **2.1 Vertebraten des Devon**

Der Ursprung der Wirbeltiere reicht bis in das Ordovizium zurück (vor ca. 470 Mio. Jahren), belegt durch sehr frühe agnathe Formen wie *Sacabambaspis* (GAGNIER 1993). Die agnathen Vertebraten erreichten schnell eine große Formenvielfalt und bevölkerten in hohen Zahlen die Meere des späteren Ordovizium, des Silur und Karbon. Gegen Ende des Devon starben die meisten der Agnathen aus, lediglich die Linien der rezenten Schleimfische (Hyperotreti) und Neunaugen (Hyperoartia) überlebten diese Epoche, soweit der Fossilbericht eine Aussage zuläßt.

Bereits im Silur traten die ersten Gnathostomen auf, die alsbald die Agnathen an Vielfalt noch weit übertrafen. Ihre starke Radiation fand vor allem im Karbon und Devon statt, wobei insbesondere die Gnathostomata des späteren Devon für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit von Bedeutung sind und entsprechend ausführlicher behandelt werden.

Gegen Ende des Devon teilten sich die Gnathostomata nach heutigem Wissensstand in folgende Gruppen auf:



Größtenteils nach BENTON (1993) und JANVIER (1996)

Die Gruppe der Wirbeltiere, die den Wechsel vom Wasser- zum Landleben dauerhaft vollzog, entstammt mit Sicherheit den Sarcopterygiern. Bei ihnen finden wir die Merkmale in den Extremitäten und anderen Strukturen, die die terrestrische Lebensweise erst ermöglichen. Unklar ist nur, bei welcher Gruppe wir diesen Modus das erste Mal annehmen dürfen, zeigen doch einige offensichtlich wassergebundene Taxa bereits Hinweise auf Anpassungen an ein Leben auf dem Land (wie einige Osteolepiformes), während eindeutig tetrapodenartige Formen noch auf das aquatische Leben hinweisende Merkmale besitzen (wie bspw. *Acanthostega* und *Ichthyostega*).

## 2.2 Phylogenie der frühen Vertebraten und ihrer Nachfahren

Eine ausführliche Darstellung der Systematik der frühen Vertebraten würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Da in der vorliegenden Untersuchung das Hauptaugenmerk auf morphologischen Merkmalen derjenigen Taxa liegt, die augenscheinlich bei dem Landgang der Vertebraten beteiligt waren, beschränkt sich der folgende Überblick auf die Beziehungen der Sarcopterygii, denn dieser Gruppe gehören die Tetrapoden und ihre Vorfahren unzweifelhaft an.

Ob der Ursprung der Tetrapoden mit dem Verlassen des aquatischen Lebensraumes in Beziehung steht, ist heute eher zweifelhaft, die Entwicklung der typischen

Tetrapodenextremität scheint vielmehr von noch rein wasserlebenden Formen ihren Ausgang genommen zu haben (COATES und CLACK 1995).

Die Systematik der frühen Tetrapoden basierte bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts und darüber hinaus fast ausschließlich auf morphologischen, und das heißt in diesem Fall osteologischen Merkmalen. Vor allem mit Aufkommen der Phylogenetischen Systematik (HENNIG 1950, 1966) wurden zunehmend rezente Taxa zur phylogenetischen Analyse herangezogen, die auch die Berücksichtigung nichtmorphologischer, bzw. -osteologischer Merkmale zuläßt.

Im letzten Viertel des ausgehenden 20. Jahrhunderts wurden daher mehr und mehr molekularbiologische, physiologische und serologische Analysen durchgeführt, die eine zunehmende Bedeutung erlangen. Zum Teil widersprechen sich die Ergebnisse der morphologischen und molekularbiologischen Systematik ganz erheblich, wobei weder die Resultate der morphologischen noch die der molekularbiologischen Systematik in sich widerspruchsfrei sind. In den letzten Jahren jedoch beginnt sich zumindest eine gewisse Tendenz herauszubilden, die für die Zukunft eine bessere Koexistenz beider Richtungen erhoffen läßt.

Obwohl nach wie vor die auf morphologischen Merkmalen basierende systematische Analyse im Vordergrund der Phylogenetik steht, hat die molekulare Systematik (der Einfachheit halber seien hier die übrigen modernen Methoden wie Serologie etc. eingeschlossen) eine solche Bedeutung erlangt, daß sie gesondert behandelt werden muß. Daher wird ein getrennter Überblick über die morphologische und die molekulare Systematik der Sarcopterygier mit dem Versuch einer abschließenden gemeinsamen Zusammenfassung gegeben.

### 2.2.1 Morphologische Systematik

Die Systematik der Sarcopterygier geht auf das 19. Jahrhundert zurück. HUXLEY (1861) prägte den Begriff der „Crossopterygidae“, unter dem er damals die Gruppen der Lungenfische, Actinistia, die fossilen Osteolepiformes (damals noch nicht unter diesem Namen bekannt), *Polypterus* und einige fossile Actinopterygier zusammenfaßte. Namengebend war das gemeinsame Merkmal der muskulösen, eben „fleischflossigen“ Extremitäten.

COPE (1892) stellte als erster die Verbindung zwischen den Tetrapoden und den Crossopterygiern als ihren Vorfahren her.

Als wichtigste Merkmalskomplexe für die Verwandtschaftsanalyse galten damals, wie auch später in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, neben dem Bau der Extremitäten die Struktur der Wirbelsäule und das Muster der dermalen Schädelknochen. Mit zunehmend feinerer Methodik, z.B. durch Einführung der Schleifmethode nach SOLLAS (1904) oder seit neuester Zeit die Benutzung nichtinvasiver computergestützter Rekonstruktionsmethoden, verbesserten sich die Erkenntnisse über die anatomischen Strukturen der fossilen Vertebraten erheblich. Neue Funde taten ihr Übriges, so daß sich bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts die Erkenntnis durchgesetzt hatte, die Osteolepiformes seien die Vorfahren der Tetrapoden, sowie es bspw. in dem einflußreichen Lehrbuch von ROMER (1966) dargestellt ist.

ROMER war es auch, der 1955 den Begriff „Sarcopterygii“ einführte, die er als natürliche Abstammungsgruppe auffaßte.

SCHULTZE (1970) beschrieb die Zahnstruktur der Sarcopterygier und versuchte explizit, abgeleitete Merkmale zur systematischen Klassifizierung zu benutzen, wie es auch in den nachfolgenden Publikationen zur Phylogenie der Sarcopterygii zur Regel wurde. In dieser Arbeit vertrat SCHULTZE nachdrücklich die Monophylie der Tetrapoda.

Eine vollständig aufgelöste Phylogenie der „Crossopterygii“ lieferte ANDREWS (1973), hauptsächlich auf der Struktur der Schädeldeckknochen beruhend. Jedoch fehlen in ihrem Schema sowohl die Dipnoi als auch die Tetrapoda.

#### Crossopterygii

Binostia

Coelacanthiformes

Porolepiformes

Onychodontiformes

Quadrostitia

Osteolepiformes

Rhizodontiformes

#### Phylogenie der „Crossopterygii“ nach Andrews (1973)

Eine Zäsur stellte die Arbeit von ROSEN et al. (1981) dar. In dieser provokanten Veröffentlichung vertraten die Autoren vehement den Einsatz der kladistischen Methode und gelangten aufgrund ihrer eigenen Untersuchungen zu dem Schluß, die Lungenfische seien die Schwestergruppe der Tetrapoden, und zwar sowohl fossil als auch rezent. Da diese Meinung

der damals vorherrschenden Auffassung widersprach und ROSEN et al. viele der bis dahin „unzweifelhaften“ Merkmale in Frage stellten (z. B. das Vorhandensein von Choanen), stieß dieser Artikel auf z. T. heftigen Widerstand und provozierte in der Folge eine Reihe von Gegenartikeln (bspw. HOLMES 1985; PANCHEN und SMITHSON 1987; SCHULTZE 1981, 1987, 1991a, 1991b; AHLBERG 1991; VOROBYEVA und SCHULTZE 1991), aber auch Zuspruch (insb. FOREY 1987, 1991a). Neuere anatomische Untersuchungen an Lungenfischen und *Latimeria* stützen das Schwestergruppenverhältnis der Dipnoi und Tetrapoda, da z. B. bei Lungenfischen offensichtlich bereits ein echtes Lymphsystem ausgebildet ist, bei *Latimeria* jedoch nicht (VOGEL und MATTHEUS 1998). Zudem zeigt das Vorhandensein eines sekundären, nicht respiratorischen Kapillarsystems in den Kiemenlamellen von *Latimeria* große Ähnlichkeiten mit entsprechenden Strukturen bei Actinopterygiern und Elasmobranchiern, während ein derartiges System bei Lungenfischen nicht vorkommt (VOGEL et al. 1998).

### 2.2.2 Molekulare Systematik

Naturgemäß konzentriert sich die Analyse molekularer und serologischer Daten fast ausschließlich auf rezente Arten. Zwar gibt es vereinzelt Funde, die eine solche Untersuchung auch bei ausgestorbenen Arten zulassen, wie z. B. bei der Entdeckung von Mammut-Kadavern aus Sibirien, doch ist ein solches Unterfangen bei den hier in Frage stehenden devonischen Formen aussichtslos.

Daher konzentrieren sich die Arbeiten der Systematiker in diesem Feld hauptsächlich auf die Beziehungen von rezenten Gruppen, inzwischen auch Taxa hoher Hierarchiestufe (BISHOP et al. 1988), in diesem für die vorliegende Arbeit relevanten Bereich vor allem auf die Verhältnisse zwischen den Tetrapoden, den Dipnoi und den Actinistia.

Die in diesem Abschnitt im Rahmen der „molekularen Systematik“ erwähnten Arbeiten umfassen ebenfalls jene, die einen physiologischen, neurobiologischen oder ähnlichen Hintergrund besitzen. Es sollen vor allem die Unterschiede im Ansatz und der Analyse im Gegensatz zur morphologischen Systematik aufgezeigt werden.

Die meisten Arbeiten auf dem Gebiet der molekularen Systematik sind verständlicherweise jüngeren Datums, weil die meisten Untersuchungsmethoden erst seit kurzem zur Verfügung stehen, wie bspw. PCR. Erst seit den siebziger Jahren des 20. Jahrhunderts kann man von

ernstzunehmender molekularer Systematik sprechen, wobei die meisten relevanten Arbeiten in den achtziger und vor allem in den neunziger Jahren erschienen sind.

In vielen Studien nahm der Quastenflosser *Latimeria chalumnae* eine zentrale Rolle ein, so auch in den Arbeiten von GORR et al. (1991) und GORR und KLEINSCHMIDT (1993), die die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ketten des Hämoglobins des Coelacanthens mit denen von Actinopterygiern, Elasmobranchiern, Lungenfischen und Amphibien verglichen. Als Ergebnis ihrer Analyse ergab sich ein Schwestergruppenverhältnis von *Latimeria* und den Tetrapoden, dort repräsentiert durch Amphibienlarven (siehe dazu auch FOREY 1991b). Allerdings enthielt diese Arbeit auch zahlreiche Widersprüche. So stimmten die Sequenzen der Amphibienlarven- $\alpha$ -Hämoglobinketten besser mit jenen von Teleostiern überein (zu 49,2%) als mit jenen von Lungenfischen (zu 39,8%) und sogar besser als mit jenen von *Latimeria* (zu 45,4%). So verwundert es nicht, daß eine weitere Analyse der Hämoglobinsequenzen zu völlig anderen Schlüssen führte (STOCK und SWOFFORD 1991). STOCK und SWOFFORD verwiesen vor allem auf methodische Schwächen der Arbeit von GORR et al. Ihre Analyse (STOCK und SWOFFORD 1991), die mit Hilfe des Computerprogramms PAUP durchgeführt wurde, konnte das Schwestergruppenverhältnis der Actinistia und Tetrapoda nicht bestätigen. Ähnliche methodische Kritik an der Arbeit von GORR et al. (1991) fand sich in der Arbeit von SHARP et al. (1991), die die Ergebnisse von GORR et al. für ein Artefakt ihrer Rechenmethode hielten.

Eine weitere Methode der phylogenetischen Analyse ist der Vergleich von Gensequenzen. Die rRNA bietet sich hierfür aufgrund ihrer relativ stabilen Primärstruktur besonders an. Es wurden sowohl die 18S rRNA (STOCK et al. 1991) als auch die 28S rRNA (HILLIS 1991) verwendet. Während die Untersuchung von STOCK et al. keine eindeutigen Ergebnisse lieferte und je nach mathematischer Methode zu widersprüchlichen und unorthodoxen Schlußfolgerungen führte (bspw. bildeten die Actinopterygii in einem Kladogramm die Schwestergruppe der Amniota), war in der Analyse von HILLIS et al. ein großer Schwachpunkt das Fehlen von Lungenfischen als Untersuchungsobjekten. Immerhin bestätigte diese Arbeit die Zugehörigkeit von *Latimeria* zu den Sarcopterygii.

Eine weitere Arbeit, die speziell die Frage nach der Schwestergruppe der Tetrapoden einbezog und hierzu die Sequenzen mitochondrialer DNA verschiedener Gnathostomen untersuchte, wies auf ein Schwestergruppenverhältnis der Dipnoi und der Tetrapoda hin (MEYER und WILSON 1990). In einer späteren, etwas umfassenderen Arbeit wurden deren Ergebnisse nochmals bestätigt (MEYER und DOLVEN 1992).

Zu ähnlichen Schlüssen gelangten HEDGES et al. (1993) bei ihrer Untersuchung der 12S und 16S rRNA von *Latimeria*, Actinopterygiern, Amphibien, Säugetieren und allen Gattungen der Lungenfische.

Ein Schwestergruppenverhältnis von *Latimeria* und den Dipnoi legten die Ergebnisse der Arbeit von YOKOBORI et al. (1994) nahe, die auf einer Analyse von Gensequenzen der mitochondrialen Cytochrom Oxidase I beruhen. Auch eine Untersuchung von ZARDOYA und MEYER (1996) kam zu dem Schluß, daß die Lungenfische und *Latimeria* eine monophyletische Gruppe bilden (basierend auf Vergleichen der 28s rRNA).

### 2.3 Systematische Zusammenfassung

In der jüngeren Vergangenheit standen sich die Ergebnisse der morphologischen und der molekularen Systematik häufig inkompatibel gegenüber. Die Ergebnisse beider Richtungen wurden oftmals von der jeweils anderen Seite ignoriert oder als unzureichend abklassifiziert. Zweifellos stehen am Beginn der Etablierung einer neuartigen Methode viele Schwierigkeiten im Vordergrund. Die oftmals sehr widersprüchlichen und teils absurden Ergebnisse der früheren Arbeiten auf dem Gebiet der molekularen Systematik zeigen dies deutlich.

Die Frage nach dem systematischen Zusammenhang der heute lebenden Gruppen der Sarcopterygier ist besonders von diesen Problemen betroffen, da hier zunehmend verschiedene Arbeitsgruppen die neuen Methoden verwenden und diese vehement vertreten (z. B. MEYER 1995). Auf der anderen Seite wird die Bedeutung von morphologischen, molekularen und paläontologischen Daten auch von traditioneller Seite kontrovers diskutiert (z. B. MARSHALL und SCHULTZE 1992; JANVIER 1998).

In der jüngeren Vergangenheit zeichnet sich nun jedoch ein positiver Trend ab, der die Ergebnisse beider Richtungen zu einem ganzheitlichen Gebilde zusammenwachsen läßt. Mehr und mehr stabilisieren sich die Resultate der molekularen Systematik, die sich damit in der Zukunft sicher zu einem wichtigen Faktor in der Phylogenetischen Systematik herausbilden wird. Dies schlägt sich auch in der zunehmenden Übereinstimmung in den Ergebnissen der morphologischen und molekularen Systematik nieder. So kommen in der Frage nach der rezenten Schwestergruppe der Tetrapoda die meisten Analysen beider Richtungen zu dem Schluß, die Dipnoi seien die Schwestergruppe der heute lebenden Tetrapoden.

Als systematische Übersicht, die hier Verwendung finden soll, wird das Ergebnis einer umfassenden morphologischen Analyse herangezogen, die mit den Resultaten der meisten

jüngeren molekularsystematischen Arbeiten übereinstimmt (nach CLOUTIER und AHLBERG 1996).

Sarcopterygii ROMER 1955

Actinistia COPE 1871

(Onychodontia + Rhipidistia) Kladus

†Onychodontia ANDREWS 1973

Rhipidistia COPE 1887

Dipnomorpha AHLBERG 1991

†Porolepiformes JARVIK 1942

Dipnoiformes CLOUTIER 1990

Tetrapodomorpha AHLBERG 1991

†Rhizodontida ANDREWS und WESTOLL 1970

Osteolepidida BOULENGER 1901

†„Osteolepiformes“ BERG 1937

(Elpistostegalia + Tetrapoda) Kladus

†Elpistostegalia CAMP und ALLISON 1961

Tetrapoda HAWORTH 1825

In diesem Schema bilden die Actinistia, denen *Latimeria* angehört, die Schwestergruppe eines unbenannten Taxons, bestehend aus den Onychodontia und den Rhipidistia. Die letzteren setzen sich aus den Dipnomorpha und den Tetrapodomorpha zusammen. Somit bilden rezent die Dipnoi die Schwestergruppe der Tetrapoden. Man beachte die Zusammensetzung des Taxons Rhipidistia, das hier nicht nur die Porolepiformes und Osteolepiformes umfaßt, wie es meist traditionell definiert wurde (CARROLL 1993), sondern darüber hinaus die Lungenfische, die Rhizodontida, die Elpistostegalia und die Tetrapoden beinhaltet. Abweichend von CLOUTIER und AHLBERG (1996) folgen wir allerdings der Argumentation JANVIERS (1996) und gehen von der Monophylie der Osteolepiformes aus.



### 3. Material und Methoden

Für diese Arbeit wurden repräsentative Vertreter rezenter Sarcopterygier ausgewählt, sowie zu Vergleichszwecken die sehr basal stehende Actinopterygier-Gattung *Polypterus* und als Vertreter der Amnioten die Squamaten-Gattung *Heloderma* herangezogen. An Material standen Präparate folgender Arten zur Verfügung:

#### Actinopterygii:

##### Cladistia

- ***Polypterus senegalus* Cuvier, 1829**, juvenil, Schnittserie, SL = 70,2 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 15 µm
- ***Polypterus endlicheri* Heckel, 1846-49**, juvenil, Schnittserie, TL = 306 mm, Einbettung in Celloidin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 40 µm

#### Sarcopterygii:

##### Actinistia

- ***Latimeria chalumnae* Smith, 1939**, juvenil, Schnittserie, TL = 310 mm, Einbettung in Celloidin, gefärbt mit Azan nach Heidenhain, Schnittdicke = 40 µm, CCC 162 K \*
- ***Latimeria chalumnae* Smith, 1939**, adult, Totalpräparat, fixiert in Formalin, CCC 161 \*

##### Dipnoi

- ***Protopterus aethiopicus* Heckel, 1851**, semi-adult, Schnittserie, Einbettung in Celloidin, gefärbt mit Azan nach Heidenhain, Schnittdicke = 60 µm
- \*\* - ***Protopterus annectens* Owen, 1839**, juvenil, Schnittserie, GL = 55 mm, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 8 µm, Serie 103
- ***Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837**, juvenil, Schnittserie, GL = 145 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 20 µm
- \*\* - ***Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837**, juvenil, Schnittserie, GL = 52 mm, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 10 µm

\*\* - *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870), juvenil, Schnittserie, GL = 28,5 mm, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 8 µm, Serie 38

\*\* - *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870), juvenil, Schnittserie, GL = 43,5 mm, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 15 µm, Serie 29

\*\* - *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870), juvenil, Schnittserie, GL = 52 mm, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 10 µm, Serie 32

#### Gymnophiona

- *Typhlonectes compressicauda* (Duméril und Bibron, 1841), juvenil, Schnittserie, GL = 87 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 8 µm

- *Typhlonectes compressicauda* (Duméril und Bibron, 1841), Schnittserie, GL = 122 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 8 µm

#### Urodela

- *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1789) juvenil, drei Stadien (GL = 13 mm, 19 mm, 20 mm), Schnittserien, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

- *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1789) juvenil (wesentlich älter als die vorhergehenden Präparate), Schnittserie, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan, Schnittdicke = 15 µm

- *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, juvenil, Schnittserie, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Heidenhain, Schnittdicke = 10 µm

- *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768), juvenil, Schnittserie, GL = 73 mm, Einbettung in Celloidin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

- *Triturus helveticus* (Razoumowsky, 1789), juvenil, Schnittserie, GL = 66 mm, Einbettung in Celloidin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

#### Anura

- *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758), juvenil, Schnittserie, SSL = 31 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

- *Physalaemus Fitzinger*, 1826, juvenil, Schnittserie, KRL = 28 mm, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

- *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, juvenil, Schnittserie, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm
- *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), juvenil, Schnittserie, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

### Squamata

- *Heloderma suspectum cinctum* Bogert und Martín Del Campo, 1956, juvenil, Schnittserie, Einbettung in Paraffin, gefärbt mit Azan nach Domagk, Schnittdicke = 10 µm

\* Die CCC-Nummern gehen auf die Entscheidung der Gründungsmitglieder des Coelacanth Conservation Council im Jahre 1987 zurück, ein Inventar aller bekannten Exemplare von *Latimeria* anzulegen (BRUTON 1988). Eine Übersicht über die bis 1991 gefangenen *Latimeria*-Exemplare können dem Katalog von BRUTON und COUTOUVIDIS (1991) entnommen werden; die für diese Studie verwendeten Exemplare sind allerdings nach dieser Veröffentlichung gefangen worden und daher nicht enthalten.

Alle Präparate stammen aus der Sammlung des Zoologischen Instituts der Universität Tübingen mit Ausnahme der mit \*\* gekennzeichneten Exemplare, die der Sammlung von Prof. Dr. H. C. Bjerring (Sektionen för paleozoologi, Naturhistoriska riksmuseet, Box 50007, 104 05 Stockholm) angehören und freundlicherweise von Dr. P. Bartsch vom Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin zur Verfügung gestellt wurden.

Die Exemplare, die als Schnittserien vorliegen, wurden in Formalin fixiert bzw. nachfixiert bei vorheriger Fixierung in Ethanol. Nach Abtrennen des Kopfes erfolgte eine Entkalkung in 6.5%iger Salpetersäure. Anschließend wurden die Präparate in geeignete Medien eingebettet und gefärbt (siehe einzelne Angaben).

Die Anfertigung der Querschnittszeichnungen erfolgte mit einem Zeichenspiegel am Mikroskop oder Binokular oder, bei sehr großen Schnitten, an einem Projektionsapparat.

Von der Schnittserie der juvenilen *Latimeria* wurde ein 11,4fach vergrößertes Modell angefertigt, indem jeder fünfte Schnitt mit Hilfe eines umgebauten Dia-Projektors auf Styroporplatten übertragen wurde, die Konturen ausgeschnitten und anschließend mit Kaltleim zusammengeklebt wurden. Dabei erhielt jede Struktur (Knorpel, Knochen etc.) eine eigene Farbe. Es handelt sich dabei im Prinzip um die BORNSche (1883) Wachsplatten-

methode, die von MAIER (pers. Mitt.) modifiziert wurde. Diese Methode liefert derzeit eine bessere Auflösung als eine Rekonstruktion mittels computertomographischer Scans und computergestützter Rekonstruktion wie bspw. in den Arbeiten von SUZUKI und HAMADA (1990), SCHULTZE (1991c) oder SCHULTZE und CLOUTIER (1991).

Die histologischen Aufnahmen wurden mittels eines Axioplans (bzw. Axioskops im Falle des Stockholmer Materials) der Firma Zeiss und eines Fotoaufsatzes MC 100 (bzw. MC 80 im Falle des Stockholmer Materials) der gleichen Firma auf handelsüblichem Farbumkehrmaterial hergestellt. Zum Teil wurden die histologischen Schnitte direkt mittels einer Makroausrüstung mit einer Kleinbild-Spiegelreflexkamera fotografiert (bei einigen sehr großen Schnitten von *Latimeria*). Mit einer Kleinbild-Spiegelreflexkamera wurde ebenfalls der Längsschnitt der adulten *Latimeria* aufgenommen.

Die Bezeichnungen der anatomischen Strukturen von *Latimeria* richten sich zum größten Teil nach den Arbeiten von MILLOT und ANTHONY (1958, 1965) und MILLOT et al. (1978), um höchstmögliche Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Französische Begriffe aus ihrer Arbeit wurden latinisiert. Weitere Bezeichnungen, insbesondere die Nerven betreffend, wurden der Arbeit von NORTHCUTT und BEMIS (1993) entlehnt.

#### **4. Problemstellung**

Die Evolution des oticalen Systems der Vertebraten und ihre mögliche Bedeutung für die Phylogenetische Systematik der Sarcopterygii fand in den letzten Jahren zunehmende Beachtung. Zum einen eignet sich der Oticalkomplex aufgrund seiner komplexen Struktur gut zur Merkmalsanalyse, zum anderen ist die evolutive Transformation eines Teiles des Kiemenbogenapparates zu einem funktionell sehr verschiedenen Hörmechanismus noch keineswegs hinreichend verstanden.

Aus dem Bereich der Anatomie rezenter Formen kamen in den letzten Jahren nur wenige Arbeiten. Zu den bedeutenden zählen jene von FRITZSCH (1987a, 1987b, 1988, 1992, 1997), die Untersuchungen über die Beziehungen der Lissamphibia von TRUEB und CLOUTIER (1991) sowie die umfassende Arbeit über die Hirnnerven von *Latimeria* im Vergleich zu anderen Cranioten von NORTHCUTT und BEMIS (1993).

Wesentliche Fortschritte im Verständnis der Evolution der Ohrmorphologie der Tetrapoden bzw. der Sarcopterygier wurden vor allem in der Paläontologie erreicht. Das letzte Jahrzehnt brachte eine Reihe von neuen Fossilien basaler Tetrapoden hervor, die sich z.T. in ausgezeichnetem Erhaltungszustand befinden. Die fossile Überlieferung gerade auch basaler Tetrapoden wie *Ichthyostega* und *Acanthostega* erlaubt inzwischen einen tieferen Einblick in die Evolution der Oticalregion der ältesten Tetrapoden. BOLT und LOMBARD (1992) geben einen ausgezeichneten Überblick über den Umfang und die Qualität der fossilen Überlieferung der Oticalregion früher Tetrapoden.

Besonders CLACK (1992, 1993a, 1993b, 1994a, 1994b, 1997, 1998) hat wertvolle Beiträge zur Morphologie der Oticalregion der devonischen und karbonischen Tetrapoden geliefert.

Naturgemäß richtet sich der Schwerpunkt der Forschung bei Fossilien auf die Struktur des Mittelohres, die Form des Stapes und die Ausbildung und Lage der Öffnungen der Ohrkapsel. Die Innenohrstrukturen sind in der Regel zu fein, um überliefert zu werden.

Die evolutive Entwicklung der Oticalregion gehört zu den wichtigen Fragen der Wirbeltierevolution, fand doch in diesem Organsystem ein tiefgreifender Funktionswandel der beteiligten Strukturen statt. So findet man das Hyomandibulare, welches bei Fischartigen an der Kieferaufhängung beteiligt ist, bei den Tetrapoden in gänzlich anderer Funktion als Teil des Gehörsystems wieder. Wie dieser bedeutende Wandel vonstatten ging und ob dieses Ereignis einmalig oder mehrfach unabhängig voneinander geschah, gehört zu den ungelösten Fragen der Paläontologie und Anatomie der Wirbeltiere.

Auf paläontologischer Seite gibt es eine Reihe von wertvollen Erkenntnissen bezüglich der Ohrregion frühester und früher Tetrapoden, aber durch Einschränkungen des fossilen Zustandes und der lückenhaften fossilen Überlieferung bleibt das Gesamtbild der evolutiven Vorgänge unvollständig.

Auf der Seite der Anatomie rezenter Formen zeigen die höheren Tetrapoden bereits sehr abgeleitete Zustände, die eine Interpretation des Werdegangs der evolutiven Entwicklung der Oticalregion sehr erschweren.

Im ganzen betrachtet fehlen gerade im Bereich der Anatomie der rezenten Gnathostomen wichtige Kenntnisse über die Verhältnisse im Bereich der Oticalregion. In der vorliegenden Arbeit wird daher der Versuch unternommen, anhand der Betrachtung rezenter basaler Sarcopterygier (mit Actinopterygiern als Außengruppe) ein besseres Verständnis der morphologischen Verhältnisse der Oticalregion in Hinblick auf die Evolution dieser Struktur zu erlangen. Die Oticalregion von *Latimeria chalumnae* wird dabei aufgrund der besonderen Bedeutung des Materials einen ausnehmend breiten Raum einnehmen.

In der modernen Systematik kommt Einzelmerkmalen bisweilen erhebliche Bedeutung zu, finden sie doch Verwendung in der heute so verbreiteten Phylogenetischen Systematik, die von HENNIG (1950, 1966) begründet wurde. Eine moderne Merkmalsanalyse kommt nicht ohne die Methoden und Begriffe dieser Disziplin aus. Die vorliegende Studie setzt daher die Grundlagen der Phylogenetischen Systematik voraus, wie sie bspw. in dem umfassenden Überblick von WÄGELE (2000) dargestellt sind. Es soll allerdings nicht das Ziel dieser Arbeit sein, anhand einer umfangreichen Datenmatrix eine kladistische Analyse durchzuführen, vielmehr liegt der Schwerpunkt auf der Betrachtung der morphologischen Strukturen der Untersuchungsobjekte und ihrer evolutiven Transformationen. Die tabellarisch zusammengefaßten Daten werden hier als Argumentationsschema benutzt, um die evolutiven Vorgänge in ihrer Reihenfolge besser verstehen zu können.

## **5. Vergleichender Teil**

In den folgenden Abschnitten werden vergleichend die anatomischen Verhältnisse der Oticalregion von *Latimeria chalumnae* sowie der Lungenfische und ausgewählter Vertreter der rezenten Amphibien dargestellt. Die Beschreibung des Quastenflossers wird dabei den größten Raum einnehmen, seine Oticalregion mit den wichtigsten Strukturen dieses Gebietes wird möglichst vollständig dargestellt. Besondere Berücksichtigung finden dabei auch die in dieser Region liegenden Hirnnerven, deren Verzweigungen und Verläufe in früheren Arbeiten sehr unterschiedlich dargestellt wurden.

Bei der Beschreibung der übrigen Objekte steht die Darstellung der Verhältnisse im Innenohr und die Ausstattung mit Sinnesendstellen im Vordergrund.

### **5.1 Actinistia - *Latimeria chalumnae***

*Latimeria chalumnae* Smith, 1939 ist der einzige überlebende Vertreter der Actinistia oder Quastenflosser, einer Gruppe, die im Paläozoikum und Mesozoikum wesentlich weiter verbreitet war (möglicherweise existieren rezent zwei disjunkt verbreitete Arten, POUYAUD et al. 1999). Als Mitglied der "Crossopterygier", jener Gruppe, die man gemeinhin paläontologisch mit dem Übergang der Wirbeltiere vom Wasser- zum Landleben in Verbindung bringt, erhoffte man sich bei dieser Art eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen der Tetrapodenahnen erhalten, wie bspw. im Extremitätenskelett, bei den Lungen oder dem Kreislaufsystem.

Allerdings zeigte sich bei *Latimeria* als vermeintlicher Übergangsform zwischen Wasser- und Landwirbeltier kaum das erwartete Merkmalsmosaik aus plesiomorphen und apomorphen Merkmalen, so fehlen Maxillare, funktionierende Lungen und innere Choanen, Merkmale, die man bei einem Tetrapodenvorfahren erwarten dürfte (FOREY 1988). Gehirn, Herz und Eingeweide scheinen eher plesiomorph ausgebildet zu sein. Andererseits besitzt *Latimeria* einige stark abgeleitete Merkmale wie bspw. das Rostralorgan in der Ethmoidalregion mit vermutlich elektrosensitiver Funktion (BEMIS und HETHERINGTON 1982).

Trotz dieser Einschränkungen besitzt der rezente Quastenflosser eine erhebliche Bedeutung für die Systematik der Sarcopterygier, ist er doch in manchen Merkmalen weitaus weniger stark abgeleitet als die Lungenfische. Zudem sollte man sich ohnehin von einer gewissen "Erwartungshaltung" gegenüber den Charakteristika dieser „neu“-entdeckten Art distanzieren.

Zum jetzigen Zeitpunkt, einige Jahrzehnte nach seiner Entdeckung, ist ein objektiverer Blick auf den Quastenflosser möglich, und seine Untersuchung kann zu einem besseren Verständnis der Verhältnisse bei Sarcopterygiern beitragen.

In diesem Rahmen ist auch die folgende Untersuchung zu sehen. Die offensichtliche "Primitivität" und Änderungsresistenz vieler Merkmale bei *Latimeria* kann auch als Vorteil gesehen werden hinsichtlich der Erstellung eines Grundplans der Sarcopterygii, denn möglicherweise finden wir bei dieser Art tatsächlich viele Merkmale in ihrer ursprünglichen Form. Jedoch sollte nicht vergessen werden, daß uns bisher der Einblick in die letzten 65 Millionen Jahre der Stammesgeschichte der Quastenflosser vollständig fehlt.

Obwohl bereits mehrere hundert Exemplare von Quastenflossern wissenschaftlich erfaßt sind (BRUTON und COUTOUVIDIS 1991) und eine umfangreiche Arbeit über die Anatomie des Quastenflossers existiert (MILLOT und ANTHONY 1958, 1965; MILLOT et al. 1978), fehlt bisher eine Beschreibung des embryonalen Chondrocranium, was auf das Fehlen geeigneten Materials zurückzuführen ist. Die umfassende Beschreibung der Oticalregion eines *Latimeria*-Embryos wird daher zunächst im Vordergrund stehen. Eine tiefgehendere Darstellung insbesondere der Cranialnerven erscheint dabei unausweichlich, weil zum einen die Innervation von Sinnesorganen und Muskeln für die Homologisierung dieser Strukturen von großer Bedeutung ist, zum anderen gerade in den Beschreibungen dieser Region größere Unterschiede in den Arbeiten verschiedener Autoren festzustellen sind, vor allem in den Arbeiten von MILLOT und ANTHONY (1958, 1965) und NORTHUTT und BEMIS (1993).

### **5.1.1 Äußere Morphologie der Oticalregion**

#### **Tectum des Oto-occipital-Blocks**

*Latimeria* ist die einzige rezente Art, bei der das Neurocranium durch eine gelenkige Verbindung in zwei Hälften geteilt ist in einen vorderen Ethmosphenoidal- und einen hinteren oto-occipitalen Block. Die mächtig entwickelte Chorda dorsalis (*Latimeria* besitzt keine Centra, lediglich Bogenelemente) schiebt sich weit unterhalb des oto-occipitalen Blocks bis in den Bereich des intracraniellen Gelenks nach vorn. Die Oticalregion befindet sich ausschließlich in diesem hinteren Oto-occipital-Block, doch spielt das intracranielle Gelenk



für die Diskussion der Funktionsmorphologie und der systematischen Beziehungen eine wichtige Rolle und wird entsprechend berücksichtigt werden.

Das Dach des Hirncavum, das im hinteren Bereich des Oto-occipital-Blocks auch das Dach der Ohrkapsel darstellt, ist eine durchgehende Struktur, die bei dem Embryo posterior die dorsale Begrenzung des Foramen magnum bildet (Abb. 34) und letztendlich ohne Unterbrechung nach rostral bis zum dorsalen Teil des intracraniellen Gelenks zieht. In Abb. 11 ist dorsal der sehr gerade ausgebildete oto-occipitale Knorpel zu sehen, der von den wesentlich breiteren und kräftigeren Intertemporalia (Postparietalia bei FOREY 1998) überlagert wird. Ein wenig weiter rostral, über dem Bereich zwischen den Orbitae gelegen, geht der oto-occipitale Knorpel in eine ligamentöse Bindegewebsstruktur über, die ebenfalls Verbindung mit dem ethmosphenoidalen Knorpel besitzt. Diese ligamentöse Verbindung bildet die dorsale Gelenkung des intracraniellen Gelenks.

Wie oben ausgeführt, ist das Dach des Neurocranium eine vollständig entwickelte knorpelige Abdeckung, die lediglich am hinteren Ende, etwas rostral des Hinterrandes, auf jeder Seite ein recht kleines Foramen aufweist (Abb. 3, Abb. 25), aus dem der Ductus endolymphaticus aus dem Neurocranium tritt und nach kurzem rostralen Verlauf (Abb. 24) ausläuft. Ein weiteres Paar von noch kleineren Foramina befindet sich weiter caudal in der Region des späteren Supraoccipitale (Abb. 29) direkt anterior des Foramen für den N. vagus X (Abb. 3).

Diskussion:

Das Tectum des Oto-occipital-Blocks *Latimerias* zeigt keine wesentlichen Unterschiede zu demjenigen fossiler Quastenflosser wie bspw. *Nesides schmidtii* (JARVIK 1980). Auch bei dieser Form ist es bemerkenswert einheitlich und ohne Öffnungen bis auf jene des Ductus endolymphaticus. Diese befinden sich in vergleichbarer Position wie bei *Latimeria*. Die obere Gelenkstelle des intracraniellen Gelenks sieht jener bei *Latimeria* ebenfalls sehr ähnlich, auch bei *Nesides* schiebt sich das Tectum bis weit über den Ethmosphenoidal-Block und war offensichtlich auch über ein Ligamentband mit diesem verbunden.

Die weiter posterior gelegenen Öffnungen im Supraoccipitale von *Latimeria* sind von *Nesides* nicht bekannt. Möglicherweise sind sie zu fein, um überliefert zu werden, oder sie waren nicht vorhanden. In JARVIKS (1980) Abbildung (Nr. 222) von *Latimeria* sind diese Foramina ebenfalls eingezeichnet, offenbar hat er sie aus der entsprechenden Abbildung von MILLOT und ANTHONY (1958) übernommen, stellt sie jedoch median gelegen dar. Bei MILLOT und ANTHONY scheinen diese Öffnungen eher etwas lateral zu liegen (Planche XIX). Leider kommentieren weder JARVIK noch MILLOT und ANTHONY diese Struktur. Im histologischen

Schnitt ist weder eine Gefäßstruktur noch Nervengewebe zu erkennen, lediglich Bindegewebe füllt diese Öffnungen. Ihre Funktion bleibt daher rätselhaft.

### **Seitenwand des Oto-occipital-Blocks**

Die Seitenwand des Oto-occipital-Blocks ist recht massiv ausgebildet. Funktionell ist dies notwendig, da sie zum einen das Innenohr beherbergt und zum anderen als Ansatzfläche für verschiedene Muskeln und Skelettelemente dient. Besonders auffällig ist die Ausbildung einer sehr prominenten Crista parotica, die fast an der gesamten Lateralseite der Ohrkapsel entlang zieht (Abb. 3). Von lateral gesehen zeigt sie eine schräge Orientierung von posterodorsal nach anteroventral, an ihrem vorderen Ende verläuft sie allerdings fast senkrecht (Abb. 7). Ihre bedeutende Ausdehnung nach lateral ist auch im Querschnitt gut zu erkennen (Abb. 28 – Abb. 19). Ihre laterale Kante ist nach oben geneigt, so daß zwischen dieser und dem Dach der Ohrkapsel eine Grube entsteht, in der die epaxonische Muskulatur von posterior hineinzieht (Abb. 28 – Abb. 23, Abb. 3). Das am Rand liegende Posttemporale bildet eine Trennlinie zwischen dem dorsolateralen und dem lateralen/ventrolateralen Teil der Seitenwand (Abb. 26). Auf der Ventralseite der Crista parotica liegen die beiden Ansatzstellen des Hyomandibulare, die durch die beiden Gelenke führende Achse ist leicht schräg nach rostroventral orientiert. Unterhalb dieser Ansatzstellen überspannt der M. hyomandibularis den Raum zwischen Ohrkapsel und Hyomandibulare (Abb. 25 – Abb. 22). Am hinteren Ende der Cr. parotica setzt der M. opercularis ventral der Crista an.

Medial des Hyomandibulare befindet sich an der Ohrkapsel der Canalis jugularis, durch den die Vena jugularis und der Truncus hyomandibularis VII verlaufen (Abb. 22 – Abb. 19). Dorsal des Can. jugularis verläuft über eine kurze Strecke der wesentlich kleinere Kanal für den hinteren Ramus des oticalen Lateralisnerven (Abb. 22 – Abb. 20, Abb. 3). Dieser tritt lateral des Canalis semicircularis anterior in den oto-occipitalen Knorpel ein und verläßt ihn weiter vorn wieder dorsal des Foramen für den Truncus hyomandibularis.

In der hinteren Region der Seitenwand ist ventral der Crista parotica eine weitere kurze Leiste ausgebildet, die als Ansatzstelle eines etwa linsenförmigen Elements des zweiten Branchialbogens dient (Abb. 27). Zwischen dieser Leiste und dem verknöcherten Boden der Ohrkapsel weiter medioventral existiert eine Rinne, in die von posterior eine Portion der hypaxonalen Rumpfmuskulatur hineinzieht (Abb. 28).

Kurz vor der Ansatzstelle des *M. levator palatoquadrati* verliert das Prooticum nach rostral seine Verbindung zum Tectum, die Seitenwand wird an dieser Stelle durchbrochen (Abb. 18, linke Seite). Zwar gelangt hier der Processus descendens des Intertemporale nach ventral (Abb. 17), doch verliert sich dieser rasch weiter anterior, so daß eine breite, lediglich von einer Membran überspannte Lücke in der Seitenwand bestehen bleibt, die lateral allerdings durch das Postorbitale und den kräftig entwickelten lateralen Rand des Intertemporale eingengt wird (Abb. 15 – Abb. 13). Weiter vorn schließlich wird die genannte Lücke durch die Annäherung des Intertemporale und des Pleurosphenoid bzw. des Ethmosphenoidalknorpels geschlossen (Abb. 12 und Abb. 11).

Diskussion:

Die auffälligste Struktur der Seitenwand des Oto-occipital-Blocks ist die ausgeprägte Crista parotica, die bei dem vorliegenden embryonalen Exemplar ausgesprochen groß, jedoch bei dem erwachsenen Tier proportional bedeutend kleiner ist (MILLOT und ANTHONY 1958). Im Adultzustand unterscheidet sie sich auch in ihrer Orientierung, sie zieht zwar ebenfalls von posterodorsal nach anteroventral, es fehlt ihr jedoch jenes scharfe Abbiegen nach ventral, das bei dem Embryo so prominent ausgeprägt ist. Die Crista parotica im Adultus („lateral commissure“ bei JARVIK 1980) beherbergt vor allem die beiden Gelenkgruben für das Hyomandibulare, während beim Embryo lediglich die vordere Hälfte als Ansatzstelle für dieses Element dient. In der fossilen Form *Nesides* ähnelt die Ausdehnung der Crista parotica eher dem embryonalen Zustand dieser Struktur bei *Latimeria* (JARVIK 1980). Vermutlich hängt dies mit der relativen Verkürzung des Hinterschädels bei der adulten *Latimeria* zusammen. Bei *Nesides* ist der Oto-occipital-Block relativ länger und erreicht in Lateralansicht fast 50% der Gesamtlänge des Schädels (zumindest auf dorsaler Seite), während es bei *Latimeria* höchstens ca. 40% sind. Dafür erreicht der Oto-occipital-Block bei *Latimeria* eine größere vertikale Ausdehnung, bei *Nesides* ist der hintere Block nur unwesentlich höher als der vordere.

### **Der Boden des Oto-occipital-Blocks**

Während das Dach und die Seitenwand des Oto-occipital-Blocks relativ geschlossene Einheiten darstellen, zeigt der Boden eine ungleich aufgelöstere Struktur. An der caudalen Eintrittsstelle der Chorda dorsalis befindet sich allerdings ventral eine breite Knorpelstruktur

(Abb. 34 und Abb. 31). Weiter rostral ist diese bereits als Basioccipitale subchordalis teilweise verknöchert (Abb. 30 – Abb. 27). Das Basioccipitale subch. bildet im hinteren Teil zusammen mit den Exoccipitalia (hier noch nicht verknöchert) und dem Basioccipitale suprachordalis (dem Supraoccipitale) zwischen Chorda und Cavum cranii einen geschlossenen Knorpel- bzw. Knochenring um die Chorda, so daß diese in diesem Abschnitt recht gut stabilisiert ist. (Abb. 34 – Abb. 27). Ab einer Stelle nicht weit rostral von der hinteren Ansatzstelle des M. basicranialis ist der Boden des hinteren Craniumblocks nach vorn allerdings offen bis auf zwei isolierte, aber recht große Knorpelstrukturen, die den Boden jeweils breit überspannen. Es sind dies das Praeoccipitale subchordalis posterior (Abb. 26 – Abb. 23, Abb. 1) und das Praeoccipitale subchordalis anterior (Abb. 22 – Abb. 17, Abb. 1), wie sie von MILLOT und ANTHONY (1958) benannt wurden.

Der Boden der Ohrkapsel ist auf beiden Seiten bereits in diesem embryonalen Zustand zu einem nicht unbedeutenden Teil verknöchert, auch die medialen Seiten zur Chorda hin zeigen weitgehende Verknöcherung, somit nach innen hin einen versteiften Kanal für die Chorda, zum anderen ventral eine feste Ansatzstelle für den basicraniellen Muskel bildend.

#### Diskussion:

Die beschriebenen Merkmalszustände des Embryos gelten auch für das adulte Tier, wie der Blick auf den sagittalen Schnitt des Adultexemplars (Abb. 1), sowie die Beschreibung von MILLOT und ANTHONY (1958) zeigen. In der fossilen Form *Nesides* liegen sehr ähnliche Verhältnisse vor, allerdings fehlen hier die beiden subchordalen Praeoccipitalia bzw. blieben wie bei *Latimeria* knorpelig (JARVIK 1980).

Die Chorda wird bei *Latimeria* von sehr kräftigen Ligamenten mit den Occipitalia und den subchordalen Praeoccipitalia verbunden, so daß der vermeintlich offene Boden des hinteren Neurocraniumblocks funktionell abgeschlossen und stabilisiert ist. Das tiefe Hineinreichen der Chorda in den Ethmosphenoidal-Block führt zu einer besonders festen Verbindung der Chorda mit diesem Block, und die aufgelöste, aber dennoch fest eingebundene Struktur des Bodens des Oto-occipital-Blocks hängt funktionell sehr wahrscheinlich mit der besonderen Form des intracraniellen Gelenks bei *Latimeria* (bzw. den Actinistia als Gruppe) zusammen. Vermutlich war die Beweglichkeit innerhalb des Gelenks in Verbindung mit der Tandemaufhängung bei den Actinistia sogar größer als bei den Osteolepiformen.

### 5.1.2 Das intracranielle Gelenk

Die Aufteilung des Neurocranium in zwei Hälften, die gelenkig miteinander verbunden sind, ist ein typisches Merkmal der devonischen Sarcopterygier mit Ausnahme der Lungenfische. Ob das Fehlen des intracraniellen Gelenks ein plesiomorpher Zustand für Lungenfische ist, bleibt umstritten, da einige fossile Formen, die den Lungenfischen nahestehen, ein geteiltes Cranium besaßen. Wir folgen hier der Argumentation SCHULTZES (1987), der keine Hinweise für einen sekundären Verlust des Gelenks bei Lungenfischen sieht. Die fossilen Actinistia besaßen dieses Gelenk, welches dem der rezenten *Latimeria* außerordentlich ähnlich sieht. Das intracranielle Gelenk besteht aus einer dorsalen und einer ventralen Gelenkstelle. Zwischen ihnen sind die beiden Blöcke des Neurocranium durch einen Spalt in Form eines nach vorn offenen Winkels (>) getrennt. Die weiter rostral liegende dorsale Gelenkstelle des intracraniellen Gelenks von *Latimeria* wurde bereits bei der Beschreibung der Anatomie der Ohrkapsel erwähnt (siehe Kap. 5.1.1). Sie besteht aus der nach vorne ziehenden oto-occipitalen Knorpelplatte, die ligamentös mit dem Ethmosphenoidal-Block verbunden ist, bzw. sind auch die Deckknochen der Dorsalseite durch Ligamente verbunden..

Die weiter caudal liegende Gelenkstelle auf der Ventralseite ist hingegen komplizierter aufgebaut. Das oto-occipitale Knorpeldach des hinteren Cranium-Blocks ist mit der Ohrkapsel über einen weiten Bereich durch die knorpelige Seitenwand verbunden, unterbrochen nur durch die Foramina für die Gehirnnerven. Der vordere Bereich des Prooticum, der keine Innenohrelemente enthält, verliert nach rostral diese Verbindung (Abb. 18, linke Seite) und setzt sich jederseits in einen Processus anterior prootici fort (Abb. 17 – Abb. 11). Dieser besitzt auf seiner Medialseite eine rinnenförmige Einbuchtung, in die von innen der Processus connectens des Basisphenoid hineingreift (Abb. 33 und Abb. 34). Das Basisphenoid liegt dorsal der Chorda auf und gehört zum Ethmosphenoidal-Block. Die Chorda überspannt also beide Blöcke des Neurocranium und endet vorn im Basisphenoid etwa in Höhe der Ansatzstellen des M. adductor mandibulae (Abb. 16 und Abb. 15). Zwischen Chorda und Basisphenoid besteht eine feste Verbindung durch kräftige Ligamente, so daß eine Bewegung des intracraniellen Gelenks immer auch eine Verbiegung der Chorda zur Folge hat. Durch ihre Eigenelastizität dürfte sie nicht unwesentlich zur Rückkehr der Neurocraniumblöcke in ihre Ruhepositionen beitragen.

Es existieren darüber hinaus weitere Verbindungen zwischen den beiden Blöcken des Neurocranium, die jedoch mit dem eigentlichen intracraniellen Gelenk nichts zu tun haben. So gibt es bindegewebige feste Verbindungen zwischen dem Metapterygoid und dem

Processus antoticus des Ethmosphenoidal-Blocks (Abb. 16 – Abb. 14), die weiter anterior, unweit des dorsalen Teils des intracraniellen Gelenks, durch eine muskulöse Verbindung erweitert werden (Abb. 12 – Abb. 11). Der entsprechende Muskel ist der M. adductor palatoquadrati, der an dem Processus ascendens des Metapterygoid inseriert. Zudem entspringt der Musculus adductor mandibulae an der äußersten Spitze des Processus antoticus (Abb. 12 und Abb. 11). Ein Basipterygoidgelenk existiert bei *Latimeria* nicht.

Diskussion:

Die Struktur des ventralen Anteils des intracraniellen Gelenks stellt eine Schienenverbindung dar, in der sich die Processus connectentes als Gleitschienen in den Führungsrinnen der vorderen Fortsätze der Prootica bewegen können. Allein die morphologische Betrachtung zeigt bereits, daß an dieser Stelle demnach weniger eine Abknickbewegung stattfindet als vielmehr eine Schiebebewegung von vorn nach hinten. Wenn der Ethmosphenoidal-Block durch den Schub des Palatoquadratum nach vorn gedrückt wird, findet daher zunächst eine horizontale Bewegung dieses Blocks statt und anschließend im dorsalen Gelenkteil eine Ablenkung nach oben (über die Beteiligung der Kieferaufhängung an der Bewegung im intracraniellen Gelenk siehe auch Kap. 5.1.3). Die gegenläufige Bewegung wird durch die Kontraktion der Mm. basicraniales und vermutlich auch durch die Elastizität der Chorda bewirkt.

In seiner Konstruktion weist das intracranielle Gelenk von *Latimeria* (und der Actinistia im allgemeinen) damit erhebliche Unterschiede zu dem intracraniellen Gelenk der Osteolepiformes auf, bei denen der erwähnte Winkel ( $\gamma$ ) nicht oder nur in abgeschwächter Form existiert (JARVIK 1980). Dafür ist vor allem der wesentlich längere Processus connectens bei den Coelacanthiformes verantwortlich, der in Kombination mit dem Praeoccipitale suprachordalis zu einer umfangreicheren Verbindung zwischen Chorda und Ethmosphenoidal-Block führt.

### 5.1.3 Hyalbogen und Kiefermechanik

Die Actinistia zeichnen sich durch eine spezialisierte Kiefermechanik aus, die erheblich von jener anderer Fischartiger abweicht. Eine Einbindung der Hyomandibula in ein Suspensorium, wie es bei den höheren Actinopterygiern verwirklicht ist, existiert bei den Quastenflossern nicht, doch sind auch bei ihnen die Elemente des Kiefer- und Hyalbogens zu einem

funktionellem Komplex verbunden, dessen Besonderheit vor allem die „Tandemaufhängung“ darstellt, also eine doppelte Aufhängung des Unterkiefers (Abb. 7 und Abb. 9).

Bei dem Hyomandibulare von *Latimeria* handelt es sich um eine breite plattenförmige Struktur, die an der Außenseite von zwei, an der Innenseite von einem Foramen perforiert wird und vier der fünf klassischen Artikulationsstellen besitzt (siehe Kap. 5.3.1.1). Dies sind die beiden Gelenkungen mit dem Cranium, die Artikulation mit dem Operculare und die ventrale Gelenkung mit dem Interhyale (im klassischen Fall wäre dies eine Gelenkung mit dem Quadratum). Eine direkte Verbindung zwischen Hyomandibulare und Ceratohyale existiert nicht.

Die vordere (ventrale) Artikulation des Hyomandibulare mit dem Neurocranium geschieht über eine sehr feste ligamentöse Verbindung (Abb. 7, Abb. 19 und Abb. 36). Die hintere (dorsale) Gelenkung dagegen ist eine „normale“ Syndesmose (Abb. 7, Abb. 21 - Abb. 23 und zum Vergleich Abb. 37). Zwischen diesen beiden Artikulationsstellen ist kein offener Spalt vorhanden, so daß von einem Kanal zwischen den beiden Köpfen nicht gesprochen werden kann (Abb. 20). Durch das große innere Hyomandibularforamen zieht der Ramus hyomandibularis des N. facialis VII (Abb. 21), durch das kleine Hyomandibularforamen außen der Ramus hyoideus VII (Abb. 22).

Direkt ventral des Hyomandibulare befindet sich in senkrechter Position das mehr oder weniger pfeilerförmige Interhyale (das „Epihyale“ von MILLOT und ANTHONY 1958), das dorsal mit dem Hyomandibulare verbunden ist, ventral dagegen mit dem Ceratohyale. In der dorsalen Gelenkung bildet das Interhyale die Gelenkpfanne, das Hyomandibulare den Gelenkkopf (Abb. 22), wenngleich ein Pfannengelenk nur sehr schwach ausgeprägt ist. Die ventrale Gelenkung des Interhyale ist komplizierter ausgebildet. Das Ventralende des Interhyale wird von zwei Fortsätzen des an dieser Stelle verdickten Ceratohyale (welches dann auch als Stylohyale bezeichnet wird) regelrecht umklammert (Abb. 24 – Abb. 22). Das Ventralende des Interhyale füllt allerdings die von dem Stylohyale gebildete Grube nicht vollständig aus, vielmehr befindet sich dort im Zwischenraum ein von vorn kommender Fortsatz des Symplecticum (Abb. 23 und Abb. 22). Das Symplecticum hat somit an seinem posterodorsalen Ende Kontakt mit dem Interhyale-Stylohyale-Gelenk und verbindet dieses mit dem retroartikulären Fortsatz des Unterkiefers (Abb. 7). Außerdem ist das Symplecticum über ein kräftiges Ligament mit dem Hyomandibulare verbunden (Abb. 20). In dieser Weise wird die hintere Gelenkung der Tandemaufhängung des Unterkiefers bei *Latimeria* gebildet (Abb. 9). Das Symplecticum, das bei der adulten *Latimeria* ein stielförmiges, bis auf die Gelenkstellen verknöchertes Element ist (MILLOT et al. 1978), beginnt auch bei dem

vorliegenden embryonalen Exemplar in der Mitte bereits zu verknöchern (Abb. 7), während das im Adultstadium ebenfalls bis auf die Gelenkstellen verknöcherte Interhyale hier noch völlig knorpelig vorliegt. Am posteroventralen Ende des Stylohyale befindet sich ein unregelmäßig geformtes Knorpelstück ohne Verbindung zu anderen Skelettelementen (Abb. 5, Element X). Die Funktion dieser Struktur ist unbekannt. In der Arbeit von MILLOT und ANTHONY (1958) findet es keine Erwähnung, es ist daher möglicherweise im Adultstadium nicht vorhanden.

Die vordere Aufhängung des Unterkiefers geschieht über den Palatoquadratbogen. Der Pterygo-Palatoquadratum-Komplex von *Latimeria* besitzt drei Artikulationsstellen, von denen zwei in der 3-D-Rekonstruktion zu sehen sind. Es sind dies auf ventraler Seite das Quadratum, das eine doppelköpfige Gelenkung mit dem Meckelschen Knorpel bildet (Abb. 7, Abb. 11 und Abb. 35). Dieses Gelenk stellt das primäre Kiefergelenk dar und ist durch einen deutlichen Abstand von dem hinteren Gelenk abgesetzt. Im oberen Teil des Palatoquadratbogens bildet sich als weiteres Verknöcherungszentrum ein Metapterygoid heraus, das mit dem Ethmosphenoidal-Block auf der Dorsalseite eine Syndesmose eingeht. Zudem ist der Processus ascendens des Metapterygoid über den M. adductor palatoquadrati mit dem Ethmosphenoidal-Block verbunden (Abb. 11 und Abb. 12). Die dritte Gelenkung des Palatoquadratum besteht aus der hier nicht dargestellten Verbindung des Autopalatinum mit dem Ectethmoid.

Der zwischen Metapterygoid und Quadratum knorpelig bleibende, caudal gelegene Palatoquadratbogen, ist in dieser Region besonders kräftig entwickelt (Abb. 17 und Abb. 18). An seine Medialseite fügt sich in enger Verbindung das hier ebenfalls kräftige Entopterygoid (Abb. 17). Es bleibt als mediale Verbindung von Metapterygoid und Quadratum bis in den vorderen Bereich des intracraniellen Gelenks erhalten (Abb. 17 – Abb. 13). In der Betrachtung des Schädels von *Latimeria* von lateral ist als das die drei Verknöcherungszentren des Palatoquadratum verbindende Element daher das großflächige Entopterygoid zu sehen (Abb. 9). Das klassische Basipterygoidgelenk, welches bei Osteolepiformen und den frühen Tetrapoden so weit verbreitet ist, fehlt bei *Latimeria*. Dies ist um so erstaunlicher, als es bei den fossilen Actinistia (z.B. *Nesides*, vgl. JARVIK 1980) vorhanden ist.

#### Diskussion:

Die erste umfassende Beschreibung des Hyomandibulare und der Kieferaufhängung von *Latimeria* stammt von SMITH (1939), dem Erstbeschreiber dieser Art. Seine Abbildung des



Hyomandibulare unterscheidet sich insofern von denen der nachfolgenden Untersuchungen, als es schlanker, fast stabförmig, erscheint. Der mittlere Anteil wird als verknöchert beschrieben. SMITH bemerkte bereits die sehr feste Verbindung des Hyomandibulare mit der inneren Seite des Operculum. Das nach ventral folgende Element wird von SMITH als Symplecticum bezeichnet, das ebenfalls durch ein festes Ligament mit dem Hyomandibulare verbunden ist. Ein Interhyale findet keine Erwähnung. Vermutlich ließ sich bei seinem Exemplar das Interhyale nicht von dem Hyomandibulare unterscheiden, so daß der von ihm beschriebene verknöcherte Anteil des Hyomandibulare in Wirklichkeit einen Teil des Interhyale darstellt. Die „Tandemaufhängung“ des Unterkiefers mittels des Quadratum und des Hyalbogens über das Symplecticum wurde schon von SMITH erkannt, wenn auch noch nicht in dieser Form bezeichnet. Eine genauere funktionelle Analyse durch SMITH (1939) erfolgte nicht, was sicherlich mit dem schlechten Erhaltungszustand des ersten, ihm vorliegenden Exemplars, erklärt werden kann.

Detaillierter und umfassender äußern sich MILLOT und ANTHONY (1958) in ihrer großen Monographie zu dem Thema des Kieferapparates und der Funktion des intracraniellen Gelenks. Als Beugermuskel, der die beiden Blöcke des Neurocranium adduziert, dient nach ihrer Interpretation der *M. basicranialis*, der beide Blöcke auf der Ventralseite auf langer Strecke überzieht. Seine Kontraktion führt also zu einer Absenkung des Ethmosphenoidal-Blocks. Als Antagonist dienen in ihrem Modell die *Mm. coracomandibulares*, deren Funktion bei ROBINEAU und ANTHONY (1973) genauer ausgeführt wird. Eine Absenkung des Unterkiefers mittels der *Mm. coracomandibulares* führt über das Retroarticulare auf das Symplecticum, welches an seinem Dorsalende rotiert (eine Bewegung nach dorsal oder caudal wird durch Ligamente verhindert). Daraufhin bewegt sich das Kiefergelenk nach vorn und bewirkt mittels des Palatoquadratbogens eine Anhebung des Ethmosphenoidal-Blocks.

Daß die manuelle Absenkung der Unterkieferspitze eine simultane Aufwärtsbewegung im intracraniellen Gelenk verursacht, war bereits von THOMSON (1966) an Exemplaren, die nicht fixiert, sondern lediglich tiefgefroren waren, manipulatorisch demonstriert worden. THOMSON (1967) stellte auch ein Modell der Kieferbewegung von *Latimeria* als Vier-Stangen-Mechanismus vor. Die vier Stangen werden gebildet von: Neurocranium-Palatoquadratum-Unterkiefer-Hyalbogen. Die vier wesentlichen Gelenke innerhalb dieses Stangensystems sind das Intracranialgelenk, die dorsale Gelenkstelle des Hyomandibulare mit der Ohrkapsel, das primäre Kiefergelenk und das Gelenk zwischen Unterkiefer und Symplecticum. Die Hebung des Ethmosphenoidal-Blocks geschieht nach THOMSON (1967) über den *M. levator arcus palatini*, was aber unmöglich ist, da die Lage dieses Muskels (ventral der Gelenkachse) diese

Funktion nicht ermöglicht (ADAMICKA und AHNELT 1976). Dieser Muskel inseriert vielmehr an der Innenseite des Metapterygoid, das während der Aufwärtsbewegung im intracraniellen Gelenk abduziert wird. Zudem mußte THOMSON (1967) annehmen, daß sich der Schultergürtel während der Kieferöffnung nach vorne verlagert, da sich sonst der M. coracomandibularis während der Kontraktion verlängern würde, denn eine Verschiebung des Unterkiefers beim Öffnungsvorgang nach vorn wurde von THOMSON (1966) bereits früher beobachtet.

ALEXANDER (1973) nahm die Modellhypothese von THOMSON (1967) auf, modifizierte jedoch dessen Vorstellungen in einem wichtigen Punkt. ALEXANDER betonte die relative Unbeweglichkeit des Hyomandibulare, das mit zwei Köpfen an der Ohrkapsel ansetzt. Er hielt daher das dorsale Hyomandibulargelenk in dem Vier-Stangen-Modell für untergeordnet und nahm statt dessen eine größere Beweglichkeit in dem Gelenk zwischen Hyomandibulare und Interhyale an. Das Interhyale liegt zwischen Hyomandibulare und Symplecticum. Während des Kieferöffnens bliebe demnach das Hyomandibulare und das sehr fest mit ihm verbundene Operculum weitgehend in seiner Ruheposition, aber das Interhyale und das Symplecticum würden weit stärker nach vorn rotieren als in THOMSONS (1967) Modell. Dies ermöglicht nach ALEXANDERS (1973) Hypothese ein weitreichenderes Aufsperrn des Mauls. Die von ihm postulierte Kiefermechanik ähnelt ansonsten stark derjenigen von THOMSON (1967).

Eine weitere wichtige Erweiterung dieser Modellvorstellung gaben ADAMICKA und AHNELT (1976), die besonders die Funktion des Ceratohyale als ebenfalls beteiligtes Element bei der Kieferfunktion hervorheben. Das auch als „Stylohyale“ erwähnte Element zwischen oder neben der Interhyale-/Symplecticum-Verbindung, ist ihnen zufolge kein eigenes Skelettelement, sondern der breite Kopf des Ceratohyale, dessen dorsaler Teil Kontakt mit dem Symplectico-Interhyalgelenk besitzt, während der übrige Anteil mit dem Operculum verbunden ist.

Die von THOMSON (1967) vorgeschlagene anteriore Verlagerung des Schultergürtels wird von ADAMICKA und AHNELT (1976) abgelehnt, da dieser über das Supracleithrum am Schädel abgestützt wird und ein M. trapezius fehlt.

LAUDER (1980) schließlich orientierte sich an dem von Actinopterygiern bekannten Kiefer-Öffnungsmechanismus. Nach seinem Modell führt eine Kontraktion der epaxialen Muskeln zu einer Anhebung des gesamten Neurocranium und der Kiefer, wobei gleichzeitig die hypaxonalen Muskeln eine stabilisierende Wirkung ausüben. Der M. sternohyoideus zieht daraufhin das Ceratohyale (bzw. das „Stylohyale“) nach posterodorsal, dabei die mit ihm verbundenen Elemente mitziehend. Es sind dies das Symplecticum und das Interhyale,

ihrerseits das Retroarticulare nach dorsal ziehend und den Unterkiefer somit senkend. Gleichzeitig wird das Retroarticular-Symplecticum-Gelenk nach vorn und oben rotiert, wodurch eine Kraft in dieser Richtung ausgeübt wird, die den Ethmosphenoidal-Block anhebt und das intracranielle Gelenk abduziert. Nach LAUDER bewegt sich die Unterkiefersymphyse bei diesem Vorgang durch die Hebelwirkung dreimal schneller als das Retroarticular-Symplecticum-Gelenk, was ein schnelles Kieferöffnen ermöglicht.

Die unterschiedlichen und zum Teil recht widersprüchlichen Hypothesen zur Kiefermechanik bei *Latimeria* zeigen die Schwierigkeiten bei der Interpretation der Bewegungsabläufe, wenn die direkte Beobachtung des lebenden Tieres und Ableitversuche an der beteiligten Muskulatur verwehrt sind. Manipulierte Bewegungen bei einem toten Organismus sind dabei nur bedingt hilfreich, wie die Versuche von THOMSON (1966) zeigen. Anhand der Anatomie lassen sich zumindest Aussagen über die theoretisch möglichen Bewegungsvorgänge, also bspw. die „Freiheitsgrade“ von Bewegungen der beteiligten Elemente treffen. Die Beobachtung der Artikulationsstellen der Hyomandibula bspw. zeigen deutlich ihre relative Unbeweglichkeit. Lediglich ein scharnierartiges „Abklappen“ von dem Neurocranium scheint möglich, was am ehesten die Vorstellungen ALEXANDERS (1973) stützt.

#### **5.1.4 Das Innenohr von *Latimeria***

Die Morphologie des Innenohres der adulten *Latimeria* ist seit den Arbeiten von MILLOT und ANTHONY (1958, 1965) und MILLOT et al. (1978) in seinem äußeren Aufbau recht gut bekannt, jedoch fehlen vor allem Daten zur Feinstruktur der Sinnesendstellen und der entsprechenden Innervation. Dieser unbefriedigende Zustand ist vor allem auf die besonderen Lebensumstände dieses Tieres zurückzuführen. Der Quastenflosser lebt gewöhnlich in einer Tiefe von mehreren hundert Metern in Höhlen versteckt, die er nachts zur Jagd verläßt (MCCOSKER 1979; FRICKE und PLANTE 1988; FRICKE et al. 1991 ), so daß bei den gefangenen Exemplaren durch die Druckunterschiede zwischen der Oberfläche und ihrem Lebensraum oftmals Feinstrukturen zerstört werden, zumal die Tiere nur in den seltensten Fällen von Wissenschaftlern gefangen wurden, und die Frischhaltung meist vernachlässigt wurde.

#### 5.1.4.1 Innenohr und Sinnesendstellen

Nach MILLOT und ANTHONY (1965) gibt es in der Pars superior des Innenohres (Utriculus und Bogengänge), die in der Regel bei den Gnathostomata recht einheitlich gebaut ist, auch bei *Latimeria* keine besonderen Auffälligkeiten. Lageverhältnisse und relative Größe der Bogengänge entsprechen genau dem Bild, wie wir es für den Grundplan der Gnathostomata erwarten und z. B. beim Hai vorfinden. Vorderer und hinterer vertikaler Bogengang sind durch ein breites Crus commune verbunden. Auf der Ventralseite hat das Crus commune Verbindung mit dem nicht besonders großräumigen Utriculus. Auf medialer Seite, etwa in der Mitte zwischen den Ampullen der vertikalen Bogengänge, entspringt ein recht dünner Ductus endolymphaticus, der sich aber nicht wie bei den Chondrichthyes nach oben hin gegen das Außenmedium öffnet, sondern in einen kleinen Saccus endolymphaticus auf der Oberseite des Cranium einmündet (Abb. 25 und Abb. 39).

Die Pars inferior, die innerhalb der Gnathostomen recht vielgestaltig auftritt, besteht bei *Latimeria* aus einem sehr großen Sacculus und einer von diesem deutlich nach posterior abgesetzten Lagena. Etwa ventral der Ampulle des hinteren vertikalen Bogengangs liegt die Verbindungsstelle der Lagena mit dem Sacculus, hier entspringt auch ein Kanal, der sich nach posteromedial fortsetzt und Kontakt mit dem entsprechenden Kanal der gegenüberliegenden Seite aufnimmt (Canalis communicans). Dieser Kanal verläuft im Knorpel des Bodens des Neurocranium zwischen Hirncavum und Chorda. Seine Verbindungsstelle liegt weit posterior im occipitalen Bereich. Er stellt ein abgeleitetes Merkmal der Actinistia dar und ist auch bei fossilen Formen gut zu identifizieren (JARVIK 1980). Der Canalis communicans weist eine bemerkenswerte Besonderheit auf. Nicht weit posterior des Foramen, durch das er nach innen in das Cavum cranii tritt (Abb. 26, rechte Seite), bildet sich dorsal von ihm ein weiteres Gangsystem aus, das nach posterior parallel zum Canalis communicans verläuft (Abb. 27 – Abb. 29), weiter hinten blind endet, nicht ohne kurz davor sich über feine Kanälchen mit dem eigentlichen Canalis communicans zu verbinden (Abb. 29 zeigt die Situation rostral dieser Verbindungsstelle).

Es ist eine der Struktur nach papillenartige Sinnesendstelle an der Übergangsstelle zwischen Sacculus, Lagena und der Öffnung des Canalis communicans aufzufinden (Abb. 45 – Abb. 46). Ob diese die genannte Übergangsstelle überspannt und somit einen peri- von einem endolymphatischen Raum trennt, kann leider nicht festgestellt werden. Nach MILLOT und ANTHONY (1965) handelt es sich bei dem Canalis communicans um eine Verbindung

zwischen den endolymphatischen Innenohrräumen und ist daher als endolymphatischer Gang anzusehen (*contra* FRITZSCH 1987a).

Im Inneren des Sacculus befindet sich ein einzelner, sehr großer und flächig gestalteter Otolith (Abb. 47), der in seiner kreisrunden Erscheinung das Aussehen des kugeligen Sacculus widerspiegelt. Der Otolith liegt der großflächigen Macula sacculi auf, die von Fasern des Hauptastes des N. stato-acusticus VIII versorgt wird (Abb. 25 – Abb. 23). Eine Macula neglecta ist am Boden des Utriculus vorhanden (Abb. 38).

#### 5.1.4.2 Die „Basilarpapille“ im Innenohr von *Latimeria*

Im Jahre 1987 veröffentlichte FRITZSCH (1987a) seine Untersuchungen zum Innenohr von *Latimeria* mit der Entdeckung einer Basilarpapille, einer Struktur, die als klassisches Merkmal der Tetrapoda galt (RETZIUS 1881; BAIRD 1974).

FRITZSCH (1992) stellte vier Kriterien zur Definition einer Basilarpapille als ein sensorisches Epithel des Innenohres auf, das:

- nahe des sacculären bzw. lagenären Recessus liegt
- Innervation von Nervenfasern empfängt, die zusammen mit dem Lagenar-Ast verlaufen
- nicht von einem Otolithen bedeckt ist, sondern von gelatinösen oder Deckmembran-Strukturen
- zumindest zum Teil auf einer Basilararmembran liegt, die einen endo- von einem perilymphatischen Raum trennt

Sind alle diese Kriterien bei verschiedenen Vertebraten erfüllt, so ist nach FRITZSCH (1992) von einer Homologie dieser Strukturen auszugehen. Demnach besitzen die Amnioten eine Basilarpapille und nach den Untersuchungen von FRITZSCH (1987a) *Latimeria chalumnae* ebenfalls. *Latimeria* wäre somit der einzige Nicht-Tetrapode mit einer Basilarpapille. Dieses Merkmal (Vorhandensein einer Basilarpapille) und das Vorhandensein eines intracraniellen Gelenks (JARVIK 1980) zieht FRITZSCH (1992) heran, um die Monophylie eines Taxons,

bestehend aus Crossopterygii und Tetrapoda, zu begründen. Die entscheidende Annahme ist hier die einmalige Entstehung der Basilarpapille innerhalb der Sarcopterygii. Zwangsläufig handelt es sich dann bei der etwas abweichend gebauten und innervierten Basilarpapille der Anura um eine Abwandlung des primären Zustandes und nicht um eine Neubildung. Die stärker abgeleiteten Gruppen der Urodela und Gymnophiona hätten demnach die Basilarpapille sekundär verloren (FRITZSCH und WAKE 1988).

Die Basilarmembran liegt bei Tetrapoden an einer Stelle, die den peri- von dem endolymphatischen Raum trennt. Auf das Trommelfell auftreffende Druckwellen werden von mindestens einem Gehörknöchelchen (drei bei den Säugern) auf den perilymphatischen Raum übertragen und führen zu einer relativen Verschiebung der die Basilarpapille überdeckenden Tectorialmembran. Durch diese Verschiebung werden die Kinocilien der Basilarpapille indirekt durch den Schallreiz ausgelenkt. Die Trennung der beiden Innenohrräume in voneinander unabhängige endo- und perilymphatische Systeme ist funktionell für den Hörvorgang von essentieller Bedeutung. Da FRITZSCH (1987a, 1992) die Basilarpapille von *Latimeria* und jene der Tetrapoden für homolog hält, postuliert er eine solche Trennung ebenfalls im Innenohr von *Latimeria* und stellt eine funktionelle Hypothese für das Ohr des Quastenflossers auf.

Bei Teleostiern ist eine Verbesserung des Hörens auf verschiedene Weise erreicht worden. Im Wasser lebende Vertebraten besitzen i.a. die gleiche oder zumindest eine ähnliche Dichte wie das sie umgebende Wasser, damit sie sich ohne große Mühe im Wasserkörper bewegen können, ohne ständig gegen die Schwerkraft oder einen Auftrieb ankämpfen zu müssen. Schallwellen durchdringen daher ihre Körper ohne großen Widerstand, was ihre Detektion schwierig macht (POPPER et al. 1988). Geeignete Organe zur Schallwahrnehmung sind z. B. Sinneszellen mit einem aufliegenden Otolithen, der eine höhere Dichte als das Wasser besitzt und daher auf das Eintreffen der Schallwellen in anderer Weise reagiert als die Sinneszellen unter ihm. Für das Hören bei Elasmobranchiern wird ein solcher Mechanismus (in diesem Fall mittels der otolithischen Macula sacculi und zusätzlich der nichtotolithischen Macula neglecta) diskutiert (CORWIN 1981).

Wesentlich effektiver ist jedoch die Entwicklung eines Resonanzraumes geringerer Dichte, der durch die Schallwellen in Schwingung versetzt wird mit anschließender Übertragung auf den Innenohrraum. Bekanntlich haben sich die Ostariophysi einen solchen Mechanismus zunutze gemacht. Ihre gasgefüllte Schwimmblase dient als Resonanzverstärker mit einem knöchernen Übertragungsmechanismus der Schallwellen von der Schwimmblase zum Innenohr (HENSON 1974). Andere Gruppen wie die Clupeiden nutzen direkte Ausläufer der

Schwimmblyse, die zum Innenohr ziehen. Bei Mormyriden verlieren ähnliche Ausläufer während der Ontogenese ihren Kontakt zur Schwimmblyse und liegen als isolierte Vesikel in unmittelbarer Nähe des Sacculus, wobei diese über eine eigene Gasproduktion verfügen (HENSON 1974).

All diesen Strukturen (weitere Beispiele ließen sich anführen) ist gemeinsam, daß sie den Tieren ein verbessertes Hörvermögen verschaffen. Der hörbare Frequenzbereich ist erweitert, insbesondere die Wahrnehmung höherer Frequenzen ( $> 1000$  Hz). Selbst Ultraschall kann von einigen Clupeiden wahrgenommen werden als Anpassung an ihren Hauptfeind, den Delphin (MANN et al. 1998). Bereits die bloße Existenz einer Schwimmblyse verbessert die auditive Wahrnehmung. Je näher die Schwimmblyse oder einer ihrer Ausläufer dem Innenohr zu liegen kommt, desto besser ist die Wahrnehmung, wobei eine Übertragung der Resonanz durch spezialisierte „Gehörknöchelchen“ nochmals eine Steigerung der Sensitivität ermöglicht (BLAXTER 1981).

Nun besitzt *Latimeria* zwar eine Schwimmblyse, diese ist jedoch von einer fettartigen Substanz erfüllt und daher zur Verstärkung der Resonanz ungeeignet (MILLOT und ANTHONY 1958). Auch existieren keine offensichtlichen Übertragungsstrukturen von der Schwimmblyse zum Innenohr.

Für die Stimulierung der Sinneszellen der Basilarpapille ist daher nach FRITZSCH (1992) eine relative Bewegung der Tectorialmembran zu den Haarzellen anzunehmen, also eine Relativbewegung der beiden Innenohrräume zueinander. Demnach beginnt der perilymphatische Raum im Innenohr *Latimerias* an der Übergangsstelle des Sacculus zur Lagena, die von der Basilarmembran überspannt sein soll, setzt sich nach medial fort und erreicht über das perilymphatische Foramen den intracraniellen Raum. Die perilymphatischen Räume jeder Seite sind über den Canalis communicans miteinander verbunden. MILLOT und ANTHONY (1965) beschrieben diesen Kanal bereits, hielten ihn jedoch für einen Bestandteil des endolymphatischen Systems. Da nach FRITZSCHS (1992) Beobachtungen an der Stelle der Basilarmembran eine Trennung der Innenohrräume erfolgt, wird er von ihm als perilymphatischer Raum beschrieben.

Von MILLOT und ANTHONY (1965) wird eine Übertragung von Druckwellen aus dem Bauchraum zum Canalis communicans für möglich gehalten, FRITZSCH (1992) weist zudem auf die Entdeckung von knochen umhüllten Schwimmblysen bei fossilen Actinistern hin, die möglicherweise eine ähnliche Funktion wie bei einigen rezenten bodenlebenden Welsen hatten, die ihre ebenfalls knochen umhüllte Schwimmblyse ausschließlich zur Druckwellenwahrnehmung nutzen (HENSON 1974). Allerdings hält FRITZSCH die Übertragung

von Druckwellen aus dem Bauchraum für eher unwahrscheinlich aufgrund der fettgefüllten Schwimmblase. In der Tat erscheint es nicht plausibel, daß es bei *Latimeria* zu einer völligen Umwandlung des Druckübertragungssystems gekommen sein soll, wenn doch ein solches System (mit knochenummüllter Schwimmblase) schon bei fossilen Actinistiern vorhanden gewesen wäre. Der Vergleich mit den Welsen trägt zudem nicht wesentlich zur Erhellung dieser Frage bei, denn diese besitzen als Ostariophysi zusätzlich den Weberschen Apparat als Übertragungssystem von Schallwellen, ein System, welches *Latimeria* vollständig fehlt. Bemerkenswerterweise existiert bei den Ostariophysi ebenfalls eine Verbindung zwischen den beiden Innenohren in Form des Canalis intersaccularis, der die Sacculi beider Seiten verbindet und somit einen endolymphatischen Raum darstellt. Dieser liegt median in direkter Berührung mit dem Vorderende des unpaaren perilymphatischen Sinus, welcher an seinem caudalen Ende Kontakt mit dem Weberschen Apparat aufnimmt. Dieses System dient hier ganz offensichtlich dazu, Schallwellen, die auf einen gasgefüllten Raum treffen, über eine Kette von Gehörknöchelchen auf einen perilymphatischen und indirekt auf einen endolymphatischen Raum zu übertragen, prinzipiell also, obwohl völlig anders gebaut, in ähnlicher Form wie bei den Ohren der Tetrapoden, nur daß die Gehörknöchelchen bei den Tetrapoden innerhalb des gasgefüllten Raumes liegen (nämlich in der Paukenhöhle) und bei den Ostariophysi nicht (sie liegen außerhalb der Schwimmblase). Bei *Latimeria* finden wir nun völlig andere Verhältnisse vor. Eine Druckübertragung aus der Richtung der Schwimmblase findet, wie erwähnt, höchstwahrscheinlich nicht statt. Ein Übertragungsapparat fehlt vollständig. Der die Innenohren verbindende Gang in Form des Canalis communicans ist nach Interpretation von FRITZSCH (1992) perilymphatisch, entspräche also funktionell dem unpaaren Sinus der Ostariophysi. Die völlig unterschiedliche Anatomie dieses Ganges und des unpaaren Sinus der Ostariophysi sowie das Fehlen jeglicher vergleichbarer Übertragungsmechanismen lassen einen phylogenetischen oder gar nur funktionellen (analogen) Zusammenhang oder Vergleich mit den Verhältnissen bei den Ostariophysi als äußerst unwahrscheinlich erscheinen, es handelt sich offenbar um unabhängig voneinander entstandene Merkmalskomplexe.

Eine weitere Übertragungsmöglichkeit der Schallwellen wird von FRITZSCH (1992) in Form der Spiracularhöhle postuliert. *Latimeria* besitzt einen Spiracularraum, der sich nicht durch ein Spiraculum nach außen öffnet. FRITZSCH weist aber darauf hin, daß in einer gewissen Region in Höhe des intracraniellen Gelenks nur eine relativ dünne Haut den spiracularen Raum von dem Außenmedium trennt (Abb. 17). Nach seiner Interpretation könnte diese Membran als eine Art Trommelfell dienen, vorausgesetzt, die Spiracularhöhle ist gasgefüllt.



Nach den hier vorliegenden Befunden weist jedoch die Spiracularhöhle eine große Öffnung zum Rachenraum auf (Abb. 18), kann also kaum ständig gasgefüllt sein. Dagegen sprechen auch die bei *Latimeria* beobachteten Bewegungsmuster inkl. des berühmten "Kopfstandes". Innerhalb der Teleosteer kommen zwar Formen mit gasgefüllter Suprabranchialkammer wie der Kletterfisch (*Anabas testudineus*) vor, doch weisen sie eine starke Affinität zum Luftraum auf und können so außerhalb des Wassers verlorengangenes Gas aufnehmen, was schwerlich für die in größerer Tiefe lebende *Latimeria* vorstellbar ist. Zudem hat die luftgefüllte Suprabranchialkammer bei den Labyrinthfischen direkten Zugang zur Sacculushöhle (SAIDEL und POPPER 1987), was bei *Latimeria* ebenfalls nicht der Fall ist. Für den Anabantiden *Luciocephalus* wurde eine „trommelfell“-artige Überspannung des exoccipitalen Foramen in der Bulla des Sacculus beschrieben (LIEM 1967), auch hier finden wir also eine sehr enge Beziehung der gasgefüllten Kammer zum Sacculus. Dieses Foramen findet sich bei einer ganzen Reihe von Labyrinthfischen. SCHNEIDER (1941) beschrieb dieses Fenster genauer und stellte umfangreiche Experimente mit etwa 50 Exemplaren von Labyrinthfischen an und konnte nachweisen, daß die luftgefüllte Atemhöhle offenbar als Resonator fungiert und den Fischen ein den Ostariophysi vergleichbares Hörvermögen verschafft. Welche Rolle dabei die das Foramen exoccipitalis überspannende Membran einnimmt, ist nicht vollständig klar, doch vermutet SCHNEIDER einen kausalen Zusammenhang zwischen dieser speziellen Verbindung von Sacculus und Atemhöhle und den auditiven Fähigkeiten dieser Teleosteer-Gruppe. Bei *Latimeria* befindet sich das vermeintliche „Tympanum“ jedoch weit *außen*, nicht an der Wand zum Sacculus. WEVER (1985) weist darauf hin, daß ein rein aquatisches Tier nicht auf ein mechanischen Transformier im Mittelohr angewiesen ist, da die Impedanz der Innenohrstrukturen der des Wassers weitaus ähnlicher ist als derjenigen der Luft. Ein trommelfellgestütztes Ohr würde in diesem Fall die Sensitivität eher erniedrigen.

Weiterhin bleibt auch unklar, auf welche Weise die Übertragung von Druckwellen zum Innenohrraum geschehen sollte, endet doch die Spiracularhöhle noch vor dem Innenohrbereich bzw. ist durch massive Knorpelstrukturen von diesem getrennt (Abb. 19). Die von FRITZSCH (1992) beobachtete dünne Membranstelle zwischen Spiracularraum und Außenmedium existiert zwar auch nach meinen Beobachtungen (Abb. 17), doch bleibt die Frage, wie eine Weitergabe eventueller Schwingungen ohne übertragende Elemente erfolgen soll.

Zwei weitere von FRITZSCH (1992) in Betracht gezogene Möglichkeiten der Übertragung von Druckwellen auf den Innenohrraum betreffen das Hyomandibulare und das intracranielle

Gelenk. Über eine Bewegung des Unterkiefers soll es demnach mittels des Hyomandibulare zu einem Druckunterschied zwischen dem Hirncavum und dem Innenohrraum kommen können. Verfolgt man jedoch die Insertion des Hyomandibulare an der Ohrkapsel (Abb. 19 – Abb. 23), wird deutlich, daß es an jeder Stelle recht weit vom Innenohrbereich entfernt liegt und durch eine dicke Knorpelwand von diesem getrennt wird. Diese Verhältnisse liegen offensichtlich auch bei der adulten *Latimeria* vor (MILLOT und ANTHONY 1958). Eine Beteiligung des Hyomandibulare an Übertragungen von Druckunterschieden auf das Innenohr scheint ausgeschlossen. In einer Abbildung (Fig. 18.5) der Arbeit von FRITZSCH (1992) wird das Innenohr von *Latimeria* im Schnitt dargestellt. Das Hyomandibulare setzt dort in Höhe der „Basilarpapille“ an der Ohrkapsel an, direkt gegenüber eines angeblich fetthaltigen perilymphatischen Raumes im Innenohr. Dieser Raum existiert nach meinen Beobachtungen jedoch nicht. Vor allem setzt die Hyomandibula nirgends so an der Ohrkapsel an wie dort dargestellt, sondern am lateralen Rand der Kapsel bzw. unterhalb der Crista parotica, weit von der Region der „Basilarpapille“ entfernt.

Durch Bewegungen im intracraniellen Gelenk könnte nach FRITZSCH eine Druckänderung zwischen dem Hirncavum und dem Innenohrbereich verursacht werden, übertragen durch das perilymphatische Foramen hindurch auf die Basilarmembran. Eine Druckänderung im Hirncavum durch Bewegungen innerhalb des intracraniellen Gelenks ist durchaus wahrscheinlich. Da der Boden des Hirncavum nicht vollständig von Skelettstrukturen, sondern an mehreren Stellen zumindest zum Teil lediglich von Ligament- und Bindegewebsstrukturen gebildet wird, kann das Hirncavum nicht als druckisoliert betrachtet werden (Abb. 26 – Abb. 19). Eine Übertragung auf die „Basilarmembran“ kann daher nicht ausgeschlossen werden. Ob die Öffnung, durch die der Canalis communicans in das Hirncavum tritt, als perilymphatisches Foramen bezeichnet werden kann, wie von FRITZSCH (1992) vorgeschlagen, muß offen bleiben, so lange ungeklärt bleibt, ob dieser Kanal wirklich perilymphatischer Natur ist. Auch im Falle seiner endolymphatischen Natur verbliebe natürlich die Übertragung von Druckwellen direkt auf diesen endolymphatischen Gang und damit auf das Innenohr. Dann jedoch kann man diesen Vorgang schwerlich mit einer „Hörfunktion“ in Verbindung bringen, träte er doch nur bei Bewegung des intracraniellen Gelenks auf.

Die im Innenohr von *Latimeria* vorgefundene Sinnesendstelle wird von dem Ramus posterior des N. stato-acusticus VIII innerviert. Zwar wird die Basilarpapille der Tetrapoden ebenfalls von diesem Ast versorgt, jedoch sagt diese Tatsache allein wenig über die Homologie der beiden Strukturen aus, wird doch jede Sinnesendstelle in der Pars inferior des Innenohres von

diesem Ast innerviert (DE BURLET 1934; WERSÄLL und BAGGER-SJÖBÄCK 1974). Allein die mitunter sehr ausgedehnte Macula sacculi empfängt bei wenigen Wirbeltiergruppen (bspw. Schildkröten) noch zusätzlich Zweige des vorderen Astes.

Zusammenfassend läßt sich feststellen:

An der Übergangsstelle zwischen Lagena und Sacculus existiert eine papillenartige Sinnesendstelle, die aufgrund der Anatomie des gesamten funktionellen Apparates nicht mit der Basilarpapille der Tetrapoden homologisiert werden kann. Eine Tectorialmembran konnte nicht nachgewiesen werden. Von dem Ort der Sinnesendstelle nimmt zwar ein Gang seinen Anfang in medialer Richtung (Canalis communicans), der sich weiter caudal mit dem entsprechenden Gang der Gegenseite vereinigt, doch handelt es sich möglicherweise um einen endolymphatischen Kanal und nicht um einen perilymphatischen. Die Öffnung zwischen Innenohr und Hirncavum, durch die der Canalis communicans tritt, kann daher nicht ohne weiteres als perilymphatisches Foramen betrachtet werden. Übertragungen von Druckunterschieden mittels Hyomandibulare oder spiraculärem Raum mittels eines „Tympanum“ werden ausgeschlossen. Übertragungen von Druckwellen durch Bewegungen des intracraniellen Gelenks können nicht ausgeschlossen werden, wohl aber eine auditive Funktion in diesem Fall.

Ob es sich bei dem Canalis communicans um einen perilymphatischen Raum handelt, kann letztendlich nur durch eine Untersuchung der Zusammensetzung der Endo- bzw. Perilymphe entschieden werden, denn bei allen daraufhin untersuchten Wirbeltieren unterscheiden sich peri- und endolymphatische Flüssigkeiten erheblich in ihrem Gehalt an verschiedenen Ionen (LOWENSTEIN 1974). Dies betrifft vor allem den Gehalt an  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  und  $\text{Cl}^-$ , deren Konzentration in den entsprechenden Räumen bei Säugetieren um den Faktor 30 unterschiedlich sein kann. Auch bei den Chondrichthyes finden sich erhebliche Unterschiede in dem Ionengehalt des endo- und perilymphatischen Raums, sowie in den Lorenzinischen Ampullen. Zusätzlich findet man hier noch Unterschiede in der Konzentration von Harnstoff, den die Knorpelfische in ihrem Gewebe einlagern.

Es ist also zu erwarten, daß *Latimeria* ebenfalls einen meßbaren und signifikanten Unterschied im Ionengehalt der diese Räume ausfüllenden Flüssigkeiten aufweist. Sicher ließe sich eine solche Untersuchung nur bei einem unfixierten Tier, dessen Innenohrräume nicht durch Druckunterschiede verletzt worden sind, durchführen.

Das Innenohr der fischartigen Sarcopterygier zeigt nicht die große strukturelle Vielfalt des Innenohrs der Tetrapoden. Doch zeigt sich auch in ihrem Fall eine gewisse Variabilität besonders der ventralen Anteile des Innenohres, die offenbar eng verknüpft ist mit der funktionellen Anatomie innerhalb des Cranium der betreffenden Gruppen.

Von besonderer Bedeutung ist hierbei das Vorhandensein eines Recessus lagenae und Sinnesendstellen, deren Verteilung über das plesiomorphe Muster innerhalb der Gnathostomata hinausgeht. Wenn wir auch die „Basilarpapille“ im Innenohr von *Latimeria* nicht als echte anerkennen, so ist doch allein das Vorhandensein einer solchen Struktur bemerkenswert und bei Nichttetrapoden einzigartig. Tetrapoden besitzen zusätzliche Sinnesendstellen (Papilla amphibiorum bei Lissamphibien), jedoch ist von keinem Subtetrapoden eine über das plesiomorphe Grundmuster hinausgehende weitere Sinnesendstelle bekannt. Zwar kommt bei einigen Elasmobranchiern und Teleostiern eine Verdoppelung der Macula neglecta vor (RETZIUS 1881), doch handelt es sich immer um Bestandteile ein und derselben Struktur.

Die entscheidende Frage in diesem Zusammenhang ist jedoch, ob die bei *Latimeria* entdeckte zusätzliche Sinnesendstelle einer Basilmembran, wie sie von Tetrapoden bekannt ist, homolog ist oder nicht. Wäre dem so und hätte FRITZSCH (1992) mit seiner Annahme einer einmaligen Entstehung innerhalb der Sarcopterygier recht, müßten wir davon ausgehen, daß die Lungenfische diese Struktur sekundär verloren hätten. Viele weitere Merkmale, die als Synapomorphien der Dipnoi und Tetrapoden gelten (bspw. der S-förmige arterielle Conus oder das Vorkommen von Alveolen in der Lunge), müßten dann als konvergent angesehen werden.

Auch das Vorhandensein eines lagenären Recessus ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung. Zwar ist eine Macula lagenae im Grundplan der Myopterygii vorhanden, doch liegt diese nicht zwangsläufig in einem vom Sacculus abgehenden eigenen Recessus. Vielmehr liegt sie oftmals am hinteren Ende des Sacculus, der dann zusammen mit der Macula sacculi zwei Sinnesendstellen beherbergt, wie es z. B. bei den Lungenfischen der Fall ist. Vermutlich ist ein lagenärer Recessus bei den Gnathostomen dreimal unabhängig voneinander entstanden, bei den Elasmobranchiern, den Teleostiern und den Sarcopterygiern, von denen jeweils die basaleren Vertreter meist keinen Recessus ausbilden (FRITZSCH 1992). Die Lagenae bildet sich stets am posterioren Ende des Sacculus. FRITZSCH (1997) weist darauf hin, daß sie dies in Richtung der Schwimmblase bringt, die bei einigen Actinopterygiern als Resonanzverstärker dient. Hiermit verknüpft ist eine Hypothese des gleichen Autors zur Entstehung der Basilmembran. Danach entstand diese Membran als Abspaltung der Anlage

der Macula lagenae bei der Verlängerung in den Recessus lagenae hinein. Allerdings bleiben hierbei viele Fragen ungeklärt. Die Macula lagenae ist von ihrer Struktur her eine otolithenträgende Sinnesendstelle, die Basilarpapille trägt eine Deckmembran. Die Basilarpapille besitzt zudem engste Verbindungen zu einem perilymphatischen Raum, die Macula lagenae jedoch nicht. Diese Probleme werden von FRITZSCH (1997) zwar erkannt, jedoch nicht geklärt. Das mehrmals unabhängige Entstehen eines Recessus lagenae in so verschiedenartigen Gruppen zeigt aber gerade, daß dessen phylogenetische Entwicklung nichts mit der Bildung einer Basilarmembran zu tun haben muß. FRITZSCH (1992) weist in diesem Zusammenhang auf eine Beobachtung ROMERS (1937) hin, der in der fossilen osteolepiformen Sarcopterygier-Gattung *Megalichthys* das Vorhandensein einer Basilarpapille vermutet. Zwar ist hier am Boden des Sacculus eine Vertiefung in der gut verknöcherten Ohrkapsel vorhanden, die wohl mit Recht als Lagena gedeutet wird, doch äußert sich ROMERS Annahme zur Basilarmembran lediglich in dem Satz: „Along the back wall of the saccular cavity there is a slight out- pocketing suggesting the presence of a papilla basilaris“ (ROMER 1937). Es ist daher eine reine Spekulation, daß eine solche Sinnesendstelle bei den frühen Sarcopterygiern vorhanden war. Ein Canalis communicans ist für Osteolepiformen nicht bekannt, ebensowenig eine andere Form eines perilymphatischen Gangsystems, wie es nach FRITZSCHS (1992) Hypothese zu fordern wäre, wenn eine Basilarpapille als akustische Sinnesendstelle dienen soll.

Nach FRITZSCHS Theorie hätte die phylogenetische Entstehung der Basilarpapille bereits vor dem Landgang der Tetrapoden stattgefunden, etwa vor 350 Millionen Jahren oder noch früher (FRITZSCH 1987b). Erst bei den Tetrapoden hätte sie allerdings ihre typische Funktion bei der Detektion des Luftschalls übernommen. FRITZSCH vermutet, durch Anpassungsprobleme der frühen Amphibien an den Luftschall (sie besaßen noch kein Trommelfell) sei die Basilarpapille bei ihnen noch funktionsvermindert gewesen und erst bei den Anura zu ihrer modernen Form gelangt, während sie bei den mittelohrlosen Gymnophionen und Urodelen reduziert wurde. Nach dieser Theorie müssen wir für die Temnospondylen, in deren Umkreis die Lissamphibia nach vorherrschender Auffassung entstanden (TRUEB und CLOUTIER 1991) ebenfalls eine funktionsfähige Basilarpapille annehmen (hätte sie keine Funktion mehr gehabt, wäre sie kaum über einen Zeitraum von wenigstens einigen zig Jahrmillionen erhalten geblieben). Nun sind die Oticalregionen der Actinistia und der Temnospondylen aber denkbar unterschiedlich gebaut. Zudem waren die Actinistia rein aquatisch, die Temnospondylen jedoch mindestens z. T. terrestrisch. Es gibt keine Hinweise für eine funktionelle Ähnlichkeit

in der akustischen Wahrnehmung beider Gruppen, selbst wenn wir für die Temnospondylen das Vorhandensein einer Basilarpapille annehmen.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß es weitaus eher dem Sparsamkeitsprinzip folgt, wenn wir von der einmaligen Entstehung einer neuartigen Sinnesendstelle bei den Actinistia ausgehen als von einer der Basilarpapille der Tetrapoden homologen Struktur. In jenem Fall müßten wir eine große Anzahl von Hypothesen in Kauf nehmen, wie die sekundäre Reduktion der Basilarpapille im Ohr der Lungenfische und zahlreiche funktionelle Hypothesen zur Ohrregion der Actinistia, die wir in dieser Arbeit ablehnen.

Eine Basilarpapille mit einer Basilarmembran, die eng einem perilymphatischen Raum anliegt und der akustischen Wahrnehmung dient, ist nach den Ergebnissen dieser Arbeit auf die Tetrapoden beschränkt. Vermutlich entstand sie selbst bei ihnen phylogenetisch erst später, nachdem die Hyomandibula für die Funktion als schallübertragendes Element frei geworden war.

Der einzelne große Otolith des Sacculus ist der einzige Otolith, der sich bei dem untersuchten Exemplar nachweisen läßt. Er entspricht in seiner Lage und Ausdehnung ungefähr demjenigen des adulten Tieres in der Beschreibung von MILLOT und ANTHONY (1965). Weder Utriculus noch Lagena enthalten Spuren eines Otolithen oder von Otoconien entgegen den vagen Hinweisen für das Vorkommen solcher Strukturen in einem anderen *Latimeria*-Embryo (CLACK 1996). Offenbar scheinen auch bei fossilen Coelacanthen singuläre große Otolithen ausschließlich im Sacculus vorzukommen (CLACK 1996), während bei Osteolepiformen möglicherweise zusätzlich ein Otolith im Utriculus vorhanden war (z. B. in der Gattung *Megalichthys* nach ROMER 1937). Auch bei der rezenten Lungenfischgattung *Neoceratodus* kommt mindestens ein Otolith im Sacculus vor (GAULDIE et al. 1986, siehe Kap. 5.2.1), während bei fossilen Formen bis jetzt keine Otolithen nachgewiesen werden konnten (CLACK 1996), doch liegt dies möglicherweise an den schlechten Erhaltungsbedingungen für Otoconien. Bei Lungenfischen zerfallen die Otolithen recht leicht in viele Einzelkristalle (SCHULTZE 1988). Für den Grundplan der Sarcopterygier können wir vermutlich einen Otolithen im Sacculus annehmen.

### 5.1.5 Die Hirnnerven innerhalb der Oticalregion

In der Anordnung der Hirnnerven zeigt *Latimeria* im ganzen gesehen ein recht konservatives Muster (MILLOT und ANTHONY 1958, 1965; NORTHCUTT und BEMIS 1993), weist im Einzelfall jedoch z.T. bedeutsame Unterschiede zum Gnathostomen-Grundplan auf, wie bspw. im Falle des sechsten Gehirnnervs (s.u.). An dieser Stelle soll kein vollständiger Abriß der Hirnnerven *Latimerias* gegeben werden, sondern die folgende Betrachtung beschränkt sich im wesentlichen auf die Branchialnerven und den N. stato-acusticus, sowie auf die Lateralisnerven. Aufgrund der besonderen Bedeutung des bereits erwähnten N. abducens wird dieser ebenfalls ausführlicher behandelt. Ein N. terminalis wurde bei *Latimeria* nicht nachgewiesen.

#### Nerven des Seitenliniensystems

Zusätzlich zu den Gehirnnerven besitzen die meisten Anamnioten ein System von sechs Seitenliniennerven (Lateralisnerven), die die Seitenlinienorgane und jene der Elektrorezeption, wenn vorhanden, innervieren. Aus historischen Gründen sind die Lateralisnerven nicht in das Zählsystem der Gehirnnerven hineingenommen worden, welches anhand der Verhältnisse beim Menschen geschaffen wurde. In der vergleichenden Anatomie war es gemeinhin üblich, die Lateralisnerven als Bestandteile der Nerven VII, IX und X anzusehen, doch ist es inzwischen sicher, daß die Lateralisnerven eigene Ganglien besitzen und von den übrigen Gehirnnerven getrennt entspringen, auch dann, wenn sie zum Teil mit ihnen zusammen verlaufen (LIEM et al. 2001).

Drei der Lateralisnerven (anterodorsaler, anteroventraler und oticaler Nerv) entspringen vom Hirnstamm neben dem Gehirnnerv VII, und ihre Ganglien liegen neben denen der Nn. V und VII. Die anderen drei Lateralisnerven (mittlerer, supratemporaler und hinterer Nerv) liegen mit ihren Ganglien in unmittelbarer Nähe des Ursprungs der Nn. IX und X.

Der anterodorsale Lateralisnerv besteht bei *Latimeria* aus zwei Anteilen, dem Ramus buccalis und dem Ramus ophthalmicus superior, deren Verläufe bei der Beschreibung des N. trigeminus dargestellt werden. Dem anteroventralen Lateralisnerven fehlt der pharyngeale Ast, der Verlauf des hinteren Astes wird im Abschnitt über den N. facialis behandelt. Dies gilt auch für den oticalen Lateralisnerven.

Die drei hinteren (postotischen) Lateralisnerven entspringen mit einem gemeinsamen Truncus in Höhe des Ursprungs des N. glossopharyngeus. Nicht weit posterior zweigt der mittlere Lateralisnerv als erster ab, der Rest des Truncus gelangt zum Stamm des N. vagus und verläßt mit diesem zusammen das Cranium.

### **Nervus trigeminus V, Nervus profundus, anterodorsaler Lateralisnerv**

Die Nn. trigeminus, profundus und ophthalmicus superior werden in diesem Abschnitt zusammen behandelt, da sie in ihrem Verlauf z. T. voneinander abhängig sind. Der N. profundus hat bei höheren Vertebraten enge Beziehungen zum N. trigeminus und wird dort als pharyngealer Ast dieses Nerven betrachtet.

An seinem Ursprung liegt der Stamm des N. trigeminus in unmittelbarer Nähe zu den Ganglien des N. profundus, der bei *Latimeria* ein eigenständiger Nerv ist, und zu zwei Ästen des anterodorsalen Lateralisnerven. Dies sind der Ramus buccalis, der zusammen mit dem maxillären Ast des Trigeminus nach rostral verläuft, und der Ramus ophthalmicus superior, der einen eigenständigen Verlauf aufweist (Abb. 19 – Abb. 17, Abb. 44).

Der Ursprung des N. profundus und des Trigeminus liegt ventral am Hirnstamm etwa in Höhe der Flocculi des Cerebellums (Abb. 19). Dort weist der N. profundus eine so enge Nachbarschaft zum Ganglion des Trigeminus auf, daß beide nur schwer zu trennen sind, eine genaue Verfolgung des Verlaufs zeigt aber die vollständige Trennung über die gesamte Verlaufsstrecke. Bereits nach kurzem Weg weiter anterior ist der N. profundus deutlich isoliert und bleibt dies auch in seinem weiteren rostralen Verlauf (Abb. 18). Zwischen dem N. trochlearis auf dorsaler und dem N. oculomotorius auf ventraler Seite (Abb. 16 – Abb. 15), gelangt er schließlich in das Basisphenoid (Abb. 14 und Abb. 13), das er aber nach kurzer Strecke nach lateral verläßt (Abb. 12).

Der isolierte Verlauf des N. ophthalmicus superior nach anterior ist ab Abb. 18 zu erkennen. Seine Position verlagert sich mehr und mehr nach dorsal (Abb. 17 – Abb. 13), bis er in die unmittelbare Nähe der supraorbitalen Seitenlinie gerät, die er innerviert (Abb. 12). Der weitere rostrale Verlauf führt ihn in das Pleurophenoid (Abb. 11, linke Seite).

Der Truncus des Trigeminus setzt seinen rostralen Verlauf zusammen mit dem Ramus buccalis fort (Abb. 16) und gelangt in eine laterale Position (Abb. 14). Maxillärer und mandibulärer Ast des Trigeminus trennen sich und verlaufen beide lateral des M. adductor mandibulae, der Ramus maxillaris V zusammen mit dem R. buccalis mehr dorsal, der Ramus



mandibularis zunehmend ventral (Abb. 13 – Abb. 12). Weiter anterior verläuft der R. maxillaris + buccalis hinter dem Augapfel (Abb. 11).

Diskussion:

Die geschilderten Verhältnisse des N. trigeminus, N. profundus und der Teile des anterodorsalen Lateralisnerven stimmen mit der Beschreibung dieser Nerven bei NORTH CUTT und BEMIS (1993) überein. Der N. profundus ist kein Teil des Trigeminus, sondern ein eigenständiger Nerv. Der Ramus buccalis des anterodorsalen Lateralisnerven verläuft zusammen mit dem R. maxillaris V. Ein pharyngealer Ast des Trigeminus (R. ophthalmicus superficialis V) existiert bei *Latimeria* nicht. Die Befunde stützen vollkommen die Darstellung bei NORTH CUTT und BEMIS (1993) *contra* MILLOT und ANTHONY (1965).

### **Nervus abducens VI**

Der N. abducens innerviert bei fast allen Gnathostomen nur einen einzigen Muskel, den M. rectus externus in der Augenhöhle, der den Augapfel nach posterior bzw. nach lateral (z. B. beim Menschen) zieht. Üblicherweise verläßt er den Hirnstamm daher relativ weit vorn. Bereits MILLOT und ANTHONY (1965) war aufgefallen, daß der N. abducens bei *Latimeria* sehr weit posterior aus dem Hirnstamm tritt, nämlich etwa zwischen der Austrittsstelle des neunten und des zehnten Gehirnnerven, allerdings auf der Ventralseite.

Im vorliegenden Präparat verläuft der N. abducens nach Verlassen des Hirnstamms in einer kleinen Schleife zunächst nach posterior und ventral, um dann ca. im mittleren Abschnitt der Ohrkapsel von medial in diese einzutreten (Abb. 25; in der Abbildung ist die erwähnte Schleife angeschnitten, so daß der Nerv zweifach zu sehen ist). Der Nerv verläuft daraufhin innerhalb der Ohrkapsel nach anteroventral und liegt an der medialen Seite des Sacculus (Abb. 24, 23, 22). Auf der Höhe des Ursprungs des vorderen semicircularen Bogenganges tritt der N. abducens in den Boden der Ohrkapsel ein, der hier bereits teilweise verknöchert ist (Abb. 21). Seinen weiteren Verlauf nimmt der Nerv daher innerhalb des Knochens, bis er nach ventral austritt, etwa in Höhe der vorderen Ansatzstelle der Hyomandibula. Ab dieser Stelle kommt der Nerv auf dem M. basicranialis zu liegen, auf dem er seinen Weg nach anterior fortsetzt. Doch wird auch ein Ramus nach posterior abgegeben, so daß in Abb. 19 zwei Anschnitte des N. VI zu sehen sind. Der dorsale zeigt den Nerven kurz vor Verlassen der Ohrkapsel weiter vorn, der ventrale Anschnitt zeigt jenen Ramus auf dem M. basicranialis,

der von der Austrittsstelle nach posterior zieht. Dieser Ramus ist auch auf weiter caudal liegenden Schnitten zu sehen (Abb. 20, 21). Der nach vorne ziehende Anteil des N. abducens bleibt seiner Lage auf der Dorsalseite des M. basicranialis treu (Abb. 18 – Abb. 14), bis er nach dorsal abbiegt (Abb. 13 und Abb. 12), um seinen Innervationsort in der Orbitalregion zu erreichen (Abb. 11).

Der geschilderte Verlauf des N. VI bei *Latimeria* zeigt, daß dieser Nerv nicht nur den M. rectus externus innerviert, sondern ebenfalls den M. basicranialis entlang des größten Teils seiner Ausdehnung. Innerhalb des Abschnitts, auf dem der N. abducens seine räumlich enge Beziehung zum basicraniellen Muskel innehat, lassen sich Verzweigungen in diesen Muskel hinein erkennen, die eine Innervation belegen (Abb. 42 und Abb. 43). Dies gilt für den anterioren und den posterioren Ast.

#### Diskussion:

MILLOT und ANTHONY (1965) nahmen eine Innervation des M. basicranialis durch Anteile des N. vagus an, jedoch zeigte bereits eine detaillierte Studie von BEMIS und NORTHCUTT (1991) die Innervierung des basicraniellen Muskels durch den N. abducens, ein Ergebnis, das durch die vorliegende Untersuchung bestätigt wird. Aufgrund der identischen Innervation vermuten BEMIS und NORTHCUTT eine Homologie zwischen dem M. basicranialis von *Latimeria* und dem ebenfalls vom N. abducens innervierten M. retractor bulbi einiger Tetrapoden.

Eine weitere Arbeit zur Innervation des basicraniellen Muskels von *Latimeria* lieferte BJERRING (1993), in der er aufgrund seiner Überzeugungen zur Segmentation des Vertebratenschädels eine wesentlich kompliziertere Annahme zur Innervation des M. basicranialis vorstellte. Auf Basis seiner Beobachtungen an Embryonen verschiedener Wirbeltiere und des Menschen und seiner Überlegungen zur Metamerie des Vertebratenschädels postulierte er für den Nerven, der den M. basicranialis bei *Latimeria* innerviert, eine zusammengesetzte Struktur. Demnach bestünde dieser Nerv aus Anteilen des N. abducens sowie des N. rarus und N. tenius (zwei von BJERRING (1970, 1972) selbst definierte Nerven). Diesen Komplex faßte BJERRING unter dem Begriff Nervus rarabducentialis zusammen.

Meine eigenen Beobachtungen stützen jedoch keineswegs die zusammengesetzte Struktur des den M. basicranialis innervierenden Nervens. Die Vorstellung eines N. rarabducentialis beruht auf Hypothesen, für die die vorliegende Untersuchung keinerlei Hinweise liefert und wird daher abgelehnt. Die sparsamste Interpretation ist zweifellos jene von BEMIS und NORTHCUTT

(1991), die an dieser Stelle voll bestätigt wird und eine Innervation des M. basicranialis allein durch den Nervus abducens annimmt.

### **Nervus facialis VII, anteroventraler und oticaler Lateralisnerv**

Zusammen mit dem Nervus facialis VII werden hier der anteroventrale und oticale Lateralisnerv behandelt, da diese historisch als Bestandteil des N. VII angesehen wurden und räumlich enge Beziehungen zu diesem aufweisen.

Vom Ganglion des N. facialis, das mit dem Ganglion des anteroventralen Lateralisnerven direkt verbunden ist (Abb. 20 ventral der V. jugularis), geht als vorderer Ast der Ramus palatinus VII ab, der dorsal der Crista parotica nach rostral verläuft (Abb. 19), dabei zunächst entlang der Lateralseite des Processus anterior prootici verbleibt (Abb. 17) und schließlich seine Richtung nach anteroventral verlagert (Abb. 16), bis er entlang der Lateralseite des M. basicranialis in den Ethmosphenoidal-Block eintritt (Abb. 15 – Abb. 11).

Der Verlauf der hinteren Äste ist komplizierter. Abb. 22 zeigt den Truncus des N. facialis VII zusammen mit dem anteroventralen Lateralisnerven zwischen Ohrkapsel und Hyomandibulare ventral der V. jugularis. An dieser Stelle zweigen vier Äste von dem Truncus ab: der Ramus opercularis, der Ramus mandibularis und der Ramus hyoideus vom facialis Anteil, sowie ein von NORTH CUTT und BEMIS (1993) als mandibulärer Ast des anteroventralen Lateralisnerven bezeichneter Ramus. Am einfachsten ist der Ramus opercularis VII zu verfolgen, der direkt nach caudal zieht und sich alsbald in zwei Ramuli aufteilt (Abb. 23 und Abb. 24, geteilt in lateralen und medialen Ramulus ab Abb. 25). Weiter posterior teilen sich diese Ramuli noch weiter auf (Abb. 27). In Höhe des horizontalen Bogenganges existiert eine Anastomose zwischen dem medialen Ramulus des Ramus opercularis VII und Ausläufern des supratemporalen Lateralisnerven (zwischen Abb. 27 und Abb. 26).

In medialer Richtung zieht der Truncus des N. VII durch die Ohrkapsel in das Hirncavum (Abb. 20 zeigt einen Schnitt in Höhe des Foramen für den N. facialis bzw. den anteroventralen Lateralisnerven). Die übrigen drei Äste ziehen zusammen nach lateral und gelangen in die mediale Öffnung des großen Foramen des Hyomandibulare, wo alsbald eine Aufspaltung erfolgt. Der Ramus mandibularis VII zieht nach seinem Austritt auf der lateralen Seite des Hyomandibulare nach medial und gelangt in eine Position medial des

Interhyale/Symplecticum-Komplexes (Abb. 20 und Abb. 21). Der Ramus mandibularis des anteroventralen Lateralisnerven zieht direkt nach seinem Austritt aus dem Hyomandibularforamen steil nach ventral, so daß seine bedeutende dorsoventrale Ausdehnung nur in wenigen Schnitten zu sehen ist (Abb. 20). Der Ramus hyoideus VII schließlich zieht nach posterior durch das kleine Hyomandibularforamen und kann über eine weite Strecke nach caudal verfolgt werden (Abb. 20 – Abb. 26).

Das Ganglion des oticalen Lateralisnerven liegt in enger Beziehung zum Ganglion des N. facialis VII (Abb. 20). Nach rostral verläuft ein feiner vorderer Ast zunächst intracraniell (Abb. 19), tritt weiter anterior nach lateral durch die Seitenwand des Oto-occipital-Knorpels (Abb. 18), verläßt diesen in seinem vorderen Verlauf bald wieder und gelangt in die absteigende Lamelle des Intertemporale (Abb. 17), wo er nach kurzem rostralen Verlauf nicht mehr nachweisbar ist.

Der hintere kräftigere Ast des oticalen Lateralisnerven tritt unmittelbar durch die Seitenwand des Oto-occipital-Knorpels (Abb. 20) und gelangt nach posterior in die Ohrkapsel, wo er in einem kleinen Kanal am dorsolateralen Ende verläuft (Abb. 21 und Abb. 7). Von MILLOT und ANTHONY (1958) wird er als Ramus oticus des N. facialis VII beschrieben. Es handelt sich aber, wie bereits gesagt, um einen eigenständigen Nerven. Nach Verlassen der Ohrkapsel weiter caudal teilt sich der hintere Ast des oticalen Lateralisnerven in kleinere Äste auf, von denen einer als Commissur nach caudal zum mittleren Lateralisnerven verläuft (in Abb. 22 sind der dritte Ramulus (r3pOLL) und jene Commissur (Com. pOLL) zu sehen). Diese Verhältnisse bleiben nach caudal in etwa bestehen bis zur Höhe des Ductus endolymphaticus (Abb. 25), wo der dritte Ramulus nunmehr sehr dünn ist und lediglich die Commissur gut nach caudal verfolgt werden kann. Schließlich gelangt sie in Kontakt mit dem vorderen Ramus des supratemporalen Lateralisnerven (Abb. 29).

#### Diskussion:

Der Verlauf des N. facialis bei *Latimeria* zeigt einen im wesentlichen für Gnathostomata plesiomorphen Zustand. Die beobachteten Zustände decken sich weitgehend mit den von NORTHCUTT und BEMIS (1993) berichteten und weniger mit denen von MILLOT und ANTHONY (1965) erwähnten. Letztere erkannten nicht die Eigenständigkeit des anteroventralen Lateralisnerven. NORTHCUTT und BEMIS betrachten daher den N. VII als typischen Branchialnerven mit den üblichen Verzweigungen. Der Ramus palatinus stellt den pharyngealen Ast dar, der R. mandibularis und der R. hyomandibularis den praetrematischen und posttrematischen Ast. Der Ramus opercularis entspräche dem Ramus dorsalis. Ein

Problem stellt die Betrachtung des anteroventralen Lateralisnerven als eigenen Gehirnnerven dar, insofern als dieser zwar einen posttrematischen Ast besitzt, jedoch keinen praetrematischen. Auch bei dem vorliegenden Exemplar wurde ein solcher nicht gefunden.

Die von NORTHCUTT und BEMIS (1993) bemerkte Besonderheit *Latimerias* in Form des Vorhandenseins einer Commissur zwischen dem oticalen und dem mittleren Lateralisnerven wird bestätigt.

### **Nervus stato-acusticus VIII**

Der achte Gehirnnerv oder N. stato-acusticus nimmt innerhalb der vorliegenden Untersuchung eine besondere Rolle ein. Anhand seines Verlaufs lassen sich diverse Regionen des Innenohrs charakterisieren, vor allem gilt dies für die Sinnesendstellen der Macula-Organen und für die Frage nach der Existenz einer Basilarpapille im Ohr von *Latimeria*. Zum anderen ist es gerade der achte Gehirnnerv, der in der Arbeit über die Cranialnerven *Latimerias* von NORTHCUTT und BEMIS (1993) am unzureichendsten dokumentiert ist, da in der von ihnen benutzten Schnittserie eines *Latimeria*-Embryos in der Oticalregion nur jeder zehnte Schnitt zur Verfügung stand.

Von vorne kommend, trifft der Nervus statoacusticus VIII etwa in Höhe der Ampulle des vorderen vertikalen Bogengangs auf der Medialseite auf das Innenohr. Sein Durchtritt durch die Seitenwand des Cavum cranii ist auf Abb. 22 zu sehen. Unmittelbar nach Erreichen des Innenohres teilt sich der Nerv in zwei Hauptäste, deren vorderer unterhalb der genannten Ampulle auf die Lateralseite zieht und die beiden anterior gelegenen Ampullen (diejenigen des vorderen vertikalen und des horizontalen Bogengangs) sowie den Utriculus versorgt. Der hintere Ast des N. statoacusticus ist wesentlich mächtiger entwickelt und verläuft auf der Medialseite nach posteroventral am oberen Rand des Sacculus entlang etwa bis zur ventralen Spitze der Lagena. Entlang der Strecke am Rand des Sacculus gibt er in einigen Abständen kräftige Äste nach ventral ab, die den Sacculus und vor allem die Macula sacculi (Abb. 23) versorgen. Einige wenige, wesentlich dünnere Äste zweigen nach posterodorsal ab, die die direkt ventral des Ursprungs des Ductus endolymphaticus gelegene Macula neglecta innervieren (Abb. 38). Vom hinteren Ast wird auch jene Sinnesendstelle am Übergang des Sacculus zur Lagena versorgt.

Diskussion:

Das Muster der Innervation des N. stato-acusticus entspricht demjenigen des Gnathostomen-Grundplans. Einzig die Innervation der „Basilarpapille“ geht über dieses Muster hinaus. Das Argument der gleichen Innervation durch eine Abzweigung des hinteren Astes des VIII. Gehirnnerven spräche zwar für eine Homologisierung dieser Sinnesendstelle mit einer Tetrapoden-Basilarpapille (FRITZSCH 1987a), doch könnte allein ihre Lage die Innervation durch den hinteren Ast des N. stato-acusticus erklären. Generell werden alle posterior liegenden Sinnesendstellen von Abzweigungen des hinteren Astes des N. stato-acusticus versorgt. Dies gilt nicht nur für die Tetrapoden-Basilarpapille, sondern auch für die Papilla amphibiorum oder die Macula neglecta.

### **Nervus glossopharyngeus IX, mittlerer Lateralisnerv**

Der Nervus glossopharyngeus IX entspringt am Hirnstamm ventral der Wurzel des Truncus der postoticalen Lateralisnerven (Abb. 25). Nach kurzer Strecke nach caudal tritt der Truncus des N. IX nach lateral in die Ohrkapsel ein, die er laterocaudal durchquert (Abb. 27). Nach Verlassen der Ohrkapsel verbindet sich der Truncus mit dem lateralen Ganglion des N. IX. Vom lateralen Ganglion gehen zwei Äste nach rostral bzw. ventral (Abb. 27). Es sind dies der pharyngeale Ast und der hintere Ast, der sich in einen prae- und einen posttrematischen Ast teilt (Abb. 27). Der posttrematische Ast zieht steil nach ventral zum ersten Kiemenbogen (Abb. 27), der praetrematische Ast zieht nach rostral und vor dem ersten Kiemenbogen nach ventral (Abb. 26 und Abb. 25). Der pharyngeale Ast verläuft unterhalb des Levators des ersten Ceratobranchiale nach anterior (Abb. 26) und teilt sich weiter vorn in zwei Ramuli (Ramulus medialis und lateralis), die in recht konstanter Position nach rostral ziehen (Abb. 26 – Abb. 21). Der laterale Ast zieht schließlich nach lateral in Richtung des Hyomandibulare, während der mediale Ast seinen Weg nach rostral fortsetzt und sich in zwei weitere Äste aufzweigt (Abb. 20).

Vom supratemporalen Lateralisnerven führt eine Abzweigung nach ventral durch den äußersten Rand des Knorpels der Crista parotica (Abb. 48). Dieser Zweig gehört nach NORTH CUTT und BEMIS (1993) zum mittleren Lateralisnerven, der unterhalb der Crista parotica und medial der Vena jugularis nach anterior verläuft (Abb. 28). Er verbindet sich schließlich mit dem lateralen Ganglion des N. glossopharyngeus.

Diskussion:

Nach NORTH CUTT und BEMIS (1993) führt der beobachtete Zweig des mittleren Lateralisnerven nach rostral zum Ganglion desselben, das in unmittelbarer Nähe des lateralen Ganglions des N. glossopharyngeus liegt. Daraufhin soll ein weiterer Zweig nach medial abzweigen, der in den Truncus der postoticalen Lateralisnerven einmündet. Ein eigenständiges Ganglion des mittleren Lateralisnerven kann im vorliegenden Exemplar jedoch nicht ausfindig gemacht werden, vielmehr verbindet sich der vermeintliche mittlere Lateralisnerv mit dem lateralen Ganglion des N. glossopharyngeus und endet dort. Ist dies aber der Fall, kann dieser Nerv nicht als eigenständiger Lateralisnerv betrachtet werden, sondern muß als Zweig des N. glossopharyngeus gedeutet werden. Die sonstigen Anteile des N. glossopharyngeus stimmen in ihrem Verlauf und Verzweigungsmuster mit dem Bericht von NORTH CUTT und BEMIS (1993) überein.

### **Nervus vagus X, supratemporaler und hinterer Lateralisnerv**

Alle drei postotischen Lateralisnerven verlaufen unweit ihres Ursprungs zunächst zusammen nach posterior. In Abb. 25 ist auf der rechten Seite dieser gemeinsame Truncus (Tr. POL) dorsal des Ganglion des N. glossopharyngeus zu sehen. Hinter der Region des Sacculus tritt noch die Wurzel des medialen Ganglions des N. vagus hinzu (Abb. 27). Nach caudal verlaufen alle genannten Anteile innerhalb eines gemeinsamen Truncus (Abb. 28 und Abb. 29) und treten auch zusammen durch das Foramen für den N. vagus X (Abb. 30). Ein wenig caudal der Austrittsstelle lassen sich die einzelnen Komponenten dieses Truncus gut identifizieren (Abb. 30). Es sind dies der posteriore Lateralisnerv auf der Dorsalseite (PLL), dorsal davon der supratemporale Lateralisnerv (STLL) und auf der Ventralseite der Truncus des N. vagus (Tr. X) und das laterale Ganglion desselben Nervs (Gang. lat. X).

Vom lateralen Ganglion des N. vagus zieht als Hauptkomponente der viscerale Ast nach caudal (Abb. 31 und Abb. 34). Von ihm zweigt nach ventrolateral der zweite praetrematische Ast ab (Abb. 31 und Abb. 34). Auf Abb. 31 ist auch die Abzweigung des zweiten pharyngealen Astes zu sehen (R.2 phar. X). Dieser nimmt nach rostral einen stark ventralen Verlauf und kann bis Abb. 25 verfolgt werden. Der erste pharyngeale Ast ist erstmals auf Abb. 29 zu identifizieren, nach kurzem anterioren Verlauf teilt er sich in einen lateralen und einen medialen Ramulus (r. l. R.1 phar. X und r. m. R.1 phar. X). Der mediale Ast ist wesentlich kräftiger entwickelt und weiter nach rostral zu verfolgen als der laterale (Abb. 28 –

Abb. 21). Der posttrematische Ast des N. vagus ist lediglich in Abb. 29 zu sehen, da er direkt nach ventrolateral zum zweiten Kiemenbogen verläuft. Ein erster praetrematischer Ast konnte nicht zweifelsfrei identifiziert werden (siehe Diskussion).

Vom posterioren Lateralisnerven zweigt weiter caudal alsbald ein relativ feiner Ramus nach dorsal ab (dr1PLL in Abb. 31). Kurz dahinter spaltet sich ein weiterer Ast vom PLL ab (dr2PLL in Abb. 34).

Die Verzweigung des supratemporalen Lateralisnerven nach anterior ist ab Abb. 30 zu verfolgen. Nach rostral verlagert sich der Verlauf dieses Nerven etwas nach dorsal in engem Kontakt zur Ohrkapsel. In Anlehnung an die Benennung dieses Astes von NORTH CUTT und BEMIS (1993) wird er hier als ventraler Ast bezeichnet. Nach oben gibt er einen dorsalen Ramus ab, der sich nach hinten und vorn verzweigt (Abb. 30 – Abb. 28). Ein weiterer Ast zweigt nach medial ab und läuft zwischen Oto-occipital-Knorpel und epaxialer Muskulatur nach mediodorsal (Abb. 28 – Abb. 22). Ungefähr an der Abzweigungsstelle des medialen Ramus vom ventralen Ast des STLL verbindet sich die von vorn kommende Kommissur (Com. pOLL) des oticalen Lateralisnerven mit dem ventralen Ast des STLL. Dieser ventrale Ast zieht weiter nach rostral und gelangt auf diesem Weg durch den Knorpel der Ohrkapsel im äußersten Rand der Crista parotica auf die Dorsalseite, wo ebenfalls der mittlere Lateralisnerv von ventral kommend den Knorpel passiert und mit dem STLL anastomosiert (Abb. 49 – Abb. 50). Daraufhin verlagert sich die Position des ventralen Astes des STLL nach lateral bis auf die Ventralseite des M. adductor hyomandibularis (Abb. 27). Dort kommt es zu einer Anastomose des ventralen Astes mit dem Ramus opercularis des N. facialis VII.

#### Diskussion:

Die Abzweigungen des lateralen Ganglions des N. vagus nach caudal zeigen ein konservatives Muster. Ein vom visceralen Ast abzweigender hinterer Ramulus (pbX bei NORTH CUTT und BEMIS 1993) konnte nicht gefunden werden. Ebenfalls nicht zweifelsfrei aufzufinden war die von NORTH CUTT und BEMIS als erster praetrematischer Ast bezeichnete Abzweigung vom ersten pharyngealen Ast. Dieser soll zum ersten Kiemenbogen ziehen, wo er sich mit Teilen des N. glossopharyngeus vereinigt. Leider weist die vorliegende Schnittserie Unzulänglichkeiten in dieser Region der Kiemenbögen auf, so daß eine genaue Klärung dieser Frage nicht erfolgen kann. Allerdings scheint eine Abzweigung eher vom lateralen Ramulus des ersten pharyngealen Astes des N. vagus abzugehen als vom pharyngealen Ast selbst. Von Bedeutung ist zudem der Verlauf der Zweige des zweiten pharyngealen Astes. Seine Ausläufer gelangen in die Nähe des basicraniellen Muskels (Abb.



26 und Abb. 25), innervieren diesen jedoch nicht, wie von MILLOT und ANTHONY (1965) angenommen. NORTHCUTT und BEMIS (1993) beobachteten dies korrekt.

Der supratemporale Lateralisnerv zweigt auf dorsaler Seite von dem hinteren Lateralisnerven ab. Da diese beiden Seitenliniennerven gut voneinander zu trennen sind und sie vermutlich unterschiedlichen Placoden entstammen, betrachten sie NORTHCUTT und BEMIS (1993) als eigenständige Seitenliniennerven. Das Muster der Verzweigungen des STLL weicht von ihrem Bericht in einigen Punkten ab. Der Verlauf des ventralen Astes stimmt in etwa mit dem von ihnen berichteten überein, allerdings kommt es nicht zu einer Abzweigung von zwei Ästen nach dorsal/rostral, die nach kurzem Verlauf wieder anastomosieren (vST und dST), sondern es konnten zwei nicht anastomosierende Abzweigungen festgestellt werden, nach medial (mSTLL) und nach dorsal (dSTLL). Die Verbindung der Kommissur des optischen Nerven (Com. pOLL) findet nur mit dem ventralen Ast des supratemporalen Lateralisnerven statt, nicht jedoch mit einem Ausläufer des mittleren Lateralisnerven (siehe Diskussion des MLL).

Das Verzweigungsmuster des posterioren Lateralisnerven stimmt mit demjenigen von NORTHCUTT und BEMIS (1993) berichteten überein. Der von ihnen in der Zeichnung unbenannte Ramulus (im Text: „neuromast ramule“) nach dorsolateral wird hier als erster dorsaler Ramus (dR1PLL) bezeichnet, da er nicht als so winzig erscheint, wie von ihnen dargestellt.

### **Übersicht über die erwähnten Gehirn- und Lateralisnerven mit dazugehörigen Abkürzungen:**

N. opticus II (N. II)

N. oculomotorius (N. III)

N. trochlearis (N. IV)

N. trigeminus (N. V)

Ganglion V (**Gang. V**)

Ramus maxillaris (**R. max. V**)

Ramus mandibularis (**R. mand. V**)

N. abducens (N. VI)

N. facialis (N. VII)

Ganglion VII (**Gang. VII**)

Ramus palatinus (**R. palat. VII**)

Ramus hyoideus (**R. hy. VII**)

Ramus opercularis (**R. operc. VII**)

    medialer Ramulus des R. operc. VII (**r. m. operc. VII**)

    lateraler Ramulus des R. operc. VII (**r. l. operc. VII**)

Ramus mandibularis (**R. mand. VII**)

N. stato-acusticus (**N. VIII**)

    Ganglion VIII (**Gang. VIII**)

    Ramus anterior VIII (**R. ant. VIII**)

    Ramus posterior VIII (**R. post. VIII**)

N. glossopharyngeus (**N. IX**)

    mediales Ganglion (**Gang. med. IX**)

    laterales Ganglion (**Gang. lat. IX**)

    Ramus pharyngeus (**R. phar. IX**)

        Ramulus lateralis des R. phar. IX (**r. l. R. phar. IX**)

        Ramulus medialis des R. phar. IX (**r. m. R. phar. IX**)

    Ramus praetrematicus (**R. praetr. IX**)

    Ramus posttrematicus (**R. posttr. IX**)

        dorsaler Ast (**r. d. R. posttr. IX**)

        ventraler Ast (**r. v. R. posttr. IX**)

N. vagus (**N. X**)

    mediales Ganglion (**Gang. med. X**)

    laterales Ganglion (**Gang. lat. X**)

    Ramus pharyngeus 1 (**R.1 phar. X**)

        Ramulus lateralis des R.1 phar. X (**r. l. R.1 phar. X**)

        Ramulus medialis des R.1 phar. X (**r. m. R.1 phar. X**)

    Ramus pharyngeus 2 (**R.2 phar. X**)

    Ramus praetrematicus 1 (**R.1 praetr. X**)

    Ramus praetrematicus 2 (**R.2 praetr. X**)

    Truncus des N. vagus (**Tr. X**)

    visceraler Ast (**visc. X**)

N. profundus (**N. prof.**)

anterodorsaler Lateralisnerv (ADLL)Ganglion ADLL (**Gang. ADLL**)Ramus ophthalmicus superior (**R. opht. sup. ADLL**)Ramus buccalis (**R. bucc. ADLL**)anteroventraler Lateralisnerv (AVLL)Ganglion AVLL (**Gang. AVLL**)oticaler Lateralisnerv (OLL)Ganglion OLL (**Gang. OLL**)vorderer Ast des OLL (**aOLL**)hinterer Ast des OLL (**pOLL**)dritter Ramulus des pOLL (**r3pOLL**)Commissur des pOLL zum STLL (**Com. pOLL**)mittlerer Lateralisnerv (MLL)supratemporaler Lateralisnerv (STLL)medialer Ast (**mSTLL**)dorsaler Ast (**dSTLL**)ventraler Ast (**vSTLL**)hinterer Lateralisnerv (PLL)gemeinsamer Truncus der postoticalen Lateralisnerven (**Tr. POL**)**5.1.6 Deckknochen des Oto-occipital-Blocks**

Die Deckknochen des Schädeldaches von *Latimeria* sind topographisch in jene des Ethmosphenoidal- und des Oto-occipital-Blocks unterteilt. Nur die letzteren finden hier Beachtung. Leider existiert keine einheitliche Übereinkunft zur Benennung der Deckknochen dieser Region, sondern die entsprechenden Elemente wurden je nach vorherrschender Meinung des jeweiligen Autors ganz unterschiedlich bezeichnet. So wurde bspw. das größte Element der dorsalen Seite des hinteren Neurocranium von SMITH (1939) und MILLOT und ANTHONY (1958) als **Intertemporale** bezeichnet, während neuere Arbeiten hierfür den Begriff Postparietale verwenden (FOREY 1998), um die Zugehörigkeit des Quastenflossers zu den Sarcopterygiern zu betonen. Das posterolateral sich anschließende Element wurde ursprünglich als **Supratemporale** bezeichnet (Abb. 3), in neuerer Zeit auch als Tabulare

benannt. In der vorliegenden Arbeit finden die älteren Bezeichnungen Verwendung, da sich noch kein allgemein akzeptierter Konsens herausgebildet zu haben scheint.

Direkt hinter den Intertemporalia, zwischen den Supratemporalia, befinden sich meist mehrere **Extrascapularia**, oft zwei laterale auf jeder Seite und ein mediales Extrascapulare. Bei dem vorliegenden Exemplar ist jedoch nur ein einheitliches Gebilde jederseits auszumachen (Abb. 3), welches aber möglicherweise aus zwei Ossifikationszentren hervorging. Die Anzahl der Extrascapularia ist offensichtlich vom Alter des Exemplars abhängig, denn ältere Tiere besitzen mehrere Elemente, beim Adultus können es vier laterale auf jeder Seite und ein größeres medianes Extrascapulare sein (MILLOT und ANTHONY 1958; FOREY 1998).

Die Lateralansicht wird von einem großen flächigen **Operculare** dominiert (Abb. 5), das einem ebenfalls recht prominent ausgebildetem Opercularknorpel aufliegt (siehe auch Abb. 7). Ein **Suboperculare** ist am anteroventralen Ende des Operculare ausgebildet, ebenso ist ein **Praeoperculare** vorhanden. Letzteres ist hier jedoch verschmolzen mit dem dorsal von ihm liegenden **Squamosum**. In dieser Weise wird ein charakteristisch geformtes dreistrahliges Element gebildet. Innerhalb dieses Strukturkomplexes herrscht eine überaus hohe intraspezifische Variabilität. Bei einigen Exemplaren von *Latimeria* ist das Praeoperculare getrennt von dem Squamosum, bei anderen zusätzlich das Squamosum in zwei Anteile geteilt (FOREY 1998). Das vorliegende Exemplar korrespondiert am besten mit dem von MILLOT und ANTHONY (1958) untersuchten Tier, bei dem alle drei Anteile verschmolzen sind. Die Annahme FOREYS (1998), es handle sich bei dem zweigeteilten Squamosum um den ursprünglichen Zustand, stützt sich auf seine Beobachtung an zwei embryonalen Exemplaren, die beide ebendiesen Zustand aufweisen. Der Zustand bei dem vorliegenden Exemplar scheint dieser Hypothese eher zu widersprechen, wenngleich beide Teile des Squamosum bereits verwachsen sein könnten.

Dorsal des Squamosum liegt das **Postorbitale**, dessen absteigende Lamelle sich direkt hinter dem Scleralknorpel befindet (Abb. 5).

MILLOT und ANTHONY (1958) berichten von der Existenz eines **Spiraculare** caudal des Postorbitale. Eine solche Struktur ist in dem vorliegenden Embryo nicht vorhanden. Allerdings handelt es sich nach FOREY (1998) um ein sehr kleines Element, das zudem stark in der Größe variiert. So ist sein Fehlen möglicherweise auf das Alter des Embryos zurückzuführen.

Auf der ventralen Seite befindet sich lediglich ein deckknöchernes Element in Gestalt des **Parasphenoid**, das eigentlich zum ethmosphenoidalen Block gehört. Es liegt direkt ventral

des Basisphenoid, welches als funktioneller Bestandteil des intracraniellen Gelenks weit in den oto-occipitalen Block hineinreicht (Abb. 15 – Abb. 11).

*Latimeria chalumnae* weist in seinem Oto-occipital-Block ein für die Actinistia typisches Deckknochenmuster auf. Die Anordnung der dorsalen Deckknochenelemente wird vor allem durch die Ausbildung des intracraniellen Gelenks bestimmt. Ebenso finden wir in der Wangenregion ein für Actinistia charakteristisches Muster, das in der Anzahl seiner Elemente im Vergleich zum Grundplan der Sarcopterygier reduziert ist (FOREY 1998). Große Übereinstimmung besteht in der Anordnung der Deckknochen zwischen *Latimeria* und der Großzahl der fossilen Actinistia. Im embryonalen Zustand ist das grundlegende Muster des Exocranium des Adultus bereits vorhanden (FOREY 1998), wenn auch eine größere innerartliche Variabilität existiert (s. o.).

### **5.1.7 Gefäße im Bereich der Oticalregion**

Aus dem Bereich der Oticalregion sollen noch einige Strukturen, die nicht direkt zur Ohrkapsel gehören, dargestellt werden, wie z.B. wichtige Gefäße, da sie z.T. für die Interpretation von Lageverhältnissen bei Vergleichsorganismen benötigt werden.

#### **Vena jugularis**

Die Vena jugularis sammelt das sauerstoffarme Blut einer jeden Kopfseite und führt es nach caudal ab. Sie ist hier im Bereich der Orbita ventral des M. adductor palatoquadrati zwischen dem Basisphenoid und dem M. adductor mandibulae (Abb. 11) zu sehen. Diese Lage behält sie beim Passieren des intracraniellen Gelenks bei, wo sie direkt über dem Processus connectens und dem Processus anterior des Prooticum liegt, lateral begrenzt vom Metapterygoid (Abb. 16). Nachdem weiter caudal die Cartilago oto-occipitalis Verbindung mit dem Prooticum erlangt hat, kommt die V. jugularis lateral von diesem zu liegen, ventral des absteigenden Processus des Intertemporale (Abb. 18). Lateral von ihr erstreckt sich an dieser Stelle die Spiracularhöhle, doch wird diese nach posterior rasch enger, und die V. jugularis verlagert ihre Position weiter nach lateral (Abb. 20), tritt in das vordere Jugularforamen ein und gelangt so in den Bereich zwischen der lateralen Wand der Ohrkapsel und dem Hyomandibulare (Abb. 25). Weiter hinten zieht sie wieder enger an der Ohrkapsel

unterhalb der Crista parotica entlang (Abb. 28). Dabei bleibt sie die gesamte weitere Strecke nach caudal auf der Medialseite der Kiemenbogenelemente und gelangt in unmittelbare Nähe der hypaxonischen Muskulatur, dieser dorsal aufsitzend (Abb. 30) und ventral des Nervenaustritts des N. vagus X verbleibend. Entlang der Trennlinie zwischen hyp- und epaxonischer Muskulatur verläßt die V. jugularis schließlich den Bereich des Cranium nach caudal (Abb. 34), wo sie nach kurzem Verlauf in die Vena cardinalis anterior übergeht (MILLOT et al. 1978) und in den Ductus cuvieri einmündet.

### **Arteria carotis interna**

Die Blutversorgung des Kopfes bei *Latimeria* wird wie bei den anderen Osteognathostomen von Fortsetzungen der paarigen Aortae dorsales, den internen Carotiden, übernommen. Die Arteria carotis interna ist aufgrund ihrer Dickwandigkeit durchgehend gut zu verfolgen. Sie tritt ventrolateral des unteren Teils des Basioccipitale in den Bereich des Cranium (Abb. 34) und verlagert sich weiter rostral in eine zunehmend laterale Position. Zunächst liegt sie in unmittelbarer Nähe ventral bzw. lateral von der hypaxonischen Muskulatur (Abb. 29 und Abb. 28), zieht daraufhin entlang des lateralen unteren Randes der Ohrkapsel nach dorsal bis zur Ansatzstelle des M. adductor hyomandibulae. Auf dieser Höhe gibt sie einen Ast in Richtung des ersten Kiemenbogens ab (Abb. 26 und Abb. 25). Ihre Position lateral des M. basicranialis und ventral des M. adductor hyomandibulae behält sie in rostraler Richtung bei, bis zum vorderen Ansatz des Adductor (Abb. 19). Ab dieser Stelle verlagert sich ihr Verlauf nach ventral (Abb. 18 und Abb. 17), wo sie schließlich in den Gewebsleisten ventrolateral des M. basicranialis zu liegen kommt (Abb. 17 – Abb. 11).

### **5.1.8 Struktur der Skelettelemente**

Das histologische Erscheinungsbild der Knochen innerhalb der Osteognathostomen weist eine große Variabilität auf. Bereits mehrfach wurden Versuche unternommen, diese Vielfalt zu klassifizieren, einige der klassischen Arbeiten stellen jene von ENLOW und BROWN (1956, 1957, 1958) dar. Die Kriterien der Einteilung betreffen vor allem die Vaskularität der Knochen, das „Remodeling“ (wiederholtes Knochenwachstum und Wachstumsstillstand), die Anordnung der Gefäße (longitudinal, radial, netzförmig, laminar etc.) oder das eventuelle

Vorhandensein oder Fehlen von Zellen (bspw. im azellulären Knochen der höheren Teleostei).

Die Aufbau der Knochen *Latimerias* fügt sich nicht leicht in dieses Schema. Sowohl die Deck- als auch die Ersatzknochen weisen eine im Schnitt sehr aufgelöste Struktur auf. An den Stellen, an denen die Knochen relativ flach gebaut sind, zeigen sie einen wabenartigen Aufbau (Abb. 40). Bei großflächigeren Stellen ist das aufgelöste Muster etwas unregelmäßiger und erscheint wie ein Netzwerk aus an spongiosen Knochen erinnernden Lamellen (Abb. 41). Gefäße lassen sich innerhalb der Knochen nicht erkennen, der Raum zwischen den Lamellen ist mit lockerem parenchymartigen Gewebe gefüllt. Die eigentliche Knochensubstanz ist von recht homogenem Aufbau und zeigt erst bei stärkerer Vergrößerung Zelleinschlüsse. Diese sind unerwartet winzig, sind doch jene bei wesentlich kleineren Arten meist bedeutend größer.

Auch im Erscheinungsbild des Knorpels findet sich diese Tendenz. Die knorpeligen Skelettelemente von *Latimeria* fallen durch ihre ausnehmende Homogenität auf. Entsprechend des beschriebenen Zustandes der Knochen, lassen sich auch hier erst bei hoher Vergrößerung die Zelleinschlüsse erkennen, die sonst bei vielen anderen Vertebraten typischerweise kugelig aufgeblasen erscheinen. Zwischen den kleinen Zellen befindet sich daher reichlich Skelettsubstanz im Knorpel *Latimerias*. Inwieweit sich dieser Zustand auf die Fixierung des Exemplars zurückführen läßt (nach dem Fang war das Tier über längere Zeit eingefroren), ist unbekannt. Andere Autoren erwähnten die Auffälligkeiten in der Struktur der Skelettsubstanzen bisher nicht, doch ist zumindest in der Arbeit von NORTH CUTT und BEMIS (1993) in den Querschnitten ihres embryonalen Exemplars ebenfalls eine spongiose Struktur der Knochen wie in dem vorliegenden Exemplar zu sehen.

Vorläufig wird die besondere Struktur der Skelettsubstanz als abgeleitetes Merkmal von *Latimeria* angesehen bis weiteres Material hinsichtlich dieser Besonderheit untersucht worden ist.

## 5.2 Dipnoi

Die Lungenfische, die Dipnoi, erreichten ihre größte Diversität im Devon. Wie im Fall der Osteolepiformes und der Actinistia nimmt ihre Artenzahl im Laufe des Paläozoikum und des Mesozoikum stark ab, und heute existieren lediglich noch drei Gattungen ausschließlich auf der Südhalbkugel: die monotypische Gattung *Lepidosiren* in Südamerika, die ebenfalls monotypische Gattung *Neoceratodus* in Australien und die mehrere Arten umfassende Gattung *Protopterus* in Afrika.

In ihrer Morphologie zeigen die Lungenfische zahlreiche hochabgeleitete Merkmale, was sie als monophyletische Gruppe zwar unschwer charakterisiert (SCHULTZE und CAMPBELL 1986), jedoch eine Homologisierung zu anderen Gruppen sehr erschwert. Als Beispiel seien hier Anzahl und Lage der Deckknochen des Schädels genannt, die so sehr von dem Grundmuster des Osteognathostomen-Schädels abweichen, daß zunächst eine eigene Terminologie dafür geschaffen wurde (FORSTER-COOPER 1937).

Der stark abgeleitete Zustand der Dipnoi erschwert die Identifikation von relevanten Merkmalen ganz erheblich. Darüber hinaus zeigen die Lungenfische zahlreiche Reduktionserscheinungen. Im Hyoidbogen betrifft dies z. B. das Epihyale (Hyomandibulare), das nur bei der Gattung *Neoceratodus* zweifelsfrei nachweisbar ist. Bei *Lepidosiren* und *Protopterus* existiert in der entsprechenden Region lediglich ein hyosuspensorisches Ligament als Verbindung des Ceratohyale mit der Schädelbasis (BARTSCH 1994). Devonische Formen allerdings besaßen eine Hyomandibula, die bei den frühen Formen mit einem Kopf, bei den späteren Formen wie *Griphognathus* (siehe in MILES 1977) mit zwei Köpfen an der Ohrkapsel ansetzte (SCHULTZE 1993). Das Palatoquadratum ist fest mit dem Neurocranium verwachsen (autostyler Zustand), so daß nur das Quadratum einwandfrei identifiziert werden kann.

Das Innenohr der Lungenfische zeigt in seinem dorsalen Teil (Bogengänge + Utriculus) keine wesentlichen Auffälligkeiten bis auf die relativ große Ausbildung des Recessus utriculi (BAIRD 1974). Der Sacculus ist vergleichsweise groß entwickelt, eine Lagena ist allerdings nicht morphologisch von ihm abgesetzt. Jedoch kommt eine Macula lagenae vor, die an der hinteren Wand des Sacculus liegt. Da das Innenohr bei allen Lungenfischen sehr ähnlich gebaut ist, erfolgt eine detaillierte Beschreibung lediglich für die Gattung *Lepidosiren*, während bei den anderen Gattungen auf explizite Unterschiede hingewiesen wird.



### 5.2.1 *Neoceratodus*

Der australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870) ist morphologisch den paläozoischen Formen am ähnlichsten und kommt ausschließlich im Süßwasser vor. Im Gegensatz zu den beiden anderen Gattungen atmet er ständig mittels seiner Kiemen und nur im Notfall mit Hilfe seiner unpaaren Lunge (KEMP 1986).

Die Ontogenese des Skeletts, insbesondere auch des Schädels von *Neoceratodus*, ist bereits mehrfach Gegenstand morphologischer Untersuchungen gewesen (bspw. GREIL 1913; EDGEWORTH 1923; FOX 1965; BERTMAR 1966; BARTSCH 1992, 1993, 1994; KEMP 1999).

Die ontogenetische Entwicklung des Schädels von *Neoceratodus* unterscheidet sich erheblich von derjenigen der beiden anderen Lungenfischgattungen. Dies betrifft bspw. die Processus pterygoidea, die bei *Neoceratodus* nicht reduziert werden, sondern während der Embryogenese in das Basicranium inkorporiert werden. Auch die Entwicklung eines Planum ethmoidale als Verbindung der Palatoquadrati beider Seiten findet nur bei dieser Gattung statt, während bei den Lepidosirenidae diese durch eine Commissura palatoquadrati verbunden sind (BARTSCH 1994).

#### 5.2.1.1 Morphologie der Ohrkapsel

Die Ohrkapsel von *Neoceratodus* bildet eine lateral geschlossene, nach median zum Hirncavum jedoch weit geöffnete Schale für das Innenohr. Ein Tectum synoticum verbindet die Ohrkapseln beider Seiten im hinteren Bereich des Cranium auf der Dorsalseite. Vom vorderen lateralen Bereich der Ohrkapsel zieht der fest mit ihr verbundene Palatoquadrat-Komplex zum Meckelschen Knorpel. Nach rostral verliert das Quadratum den Kontakt zum Cranium (Abb. 54). Auch bei dem adulten Tier zieht die Chorda in der Basalplatte weit nach vorn. Ein Occipitalbogen wird im Laufe der Ontogenese in das hintere Ende der Ohrkapsel inkorporiert.

#### 5.2.1.2 Hyomandibularapparat

Von besonderem Interesse sind in unserem Zusammenhang die Unterschiede in der Ausbildung der dorsalen Elemente des Hyal Bogens. Während, wie erwähnt, diese bei den

Lepidosirenidae praktisch vollständig reduziert sind, bildet sich bei *Neoceratodus* mindestens ein distinktes dorsales Element, das sich nach BARTSCH (1994) in ein Laterohyale und einen Processus symplecticus gliedern läßt. Auch ein Stylohyale scheint vorzukommen.

Das Vorhandensein einer Hyomandibula bei *Neoceratodus* ist bereits von HUXLEY (1876) vermerkt worden und wurde mehrfach bestätigt (z. B. von EDGEWORTH 1923). Uneinigkeit herrscht jedoch über die Zusammensetzung des epihyalen Elements und die Homologie zur entsprechenden Struktur der Actinopterygii. Eine Übersicht über die früheren Arbeiten und weitere Beobachtungen gibt EDGEWORTH (1923). Aus seinen Ausführungen und Abbildungen geht hervor, daß sich ein epihyales Element nachweisen läßt, welches vom dorsalen Ende des Ceratohyale nach dorsomedial in Richtung Ohrkapsel zieht, ohne sich jedoch anfangs mit dieser zu verbinden. Im Laufe der Ontogenese teilt sich dieses Element in drei Anteile, ein Oto-Quadratum zwischen Ohrkapsel und Quadratum, ein Interhyale zwischen dem lateralen Rand der Ohrkapsel und das hyosuspensoriale Ligament, das den dritten Anteil darstellt und das Ceratohyale mit dem Quadratum verbindet. Allerdings bleibt vor allem die Rolle des Interhyale in der Darstellung EDGEWORTHS unklar.

Auch DE BEER (1937) berichtet von drei dorsalen Anteilen im Hyalbogen. Ein Element verbindet sich im Lauf der Ontogenese mit dem Boden der Ohrkapsel direkt hinter dem prootischen Foramen. Ein weiteres, ventraler gelegenes Element bleibt zunächst ligamentös mit dem ersteren verbunden. Im Verlauf der Ontogenese dehnt es sich nach dorsal aus zur Verbindungsstelle des Processus oticus des Quadratum und der Crista parotica. Nach DE BEER liegt es posterior des Ramus hyomandibularis des N. facialis und lateral zur Vena jugularis, also in anderer Position als die Columella auris bei Tetrapoden, bei denen die Columella vor dem R. hyoideus VII liegt. Als drittes Element identifiziert DE BEER ein zwischen dem zweiten Element und dem Ceratohyale liegendes Stylohyale.

Das Oto-Quadratum bildet nach FOX (1965) keinen Teil des Epihyale. Die zwei von ihm identifizierten knorpeligen Gebilde dorsal des Ceratohyale entsprechen seiner Ansicht nach einem Epi-Laterohyale und einem Stylohyale. Für letzteres nimmt er allerdings einen Ursprung im Palatoquadratknorpel an, es wäre somit kein Teil des Hyalbogens. BERTMAR (1966) definiert ein Epi- und ein Laterohyale.

Nach BARTSCH (1994) bilden sich ontogenetisch erst nach Entstehung des Ceratohyale die dorsalen Elemente des Hyoidbogens. Zunächst spaltet sich ein Epi-Laterohyale vom Processus oticus des Quadratum ab, bleibt in dieser Phase aber noch mit der Crista parotica und dem Spiracularknorpel verbunden (ein Spiracularknorpel ist ansonsten nur noch von Selachiern bekannt). Später in der Ontogenese nimmt das Epi-Laterohyale Kontakt zum

Operculum auf und ist an dessen Bewegungsablauf beteiligt (s.u.). Zwischen dem Hamuloquadratum (ein Processus des Quadratum nach BJERRING 1977) und dem verbreiterten dorsalen Kopf des Ceratohyale entsteht in einer bindegewebigen Masse ein isoliertes knorpeliges Element, das von BARTSCH als Stylohyale bezeichnet wird. Keines der genannten dorsalen Elemente des Hyoidbogens verknöchert in *Neoceratodus*.

Eine Untersuchung des 52mm-Exemplars von *Neoceratodus* ergab, daß in diesem Stadium zwischen Ceratohyale und Crista parotica mindestens zwei Elemente vorhanden sind. Das ventralere davon liegt dem Ceratohyale unmittelbar auf (Abb. 56 und Abb. 57). Es handelt sich hier um das von DE BEER (1937), FOX (1965) und BARTSCH (1994) als Stylohyale bezeichnete Element. Dorsal von ihm kondensiert als längliches Knorpel-element das Epihyale, welches auf der Dorsalseite Kontakt zur Crista parotica der Ohrkapsel besitzt (Abb. 56 – Abb. 58). Dieses von Bartsch (1994) als Epi-Laterohyale bezeichnete Element liegt rostral dem Hamuloquadratum an (Abb. 56) und hat weiter posterior auf der Dorsalseite Kontakt zur Crista parotica (Abb.58). Dorsal von ihm löst sich als Teil der Crista parotica ein weiteres Element ab (Abb. 55 und Abb. 56), das von BARTSCH (1994) als Spiracularknorpel bezeichnet wird.

Die Lagebeziehungen der Vena jugularis und des Ramus hyomandibularis des N. facialis relativ zum Epihyale wurden von DE BEER (1937) korrekt beobachtet (Abb. 58).

### 5.2.1.3 Innenohr

Das Innenohr von *Neoceratodus* wurde von RETZIUS (1881) beschrieben und dargestellt (damals unter dem Gattungsnamen *Ceratodus*). Das ihm zur Verfügung stehende Material wies jedoch einen nicht zufriedenstellenden Erhaltungszustand auf, weswegen seine Darstellung in gewisser Hinsicht unzureichend blieb. Eine weitere, genauere Beschreibung lieferte BURNE (1913), der zusätzliche, von RETZIUS nicht erwähnte Strukturen beschrieb, wie z. B. einen Ductus endolymphaticus oder eine Macula neglecta.

Meine eigenen Beobachtungen an drei verschiedenen ontogenetischen Stadien von *Neoceratodus*-Embryonen bestätigen die generelle Ähnlichkeit im Bau des Innenohres dieser Art zu dem der anderen Lungenfischgattungen. Auch bei *Neoceratodus* findet sich der so typisch ausgeprägte Recessus utriculi. Jedoch bestehen größere Unterschiede in der Beschreibung des Ductus endolymphaticus. BURNE (1913) beschrieb diesen als vom vorderen Ende des Sacculus abgehenden Gang, der dorsal in einem birnenförmigen Saccus

endolymphaticus endet. Die Beobachtung des hier untersuchten Materials zeigt jedoch in allen Stadien einen davon abweichenden Zustand. Der Ductus endolymphaticus zieht nach dorsomedial in das Cavum cranii und bildet dort eine größere Anzahl von Vesikeln in der Nähe des Rautenhirns (Abb. 59 – Abb. 62). Dieser Zustand ist demjenigen von *Protopterus* zum Verwechseln ähnlich. Allerdings läßt sich tatsächlich auf jeder Seite ein Saccus endolymphaticus beobachten. Beide legen sich median eng aneinander, gehen jedoch keine Verbindung ein (Abb. 61).

Über das Vorhandensein von Otolithen im Sacculus von *Neoceratodus* existieren widersprüchliche Angaben. SHEPHERD (1914) berichtet von zwei Otolithen, entsprechend Sagitta und Lapillus (Otolith der Macula sacculi bzw. der M. utriculi; LOWENSTEIN 1974) der Teleostei, während CARLSTRÖM (1963) diesen Befund zurückweist und lediglich von fein verteilten Einzelkristallen aus Aragonit spricht. Neuere Studien belegen die Darstellung von SHEPHERD, weisen aber die Befunde von CARLSTRÖM nicht völlig zurück (GAULDIE et al. 1986a). Demnach kommen bei *Neoceratodus* tatsächlich zwei Otolithen vor, die in einem 90°-Winkel zueinander orientiert sind. Sie verfügen über eine bemerkenswert zusammengesetzte Struktur aus drei verschiedenen Typen von Otoconia: calcitische, aragonitische und „pockennarbige“ (crenellated) sphärolitische. Letzterer stellt vermutlich einen Sonderfall des aragonitischen Typus dar. Diese sphärolitischen Otoconia sind ebenfalls von Säugetieren bekannt und konnten auch bei Teleostiern nachgewiesen werden, die sie zusätzlich zu ihren Otolithen besitzen (GAULDIE et al. 1986b).

### 5.2.2 *Protopterus*

In der Gattung *Protopterus* sind die Kiemen nur sehr schwach entwickelt (diese sind vor allem wichtig für die Eliminierung von CO<sub>2</sub>), sie sind daher obligatorische Lungenatmer und ertrinken ohne Luftsauerstoff. Ihre Lungen sind paarig entwickelt. Eine Besonderheit der afrikanischen Lungenfische ist ihre Fähigkeit, Trockenperioden tief eingegraben und durch eine eingetrocknete Schleimhülle geschützt notfalls über Jahre zu überdauern und sich bei Wiedereinsetzen einer Feuchtperiode sehr schnell zu erholen. Fossile Überdauerungsbauten zeigen an, daß diese Fähigkeit bereits bei den paläozoischen Formen entwickelt war.

*Protopterus* steht morphologisch *Lepidosiren* wesentlich näher als *Neoceratodus* und bildet mit *Lepidosiren* zusammen das Taxon Lepidosirenidae.

Als Untersuchungsobjekte dienen hier *Protopterus aethiopicus* Heckel, 1851 und *Protopterus annectens* Owen, 1839.

Die embryonale Entwicklung des Kopf- und Kiemenbogenskeletts bei *Protopterus* und *Lepidosiren* wurde bspw. in der klassischen Arbeit von AGAR (1906) untersucht. Beide Gattungen zeigen zwar große Ähnlichkeiten in ihrer ontogenetischen Entwicklung und in ihrer Morphologie. Doch verläuft der ontogenetische Entwicklungszyklus bei *Lepidosiren* im Vergleich zu *Protopterus* sehr stark verzögert ab (BARTSCH, pers. Komm.), d.h. ein juveniler *Protopterus* eines bestimmten Alters ist wesentlich weiter entwickelt als ein gleich alter *Lepidosiren*.

### 5.2.2.1 Morphologie der Ohrkapsel

Die Anatomie der Ohrkapsel von *Protopterus* zeigt so große Ähnlichkeit zu derjenigen von *Lepidosiren*, daß sie an dieser Stelle nicht ausführlich behandelt wird. Beide Gattungen der Lepidosirenidae besitzen kein epihyales Sekelettelement. Das Ceratohyale ist mit starken Ligamenten am Cranium befestigt (Abb. 63).

### 5.2.2.2 Innenohr

Von den unterschiedlichen Proportionen abgesehen besteht generelle Ähnlichkeit im Bau des Innenohres zu denen der anderen Lungenfischarten. Die Ausstattung mit Sinnesendstellen entspricht derjenigen der anderen Arten und ist gut zu beobachten (bspw. die Ampullenorgane, Abb. 64). Allerdings besitzt *Protopterus* einen Ductus endolymphaticus (Abb.65), der nach dorsomedial in das Cavum cranii hineinzieht und sich eng an das Rautenhirn anlegt, wo er eine große Anzahl von Vesikeln bildet (Abb. 66 – Abb. 69), ähnlich der Situation bei *Neoceratodus*. Eine Verbindung zwischen den Gängen beider Seiten scheint jedoch auch hier nicht vorzukommen. Die Verästelung ist bereits im frühen ontogenetischen Stadium zu bemerken. Zwischen den Ductus beider Seiten verlaufen Blutgefäße. Die starke Aufzweigung des Ductus bzw. Saccus endolymphaticus verliert sich nach caudal (Abb. 69), und schließlich endet er blind, ohne das Cranium zu verlassen.

### 5.2.3 *Lepidosiren*

Über die Biologie des südamerikanischen Lungenfisches *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 ist von allen Lungenfischen am wenigsten bekannt. Da er mit der Gattung *Protopterus* zahlreiche wesentliche Merkmale, z.B. im Lungensystem, teilt, ist eine ähnliche Lebensweise wie bei jener Form zu erwarten.

#### 5.2.3.1 Morphologie der Ohrkapsel

Die Ohrkapsel von *Lepidosiren* besteht aus einer zumindest auf der Lateralseite weitgehend geschlossenen, knorpeligen Struktur. Auf der medialen Seite ist sie jedoch weit zum Hirncavum geöffnet (Abb. 52). Die Ohrkapseln sind auf der Dorsalseite nicht miteinander verbunden, sondern im Gegenteil durch einen recht großen Abstand voneinander getrennt im Gegensatz zur gleichen Region bei *Neoceratodus* und *Protopterus*, bei denen sich ein Tectum synoticum in der Ontogenese bildet (AGAR 1906; DE BEER 1937). Von der vorderen Region der Ohrkapsel zieht das Quadratum über einen Processus oticus nach rostroventral ohne daß eine scharfe Grenze zwischen Palatoquadratanteil und Neurocraniumanteil gezogen werden könnte (autostyler Zustand). Ein Hyomandibulare kann nicht nachgewiesen werden.

#### 5.2.3.2 Innenohr

Die Form des häutigen Innenohres spiegelt sich weit weniger in der umgebenden knorpeligen Ohrkapsel wider als dies z. B. für *Latimeria* der Fall ist. Während beim Quastenflosser die Bogengänge in entsprechenden Gängen der Knorpelkapsel verlaufen und die Lagena in einem eigenen, von Knorpel umschlossenen Recessus liegt, bildet die Ohrkapsel bei *Lepidosiren* einen eher kugelig-elliptischen Raum für das Innenohr. Nur der horizontale Bogengang verläuft abgesetzt vom inneren Bereich in einem eigenen Knorpelgang. Bereits im frühen Ontogenese-Stadium ist die typische Aufgliederung des Innenohres zu sehen, wobei die Trennung des Innenohrbereichs vom Cavum cranii durch Knorpelmaterial mit zunehmenden Alter mehr und mehr verschwindet (Vergl. z. B. die Abb. 51 eines 52mm-Exemplars mit der Abb. 52 eines 145mm-Exemplars).

Im vordersten Abschnitt der Ohrkapsel befindet sich lediglich die rostrale Aussackung des Utriculus, an dieser Stelle durch eine Knorpelwand vom Hirncavum getrennt. Kurz dahinter jedoch öffnet sich die Ohrkapsel medial zum Cavum, nach posterior nimmt der Durchmesser der Öffnung zu. Die Macula utriculi befindet sich am Boden der utriculären Aussackung.

Nach posterior nimmt das Volumen der Ohrkapsel rasch zu. Ventral der erwähnten utriculären Aussackung ist ein weiterer Ausläufer des Utriculus zu sehen. Etwa an dieser Stelle zweigen der vordere und der horizontale Bogengang von dem dorsalen Anteil des Utriculus ab. Ventromedial zeigt sich weiter posterior der vordere Teil des Sacculus, der weiter hinten in Verbindung mit dem Utriculus steht. Obwohl Utriculus und Sacculus hier sehr eng aneinander liegen, sind sie doch nur durch einen kleinen Kanal miteinander verbunden (Abb. 52). Die Ohrkapsel ist an dieser Stelle zum Hirncavum maximal geöffnet, wenn auch durch eine Membran von diesem getrennt.

Da in der Region des Crus commune der Sacculus und der Utriculus so eng beieinander liegen, besteht scheinbar eine Verbindung zwischen dem Crus und dem Sacculus, während unweit posterior dieser Stelle die hinterste Region des Utriculus liegt, doch ist die Verbindung mit dem Crus commune als eine utriculäre anzusehen. Der hintere Ursprung des horizontalen Bogengangs ist hier als Abspaltung des Crus commune zu erkennen. Am caudalen Ende der Ohrkapsel schließlich ist ihr Lumen nunmehr sehr gering und die mediale Seite ist zum Hirncavum geschlossen (Abb. 53, oben-links, zeigt die dünne Trennwand).

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Labyrinth von *Lepidosiren* und *Protopterus* zeigt sich in den abweichenden Proportionen der Innenohranteile. Besonders deutlich wird dies an den Bogengängen, die bei *Protopterus* vergleichsweise dünn sind und nur einen geringen Anteil am Volumen des Gesamttinnenohres besitzen.

Auch bei *Lepidosiren* existiert ein Ductus endolymphaticus, der zwar an seinem Ursprung vergleichbare Lageverhältnisse aufweist wie bei den anderen Lungenfischen, aber in seinem dorsalen Verlauf Unterschiede zeigt. Er bildet weitaus weniger Vesikel und Verzweigungen aus. Vermutlich ist dies nicht auf den bereits erwähnten verzögerten ontogenetischen Entwicklungszyklus zurückzuführen, zeigen doch die anderen morphologischen Strukturen bei dem 145mm-Exemplar einen fortgeschrittenen Zustand auf.

#### 5.2.4 Schlußfolgerungen

Da die Lungenfische weitreichende Reduktionen im Hyomandibularapparat zeigen, tragen sie wenig zur Frage der phylogenetischen Entwicklung des Mittelohres der Sarcopterygier bei. Doch zeigen sie im Innenohr weitaus weniger reduzierte Verhältnisse, und eine Betrachtung dieser Region scheint besonders im Hinblick auf die stark abgeleiteten Gegebenheiten bei *Latimeria* lohnenswert.

Das Innenohr der Dipnoi zeigt ein konservatives Muster, ganz im Gegensatz zu anderen Elementen ihres Schädels. Die Pars superior weist wenig Auffälligkeiten auf, sondern entspricht im wesentlichen dem Gnathostomen-Grundplan, besonders die Bogengänge betreffend. Der Utriculus besitzt allerdings einen ungewöhnlich großen, nach vorn und ventral gerichteten Recessus, während in Relation dazu der Sacculus nach meinen Beobachtungen auffallend klein ist. Bei *Protopterus* und *Lepidosiren* übertrifft der Recessus utriculi sogar den Sacculus deutlich an Größe. Bereits RETZIUS (1881) war dies aufgefallen und führte ihn zu dem Schluß, die Lungenfische seien Verwandte der Elasmobranchier, bei denen ebenfalls ein abgesetzter Recessus utriculi vorkommt, besonders gut entwickelt bei den Chimären. Aus heutiger Sicht beruht diese Ähnlichkeit auf Konvergenz.

Auch in Zahl und Lage bezüglich der Sinnesendstellen zeigen sich die Lungenfische konservativ. Utriculus, Sacculus und Lagena sind mit Macula-Organen ausgestattet, wobei die Macula sacculi mit Abstand die größte Ausdehnung erreicht. Eine Macula neglecta ist ebenfalls vorhanden, eine Basilarpapille aber oder eine andere, in dieser Region liegende Sinnesendstelle wie bei *Latimeria*, fehlt jedoch.

Eine Verbindung zwischen den Innenohren der rechten und linken Seite, wie sie bei *Latimeria* in Form des Canalis communicans und bei den Ostariophysi durch den intersacculären Kanal vorhanden ist, konnte ich in den von mir untersuchten Exemplaren nicht auffinden. Zwar existiert ein Ductus endolymphaticus, der besonders bei *Protopterus* und *Neoceratodus* kräftig entwickelt ist, doch eine Verbindung zwischen den Innenohren wird durch ihn offenbar nicht gebildet. Interessant ist die überaus große Ähnlichkeit im Bau des Ductus endolymphaticus bei *Protopterus* und *Neoceratodus*, weil zahlreiche andere Merkmalszustände eher für eine engere Verwandtschaft von *Protopterus* und *Lepidosiren* sprechen (BARTSCH 1992, 1994). Da aber auch bei *Lepidosiren* die Besonderheit im Bau des Ductus endolymphaticus zumindest in Ansätzen auftritt, können wir vermuten, daß es sich bei diesem Merkmal um ein Grundplanmerkmal der Dipnoi handelt und möglicherweise bei *Lepidosiren* sekundär reduziert wurde. Der funktionelle Hintergrund dieser Eigenart bleibt



unbekannt. Das Vorhandensein und der Aufbau des Ductus/Saccus endolymphaticus zeigt bemerkenswerte Ähnlichkeiten zu dem der Lissamphibien (vergl. Abb. 75, *Xenopus laevis*), bei ihnen kann der Saccus endolymphaticus aber noch weitaus größere Ausmaße annehmen und nach caudal bis in den Wirbelkanal hineinreichen.

Bestehen in der Morphologie der Ohrkapsel weitgehend große Übereinstimmungen bei den drei Lungenfischgattungen, so gilt dies weniger für den Bereich des Hyalbogens. Eine Diskussion ist hier nur für die Situation bei *Neoceratodus* sinnvoll, da die epihyalen Elemente, wie erwähnt, bei den anderen Gattungen reduziert sind. Offensichtlich handelt es sich bei dieser Reduktion um einen sekundären Zustand, denn die devonischen Lungenfische besaßen eine Hyomandibula (CAMPBELL und BARWICK 1986). Die Beobachtung des Hyalbogens bei *Neoceratodus* zeigte lediglich die Existenz eines einzelnen dorsalen Elements, das wir als Epihyale ansehen. Für eine Bezeichnung als epi-laterohyales Element scheint keine Notwendigkeit zu bestehen. Die Besonderheiten des Hyalbogens bei *Neoceratodus* stehen vermutlich in Zusammenhang mit einer Anpassung an die larvale Ernährungsweise (BARTSCH 1992). Nach BARTSCH dienen die epihyalen Anteile des Hyalbogens der Larven von *Neoceratodus* als Aufhängungselement des Operculare und Bestandteil des Opercular-Öffnungsapparates, was ihnen ein „Saugschnappen“ ermöglicht. Auch bei den adulten Tieren diene das Epihyale als Teil des Opercularapparates und hätte keine suspensorische Funktion. In diesem Fall handelte es sich um ein apomorphes Merkmal der Gattung *Neoceratodus*. Offensichtlich entwickelte sich diese Anpassung bei den anderen Lungenfischgattungen nicht, die ebenfalls früh in der Ontogenese eine autostyle Kieferaufhängung entwickeln. Bei ihnen spielen vielmehr die spezialisierten Cranialrippen zur Retraktion des Hyoidbogens und des Branchialapparates eine größere Rolle beim Nahrungserwerb (BEMIS und LAUDER 1986). Sicher scheint jedoch, daß das Freiwerden der Hyomandibula bei der Evolution der Autostylie bei den Lungenfischen nicht zu einer Inkorporation des Epihyale in einen auditiven Funktionskomplex geführt hat. Die „befreite“ Hyomandibula wurde reduziert oder, im Falle von *Neoceratodus*, in einen völlig neuen Strukturkomplex integriert.

Abschließend sei festgehalten, daß wir durch Betrachtung der Oticalregion der Lungenfische nur wenig Hinweise auf die phylogenetische Entstehung der Ohrregion der Sarcopterygier als Ganzes erhalten. Leider herrscht immer noch keine Einigkeit über die Homologie der epihyalen Elemente von *Neoceratodus* und des Stapes der Tetrapoden. BARTSCH (1994) verweist nach seinen Beobachtungen auf mögliche Homologien dieser Elemente zu

entsprechenden Elementen bei bestimmten Urodelen (insb. Hynobiidae), doch wagt auch er keine endgültige Definition.

Die Lage und Zahl der Sinnesendstellen im Innenohr zeigt einen ausgesprochen plesiomorphen Zustand. Bei den Besonderheiten im Bau der Pars inferior handelt es sich um abgeleitete Zustände der Lungenfische. Ohnehin ist die Variabilität in dieser Region bei den Vertebraten außerordentlich groß, so daß eine Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung schwierig ist. Die Besonderheit im Bau des Ductus bzw. Saccus endolymphaticus der Dipnoi wird hier als Grundplanmerkmal dieser Gruppe angesehen.

### 5.3 „Amphibia“ und andere Sarcopterygii – paläozoisch und rezent

Die Tetrapoden, zu denen die Lissamphibia gehören, verfügen im Gegensatz zu den bisher behandelten Gruppen über ein Mittelohr, also einen luftgefüllten Raum zwischen Innenohr und einem Trommelfell an der Schädelaußenseite mit mindestens einem Gehörknöchelchen als Überträger und Wandler von Luftschwingungen. Das Innenohr der Tetrapoden ähnelt prinzipiell demjenigen der Subtetrapoden, doch treten bei ihnen, gerade bei den rezenten Lissamphibien, Spezialisierungen auf.

Ein Mittelohr ist ebenfalls für paläozoische Tetrapoden bekannt. Interessant sind hier vor allem jene Formen der frühen Tetrapoden, die in ihrem Merkmalsmuster zwischen den fischartigen Sarcopterygiern und den landgebundenen Formen vermitteln.

#### Innenohr

Über das Innenohr der paläozoischen "Amphibien" ist nur sehr wenig bekannt, da sich die diffizilen Strukturen dieser Region praktisch nie fossil erhalten. Folgende Ausführungen beziehen sich daher auf die rezenten Amphibien, die Lissamphibia.

Das Labyrinth der Amphibien ist, wie das Gnathostomen-Labyrinth im allgemeinen, in einen oberen Anteil (Pars superior) und einen unteren Anteil (Pars inferior) untergliedert (DE BURLET 1931; LEWIS und LOMBARD 1988).

Die Pars superior besteht aus den drei Bogengängen und dem Utriculus. Diese Strukturen bilden im wesentlichen das vestibuläre System und sind an der auditiven Wahrnehmung im allgemeinen nicht beteiligt. Die Pars inferior wird von dem Sacculus und seinen Aussackungen (Lagena, Recessus papilla basilaris und Recessus papilla amphibiorum) gebildet sowie vom Ductus endolymphaticus und dem Saccus endolymphaticus. Bei den Gymnophionen, den Urodelen und wenigen Anuren liegt der Sacculus eng der medialen Wand der Ohrkapsel an, doch bei den meisten Fröschen ist der Sacculus durch die Cisterna periotica von der medialen Wand getrennt. Bei allen Gruppen ist der übrige Teil des Sacculus weitgehend von der Cisterna periotica umgeben. Insbesondere ist der Raum zwischen Sacculus und lateraler Wand der Ohrkapsel vollständig vom periotischen System ausgefüllt, in dieser Region befindet sich die Fenestra ovalis.

Von den drei an der auditiven Wahrnehmung beteiligten Endorganen des amphibischen Innenohres widmen sich zwei ausschließlich dieser Funktion (Papilla basilaris, Papilla amphibiorum), die Macula lagenae jedoch nur zum Teil.

### **Mittelohr**

Bei terrestrischen Vertebraten hat das Mittelohr im allgemeinen die Aufgabe, Schallwellen in das innere Ohr zu leiten. Aufgrund der Dichteunterschiede von der Luft zu dem flüssigkeitsgefüllten Innenohrraum würden ohne einen entsprechenden Übertragungsapparat lediglich 0.1 % der Schallwellen das Innenohr erreichen. Das Mittelohr dient hier also als Impedanzwandler, der den Verlust der akustischen Signalstärke ganz erheblich vermindert (siehe Physikalische Grundlagen, Seite 124).

Jedoch ist die oben dargestellte Funktion nicht die einzige des Mittelohres. Einige Vertebraten (vor allem Schlangen, viele „Amphibien“ u.a.) besitzen überhaupt kein Mittelohr und sind dennoch in der Lage, Schall wahrzunehmen (Schlangen sind, entgegen einer weitläufigen Meinung, keineswegs vollständig taub).

Drei wesentliche Funktionen des Mittelohres bei Amphibien lassen sich unterscheiden (nach JASLOW, HETHERINGTON und LOMBARD 1988):

- Das Mittelohr dient als Kanal für eine einfachere Schallübertragung, indem es die Deflektion von Schallwellen deutlich vermindert
- Das Mittelohr verstärkt jedes Signal, das nicht von seiner externen Oberfläche reflektiert wird, durch mehrere Arten (s.u.)
- Das Mittelohr bündelt Schallwellen gerichtet auf das Innenohr

Die Morphologie des Mittelohres unterscheidet sich bei den Gruppen der Lissamphibia erheblich und hat wesentlichen Einfluß auf seine Funktion.

### 5.3.1 Paläozoische Sarcopterygii

Die paläozoischen „Amphibia“ wurden ursprünglich in die Gruppen der „Labyrinthodontia“ und der „Lepospondyli“ unterteilt (ROMER 1966). Inzwischen hat sich jedoch herausgestellt, daß sich die paläozoischen „Amphibien“ oder frühen Tetrapoden, wie besser gesagt werden sollte, in eine nicht leicht zu überschauende Anzahl von Untergruppen teilen, deren Verwandtschaftsverhältnisse keineswegs geklärt sind. Doch ist inzwischen die Paraphylie der oben genannten ursprünglichen Gruppen deutlich geworden (PANCHEN und SMITHSON 1988). Obwohl derzeit eine erhebliche Anzahl von Funden früher Tetrapoden vorliegt, ist die Überlieferung der uns hier interessierenden Strukturen, d.h. Innenohr- und Mittelohrstrukturen (vor allem des Stapes) vergleichsweise spärlich vorhanden. Die Strukturen des Innenohres sind in der Regel zu fein, um im Fossilbefund überliefert zu werden, mit sehr wenigen Ausnahmen wie z.B. *Osteolepis* (WATSON 1925), bei dem allerdings nur die Hohlräume der Labyrinthkapsel überliefert sind, nicht jedoch Spuren der Bogengänge selbst.

Bei der Überlieferung des Stapes hat sich die Situation erheblich verbessert. Von einer Anzahl früher Tetrapoden bzw. Sarcopterygier sind nun Stapedes bekannt, manchmal sogar in mehreren Exemplaren derselben Art und *in situ* (einen guten Überblick geben BOLT und LOMBARD 1992).

Da die vorliegende Arbeit von ihrem Ansatz her die Verhältnisse bei rezenten Sarcopterygiern untersucht, soll hier nur ein kurzer Überblick über die Innen- und Mittelohrverhältnisse ausgewählter paläozoischer Arten gegeben werden, sofern es für die Diskussion Bedeutung besitzt.

Nach BOLT und LOMBARD (1992) sind von 24 Gattungen früher Tetrapoden (vom Devon bis zur Trias) die Stapedes bekannt und dokumentiert. Ein genauerer Blick zeigt jedoch schnell die ungleiche Verteilung innerhalb größerer Taxa. So gehören die meisten Gattungen lediglich drei Großgruppen an, den Temnospondyli, den Microsauria und den Pelycosauria. Die Fundlage bei anderen Gruppen präsentiert sich ungleich schlechter.

Für die vorliegende Fragestellung werden jedoch möglichst basale Vertreter benötigt. Glücklicherweise existieren inzwischen Funde, die einen Einblick in die Situation bei frühesten Tetrapoden gestatten. Als Beispiel für die Osteolepiformes wird die bestbekannte Gattung *Eusthenopteron* herangezogen, als frühester Stammgruppenvertreter der Tetrapoden die Gattung *Acanthostega*. Die Gattung *Greererpeton* aus dem unteren Karbon wird als

Beispiel eines Temnospondylen ohne „Ohr“-Schlitz betrachtet. Stellvertretend für die typischen Temnospondyli wird die Gattung *Mastodonsaurus* herangezogen, einer der großen und gut bekannten „Dachschädlerlurche“, die typischerweise einen ausgeprägten „Ohr“-Schlitz besitzen. Als Vertreter der Embolomeri (Anthracosauria) dient *Pholiderpeton*. Zum Vergleich wird ein früherer Actinopterygier hinzugezogen, die Gattung *Mimia*, von der das Neurocranium gut bekannt ist. Fossilien aus der Zeit der Aufspaltung der Osteognathostomen in die Actino- und die Sarcopterygier existieren inzwischen ebenfalls, jedoch sind die relevanten Strukturen nicht oder unzureichend überliefert, wie im Fall der Gattung *Psarolepis* (ZHU et al. 1999). Gleiches gilt leider auch für die den Tetrapoden sehr nahestehende Gruppe der Panderichthyida, trotz der neuen Funde von *Panderichthys* (AHLBERG et al. 1996). Zumindest ist das Hyomandibulare dieser Form bekannt, das in Lage und Form an jenes der Osteolepiformen erinnert.

### 5.3.1.1 Die Oticalregion von *Eusthenopteron*

Die mit Abstand am besten bekannte Art der Osteolepiformes ist *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 aus Kanada. Aus diesem Grund wird sie seit langer Zeit als Modell stellvertretend für diese Gruppe herangezogen. Von besonderem Interesse ist hierbei die Struktur des Hyomandibulare, das als homologer Vorläufer des Stapes gilt und daher bereits mehrfach Objekt spezieller Untersuchungen war (WESTOLL 1943; CARROLL 1980; SMITHSON und THOMPSON 1982).

*Eusthenopteron* ist aus dem oberen Devon bekannt, lebte also etwa zeitgleich oder kurz vor *Ichthyostega* und *Acanthostega*. Im Devon erreichten die Osteolepiformes ihre größte Diversität, überlebten aber bis ins Perm hinein.

Das Neurocranium von *Eusthenopteron* ist wie das der übrigen Osteolepiformen zweigeteilt in einen vorderen Ethmosphenoidal- und einen hinteren Oto-occipitalen Block. Beide Blöcke sind durch ein intracranielles Gelenk miteinander verbunden, und es ist anzunehmen, daß wie bei dem rezenten Quastenflosser ein basicranieller Muskel beide Blöcke auf der Ventralseite überspannte.

Die Morphologie des Neurocranium und des Hyomandibulare verschiedener Osteolepiformen ähneln sich in großem Ausmaß (ROMER 1937, 1941; WESTOLL 1943; SMITHSON und

THOMSON 1982), so daß sich die Befunde bei *Eusthenopteron* vermutlich auf andere Vertreter dieser Gruppe übertragen lassen.

Das innere Ohr der Osteolepiformen unterschied sich offenbar nicht wesentlich von dem des Grundplans der Gnathostomata, zumindest legen die wenigen Funde, in denen diese Region aussagekräftig erhalten ist, diesen Schluß nahe. So lassen sich bei einem Exemplar der Gattung *Osteolepis* die Lage der Bogengänge und des Utriculus im Detail studieren (WATSON 1925).

Von besonderem Interesse ist bei *Eusthenopteron* der hintere Teil des Neurocranium, der Oto-occipital-Block. Sein Dach liegt dem Exocranium recht eng an, ohne jedoch eine gelenkige Verbindung mit ihm einzugehen (CARROLL 1980). Allerdings befindet sich posterior auf der Lateralseite jeweils als Vertiefung die posttemporale Fossa. Direkt darunter entspringt nach lateral in Form der Crista parotica eine Leiste von der Ohrkapsel. An der Unterseite ihres Vorderrandes befindet sich eine der beiden Artikulationen des Hyomandibulare. Die andere Artikulationsstelle liegt etwas weiter vorne und ventral zur ersten.

Entlang der Seite des Neurocranium schmiegt sich auf breiter Basis das Palatoquadratum an, das vier Artikulationsstellen besitzt: die Ethmoidal-, die Basipterygoid-, die Suprapterygoid- und die Paratemporalverbindung (JANVIER 1996). Das Hyomandibulare setzt mit zwei Köpfen an dem Oto-occipital-Block an und zieht entlang des Palatoquadratum nach posteroventral. Zwischen den beiden Köpfen des Hyomandibulare und dem Neurocranium verbleibt ein Raum, der möglicherweise von der Vena jugularis eingenommen wurde (ROMER 1937).

Obwohl die Teile des Schädels offensichtlich eine erhebliche Kinetik aufwiesen, ergab sich doch eine gewisse Stabilisierung durch die hohe Zahl an Artikulationen der Teile miteinander. Zudem besaß *Eusthenopteron* als typischer Osteolepiformer einen umfangreichen Opercularapparat, der sowohl über das Posttemporale mit dem Hinterrand des Schädeldaches als auch über den Processus opercularis mit dem Hyomandibulare verbunden war. Außerdem dehnte sich die Chorda weit nach vorne ins Neurocranium aus, etwa bis zur Höhe des intracraniellen Gelenks.

Anhand eigener Untersuchungen am Cranium der Palaeonisciden (EATON 1939a) und der Verhältnisse bei *Megalichthys*, eines anderen Osteolepiformen, dessen Neurocranium detailliert von ROMER (1937) beschrieben wurde, erstellte EATON (1939b) eine Hypothese zum Grundplan des Sarcopterygier-Hyomandibulare. Demnach besitzt das Hyomandibulare fünf typische Artikulationsstellen: die beiden an der Ohrkapsel ansetzenden medialen Köpfe, den Processus opercularis und an seinem distalen Ende eine Artikulation mit dem

Palatoquadratum sowie eine weitere mit dem Ceratohyale. Das Hyomandibulare war dieser Theorie zufolge mittels eines Muskels (*M. levator hyoidei*) an der Crista parotica aufgehängt.

### 5.3.1.2 Die Oticalregion von *Acanthostega*

*Acanthostega gunnari* Jarvik, 1952 ist zur Zeit die einzige Art der frühesten Stammgruppenvertreter der Tetrapoden des oberen Devon, deren Stapes und Oticalregion hinreichend gut dokumentiert sind, um die Verhältnisse dieser Region in die Diskussion aufzunehmen. Obwohl seit den 30er Jahren bekannt, geben erst Funde aus neuerer Zeit Aufschluß über die Struktur des Ohres. Die Situation bei der nahe verwandten und ebenfalls lange bekannten Gattung *Ichthyostega* ist nicht eindeutig trotz der umfassenden Dokumentation von JARVIK (1996). Die Originalfunde von *Ichthyostega* befinden sich zur Zeit der Fertigstellung dieser Arbeit in Revision.

Das Neurocranium von *Acanthostega* wurde im Detail beschrieben und stellt, was die ossifizierten Teile betrifft, das besterhaltene Fossil aus dem Kreis der frühen Tetrapoden dar (CLACK 1992, 1994b, 1998).

Die Ohrkapsel von *Acanthostega* besteht aus Pro- und Opisthoticum, die als Verschmelzungsprodukt das Dach der Schädelkapsel im hinteren Bereich des Neurocranium bilden. Der ventrale Bereich verblieb offenbar nicht ossifiziert, so daß ein erheblicher Anteil des Innenohres von Knorpel umschlossen war. Entlang der Seitenwand der Ohrkapsel befindet sich eine horizontale Leiste, die in Lage und Ausbildung der Crista parotica bei *Eusthenopteron* entspricht und daher von CLACK (1998) auch bei *Acanthostega* als solche bezeichnet wird. Allerdings befindet sich bei *Acanthostega* ventral der Crista eine sehr große Öffnung, von CLACK als Fenestra vestibuli interpretiert. Der anterodorsale Rand dieser Öffnung ist gut ossifiziert. Anschließend an den ventralen Part des Vorderrandes befindet sich eine Ansatzstelle für den Stapes.

Am vorderen Rand des Prooticum befindet sich ein Recessus in der Seitenwand, der der Lage nach dem spiraculären Recessus von *Eusthenopteron* entspricht, er wird daher von CLACK ebenfalls bei *Acanthostega* als solcher benannt, zumal er unterhalb der Spitze des tabulären Einschnitts liegt. Bei *Acanthostega* kommen im Gegensatz zu den anderen frühen Tetrapoden mit nur einem „Ohrschlitz“ zwei Einbuchtungen des Schädelhinterrandes vor: der „normale“ zwischen Squamosum und Tabulare und eine Einbuchtung innerhalb des Tabulare. Die



Letztere wird von CLACK (1989) als persistierendes Spiraculum interpretiert. Allerdings tritt bei *Acanthostega* kein Spiracularforamen durch die Seitenwand wie bei *Eusthenopteron*.

Entlang des Daches des Neurocranium (nach Entfernen der Deckknochen) verlaufen zwei Kanäle mit gleicher Orientierung wie bei *Eusthenopteron*, wo sie als Kanäle für die Occipitalarterien gedeutet werden. In Occipitalansicht sind noch die Fossae posttemporales erwähnenswert, Gruben zwischen dem dorsolateralen Rand des Neurocranium und dem lateralen Exocranium, die sich in ähnlicher Position wie bei *Eusthenopteron* befinden.

Von besonderem Interesse ist der Stapes von *Acanthostega*, der bestbekannte bei den frühen Tetrapodenstammgruppenvertretern, bei mehreren Exemplaren gefunden und sogar *in situ* erhalten (CLACK 1992). Morphologie und Lage des Stapes entsprechen keineswegs den Erwartungen, die sich gemäß der traditionellen Theorie zur Mittelohrentwicklung gebildet hatten. Demnach befand sich in der Einbuchtung des Schädelhinterrandes der frühen Tetrapoden (gemeinhin suggestiv als „Ohrschlitz“ oder „otic notch“ bezeichnet) ein Trommelfell, das über eine schlanke Columella auris (= Stapes) mit der Fenestra vestibuli der Ohrkapsel verbunden war.

Der Stapes von *Acanthostega* ist im Gegensatz dazu ein massiver kurzer Knochenstab, der mit einer großflächigen Fußplatte in der Fenestra vestibuli inseriert und nach lateroventral gerichtet ist (und nicht nach laterodorsal zum „Ohrschlitz“). Die Fußplatte ist nicht in zwei Köpfe geteilt wie bei den Stapedes der späteren Tetrapoden oder bei der Ansatzfläche der Hyomandibula der Osteolepiformen, die dem Stapes wahrscheinlich homolog ist. Ein Kanal durchzieht den Stapes in anteroposteriorer Richtung.

Die Orientierung des Stapes läßt sich an den Exemplaren mit dem Stapes *in situ* feststellen. Die Insertion der Fußplatte in der Fenestra vestibuli scheint ziemlich fest gewesen zu sein. Von dort zieht der Stapes zum Palatoquadratum und stützt dieses gegen das Neurocranium ab (CLACK 1992). Diese Darstellung unterscheidet sich von früheren Ansichten CLACKs (1989), in denen der Stapes als zur tabulären Einbuchtung ziehend beschrieben wird. Hier wird der Stapes funktionell noch mit dem Schließungsmechanismus des Spiraculum in Verbindung gebracht (siehe auch Diskussionsteil).

### 5.3.1.3 Der Stapes von *Greererpeton* und die Oticalregion von *Pholiderpeton*

Die Temnospondyli stellen die umfangreichste Gruppe der „Labyrinthodontia“ dar. Eine ihrer Untergruppen, die Colosteidae, heben sich durch eine Besonderheit von allen anderen Temnospondylen ab, sie besitzen keinen „Ohrschlitz“. Von der Colosteiden-Gattung *Greererpeton burkemorani* Romer, 1969 aus dem frühen Karbon ist die Oticalregion bzw. der Stapes überliefert (ROMER 1969). In dieser Gattung ist der Stapes in mehreren Exemplaren und *in situ* erhalten (CLACK 1983). Der Hinterrand des Schädeldaches ist ohne Einbuchtung, ein „Ohrschlitz“ existiert nicht.

Bei dem Stapes von *Greererpeton* handelt es sich um ein recht massives Gebilde mit einer großen einköpfigen Fußplatte und einem im schwachen Winkel abgesetzten lateralen Anteil. Dieser Teil ist schmaler als der proximale, jedoch keineswegs stabförmig wie bei den meisten anderen Temnospondylen oder Amnioten. An der Knickstelle zwischen Fußplatte und lateralem Teil verläuft durch den Stapes hindurch ein Kanal ungefähr in posterior-anteriorer Richtung. Nach einer Rekonstruktion von SMITHSON (SMITHSON und THOMSON 1982) war der Stapes von *Greererpeton* nach posterodorsal orientiert, von der Ohrkapsel zum Epipterygoid ziehend. Nach diesen Autoren diente er zur Abstützung des Neurocranium gegenüber dem Gaumen-/ Wangenbereich, also prinzipiell ähnlich der Lagebeziehung der entsprechenden Teile bei den „Rhipidistiern“, bei denen das Hyomandibulare zum Palatoquadratum zieht und dieses gegen das Neurocranium abstützt.

Die Oticalregion des Embolomeren *Pholiderpeton scutigerum* Huxley, 1869 (Anthracosauria) aus dem späteren Karbon Englands ist leider nicht so hervorragend überliefert wie jene von *Greererpeton*. Obwohl der Holotypus dieser Form seit dem 19. Jahrhundert bekannt war, wurde in ihm der Stapes erst über 100 Jahre später als solcher identifiziert, da er disartikuliert in der das Fossil umgebenden Matrix vorlag und in seiner Gestalt nicht dem Typ des Stapes entsprach, den man gemäß der damals vorherrschenden Lehrmeinung erwartet hätte.

Die Lagebeziehung des Stapes ist daher nicht so gut abgesichert wie im vorher beschriebenen Fall, sondern beruht auf einer Rekonstruktion. Auch der Stapes von *Pholiderpeton* ist recht kurz und massiv gebaut. Die Fußplatte ist groß und besitzt eine kleine Einbuchtung auf der Ventralseite, möglicherweise ein Artefakt (CLACK 1983). Nach lateral sich stark verjüngend, endet der Stapes auf der distalen Seite wieder wesentlich verbreitert, jedoch nicht in etwa kreisrundem Querschnitt wie die Fußplatte, sondern abgeflacht. An der engsten Stelle, etwa in

der Mitte des Stapes, befindet sich ein Foramen, das jedoch bei diesem Fossil (dem Holotypus) kollabiert ist.

Die genaue Orientierung des Stapes ist zwar Spekulation, doch läßt ein Vergleich mit *Greererpeton* eine ähnliche Lagebeziehung bei *Pholiderpeton* vermuten. In dem untersuchten Exemplar von *Pholiderpeton* können Pterygoid und Epipterygoid nicht voneinander getrennt werden, so daß am besten von einem Pterygoid-Epipterygoid-Komplex gesprochen wird (CLACK 1983). Zu diesem zieht der Stapes in posterodorsaler Orientierung.

In ihrer generellen Erscheinung sind sich die Stapedes von *Greererpeton* und *Pholiderpeton* recht ähnlich, beide besitzen eine einköpfige Fußplatte, die in einem Winkel von dem lateralen Anteil abgesetzt ist. Dieser Winkel ist bei *Pholiderpeton* größer, was vermutlich auf den tieferen Schädel dieser Gattung zurückzuführen ist. Die Orientierung beider Stapedes war ähnlich, beide besitzen ein Foramen in vergleichbarer Position.

#### 5.3.1.4 Die Oticalregion von *Mastodonsaurus* (Temnospondyli)

Die Oticalregion der Temnospondyli im engeren Sinne ist von mehreren Arten bekannt. Als Beispiel für diese Gruppe wird hier die Art *Mastodonsaurus giganteus* Jaeger, 1828 aus der späten Trias betrachtet, da es sich zum einen um eine sehr große Form handelt und sie zum anderen in vielen Exemplaren und in exzellentem Erhaltungszustand vorliegt. Eine umfangreiche Beschreibung gibt SCHOCH (1998). Vom gleichen Autor liegt eine detaillierte Darstellung des Stapes von *Mastodonsaurus* vor (SCHOCH 2000).

Der Stapes von *Mastodonsaurus* erreichte eine stattliche Länge von vermutlich bis zu 20 cm bei ausgewachsenen Exemplaren mit einer Schädellänge von 1,25 m. Der Schaft ist verhältnismäßig dünn und deutlich von dem verbreiterten proximalen Teil abgesetzt. Dieser proximale Anteil ist in einen prominenten dorsalen Kopf und einen wesentlich kleineren ventralen Kopf gegliedert. Der ventrale Kopf inseriert an einem ventralen Auswuchs der Fenestra vestibuli, teils gebildet vom Parasphenoid, teils vom Pterygoid. Der dorsale Kopf, der als Fußplatte zu bezeichnen ist, setzt in der Fenestra vestibuli an. Das fossile Material erlaubt eine Beobachtung der ontogenetischen Veränderungen der genannten Strukturen. Die Artikulation des ventralen Kopfes war zunächst eine bewegliche Verbindung in Form eines Kopf-Pfannen-Gelenks. Bei älteren (größeren) Exemplaren wurde diese Verbindung augenscheinlich immer unbeweglicher, bis eine feste Verwachsung zwischen dem Kopf und dem Boden der Fenestra vestibuli entstand. Bei adulten Mastodonsauriern scheint der Stapes

daher nicht zur Übertragung von Luftschall gedient zu haben, sondern diente vielleicht der Schallwahrnehmung unter Wasser. *Mastodonsaurus* war mit großer Wahrscheinlichkeit eine ohnehin sehr stark oder sogar ausschließlich an das Wasserleben gebundene Form (SCHOCH 1998).

Das distale Ende des Stapes war zu der dorsalen Einbuchtung des Schädeldachhinterrandes, dem „Ohrschlitz“, hin orientiert, wie bei den meisten Temnospondylen, von denen die Orientierung des Stapes bekannt ist (SCHOCH 2000). Nach SCHOCH ist daher eine abstützende Funktion des Stapes oder seine Beteiligung an einem Öffnungsmechanismus für ein Spiraculum, wie von CLACK (1989) für *Acanthostega* vorgeschlagen, sehr unwahrscheinlich. Dagegen spräche auch die relativ schlanke Form des Stapes.

Die Lage und Struktur des Stapes von *Mastodonsaurus* ähneln am meisten jenen der modernen Anuren, bei denen er eindeutig als funktioneller Part eines impedanzwandelnden Ohres dient. Allerdings besitzen Lissamphibia zusätzlich ein Opercularis-System, das bei Temnospondylen bisher nicht eindeutig nachgewiesen werden konnte. Die funktionelle Vergleichbarkeit des Anuren- und Temnospondylenohres bleibt daher mit Fragezeichen behaftet. Auch bleibt die Funktion des fixierten Stapes der adulten Mastodonsaurier offen.

### 5.3.1.5 Die Oticalregion von *Mimia*

Die australische Art *Mimia toombsi* Gardiner und Bartram, 1977 aus dem Oberdevon wird als Vertreter der frühesten Actinopterygier herangezogen, da sie in vergleichsweise guter Fossilhaltung vorliegt und anscheinend recht generalisierte Verhältnisse aufweist (GARDINER und BARTRAM 1977; CARROLL 1993).

Das Neurocranium ist gut bekannt und liegt als ein einheitlicher Block vor. Allerdings existiert eine ventrale Fissur zwischen Sphenoidal- und Oticalregion, die in ihrer Lage derjenigen des intracraniellen Gelenks bei Sarcopterygiern entspricht und von einigen Autoren als diesem homolog angesehen wird. Bei *Mimia* war die ventrale Fissur offensichtlich knorpelgefüllt, im Gegensatz zu der weiter posterior gelegenen otico-occipitalen Fissur, die wahrscheinlich als Durchlaß für den N. vagus diente.

Zwischen der Oticalregion und der bei *Mimia* riesigen Orbita spannt sich als laterale Begrenzung der Schädelseitenwand die laterale Commissur, die dorsal die breite Gelenkgrube für die Artikulation des Hyomandibulare trägt. Das Hyomandibulare ähnelt dem von *Eusthenopteron* und ist auch vergleichbar orientiert. Es zieht von der lateralen Commissur

entlang einer dorsal gelegenen Vertiefung des Palatoquadratum nach posteroventral bis zum Quadratum. Das Palatoquadratum selbst ist über zwei Gelenkstellen am Neurocranium aufgehängt, zum einen über die Basipterygoidverbindung, zum anderen über die ethmoidale Gelenkung am vorderen Ende.

### **5.3.2 Lissamphibia**

Die Lissamphibia umfassen alle drei rezenten Gruppen der „Amphibien“ und stellen eine monophyletische Gruppe dar (TRUEB und CLOUTIER 1991). Einige der abgeleiteten Merkmale dieses Taxons betreffen die Ohrregion: alle rezenten Amphibien weisen eine spezialisierte Sinnensendstelle im Innenohr auf, die Papilla amphibiorum, die offensichtlich für andere Frequenzen besonders empfindlich ist als die Papilla basilaris.

Auch im Mittelohr zeigen die Lissamphibien einige Besonderheiten. Neben dem schallübertragenden Gehörknochen (Columella auris), existiert in der Fenestra ovalis eine kleine Knochen-/Knorpelscheibe, das Operculum, das über einen spezialisierten Muskel mit dem Schultergürtel verbunden ist.

#### **5.3.2.1 Gymnophiona**

Bei den Gymnophionen handelt es sich um extremitätenlose, grabende oder aquatische Amphibien, deren Schädel in Anpassung an die Lebensweise kompaktiert ist und zahlreiche Fusionserscheinungen der Knochelemente aufweist. Sie besitzen keine Mittelohrhöhle, kein Trommelfell und keine Eustachische Röhre. Ihre Columella besitzt eine relativ große Fußplatte und zieht mit dem distalen Ende zum Quadratum. Als Besonderheit verläuft die Arteria stapediale durch ein Foramen der Columella (HENSON 1974).

Die basal stehenden Gymnophionen besitzen eine Papilla amphibiorum, Papilla basilaris und Macula neglecta, während die Papilla basilaris den Vertretern abgeleiteterer Gattungen fehlt. Einige dieser abgeleiteten Formen haben zusätzlich die Lagena verloren. Zwischen der Papilla amphibiorum und der Macula neglecta bestehen vermutlich enge phylogenetische Beziehungen. Bei aquatischen Gymnophionen ist die Macula neglecta aus unbekanntem Gründen besonders groß entwickelt (FRITZSCH und WAKE 1988).

Die Gymnophionen spielten bei der Aufklärung der Innenohrverhältnisse der Tetrapoden eine wichtige Rolle. RETZIUS (1881) fand bei zwei adulten Exemplaren von *Caecilia* überhaupt keine Sinnesendstellen und erkannte auch später nicht das gleichzeitige Vorkommen einer *Macula neglecta* und einer *Papilla amphibiorum* (siehe unten), was offensichtlich auf den schlechten Erhaltungszustand seiner Präparate zurückzuführen war. Schließlich wurde aber diese Besonderheit der Blindwühlen aufgedeckt, was eine korrekte Interpretation der Sinnesendstellen auch aller anderen Lissamphibien erst ermöglichte.

### 5.3.2.2 Urodela

Die Ohrregion der Urodelen zeichnet sich ebenfalls durch das Fehlen eines Trommelfells oder einer Mittelohrhöhle aus. Die schallübertragenden Elemente sind von Bindegewebe umschlossen, so daß allenfalls von einer Übertragung von Substratvibrationen, nicht aber von Luftschall ausgegangen werden kann. Den meisten rein aquatischen Urodelen, wie z.B. *Necturus*, *Proteus* oder *Siren*, fehlt ein Operculum.

Bei den aquatischen Urodelenlarven ist die Fußplatte mit ihrem kurzen Stiel mit einem oder mehreren Knochenelementen verbunden, die den Unterkiefer aufhängen, also mit dem Squamosum, Quadratum oder Palatoquadratum. In den meisten Fällen geschieht dies über eine ligamentöse Verbindung vom Stapes zum Squamosum. Bei den rein aquatischen Formen bleibt diese Verbindung des Mittelohres zum Squamosum auch adult erhalten. Doch kommt auch eine ligamentöse Verbindung zum Hyoid vor (bspw. bei *Siren*).

Bei den aquatischen Larven der terrestrischen Urodelen bleibt zunächst ebenfalls eine Verbindung des Mittelohres zur Kieferaufhängung erhalten, doch entsteht im Laufe der Metamorphose ein Opercularis-Komplex, der in den verschiedenen Salamandergruppen eine erhebliche Variabilität aufweist. So ist bei *Hynobius* sowohl Stapedial- und Opercularis-Komplex vorhanden, während bei den Salamandridae der Stapedial-Komplex verloren geht und lediglich das Operculum mit einem gut entwickelten Opercularis-Muskel (DUNN 1941) erhalten bleibt. Bei den Arten mit einem Operculum bedeckt dieses den größten Teil des hinteren ovalen Fensters. Der vordere Bereich des ovalen Fensters kann vergleichbar durch die Columella ausgefüllt sein (Abb.72). *Salamandrella* besitzt nur den Stapes, der mit dem Squamosum verbunden ist, aber weder Operculum noch dazugehörigen Muskel (Abb. 74). Den am stärksten abgeleiteten Zustand findet man bei den lungenlosen Plethodontiden, bei denen die Fußplatte des Stapes mit dem Operculum verschmolzen ist und von einem

Opercularis-Muskel anderer Herkunft als unten erwähnt mit dem Schultergürtel verbunden wird (HENSON 1974).

Im Innenohr der basaleren Urodela sind, vergleichbar mit dem Zustand bei Gymnophionen, sowohl Papillae basilaris und amphibiorum entwickelt, bei abgeleiteteren Formen wie den Plethodontiden fehlt aber die Papilla basilaris.

### 5.3.2.3 Anura

Die Anura zeigen von allen rezenten Amphibien die am stärksten abgeleiteten Verhältnisse in der Oticalregion, was sicher zum Teil auf ihr komplexes akustisches Kommunikationsverhalten zurückzuführen ist.

In der Art der Übertragung und Verstärkung von Schallwellen auf das Innenohr bestehen erhebliche Unterschiede zwischen den larvalen und den adulten Tieren. Bei den Kaulquappen der Gattung *Rana* existiert nahe der Biegungsstelle jedes Bronchus eine Membran, die von einem Bindegewebsfaserring umgeben ist, dessen Fasern sich zu einem festen Stab (Columella) verbinden. Dieser zieht, die Aorta dorsalis durchbohrend, zur Membran des „runden“ Fensters (das dem runden Fenster der Amniota nicht homolog zu sein scheint). Offensichtlich dient das ovale Fenster in dieser Lebensphase als Druckausgleichsfenster, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Adulten. Funktionell läßt sich dieser Mechanismus am ehesten mit dem der ostariophysinen Fische vergleichen, bei denen eine Kette spezialisierter Knochen von der Schwimmblase zum Innenohr verläuft (HENSON 1974). Die Columella branchialis entsteht bei den Kaulquappen von *Rana* ontogenetisch als Derivat eines Ligamentes des siebten Branchialbogens, wie auch die Lungen aus der siebten Kiementasche hervorgehen. Bei den Adulten entsteht der Stapedial-Komplex und die dazugehörigen Muskeln aus dem zweiten Branchialbogen, wie bei den meisten anderen Tetrapoden auch (VAN BERGEIJK 1967). Eine interessante Analogie zu den Verhältnissen bei den Clupeiden besteht bei den Kaulquappen der Gattung *Xenopus*, bei denen ein Bronchialsack direkt zu der Membran des runden Fensters zieht ohne knorpelige vermittelnde Elemente.

Bei der Metamorphose erfolgt ein vollständiger Umbau des Mittelohres und der angrenzenden Kieferelemente. Das Quadratum bildet einen knorpeligen Ring aus, in dem sich ein Trommelfell aufspannt. Die erste Kiementasche gelangt in die Nähe der Oticalregion und bildet dort die Eustachische Röhre aus. Innerhalb des ovalen Fensters bildet sich aus Teilen der dieses bedeckenden Membran das knorpelige Operculum, das aber lediglich den hinteren

Bereich des Fensters ausfüllt. Im vorderen Bereich befindet sich die Fußplatte des Stapes. Der Stapes ist bei den Anuren meist rein knorpelig, so daß eine Abgrenzung zwischen Stapes und Extrastapes nicht so eindeutig möglich ist wie bei den Reptilien, die einen knöchernen Stapes und einen knorpeligen Extrastapes besitzen. Während der Ontogenese sind meistens drei Verknorpelungszentren im Anurenstapes vorhanden, in einigen wenigen Arten lediglich zwei und bei der Gattung *Bufo* sogar nur eines. Schließlich erfolgt auch eine funktionelle Umkehr des ovalen und „runden“ Fensters, so daß das „runde“ Fenster nun als Druckausgleichsöffnung dient. Allerdings ist das „runde“ Fenster bei Anuren nicht immer vorhanden und bei Adulten von einer feinen Schicht supratharyngealer Muskulatur bedeckt. Das Operculum schließlich erhält über eine Portion des Musculus levator scapulae superior Verbindung zum Schultergürtel.

### 5.3.3 Die Evolution des Ohres der Lissamphibien

#### Papilla amphibiorum:

Der erste umfassende Überblick des Innenohres bei Vertebraten stammt von RETZIUS (1881, 1884), der die äußere Anatomie des Labyrinths sowie seine Innervation und Ausstattung mit Sinnesendstellen einer großen Zahl verschiedenster Wirbeltiere untersuchte und darstellte. Die Qualität und der Umfang seiner Arbeit sind so hervorragend, daß dieses Werk noch heute als Standardreferenz genutzt wird neben den Arbeiten von DE BURLET (1934) und WERNER (1960). Die meisten der von ihm dargestellten Befunde wurden durch neuere Arbeiten bestätigt, eine bekannte Ausnahme betrifft die Papilla amphibiorum, die von ihm damals als solche nicht erkannt wurde. Diese Struktur wurde von ihm bei den Urodelen und Anuren als Macula acustica neglecta benannt (RETZIUS 1880). Daß es sich dabei nicht um die bei anderen niederen Vertebraten so verbreitete Macula neglecta handelt, wurde erst durch eine genauere Untersuchung von Gymnophionen, die als einzige Lissamphibien sowohl über eine Macula neglecta als auch zusätzlich über eine Papilla amphibiorum verfügen, von SARASIN und SARASIN (1892) aufgeklärt, die die Papilla amphibiorum damals noch als Macula neglecta sacculi bezeichneten (die eigentliche Macula neglecta wurde von ihnen mit dem Terminus Macula neglecta utriculi bezeichnet). Ihre strukturelle Ähnlichkeit mit der Papilla basilaris wurde von DE BURLET (1928) erkannt, der sie als Papilla amphibiorum beschrieb. Allerdings weisen moderne Arbeiten auf einen engen Zusammenhang zwischen der Macula neglecta und



der Papilla amphibiorum hin, die ontogenetisch aus einer gemeinsamen Anlage hervorgehen und vom gleichen Nervenast versorgt werden (FRITZSCH und WAKE 1988). Vermutlich ging die Papilla amphibiorum phylogenetisch aus der Macula neglecta bzw. aus Teilen von ihr hervor, und die Gymnophionen sind die einzigen Lissamphibien, die den Rest der eigentlichen Macula neglecta behielten.

WEVER (1974) berichtet von einer gewissen Ähnlichkeit der Papilla amphibiorum zu den Crista-Organen der Ampullen und weist auf die Möglichkeit der Evolution zusätzlicher Cristae hin, die sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu auditiven Rezeptoren gewandelt haben könnten. Diese Hypothese wurde zugunsten der oben genannten von FRITZSCH und WAKE (1988) aufgegeben. Die von WEVER beobachtete Ähnlichkeit kann anhand der von mir untersuchten Exemplare ohnehin nicht bestätigt werden. Die Papilla amphibiorum liegt meist an der oberen Wand des Recessus amphibiorum (Abb. 70, Abb. 74, Abb. 77 und Abb. 78) und liegt niemals erhaben, wie es bei den Crista-Organen beobachtet werden kann. Große Ähnlichkeit besteht dagegen zur Papilla basilaris (Abb. 80).

Der funktionelle Hintergrund des Vorhandenseins zweier strukturell ähnlicher Sinnespapillen wurde in jüngerer Zeit beleuchtet. Durch physiologische Studien konnte geklärt werden, daß die Papilla amphibiorum und die Papilla basilaris verschieden stark auf unterschiedliche Frequenzen ansprechen (ZAKON und WILCZYNSKI 1988). Die P. basilaris spricht auf Frequenzen oberhalb von etwa 1000 Hz bis ca. 4000 Hz an. Üblicherweise besitzt sie eine besonders hohe Sensibilität für den Frequenzbereich des Paarungsrufes. Diese Koppelung mit dem Paarungsruf kann auch für die P. amphibiorum gegeben sein, jedoch ist dies nicht so regelmäßig der Fall wie bei der zuvor genannten Papille. Der Frequenzbereich liegt außerdem niedriger, etwa bei 100 – 1000 Hz. Sie besitzt zudem im Gegensatz zur Basilarpapille eine tonotopologische Organisation (d.h. die Empfindlichkeit der Sinneszellen für verschiedene Tonhöhen ist von ihrer Lage auf der Membran abhängig, vergleichbar mit der Situation in der Cochlea der Säugetiere).

Diese Spezialisierung und Anpassung der Sinnesendstellen an die besonderen Kommunikationsformen bei den Lissamphibien, die von den bei Amnioten abweichenden Lageverhältnisse der perilymphatischen Gänge zusammen mit den spezialisierten Merkmalen des Mittelohres (s.u.) verweisen auf den isolierten phylogenetischen Weg, den die Lissamphibia einschlugen. Von all diesen abgeleiteten Merkmalen müssen wir annehmen, daß sie erst nach Abspaltung der Lissamphibien aus dem Umkreis der Temnospondyli entstanden und somit nicht im Grundplan der Temnospondyli zu finden sind.

### Opercularis-System:

Das Operculum entsteht bei Anuren sehr früh in der Ontogenese als mesenchymale Kondensation im hinteren Teil des ovalen Fensters, verknorpelt rasch und füllt schließlich den größten Teil des ovalen Fensters aus. Bei den Urodelen entwickelt sich das Operculum in der Regel nach dem Stapes. Bei den meisten Arten entsteht das Operculum unabhängig von der Ohrkapsel, doch ist für einige Arten, darunter *Xenopus laevis*, eine Entstehung als Abspaltung des hinteren Teils der Ohrkapsel beschrieben worden (HETHERINGTON 1988).

Ebenfalls bereits sehr früh in der Ontogenese nimmt das Operculum über einen spezialisierten Muskel (phylogenetisch entstanden aus Teilen des M. levator scapulae anterior und des M. intertransversarius capitis inferior) Kontakt zum Schultergürtel auf. Während bei den Urodelen dieser Zeitpunkt eine hohe intraspezifische Variation aufweist (KINGSBURY und REED 1908), korreliert die Entwicklung bei den Anuren meist mit der Entstehung der Vorderextremitäten. Wie bei den Urodelen nimmt das Operculum bei den Anuren den meisten Raum der Fenestra ovalis ein. Charakteristischerweise liegt dabei das Operculum in einem „Knick“ der Ohrkapsel ventral des horizontalen Bogengangs, so daß das Operculum nach laterodorsal gerichtet ist, offensichtlich um besser Kontakt mit dem M. opercularis aufnehmen zu können, der an einem breiten Fortsatz des Operculum ansetzt (Abb. 79, Abb. 82 und Abb. 83).

Gymnophionen besitzen kein Operculum, lediglich einen Stapes, der auf der ventrolateralen Seite der Ohrkapsel ansetzt (Abb. 71). Das Fehlen des Operculum ist vermutlich sekundärer Natur. HETHERINGTON (1988) nimmt an, der Opercularis-Komplex sei bei den Lissamphibien als Gruppe entstanden und diene der Wahrnehmung von Substratschall, der über die Vorderextremitäten, den Schultergürtel und schließlich den Opercularis-Muskel auf das Operculum übertragen wird. Dafür spricht auch, daß bei terrestrischen Urodelen-Gruppen wie den Salamandriden der Stapedial-Komplex verlorengelht und sich diese ganz auf das Opercularis-System verlassen. Die Gymnophionen haben im Laufe ihrer Phylogenese aber die Gürtel verloren und vermutlich mit ihnen den Opercularis-Komplex. Sie leben ohnehin so stark substratgebunden, daß sie ein spezielles Übertragungssystem nicht benötigen.

## 6. Schlußfolgerungen und Diskussion

### 6.1 Phylogenie des Innenohrs der Sarcopterygier

Vergleichen wir die Ausstattung des Innenohres mit Sinnesendstellen bei den hier betrachteten Gruppen der Sarcopterygier, bietet sich folgendes Bild: Die Lungenfische verfügen über die für Gnathostomen plesiomorphe Zahl und Anordnung von Sinnesendstellen. Dies sind die Ampullenorgane und die Macula-Organ des Utriculus und Sacculus, sowie eine Macula lagenae, die sich ebenfalls innerhalb des Sacculus befindet. Zusätzlich kommt noch eine Macula neglecta vor. Von dem Vorhandensein anderer Sinnesendstellen fehlt jeder Hinweis, und es gibt keine Anhaltspunkte, daß die Lungenfische jemals weitere Sinnesendstellen besaßen. Daher wird davon ausgegangen, daß es sich bei der Ausstattung des Innenohres der rezenten Lungenfische um den plesiomorphen Zustand handelt und die Dipnoi nicht etwa Sinnesendstellen sekundär verloren haben.

Bei *Latimeria* finden wir im Prinzip ähnliche Verhältnisse, nur daß sie zusätzlich eine weitere Sinnesendstelle besitzt, die ihrer Struktur nach zu urteilen weder ein Macula-Organ noch ein Ampullarorgan darstellt. Strukturelle Ähnlichkeit besteht am ehesten mit einer Papilla basilaris oder *P. amphibiorum*. Aus bereits ausgeführten Gründen betrachten wir diese Struktur jedoch nicht als Papilla basilaris (*contra* FRITZSCH 1987a), sondern als autapomorphe Bildung der Actinistia. Damit fiel dieses Merkmal als Synapomorphie der Actinistia und der Tetrapoda fort. Diese Sinnesendstelle könnte als eine Art Druckrezeptor fungieren und bei der Funktion des intracraniellen Gelenks eine Rolle spielen (siehe nächsten Abschnitt).

Bei den Tetrapoden finden wir abgeleitete Zustände vor. Die Lissamphibien sind gekennzeichnet durch die autapomorphe Bildung einer zusätzlichen Sinnesendstelle, der Papilla amphibiorum, die sämtlichen Amnioten fehlt. Dieses Merkmal stellt eine Autapomorphie dieser Gruppe dar und ist im Grundplan der Sarcopterygier nicht vorhanden. Die Amnioten ihrerseits zeigen vielerlei abgeleitete Merkmale im Innenohr, die phylogenetisch jedoch erst weit nach der Eroberung des Festlands entstanden.

Einer der erfolgsversprechenden Ansätze, die Hypothesen zur Phylogenie der Ohrregion einer kritischen Überprüfung zu unterziehen, war die Studie von LOMBARD und BOLT (1979). Ihr Vorgehen beinhaltete die Festlegung von Merkmalen in der Oticalregion, und die Bestimmung der Verteilung und Lesrichtung derselben anhand ausgewählter Gruppen unter

bewußter Hinzunahme fossiler Taxa. Im folgenden wird dieses Prinzip übernommen, allerdings mit zahlreichen Unterschieden: die vorliegende Arbeit trennt stärker zwischen den Innenohr- und den Mittelohrmerkmalen, das Hauptaugenmerk liegt auf den basalen Gruppen der Sarcopterygier (bei LOMBARD und BOLT lag der Schwerpunkt auf den Tetrapoden) und vor allem werden die Gruppen der Lungenfische und der Actinistia mitberücksichtigt.

Folgendes Schema zeigt die Verteilung der Innenohrmerkmale der Vertebraten (nach RETZIUS 1881; DE BURLET 1934; LOWENSTEIN 1971; KLEEREKOPER 1972; WERSÄLL und BAGGER-SJÖBÄCK 1974; LOMBARD und BOLT 1979; STARCK 1982; WEVER 1985; FRITZSCH und WAKE 1988; LEWIS und LOMBARD 1988; JØRGENSEN 1998 und eigenen Beobachtungen). Die Hinzunahme der agnathen Wirbeltiergruppen und der Chondrichthyes dient der Feststellung der Lesrichtung. Die Gattung *Polypterus* steht hier stellvertretend für die Actinopterygii. Bei den fossilen Gruppen sind die vermuteten Zustände angegeben:

	R. utr.	R. lag.	M. utr.	M. sacc.	M. lag.	M. negl.	P. bas.	P. amp.	Peri. L.	D. end.	D. end.s
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.
Hyperotreti	0	0	* 1	* 1	0	0	0	0	0	0	0
Hyperoartia	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Chondrichthyes	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Polypterus</i>	0	0+1	1	1	1	**1	0	0	0	*** 0	0
<i>Latimeria</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0 ? 1	0	0
Dipnoi	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1
Osteolepiformes	? - 0	1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 0	? - 0	? - 0	? - 0	? - -
<i>Acanthostega</i>	? - 0	? - 1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 0	? - 0	? - -	? - 0	? - -
Temnospondyli	? - 0	1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 1	? - 1	? - -	? - 1	? - 0	? - -
Gymnophiona	0	1	1	1	1	1	0+1	1	1	0	1
Urodela	0	1	1	1	1	0	0+1	1	1	0	1
Anura	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
Amniota	0	1	1	1	1	0+1	1	0	1	0	0+1

\* Macula communis (interpretiert als Zusammenschluß der M. sacculi und M. utriculi)

\*\* Im Grundplan der Actinopterygier ist eine einfache M. neglecta vorhanden, jedoch kommen besonders bei den Teleostei abweichende Zustände vor, die nicht gruppenspezifisch sind. So gibt es Arten ohne M. neglecta (bspw. *Gadus*, *Hippocampus*), solche mit einfacher M. neglecta (bspw. *Silurus*, *Clupea*) sowie solche mit zweigeteilter M. neglecta (bspw. *Cyprinus*, *Perca*, *Scomber*).

\*\*\* Ductus endolymphaticus bei einigen Teleostei reduziert

(0) = plesiomorpher Zustand, (1) = abgeleiteter Zustand, (? - 0) = vermuteter plesiomorpher Zustand, (? - 1) = vermuteter apomorpher Zustand, (? - -) = über den mutmaßlichen Zustand sind keine Angaben möglich

Merkmale und Zustände:

1. Recessus utriculi vorhanden (1) oder fehlt (0)
2. Recessus lagenae vorhanden (1) oder fehlt (0)
3. Macula utriculi vorhanden (1) oder fehlt (0)
4. Macula sacculi vorhanden (1) oder fehlt (0)
5. Macula lagenae vorhanden (1) oder fehlt (0)
6. Macula neglecta vorhanden (1) oder fehlt (0)
7. Papilla basilaris vorhanden (1) oder fehlt (0)
8. Papilla amphibiorum vorhanden (1) oder fehlt (0)
9. Periotisches Labyrinth spezialisiert (1) oder nicht (0)
10. Ductus endolymphaticus offen (1) oder geschlossen (0)
11. Ductus endolymphaticus spezialisiert (1) oder einfach (0)

Zu 1.: Dieses Merkmal wird als vorhanden (1) angesehen, wenn ein ausgesprochen ausgeprägter Recessus utriculi vorliegt. Zwar wird bspw. auch bei Amnioten von einem Recessus utriculi gesprochen, doch ist als abgeleitetes Merkmal im vorliegenden Diagramm eine sehr deutliche Aussackung gemeint, wie sie nur bei Lungenfischen und einigen Chondrichthyes zu sehen ist. Dieses gemeinsame Merkmal bei diesen Gruppen beruht mit Sicherheit auf konvergenter Entwicklung. Im Grundplan der Sarcopterygier nehmen wir das Vorhandensein eines ausgeprägten R. utriculi daher nicht an.

Zu 2.: Ein Recessus lagenae ist innerhalb der niederen Gnathostomen von Chondrichthyes, *Latimeria* und Teleostei bekannt. Bei fossilen Osteolepiformen gibt es z. T. konkrete Hinweise auf das Vorhandensein dieser Aussackung. ROMER (1937) berichtet von dieser Struktur in der Gattung *Megalichthys*, deren Labyrinthkapsel gut verknöchert war und eine Aussage hierzu erlaubt. *Polypterus* besitzt zwar keinen R. lagenae, doch kommt ein solcher

bei höheren Actinopterygiern vor (daher 0+1). Den Lungenfischen fehlt er vollständig. Wir folgen der Auffassung FRITZSCHS (1992) in der Annahme einer dreimaligen unabhängigen Entstehung des Recessus lagenae bei den Chondrichthyes, den Teleostei und den Sarcopterygiern nicht, da es dem Sparsamkeitsprinzip besser entspricht, wenn man von zwei Reduktionsereignissen ausgeht (bei den Dipnoi und den basalen Teleostei) als von drei- bzw. viermaliger konvergenter Entstehung (bei Elasmobranchiern, Teleostei, *Latimeria* und den Tetrapoden). Der Recessus lagenae gehört daher in den Grundplan der Gnathostomata.

Zu 3.: Eine Macula utriculi ist unter Vertebraten universell verbreitet. Wenn die Vorstellung einer zusammengesetzten M. communis aus M. utriculi und M. sacculi bei den Hyperotreti akzeptiert wird, besitzen alle Wirbeltiergruppen dieses Merkmal. Mit Sicherheit besaßen deshalb auch die fossilen Gruppen diese Sinnesendstelle. Eine M. utriculi ist im Grundplan der Wirbeltiere und der Sarcopterygier als vorhanden anzusehen.

Zu 4.: Das für die Macula utriculi Gesagte gilt in gleicher Form für die Macula sacculi, die im Grundplan der Sarcopterygier daher ebenfalls als vorhanden angesehen wird.

Zu 5.: Auch die Macula lagenae ist bei fast allen Wirbeltiergruppen vorhanden. Nur den Schleimfischen (Hyperotreti) scheint sie primär zu fehlen. Bei einigen Gymnophionenarten fehlt sie ebenfalls. Innerhalb der Amnioten fehlt sie den Säugetieren, die eine sehr spezialisierte Lagena (Cochlea) besitzen mit extrem spezialisierter Papilla basilaris. Die Vögel weisen ebenfalls eine spezialisierte Lagena auf, doch enthält diese noch eine Macula lagenae. Aus dem Verteilungsmuster dieser Struktur läßt sich folgern, daß die Säuger die Macula lagenae sekundär verloren. Wir nehmen das Vorhandensein dieser Sinnesendstelle im Grundplan der Myopterygii an und postulieren die Existenz dieser Struktur auch bei den fossilen Taxa der Sarcopterygier.

Zu 6.: Die Macula neglecta stellt uns vor größere Schwierigkeiten als die anderen Macula-Organen des Innenohres. Zum einen ist ihre Funktion keineswegs derart eindeutig geklärt, wie es bei den anderen Sinnesendstellen der Fall ist, zum anderen zeigt sie innerhalb der Vertebraten eine heterogenere Verteilung. Ihr Vorhandensein ist allerdings bei allen niederen Vertebraten zu beobachten, mit Ausnahme der Hyperotreti. Bei den Hyperoartia ist sie bei *Petromyzon* nachgewiesen (LOWENSTEIN 1971). Sie ist jedoch häufig reduziert bei den höheren Actinopterygiern, den Fröschen und Schwanzlurchen, sowie den höheren Amnioten

(besonders bei den meisten Säugetieren). Da sie aber gerade dort bei den basalen Vertretern zu finden ist, nehmen wir im Grundplan der Myopterygii das Vorhandensein einer *M. neglecta* an. Bei den Anura und den Urodela steht ihre Reduktion vermutlich mit der Entstehung der Papilla amphibiorum zusammen, die dem Anschein nach aus der *M. neglecta* hervorging.

Zu 7.: Eine Papilla basilaris ist bei fast allen Tetrapoden vorhanden. Ein wesentliches Ergebnis der vorliegenden Untersuchung ist das Fehlen einer solchen Sinnesstelle bei *Latimeria* entgegen früherer Berichte, wodurch die traditionelle Auffassung gestützt wird, nach der dieses Organ nur bei Tetrapoden vorkommt. Im Grundplan der Sarcopterygier nehmen wir das Vorhandensein einer *P. basilaris* nicht an. Auch bei den Osteolepiformes und *Acanthostega* war diese Sinnesendstelle vermutlich nicht vorhanden, da die phylogenetische Entstehung der *P. basilaris* vermutlich erst mit der Evolution des tetrapodentypischen auditiven Systems einherging. Ihr Vorhandensein im Grundplan der Temnospondyli ist ebenfalls fraglich, weil wir für die frühen Vertreter das Fehlen eines „modernen“ auditiven Systems annehmen müssen.

Zu 8.: Die Papilla amphibiorum zeigt eine eindeutige Verteilung. Sie gilt daher zu Recht seit langem als gesicherte Autapomorphie der Lissamphibien. Diese stehen den Temnospondyli sehr nahe. Über das Vorhandensein der *P. amphibiorum* bei den Temnospondyli können jedoch keine verlässlichen Angaben gemacht werden.

Zu 9.: Das häutige Labyrinth liegt niemals direkt der umgebenden Skelettsubstanz an, sondern ist von dieser durch eine bindegewebige perilymphatische Matrix getrennt, wenn diese auch sehr dünn sein kann. Bei den rezenten Tetrapoden ist das perilymphatische System zu einem Komplex aus eigenen Gängen spezialisiert, bildet also wie das endolymphatische System einen abgeschlossenen Raum, hier im Dienste der auditiven Wahrnehmung. Bei den Temnospondyli im engeren Sinne war wahrscheinlich bereits ein solches System als Teil des auditiven Sinnesorgans vorhanden. Unter den Nicht-Tetrapoden existiert eine solche Spezialisierung nicht, es sei denn, der Canalis communicans bei den Actinistia stellt sich als perilymphatischer Gang heraus. Dann aber müßten wir aufgrund der gänzlich verschiedenen Anatomie dieser Struktur von einer konvergenten Entwicklung ausgehen.

Zu 10: Der Ductus endolymphaticus entsteht ontogenetisch während der Einsenkung der Oticalplacode und verliert bei allen Vertebraten seine Verbindung zur Außenwelt mit Ausnahme der Chondrichthyes. *Myxine* besitzt einen sehr kleinen D. endolymphaticus, der blind endet. Zum Labyrinth der Neunaugen findet man in der Literatur zuweilen die Angabe, sie besäßen keinen D. endolymphaticus, doch scheint zumindest bei *Lampetra* dieser Kanal, wenn auch sehr winzig, vorhanden zu sein, ebenfalls blind endend (MARINELLI und STRENGER 1954). Die Ontogenese dieser Struktur scheint nahezuzeigen, daß es sich bei dem im Adultzustand offenen Endolymphgang um den plesiomorphen Zustand handelt (wenn in diesem Fall die Ontogenese die Phylogenese widerspiegelt), allerdings stammt nur der proximale Teil des D. endolymphaticus (der in den Sacculus einmündende Anteil) aus der embryonalen Einsenkung, der übrige Teil ist eine Neubildung (STARCK 1982). Daher werten wir den zum Außenmedium offenen Ductus endolymphaticus bei den Knorpelfischen als abgeleiteten Merkmalszustand.

Zu 11.: Bei den Hyperotreti, den Hyperoartia und den Osteognathostomen endet der Ductus endolymphaticus blind. Häufig endet der Kanal in einer sackartigen Erweiterung, die z. B. im Cavum cranii liegen kann und im allgemeinen als Druckausgleichsraum im Endolymphraum angesehen wird. Bei einigen Wirbeltieren ist dieser Saccus endolymphaticus darüber hinaus spezialisiert, indem er z. T. extrem vergrößert ist. Dies gilt für einige „Amphibien“ und „Reptilien“. Bei Fröschen kann der S. endolymphaticus durch das Foramen magnum sogar in den Wirbelkanal eintreten und bis in das Gebiet des Schultergürtels ziehen. Innerhalb der Lungenfische zeigen die Gattungen *Neoceratodus* und *Protopterus* eine etwas abweichende Spezialisierung. Bei ihnen zweigt sich der D. endolymphaticus in zahlreiche Verästelungen auf, die im Cavum cranii liegen und sich eng an das Gehirn anlegen, wie in dieser Arbeit gezeigt werden konnte. Aufgrund der unterschiedlichen Morphologie ist diese Spezialisierung bei den Dipnoi und den „Amphibien“ und „Reptilien“ vermutlich nicht als homolog anzusehen.

## 6.2 Phylogenie des Mittelohrs der Sarcopterygier

Von einem Mittelohr spricht man genaugenommen erst bei den Tetrapoden, die eine luftgefüllte Kammer besitzen, in der sich ein oder mehrere Elemente zur Schallübertragung auf das Innenohr befinden. Jener Teil, der direkt im Fenster der Ohrkapsel ansetzt (in der



Fenestra vestibuli), ist der ursprünglichen „Fisch“-Hyomandibula homolog (Stapes, Columella). Nach der gängigen Lehrmeinung wurde dies möglich, nachdem die Hyomandibula von der ursprünglichen Aufgabe der Kieferaufhängung „befreit“ wurde, als sich bei den Tetrapoden die Autostylie entwickelte.

Doch betrachten wir zunächst die Situation bei den niederen Sarcopterygiern. Die Lungenfische besitzen ebenfalls eine autostyle Kieferaufhängung. Ihre Hyomandibula (bei fossilen Formen noch vorhanden) ging jedoch vollständig verloren. Lediglich bei *Neoceratodus* finden sich Reste dieses Elements, dort aber in ganz anderem Funktionszusammenhang (BARTSCH 1994). Offensichtlich wurde die Hyomandibula nicht mehr benötigt, zumindest nicht im Dienste der Kieferaufhängung oder der akustischen Wahrnehmung wie bei den Tetrapoden. Die Verhältnisse im Oticalbereich der Dipnoi stehen vielmehr in Zusammenhang mit ihrer Anpassung an eine durophage Lebensweise. Die autostyle Verbindung ihres Palatoquadratum mit dem Gaumendach ist massiv ausgebildet. Ebenso ist die laterale Wand der Ohrkapsel sehr dick, während die mediale Seite zum Cranium hin geöffnet ist. Die Druckkräfte wirken offensichtlich über den bogenförmigen „Außenring“ der Ohrkapsel. Dorsal bilden die kräftigen „Parietalia“ das Dach des Cranium. Sie bilden zusätzlich einen „Parietalkamm“ aus, der die Ansatzfläche für die überaus kräftige Kaumusculatur vergrößert. Der Boden in der hinteren Region des Cranium ist ebenfalls durchgehend kräftig entwickelt.

Alle genannten Merkmale stehen mit den besonderen Anpassungen der Lungenfische an ihre Lebensweise in Verbindung; ein Zusammenhang mit den abgeleiteten tetrapodentypischen Oticalmerkmalen ist nicht im Ansatz zu erkennen. Daher gehen wir davon aus, daß sich die Gruppe der Lungenfische entwickelte, bevor eine Spezialisierung der Sinnesendstellen im Innenohr in Form der Entwicklung einer Papilla basilaris oder einer P. amphibiorum stattfand und sie in diesem Bereich einen primären plesiomorphen Zustand aufweisen.

Im Bereich der Hyomandibula zeigen die Dipnoi zwar wie die Tetrapoden abgeleitete Zustände, jedoch in anderer, unabhängig entstandener Weise.

Ganz andere Verhältnisse finden wir bei dem rezenten Quastenflosser *Latimeria*. Seine Hyomandibula steht ganz im Dienste der Kieferaufhängung, dies entspricht dem plesiomorphen Zustand bei Gnathostomen, wenn auch bei *Latimeria* ein sekundär abgeleiteter Zustand besteht.. Weitere Unterschiede zu den Verhältnissen bei den Dipnoi bestehen auch in der übrigen Anatomie des Cranium. Um eine Beweglichkeit im intracraniellen Gelenk zu gewährleisten, kann das Cranium nicht derart als einheitlicher Block verfestigt sein, wie es bei

den Lungenfischen der Fall ist. Nur im hintersten Teil des Schädels ist dieser ringsum starr verknorpelt und besitzt hier festen Kontakt mit der Chorda. Weiter vorn ist die Chorda aus diesem Korsett gelöst und wird vielmehr durch feste Ligamente in Position gehalten. Der Boden des Cranium besteht aus einzelnen Knorpelstücken, ebenfalls durch Ligamente fixiert. Somit ist eine hohe Beweglichkeit der Chorda gegenüber dem starren lateralen und dorsalen Anteil des Cranium gewährleistet. Die Ohrkapsel wird auf der medialen Seite durch eine knorpelige Wand geschützt, liegt also nicht offen zum Cavum cranii wie bei den Dipnoi, abgesehen von den Austrittsöffnungen der Nerven und des Canalis communicans. Dadurch, daß sich die Chorda im Bereich der Ohrkapsel sowohl ventral als auch dorsal lediglich zwischen isolierten Knorpeln befindet, ansonsten aber nur von zwar festen, aber flexiblen Ligamenten umgeben wird, muß sich eine Bewegung der Chorda relativ zu den Ohrkapseln, die fest mit dem Dach des Cranium verbunden sind, auf die Druckverhältnisse im Cavum cranii auswirken. Diese Druckschwankungen können vermittelt des Canalis communicans, der über eine Gangverbindung mit weiteren, parallellaufenden Kanälen dorsal von ihm verbunden ist, welche wiederum in das Cavum cranii führen, zum Innenohr und zu der prominenten Sinnesendstelle („Basilarmembran“) gelangen. Möglicherweise dient dieser Rezeptor als Sensor der Druckverhältnisse während der Bewegung innerhalb des intracraniellen Gelenks. Eine Rolle bei der akustischen Wahrnehmung des Fernfelds (siehe Physikalische Grundlagen) erscheint aus in Kapitel 5.1.4.2 bereits ausgeführten Gründen sehr unwahrscheinlich. Trotz seiner oberflächlichen Ähnlichkeit mit einer Tetrapoden-Basilarmembran gehen wir hier von einer nicht-homologen Bildung aus, da die Anatomie und der Wirkungsmechanismus dieser Struktur denen der Tetrapoden ganz unähnlich scheinen.

Es ist vor allem der Bereich des Mittelohres, in der sich die Oticalregion der fischartigen von derjenigen der tetrapodenartigen Sarcopterygier unterscheidet. Innerhalb dieser Region fand ein völliger Umbau unter Verwendung ursprünglicher Skelettelemente statt. Wahrscheinlich folgten erst im Rahmen dieser Umgestaltung die zum Hören in Luft notwendigen Anpassungen im Innenohr in Form der Ausbildung zusätzlicher Sinnesendstellen, die funktionell eng an ein perilymphatisches Gangsystem geknüpft sind.

Bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts hatte sich ein von den meisten Autoren anerkanntes Standardmodell zur Evolution des Tetrapodenohres herausgebildet, das sich jedoch bald nach den neueren Fossilfunden seit den 70er Jahren zunehmend in der Kritik befand. Spätestens durch den einflußreichen Artikel von LOMBARD und BOLT (1979), in dem

die Hypothesen zum Standardmodell kritisch analysiert und in vielen Fällen revidiert wurden, erhielt die Diskussion dieses Modells einen neuen Anstoß.

Dem Standardmodell zufolge existieren folgende Homologien in den entsprechenden Strukturen bei den Sarcopterygiern (nach CLACK 1993b):

1 - die Mittelohrhöhle der Tetrapoden ist der Spiracularhöhle der fischartigen Gnathostomen homolog

2 - der Stapes der Tetrapoden ist der Hyomandibula homolog (zumindest in Teilen)

3 - es finden sich typischerweise fünf Fortsätze an der Hyomandibula (EATON 1939b), die entsprechenden Fortsätzen am Stapes homolog sind (insb. der Processus tympanicus des Stapes mit dem Processus opercularis der Hyomandibula)

4 - bereits die frühesten Tetrapoden besaßen ein Tympanum, welches demjenigen der späteren Tetrapoden homolog ist

5 - der „Ohrschlitz“ der frühen Tetrapoden beherbergte das Tympanum, die frühen Amnioten verloren diesen Einschnitt sekundär, besaßen aber dennoch ein Trommelfell, das mittels anderer Strukturen aufgespannt wurde

6 - die Fenestra ovalis ist auf Tetrapoden beschränkt und bei ihnen allen homolog

7 - es ist sowohl im Stapes der frühen Tetrapoden als auch in der Hyomandibula der Fischartigen ein Foramen vorhanden, jedoch verläuft durch das Foramen des Stapes die Arteria stapediale, durch das Foramen der Hyomandibula der mandibuläre Ramus des VII. Gehirnnerven; die Homologie des Foramen ist daher fraglich

CLACK (1993b) weist darauf hin, daß die ersten beiden Hypothesen auch heute noch von den meisten Autoren anerkannt werden, während die dritte, vierte und fünfte Hypothese zunehmend in Zweifel gezogen werden, vor allem auch durch die Ergebnisse ihrer eigenen Arbeiten an den frühen Stammgruppenvertretern der Tetrapoden. Unsicherheit über die Abfolge der Entwicklungsschritte in der Entwicklung des Mittelohres und des Stapes beruhen vor allem auf zwei Überlegungen. Zum einen unterscheidet sich der Verlauf des Nervus

facialis in der Region der Hyomandibula stark bei den Anamniern und den Amnioten (für eine ausführliche Diskussion siehe LOMBARD und BOLT (1979)). So ist es wahrscheinlich, daß die Entwicklung der Mittelohrstrukturen und die Herausbildung eines Trommelfells bei den Tetrapoden mehrfach unabhängig voneinander abliefen. Die frühesten Tetrapoden waren vermutlich überwiegend oder rein aquatisch, ein luftschallangepaßtes Mittelohr hätte ihnen kaum einen Selektionsvorteil verschafft (COATES und CLACK 1991, 1995; CLACK 1993b). Zum anderen aber spricht vor allem die Morphologie des Stapes der frühen Tetrapoden-Stammgruppenvertreter stark gegen die Annahme einer auditiven Funktion des Mittelohrs. Die Stapedes der frühen Tetrapoden *Acanthostega*, *Greererpeton* und *Pholiderpeton* sind kurze, massive Gebilde, die sicher nicht die Funktion eines Gehörknöchelchens besaßen, wie wir es bei rezenten Tetrapoden beobachten können. Zudem waren die Stapedes nicht immer auf den „Ohrschlitz“ hin ausgerichtet (der *Greererpeton* sogar fehlt), sondern in Richtung des Gaumens. Der Stapes war bei diesen frühen Formen vermutlich noch an der Aufhängung des Palatoquadratbogens beteiligt. Vor allem CLACK (1992, 1994b) vertritt diese Auffassung, da sie bei der fossilen Form *Acanthostega* die für die Tetrapoden vermeintlich typische Autostylie in Frage stellt. Somit wäre das Element Hyomandibula/Stapes nicht für neue (auditive) Funktionen verfügbar gewesen, allerdings auch nicht zur Regulation der Spiracularöffnung.

Spätere temnospondyle Tetrapoden wie *Mastodonsaurus* besaßen einen schlanken, zum „Ohrschlitz“ ausgerichteten Stapes mit offensichtlich auditiver Funktion. Die frühen Amnioten wie *Seymouria* besaßen ebenfalls einen schlanken Stapes, jedoch keine temporale Einbuchtung ihres Schädelhinterrandes. Dennoch dürften sie ein Trommelfell besessen haben, aufgespannt im ausgerandeten Quadratum.

Die unterschiedliche Anatomie dieser Strukturen spricht sehr für eine mehrmals unabhängig entstandene Mittelohrstruktur mit einem Trommelfell. Das Trommelfell der Anuren, der Sauropsiden und der Mammalia ist daher nicht als homolog anzusehen; das Fehlen eines Tympanum bei den Urodelen und den Gymnophionen scheint ein plesiomorpher Zustand zu sein (LOMBARD und BOLT 1979).

Besonders beim sechsten und siebten Punkt handelt es sich um Hypothesen, die noch immer sehr kontrovers diskutiert werden und durch die reine Beobachtung an Fossilien nicht letztgültig geklärt werden können. Die vermutete Homologie zwischen der Fenestra ovalis und der vestibulären Fontanelle bei Fischartigen bspw. beruht vor allem auf der vermeintlich ähnlichen Position beider Strukturen (CLACK 1993b). Im Falle des Foramen im Stapes bzw. in der Hyomandibula hängt es von der Auffassung des jeweiligen Autors ab, welche Struktur

durch das Foramen verlaufend rekonstruiert wird. Da es nahezu unmöglich scheint, jemals fossile Evidenz zu dieser Frage zu erhalten, muß sie mit indirekten Methoden anhand einer Merkmalsverteilung entschieden werden.

Folgendes Schema zeigt die Verteilung der Mittelohrmerkmale der Osteognathostomen (nach RETZIUS 1884; DE BURLET 1934; DE BEER 1937; ROMER 1937; EATON 1939b; WESTOLL 1943; BAIRD 1974; HENSON 1974; WEVER 1978, 1985; LOMBARD und BOLT 1979, 1988; JASLOW et al. 1988; CARROLL 1993; CLACK 1992, 1993a, 1993b, 1994b, 1998 und eigenen Beobachtungen):

	Hyo.5 1.	N. VII 2.	Gef. St. 3.	St.aud. 4.	Spirac. 5.	Tymp. 6.	Fen.ov. 7.	Operc. 8.	Autost. 9.	Per.Sy 10.
<i>Polypterus</i>	0+1	* 0+1	0	0	** 0	0	0	0	0	0
<i>Latimeria</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	? - 0
Dipnoi	0+1	0	0	0	0+1	0	0	0	1	0
Osteolepiformes	0	? - 1	? - 0	0	? - 1	? - 0	0	? - 0	0	? - 0
<i>Acanthostega</i>	? - 1	? - -	? - 0	? - 0	? - 0,1	? - 0	1	? - 0	? - 0	? - -
Temnospondyli	? - 1	? - 0	? - 0	? - 1	? - 1	? - 1	1	? - 0	? - 1	? - 1,2
Gymnophiona	1	0	1	1	2	0	1	? - 0	1	1
Urodela	1	0	0	1	2	0	1	1	1	1
Anura	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Amniota	1	0	? - 1	1	1	1	1	0	1	2

\* Durchtritt des R. hyoideus durch die Hyomandibula zwar nicht bei *Polypterus*, jedoch bei *Amia* und zahlreichen Teleostei

\*\* Fast allen Actinopterygiern fehlt ein Spiraculum, bei *Polypterus* jedoch und wenigen anderen basalen Actinopterygiern kommt es vor

(0) = plesiomorpher Zustand, (1) = abgeleiteter Zustand, (2) = weiterer abgeleiteter Zustand, (? - 0) = vermuteter plesiomorpher Zustand, (? - 1) = vermuteter apomorpher Zustand, (? - -) = über den mutmaßlichen Zustand sind keine Angaben möglich

Merkmale und Zustände:

1. Hyomandibula mit fünf Artikulationsstellen (0) oder weniger (1)
2. Ramus des N. facialis VII zieht durch Hyomandibula (1) oder nicht (0)

3. Gefäß (Arteria stapedialis) zieht durch epihyales Element (1) oder nicht (0)
4. Stapes (Hyomandibula) schlank mit vermuteter auditiver Funktion (1) oder massiv mit anderer Funktion (0)
5. Spiracularhöhle (oder Mittelohrhöhle) vorhanden und nach außen offen (0) oder geschlossen (1) oder nicht vorhanden (2)
6. Tympanum vorhanden (1) oder nicht (0)
7. Fenestra ovalis vorhanden (1) oder nicht (0)
8. Operculum in Fenestra ovalis vorhanden (1) oder nicht (0)
9. Kieferaufhängung autostyl (1) oder nicht (0)
10. Spezialisierung des periotischen Systems lissamphibien- (1) oder amniotentypisch (2) oder fehlend (0)

Zu 1.: Nach dem Standardmodell von EATON (1939b) besitzt das Hyomandibulare ursprünglich fünf typische Artikulationsstellen:

- die beiden an der Ohrkapsel ansetzenden medialen Köpfe (dorsal und ventral)
- den Processus opercularis
- am distalen Ende mit dem Palatoquadratum
- ebenfalls am distalen Ende mit dem Ceratohyale

Bei Betrachtung der Merkmalsverteilung innerhalb der Osteognathostomen fällt allerdings auf, daß dieses Modell in eindeutiger Form allein auf die Osteolepiformes zutrifft. Innerhalb der Actinopterygier setzt die Hyomandibula mal mit einem Kopf, mal mit zwei Köpfen am Cranium an. Bei *Mimia* ist der mediale Kopf der Hyomandibula sehr breit und seine beiden Enden durch eine Verengung getrennt, so daß man von zwei Köpfen sprechen kann. *Latimerias* Hyomandibula besitzt zwar zwei Gelenkungen mit der Ohrkapsel, jedoch keine mit dem Palatoquadratum. Die Hyomandibula der Dipnoi ist stark reduziert. Aber bei einigen devonischen Formen soll von einer doppelköpfigen Artikulation der Hyomandibula gesprochen werden können (JANVIER 1996). Bei den Tetrapoden existieren maximal vier der von EATON genannten Artikulationen, meist jedoch weniger. Für den Grundplan der Osteognathostomata nehmen wir die Hyomandibula mit fünf Artikulationsstellen an. Die Zustände bei den Actinistia und den rezenten Dipnoi sind demnach abgeleitet.

Zu 2.: Bei zahlreichen niederen Osteognathostomen verläuft der Ramus hyoideus des N. facialis VII durch ein Foramen der Hyomandibula hindurch. Dieser Ast verläßt bei den

Chondrichthyes das Cranium rostral und dorsal der Hyomandibula, die hier kein Foramen besitzt. Bei den Actinopterygiern kommen mehrere Zustände vor: der R. hyoideus verläuft hinter der Hyomandibula (z. B. bei *Acipenser*), rostral von ihr (z. B. bei *Gadus*) oder durch sie hindurch (z. B. bei *Amia* und fast allen Teleostei). *Polypterus* scheint hier eher einen Sonderfall darzustellen, denn hier wird die Hyomandibula gabelartig vorn vom Ramus mandibularis VII und hinten vom Ramus hyoideus VII umfaßt. Diese Merkmalsverteilung macht es zweifelhaft, daß der Verlauf des R. hyoideus durch die Hyomandibula ein Grundplanmerkmal der Actinopterygier ist.

Innerhalb der niederen rezenten Sarcopterygier durchläuft der R. hyoideus VII bei *Latimeria* durch die Hyomandibula, bei den Dipnoi, auch bei *Neoceratodus*, jedoch nicht, was nicht verwunderlich ist angesichts der Reduktionstendenz der epihyalen Elemente. Der Ansatzpunkt der Hyomandibula von *Neoceratodus* an der Crista parotica liegt posterodorsal des Truncus hyoideus VII (BARTSCH 1992). Bei den Tetrapoden kommt ein Verlauf durch den Stapes niemals vor. Diese Merkmalsverteilung vor Augen, verwundert es ein wenig, mit welcher Selbstverständlichkeit der R. hyoideus VII bei den Osteolepiformes als durch die Hyomandibula verlaufend rekonstruiert wird. Diese auf EATON (1939b) zurückgehende und oft kopierte Rekonstruktion beruht auf folgender Beobachtung: Das Foramen des Truncus hyomandibularis liegt bei den Osteolepiformes unmittelbar posteroventral des Foramen auf der Hinterseite der Hyomandibula, die hier eine Rinne zum Foramen hin besitzt, was einen Verlauf des Astes durch sie hindurch nahelegt. Darüber hinaus führt uns die prinzipielle Ähnlichkeit in Form und Lage der Hyomandibula bei den Osteolepiformes und *Latimeria* zu der Annahme, daß ein ähnlicher Verlauf des R. hyoideus zu vermuten ist. Ob dies nur diesen Ast betrifft, oder den gesamten Truncus hyomandibularis, kann jedoch nicht entschieden werden.

Höchstwahrscheinlich verlief bei den Osteolepiformes der R. hyoideus des N. facialis topographisch an der hinteren Seite der Spiracularhöhle. Ausgehend von der Homologie von Spiracular- und Mittelohrhöhle wäre der posttympanische Verlauf bei Tetrapoden somit als plesiomorph anzusehen. SHISHKIN (1975) hält daher die Anura hinsichtlich dieses Merkmals für plesiomorph im Vergleich zu den Amnioten.

Zu 3.: Die Arteria stapediale der Tetrapoden ist das Homologon zur Arteria orbitalis der Fischartigen, die von der Aorta carotis interna abzweigt, bevor diese in das Cranium eintritt. Bei den meisten Tetrapoden verläuft diese Arterie dorsal des Stapes, bei einigen ventral (z. B. bei *Sphenodon* und den Serpentes) und bei einigen durch den Stapes (bei Gymnophionen und

den meisten Säugetieren). Diese Merkmalsverteilung legt nahe, daß sich die Situation bei den Gymnophionen konvergent zu derjenigen bei den Säugern entwickelte. Dann aber ist die Annahme dieses Merkmals im Grundplan der Tetrapoden fraglich. Für die Stammgruppenvertreter der Tetrapoden wie *Acanthostega* wäre es sparsamer anzunehmen, daß die *A. stapedialis* nicht durch den Stapes verlief, als eine weitere unabhängige Entstehung zu vermuten.

Alternativ dazu könnte der Verlauf der *A. stapedialis* im Grundplan der Tetrapoden angenommen werden. In diesem Fall ginge man von einer Homologie dieses Zustandes bei *Acanthostega*, den Temnospondyli und anderen frühen Tetrapoden und den Gymnophionen aus. Sekundärer Verlust muß dann bei den Batrachia (Anura+Urodela) und den Amnioten angenommen werden sowie eine sekundäre Neuentstehung innerhalb der Amnioten. Diese Hypothese ist jedoch nicht sparsamer als die vorhergehende.

Zu 4.: Die ursprüngliche Funktion der Hyomandibula besteht in der Aufhängung und Abstützung des Kiefers. Diese Aufgabe erfüllt sie bei den Chondrichthyes (mit Ausnahme der Chimären) und bei den meisten Actinopterygiern. Bei den Tetrapoden sind die Hyomandibula oder Teile von ihr zum Stapes umgewandelt, der in einem völlig anderen Funktionskomplex als Überträger von Luftschwingungen fungiert. Bei den bisher genannten Gruppen ist die Feststellung der Funktion des Stapes unschwer nachzuvollziehen, Schwierigkeiten bereiten uns vor allem die Stammgruppenvertreter der Tetrapoden, deren Stapes zu massiv gebaut scheint, um Schall wirkungsvoll übertragen zu können, andererseits aber auch keine eindeutig abstützende Funktion erkennen läßt. Dies betrifft die Gattung *Acanthostega*, aber auch die Colosteiden. Die Temnospondylen im engeren Sinne dagegen sind leichter zu beurteilen. Ihr Oticalsystm weist eindeutig in die „moderne“ Richtung mit dem schlanken Stapes als Gehörknöchelchen.

Zu 5.: Die Spiracularhöhle ist das Überbleibsel der Kiementasche zwischen dem Mandibular- und dem Hyoidbogen. Bei Knorpelfischen öffnet sich diese über die Spiracularöffnung nach außen. Bei fast allen Osteognathostomen ging diese Öffnung verloren, lediglich *Polypterus* und wenige andere basale Actinopterygier wie die Störe besitzen ein Spiraculum, während es bei allen anderen Actinopterygiern verschwunden ist. Die Spiracularhöhle wird mit der Mittelohrhöhle der Tetrapoden homologisiert, die sich aber nie nach außen öffnet. Dort, wo die Mittelohrhöhle fehlt, geht man in der Regel von einem sekundären Verlust aus (z. B. bei Schlangen, Amphisbaenen), während dies bei Urodelen und Gymnophionen nicht



vergleichbar gut abgesichert ist. Bei den Lungenfischen besitzt zumindest *Neoceratodus* in der Larvalphase noch ein Spiraculum. Es ist unsicher, ob bei fossilen Dipnoern ein Spiraculum im Adultstadium vorhanden war. Bei *Acanthostega* ist ungeklärt, ob ein Spiraculum vorhanden war, von CLACK (1989) wurde diese Möglichkeit in Betracht gezogen.

Zu 6.: Es ist fraglich, ob ein Tympanum im Grundplan der Tetrapoden vorhanden ist. Bei den rezenten Taxa ohne Trommelfell ist der sekundäre Verlust recht gut abgesichert, außer bei den Urodelen und Gymnophionen. Doch hatten sehr wahrscheinlich die Temnospondyli im engeren Sinne, die den Lissamphibien am nächsten stehen, ein Trommelfell in ihrem „Ohrschlitz“, der seinen Namen in dieser Gruppe verdient. Das in der Region des intracraniellen Gelenks bei *Latimeria* zu beobachtende dünne Integument wird aus bereits ausgeführten Gründen nicht als Tympanum betrachtet. Bei den frühen Stammgruppenvertretern der Tetrapoden muß die Existenz eines Trommelfells bezweifelt werden. Wie in Punkt 4. bereits ausgeführt, gibt uns der Bau und die Orientierung des Stapes Hinweise auf eine nichtauditive Funktion. Ein Tympanum kann daher nur für die abgeleiteteren Temnospondyli angenommen werden, nicht aber für ihre basalen Vertreter.

Zu 7.: Die Feststellung dieses Merkmals bereitet keine größeren Schwierigkeiten. Selbst bei den fossilen Arten läßt sich die Fenestra ovalis häufig eindeutig feststellen. Die Verteilung ist eindeutig: während kein Subtetrapode über eine Fenestra ovalis verfügt, kommt sie bei Tetrapoden und den Stammgruppenvertretern der Tetrapoden immer vor, charakterisiert durch das Ansetzen eines medialen Fortsatzes der Hyomandibula bzw. des Stapes. Für die Codierung dieses Merkmals ist es unerheblich, ob dabei der Stapes eine auditive Funktion besaß oder nicht.

Zu 8.: Das operculare Element in der Fenestra ovalis gilt als klassisches Merkmal der Lissamphibia. Den Gymnophionen fehlt es anscheinend, auch wenn HENSON (1974) von einem kleinen Operculum direkt an der Fußplatte des Stapes berichtet. In den klassischen Beschreibungen (z. B. DE BEER 1937 oder OLSON 1966) wird eine derartige Struktur allerdings nicht erwähnt, auch in der vorliegenden Arbeit konnte die Existenz eines Operculum bei Gymnophionen nicht bestätigt werden. Wir folgen hier der Argumentation von LOMBARD und BOLT (1979), die auf die Verlängerung des Processus oticus des Stapes in der Ontogenese der Gymnophionen hinweisen. Ein Teil dieser Verlängerung wurde zuweilen als Homologon des Operculum angesehen, er nimmt jedoch niemals über einen spezialisierten

Muskel Kontakt mit dem Schultergürtel auf. Es ist jedoch möglich, daß die Gymnophionen das Operculum sekundär verloren haben, sie zeigen auch Reduktionen in anderen Strukturkomplexen in Anpassung an ihre fossoriale oder aquatische Lebensweise. Das Operculum wird daher im Grundplan der Lissamphibia als vorhanden angesehen.

Zu 9.: Die Autostylie entwickelte sich mehrfach unabhängig innerhalb der Gnathostomen. Sie kommt bei den Chimären und den Dipnoi vor, vermutlich in konvergenter Anpassung an eine durophage Ernährungsweise. Davon unabhängig entstand eine autostyle Kieferaufhängung auch bei den Tetrapoden. Der Zeitpunkt dieser Entstehung ist jedoch ungewiß. Gerade bei den frühesten Stammgruppenvertretern der Tetrapoden gibt es Zweifel an einem wirklich autostylen Zustand. Nach CLACKS (1989, 1992) Untersuchungen an *Acanthostega* war bei diesem Tier der Schädel nicht autostyl. Die einzigen Verbindungen zwischen Gaumen und Neurocranium/Oticalregion waren die Basipterygoidverbindung sowie der Stapes, der hier möglicherweise als Ansatzpunkt für spiraculäre Muskulatur gedient hat. Die Autostylie läßt sich daher mit einiger Sicherheit nur für die Kronengruppe der Tetrapoden im Grundplan annehmen.

Zu 10.: Die Spezialisierung des perilymphatischen Systems als solches wurde bereits im letzten Abschnitt behandelt. Hier liegt der Schwerpunkt nun auf der Art der Spezialisierung. Bei den Tetrapoden finden wir grundsätzlich zwei unterschiedliche abgeleitete Ausprägungen im periotischen Labyrinth den Verlauf des periotischen Kanals (Helicotrema bei Amnioten) betreffend. Dabei handelt es sich um die Verbindung zwischen dem periotischen Raum medial des Sacculus und jenem lateral des Sacculus. Diese Verbindung verläuft *anterior* des Labyrinths bei Amnioten und *posterior* des Labyrinths bei Lissamphibien (BAIRD 1974). Bei den Temnospondyli könnte die verwandtschaftliche Nähe zu den Lissamphibien auf eine ähnliche Ausprägung deuten, um aber nicht in Gefahr eines Zirkelschlusses zu geraten, wird keine Wertung vorgenommen. Eine Spezialisierung des perilymphatischen Systems wird aber angenommen, da sie für die auditive Funktion als notwendig erachtet wird. Die Verhältnisse bei *Latimeria* betrachten wir, wie bereits im letzten Abschnitt gesagt, als unabhängige Entwicklung.

### 6.3 Die Oticalregion der Sarcopterygier – eine abschließende Betrachtung

Fassen wir die Ergebnisse der vorhergehenden Analyse im Hinblick auf die Grundpläne der Sarcopterygier und der Tetrapoden zusammen, ergibt sich folgendes Bild:

Im Innenohr finden wir an Sinnesendstellen die Ampullen- und die Macula-Organen, auch eine einfache Macula neglecta ist vorhanden. Allerdings dürfen wir im Grundplan weder eine Papilla basilaris noch eine Papilla amphibiorum annehmen. Letztere ist auf die Lissamphibien beschränkt (und war vermutlich auch bei Temnospondylen nicht vorhanden), erstere ist eine Autapomorphie der Tetrapoden. Wahrscheinlich war eine Papilla basilaris nicht einmal bei den frühen Stammgruppenvertretern der Tetrapoden vorhanden, sondern entwickelte sich erst bei den rein terrestrischen Gruppen im Zuge der Herausbildung des an den Luftschall angepaßten Oticalsystems. Die Anatomie der Ohrregion der frühen Formen wie *Acanthostega* mit starker Affinität zum aquatischen Lebensraum und selbst diejenige von späteren Arten wie *Greererpeton* weisen darauf hin, daß der Landgang der Wirbeltiere und die Entwicklung des tetrapodentypischen Ohres vermutlich keine gleichzeitigen Ereignisse waren.

Die Spezialisierungen des periotischen Systems gingen mit der Anpassung an das terrestrische Hören einher und gehören damit zum Grundplan der Tetrapoden i.e.S., jedoch nicht zu dem der Sarcopterygier. Die Ausbildung eines Recessus lagenae gehört dagegen in den Grundplan der Sarcopterygier, da wir dieses Merkmal bereits im Grundplan der Gnathostomen finden.

Der besonders ausgeprägte Recessus utriculi bei den Dipnoi und den Chondrichthyes stellt jeweils eine autapomorphe Bildung dar und gehört weder zum Grundplan der Sarcopterygier noch der Tetrapoden. Schwierig ist die Beurteilung des Ductus endolymphaticus. Ein Ductus endolymphaticus ist in beiden Grundplänen vorhanden, doch kann dies für die Ausbildung des spezialisierten Saccus endolymphaticus nicht angenommen werden. Diese Spezialisierungen innerhalb der Dipnoi, der Lissamphibia und einiger Squamaten werden als Sonderbildungen angesehen.

Die Hyomandibular- bzw. Mittelohrregion betreffend, ergibt sich folgende Situation für den Grundplan der Sarcopterygier: die Hyomandibula hat fünf typische Artikulationsstellen, durch ihr Foramen führt der Ramus hyoideus des N. facialis VII. Ihre Funktion ist Aufhängung bzw. Abstützung des Kiefers, eine Beteiligung an der auditiven Sinneswahrnehmung findet erst bei den Tetrapoden statt. Somit gehört auch die Autostylie nicht zum Grundplan. Eine

Spiracularhöhle gehört zum Grundplan, jedoch kein Spiraculum, Trommelfell oder eine Fenestra ovalis.

Im Grundplan der Tetrapoden i.w.S. (incl. *Acanthostega* und anderer sehr früher tetrapodenartiger Sarcopterygier) ist die Autostylie vermutlich ebenfalls nicht vorhanden, jedoch dürfen wir das Vorhandensein einer Fenestra ovalis als Grundplanmerkmal ansehen. Erst mit der Entstehung des auditiven Apparates der terrestrischen Tetrapoden i.e.S. können wir die Entwicklung eines Trommelfells und eines schlanken Stapes mit auditiver Funktion annehmen. Da aber selbst frühe terrestrische Tetrapoden und sogar die frühesten Amnioten offenbar kein Tympanum besaßen, muß von einer mehrfachen konvergenten Entstehung innerhalb der Tetrapoden ausgegangen werden. Die Merkmalsverteilung im Grundplan der Tetrapoden i.w.S. zeigt ein plesiomorpheres Bild als jene im Standardmodell zur Evolution des Tetrapodenohres.

Eine weitere wichtige Frage ist, inwieweit die rezenten Lissamphibien als Modellorganismen für die Evolution der Ohrregion bei den frühen Tetrapoden herangezogen werden können.

Die engen Beziehungen der Lissamphibien zu den paläozoischen Temnospondylen sind seit längerem bekannt, insb. gelten die Dissorophidae als mögliche Schwestergruppe der rezenten Amphibien. Daß die Lissamphibien innerhalb der Temnospondyli entstanden, ist weitgehend anerkannt. Innerhalb verschiedener Temnospondylengruppen sind progressive Modifikationen der Bezahnung, des Gaumendaches, des Schultergürtels und anderer Strukturen hin zu den Verhältnissen bei den Lissamphibien zu beobachten (MILNER 1993). Zumindest gilt dies für die Anura und Urodela innerhalb der Lissamphibia, die Gymnophiona sind dagegen aufgrund ihrer zahlreichen Reduktionen schwerer zu beurteilen. Um so wichtiger erscheint es zu betonen, daß die Merkmale der Oticalregion keineswegs eindeutig ein Schwestergruppenverhältnis von Anuren und Urodelen nahelegen. Dies wird zwar durch einige nicht-otiale Merkmale angedeutet, doch muß es verwundern, daß bspw. in einem Kladogramm von BENTON (1997) ausgerechnet das Vorhandensein eines Trommelfells als Synapomorphie der Anura und Urodela angeführt wird, obwohl es den Urodelen charakteristischerweise fehlt. Andere gemeinsame Merkmale dieser Gruppen müssen ebenfalls kritisch betrachtet werden, wie bspw. das Vorhandensein des Musculus opercularis, der den Gymnophionen fehlt, aber leicht mit der Reduktion ihres Schultergürtels in Verbindung gebracht werden kann. So mag ein M. opercularis durchaus im Grundplan der Lissamphibien vorhanden sein.

Wenn auch die Merkmale innerhalb der Oticalregion keine eindeutigen Aussagen über die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Lissamphibiengruppen erlauben, so muß doch in Hinblick auf die vermutlich enge Verwandtschaft zu den Temnospondylen auf die sehr stark abgeleiteten Verhältnisse in Relation zu dieser fossilen Gruppe hingewiesen werden. Daher scheinen die Lissamphibien als Modellorganismen für die Evolution des Tetrapodenohres wenig geeignet zu sein.

In Abb. 10 ist ein Kladogramm dargestellt, welches vereinfacht die systematischen Verhältnisse innerhalb der Sarcopterygier zeigt. Lediglich die in dieser Arbeit untersuchten oder angesprochenen Gruppen sind enthalten. Dieses Kladogramm beruht auf weithin anerkannten Merkmalen und stimmt weitgehend mit der in Kap. 2.3 beschriebenen Systematik überein. Für die einzelnen Gruppen werden die neu erworbenen, also apomorphen Merkmale aus den Otical- und Hyalbogenregionen angeführt:

- 1 (Sarcopterygii): Spiraculum geschlossen, fünf Artikulationsstellen an der Hyomandibula
- 2 (Actinistia): Canalis communicans, spezialisierte Sinnesendstelle im Bereich der Lagna bzw. Sacculus, Tandemaufhängung des Unterkiefers
- 3 (Dipnoi + Tetrapodomorpha): Keine Synapomorphien in diesen Bereichen
- 4 (Dipnoi): Autostylie\*, Recessus utriculi\*, ausgeprägter Saccus endolymphaticus\*, Hyomandibula reduziert oder sehr klein
- 5 (Osteolepidida): Keine Autapomorphien in diesen Bereichen
- 6 (Osteolepiformes): Keine Autapomorphien in diesen Bereichen
- 7 (Tetrapoda i.w.S.): Fenestra ovalis, Hyomandibula massiv und mit einem Kopf an der Ohrkapsel
- 8 (*Acanthostega*): Stapes funktionell eingebunden in Spiracularkomplex?
- 9 (Tetrapoda i.e.S.): Papilla basilaris, Periotisches Labyrinth, Tympanum?, Autostylie

10 (Temnospondyli i.e.S.): Periotisches Labyrinth lissamphibientypisch, Stapes mit auditiver Funktion, Tympanum\*

11 (Lissamphibia): Papilla amphibiorum, Opercularis-Komplex

12 (Gymnophiona): Verlust des Opercularis-Komplexes, Arteria stapediale zieht durch Columella\*

13 (Anura): Tympanum\*, Verlust der Macula neglecta

14 (Urodela): Verlust der Macula neglecta

15 (Amniota): Periotisches Labyrinth amniotentypisch, Stapes mit zwei Köpfen, Tympanum\* bei späteren Amnioten, Arteria stapediale zieht durch Stapes\*

\* unabhängige Entstehung

Die Übersicht über die neuerworbenen Merkmale in der Oticalregion und im Hyomandibularbereich macht deutlich, welche große Schwierigkeiten die Betrachtung des Oticalkomplexes als funktionelle Einheit bereitet. Dies betrifft insb. die Strukturen Papilla basilaris, periotisches Labyrinth und Tympanum. Ist man auf der einen Seite aus Gründen der Parsimonie geneigt, die Entstehung aller drei Merkmale gleichzeitig anzunehmen, also bei der Entstehung der Tetrapoden i.e.S., gibt es doch andererseits zahlreiche Hinweise auf eine mehrfach konvergente Entstehung des Tympanum. Gerade den basalen Vertretern der Tetrapodengruppen scheint das Tympanum zu fehlen. Die Papilla basilaris dagegen ist innerhalb der Tetrapoden wahrscheinlich homolog. Ebenso ist ein enger Zusammenhang zwischen der Entstehung der Papilla basilaris und der Entstehung des periotischen Labyrinths zu vermuten. Diese Schwierigkeiten zeigen, daß in dieser Frage nach wie vor große Unsicherheit besteht.

Etwas einfacher ist die Beurteilung der basaleren Gruppen der Sarcopterygier. Wie dargelegt werden konnte, zeigen die Actinistia und Dipnoi keine apomorphen Merkmale innerhalb der Oticalregion, die in Richtung der Tetrapoden weisen. Vielmehr sind die abgeleiteten

Merkmale auch in diesem Strukturkomplex Beweis für die lange und isolierte Entwicklung, die diese Taxa durchliefen.

## 7. Danksagung

Herrn Prof. Dr. Wolfgang Maier, Zoologisches Institut der Universität Tübingen, danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und des Materials, sowie die Betreuung dieser Arbeit und das Interesse an diesem Thema.

Prof. Dr. Hans Fricke vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen stellte unserem Institut großzügig das außergewöhnliche Material von *Latimeria* zur Verfügung.

Für die kritische Durchsicht wesentlicher Teile des Manuskripts und die zahlreichen hilfreichen Diskussionen danke ich herzlich Dr. Ralf Britz.

Dr. Peter Bartsch danke ich für die Erlaubnis, das histologische Material von *Neoceratodus forsteri* und anderer Lungenfische begutachten zu dürfen und für seine wertvollen Hinweise und Bemerkungen hinsichtlich der Evolution und funktionellen Morphologie des Schädels der Dipnoi.

Prof. Dr. Dieter Ammermann danke ich für die Übernahme des Zweitgutachtens.

Durch zahlreiche Hilfen haben Dr. Klaus Eisler, Dr. Sven Gemballa, Dr. Arnold H. Staniczek und Dr. Erich Weber zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen, ihnen allen sei hier herzlich gedankt. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Christian F. Bardele für die Erlaubnis zur Benutzung seines ausgezeichneten Dia-Scanners. Die Qualität des Längsschnittes der adulten *Latimeria* ist der präzisen Arbeit von Jürgen Rösinger zu verdanken. Dr. Marcelo Sánchez-Villagra verbesserte die englischen Textteile erheblich.

Weiterhin bedanke ich mich sehr für die Fertigstellung der Schnittserien durch Frau Monika Meinert und Thi Thi Fussnegger, sowie für die wertvolle Hilfe unserer Institutszeichnerin Gabi Schmid, die die Farbzeichnungen des 3-D-Modells anfertigte. Frau Martina Hohloch stellte mir ihr fotografisches Fachwissen zur Seite.

Anne Cohrs danke ich für ihre stete Hilfsbereitschaft. Weiterhin gilt mein Dank meinen lieben Kollegen des vierten Stocks (Matthias Götz, Martin Großmann, Marion Gschweg, Gisela Pöllmann, Dipl.-Biol. Rainer Thiele, Dipl.-Biol. Irina Ruf und Dr. Felix Vogel), die mich in Zeiten der Not (also immer) aufrechterhielten.

Frau Dr. Karen Hissmann vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen danke ich für ihre wirklich schnelle Hilfe.

Vor allem aber danke ich Kerstin Treiber für ihren unerschöpflichen Zuspruch und das Verständnis für die Unmenge an Zeit, die ich vor dem Computer verbrachte.



Ohne die tatkräftige und moralische Unterstützung durch meine Eltern und meinen Stiefvater wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen. Ihnen sei an dieser Stelle ebenfalls herzlichst gedankt.

Diese Arbeit wurde durch ein Stipendium der Landesgraduiertenförderung (Baden-Württemberg) unterstützt.

## 8. Literatur

- ADAMICKA, P. und H. AHNELT 1976. Beiträge zur funktionellen Analyse und zur Morphologie des Kopfes von *Latimeria chalumnae* Smith. *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **80**, 251-271.
- ADAMICKA, P. und H. AHNELT 1992. Two jaw articulations in *Latimeria chalumnae* (Actinistia, Coelacanthidae). *Zoologische Jahrbücher für Anatomie*, **122**, 107-112.
- ADES, H. W. und H. ENGSTRÖM 1974. Anatomy of the inner ear. In: *Handbook of Sensory Physiology. V/1: Auditory System*. Herausgegeben von W. D. Keidel und W. D. Neff. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 125-158.
- AGAR, W. E. 1906. The development of the skull and visceral arches in *Lepidosiren* and *Protopterus*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **45**, 49-63.
- AHLBERG, P. E. 1991. A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **103**, 241- 287.
- AHLBERG, P. E. 1995. *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. *Nature*, **373**, 420-425.
- AHLBERG, P. E. 1999. Something fishy in the family tree. *Nature*, **397**, 564-565.
- AHLBERG, P. E. und A. R. MILNER 1994. The origin and early diversification of tetrapods. *Nature*, **368**, 507-514.
- AHLBERG, P. E., LUKSEVICS, E. und O. LEBEDEV 1994. The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **343**, 303-328.
- AHLBERG, P. E., CLACK, J. A. und E. LUKSEVICS 1996. Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. *Nature*, **381**, 61-64.
- AHLBERG, P. E. und Z. JOHANSON 1998. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. *Nature*, **395**, 792-794.
- ALEXANDER, R. MCN. 1973. Jaw mechanisms of the coelacanth *Latimeria*. *Copeia*, **1**, 156-158.
- ANDREWS, S. M. 1973. Interrelationships of crossopterygians. In: *Interrelationships of Fishes*. Herausgegeben von P. H. Greenwood, R. S. Miles und C. Patterson, Academic Press, London, 137-177.
- ANTHONY, J. 1980. Évocation des travaux français sur *Latimeria* notamment depuis 1972. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, **208**, 349-367.
- BAIRD, I. L. 1974. Anatomical features of the inner ear in submammalian vertebrates. In: *Handbook of Sensory Physiology. V/1: Auditory System*. Herausgegeben von W. D. Keidel und W. D. Neff. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 159-212.
- BALTER, M. 1997. Morphologists learn to live with molecular upstarts. *Science*, **276**, 1032-1034.

- BARTSCH, P. 1992. On the constructional anatomy of the jaw suspension and the cranial base in the larva of *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870). *Zoologische Jahrbücher für Anatomie*, **122**, 113-127.
- BARTSCH, P. 1993. Development of the snout of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Krefft 1870), with special reference to the cranial nerves. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **74**, 15-29.
- BARTSCH, P. 1994. Development of the cranium of *Neoceratodus forsteri*, with a discussion of the suspensorium and the opercular apparatus. *Zoomorphology*, **114**, 1-31.
- BEMIS, W. E. und T. E. HETHERINGTON 1982. The rostral organ of *Latimeria chalumnae*: Morphological evidence of an electroreceptive function. *Copeia*, **2**, 467-471.
- BEMIS, W. E., BURGGREN, W. und N. E. KEMP (Hrsg.) 1986. *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Alan R. Liss, New York.
- BEMIS, W. E. und G. V. LAUDER 1986. Morphology and function of the feeding apparatus of the lungfish *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi). *Journal of Morphology*, **187**, 81-108.
- BEMIS, W. E. und R. G. NORTHCUTT 1991. Innervation of the basicranial muscle of *Latimeria chalumnae*. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 147-158.
- BENTON, M. J. (Hrsg.) 1993. *The fossil record*, (2. Auflage). Chapman and Hall, London.
- BENTON, M. J. 1997. *Vertebrate Palaeontology*, (2. Auflage). Chapman and Hall, London.
- BERGEIJK, W. A. VAN 1966. Evolution of the sense of hearing. *American Zoologist*, **6**, 371-377.
- BERGEIJK, W. A. VAN 1967. The evolution of vertebrate hearing. In: *Contributions to Sensory Physiology*. Bd. 2. Herausgegeben von W. D. Neff. Academic Press, New York, 1-49.
- BERTMAR, G. 1966. The development of skeleton, blood-vessels and nerves in the dipnoan snout, with a discussion on the homology of the dipnoan posterior nostrils. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **47**, 81-150.
- BISHOP, M. J. und A. E. FRIDAY 1988. Estimating the interrelationships of tetrapod groups on the basis of molecular sequence data. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Herausgegeben von M. J. Benton. Clarendon Press, Oxford, 33-58.
- BJERRING, H. C. 1970. Nervus tenius, a hitherto unknown cranial nerve of the fourth metamere. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **51**, 107-114.
- BJERRING, H. C. 1972. The nervus rarus in coelacanthiform phylogeny. *Zoologica scripta*, **1**, 57-68.
- BJERRING, H. C. 1977. A contribution to structural analysis of the head of craniate animals. *Zoologica scripta*, **6**, 127-183.
- BJERRING, H. C. 1993. Yet another interpretation of the Coelacanthiform basicranial muscle and its innervation. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **74**, 289-299.

- BLAXTER, J. H. S. 1981. The swimbladder and hearing. In: *Hearing and Sound Communication in Fishes*. Herausgegeben von W. N. Tavolga, A. N. Popper und R. R. Fay. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 61-71.
- BOLT, J. R. und R. E. LOMBARD 1992. Nature and quality of the fossil evidence for otic evolution in early tetrapods. In: *The Evolutionary Biology of Hearing*. Herausgegeben von D. B. Webster, R. R. Fay und A. N. Popper. Springer, New York, 377-403.
- BORN, G. 1883. Die Plattenmodellirmethode. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, **22**, 584-599.
- BRUTON, M. N. 1988. Coelacanth Conservation Council/Conseil pour la Conservation du Coelacanth, Newsletter no. 1. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 315-319.
- BRUTON, M. N. und S. E. COUTOUVIDIS 1991. An inventory of all known specimens of the coelacanth *Latimeria chalumnae*, with comments on trends in the catches. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 371-390.
- CAMPBELL, K. S. W. und R. E. BARWICK 1986. Paleozoic lungfishes – a review. In: *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Herausgegeben von W. E. Bemis, W. W. Burggren und N. E. Kemp. Alan R. Liss, New York, 93-131.
- CARLSTRÖM, D. 1963. A crystallographic study of vertebrate otoliths. *Biological Bulletin*, **125** (3), 441-463.
- CARROLL, R. L. 1980. The hyomandibular as a supporting element in the skull of primitive tetrapods. In: *The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates*. 15. Herausgegeben von A. L. Panchen. Academic Press, London and New York, 293-317.
- CARROLL, R. L. 1993. *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. Thieme, Stuttgart und New York.
- CLACK, J. A. 1983. The stapes of the Coal Measures embolomere *Pholiderpeton scutigerum* Huxley (Amphibia: Anthracosauria) and otic evolution in early tetrapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **79**, 121-148.
- CLACK, J. A. 1989. Discovery of the earliest-known tetrapod stapes. *Nature*, **342**, 425-427.
- CLACK, J. A. 1992. The stapes of *Acanthostega gunnari* and the role of the stapes in early tetrapods. In: *The Evolutionary Biology of Hearing*. Herausgegeben von D. B. Webster, R. R. Fay und A. N. Popper. Springer, New York, 405-420.
- CLACK, J. A. 1993a. How to tell a stapes from a hyomandibula, and homologies of the stapedia footplate; new evidence from *Acanthostega*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**, **30A** (Abstract)
- CLACK, J. A. 1993b. Homologies in the fossil record: The middle ear as a test case. *Acta Biotheoretica*, **41**, 391-409.
- CLACK, J. A. 1994a. *Acanthostega gunnari*, a Devonian tetrapod from Greenland; the snout, palate and ventral parts of the braincase, with a discussion of their significance. *Meddelelser om Groenland: Geoscience*, **31**, 1-24.

- CLACK, J. A. 1994b. Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. *Nature*, **369**, 392-394.
- CLACK, J. A. 1996. Otoliths in fossil coelacanths. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16(1)**, 168-171.
- CLACK, J. A. 1997. The evolution of tetrapod ears and the fossil record. *Brain, Behavior and Evolution*, **50**, 198-212.
- CLACK, J. A. 1998. The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the evolution of the otic region in tetrapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **122**, 61-97.
- CLOUTIER, R. und P. E. AHLBERG 1996. Morphology, characters, and the interrelationships of basal sarcopterygians. In: *Interrelationships of Fishes*. Herausgegeben von M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti und G. D. Johnson. Academic Press, San Diego, London, 445-479.
- COATES, M. I. und J. A. CLACK 1991. Fish-like gills and the breathing in the earliest known tetrapods. *Nature*, **352**, 234-236.
- COATES, M. I. und J. A. CLACK 1995. Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4<sup>ème</sup> Série*, **17**, 373-388.
- COPE, E. D. 1890. On the phylogeny of the Vertebrata. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **30**, 278-281.
- CORWIN, J. T. 1981. Audition in elasmobranchs. In: *Hearing and Sound Communication in Fishes*. Herausgegeben von W. N. Tavolga, A. N. Popper und R. R. Fay. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 81-105.
- DAESCHLER, E. B., SHUBIN, N. H., THOMSON, K. S. und W. W. AMARAL 1994. A Devonian tetrapod from North America. *Science*, **265**, 639-642.
- DE BEER, G. R. 1937. *The Development of the Vertebrate Skull*. Clarendon Press, Oxford.
- DE BURLET, H. M. 1928. Über die Papilla neglecta. *Anatomischer Anzeiger*, **66**, 199-209.
- DE BURLET, H. M. 1931. Über die Gliederung des häutigen Labyrinthes. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, **94**, 54-67.
- DE BURLET, H. M. 1934. Vergleichende Anatomie des statoakustischen Organs. a) Die innere Ohrsphäre; b) Die mittlere Ohrsphäre. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 2, 2. Hälfte. Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien.
- DUELLMAN, W.E. 1988. Evolutionary relationships of the Amphibia. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkowiak. John Wiley & Sons, New York, 13-34.
- DUELLMAN, W.E. und L. TRUEB 1985. *The Biology of Amphibians*. McGraw Hill, New York.
- DUNN, E. R. 1941. The "Opercularis" muscle of salamanders. *Journal of Morphology*, **69**, 207-215.

- EATON, T. H. 1939a. A paleoniscid brain case. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **29**, 441-451.
- EATON, T. H. 1939b. The crossopterygian hyomandibular and the tetrapod stapes. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **29**, 109-117.
- EDGEWORTH, F. H. 1923. On the development of the hypobranchial, branchial and laryngeal muscles of *Ceratodus*. With a note on the development of the quadrate and epiphyal. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **67**, 325-368.
- ENLOW, D. H. und S. O. BROWN 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. *Texas Journal of Science*, **8**, 405-443.
- ENLOW, D. H. und S. O. BROWN 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. *Texas Journal of Science*, **9**, 186-214.
- ENLOW, D. H. und S. O. BROWN 1958. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. *Texas Journal of Science*, **10**, 187-230.
- FOREY, P. L. 1980. *Latimeria*: a paradoxical fish. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, **208**, 369-384.
- FOREY, P. L. 1987. Relationships of Lungfishes. *Journal of Morphology Supplement*, **1**, 75-91.
- FOREY, P. L. 1988. Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Nature*, **336**, 727-732.
- FOREY, P. L. 1991a. *Latimeria chalumnae* and its pedigree. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 75-97.
- FOREY, P. L. 1991b. Bloodlines of the coelacanth. *Nature*, **351**, 347-348.
- FOREY, P. L. 1998. *History of the Coelacanth Fishes*. Chapman & Hall, London.
- FOREY, P. L., GARDINER, B. G. und C. PATTERSON 1991. The lungfish, the coelacanth and the cow revisited. In: *Origins of the Major Groups of Tetrapods: Controversies and Consensus*. Herausgegeben von H.-P. Schultze und L. Trueb, Cornell University Press, Ithaca NY, 145-172.
- FORSTER-COOPER, C. 1937. The Middle Devonian fish fauna of Achanarras. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **59**, 223-239.
- FOX, H. 1965. Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. *Journal of Zoology*, **146**, 470-554.
- FRICKE, H. und R. PLANTE 1988. Habitat requirements of the living coelacanth *Latimeria chalumnae* at Grande Comore, Indian Ocean. *Naturwissenschaften*, **75**, 149-151.
- FRICKE, H., HISSMANN, K., SCHAUER, J., REINICKE, O., KASANG, L. und R. PLANTE 1991. Habitat and population size of the coelacanth *Latimeria chalumnae* at Grand Comoro. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 287-300.

- FRITZSCH, B. 1987a. The inner ear of the coelacanth fish *Latimeria* has tetrapod affinities. *Nature*, **29**, 153-154.
- FRITZSCH, B. 1987b. Die Papilla basilaris von *Latimeria chalumnae* und die Evolution von amphibientypischen auditiven Sinnesepithelien. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **80**, 145-146.
- FRITZSCH, B. 1988. Phylogenetic and ontogenetic origin of the dorsolateral auditory nucleus of anurans. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Fritzscht, M. Ryan, W. Wilczynski, W. Hetherington und T. Walkowiak. John Wiley & Sons, New York, 561-586.
- FRITZSCH, B. 1990. Evolution of tetrapod hearing. *Nature*, **344**, 116-116.
- FRITZSCH, B. 1992. The water-to-land transition: Evolution of the tetrapod basilar papilla, middle ear, and auditory nuclei. In: *The Evolutionary Biology of Hearing*. Herausgegeben von D. B. Webster, R. R. Fray und A. N. Popper. Springer, New York, 351-375.
- FRITZSCH, B. 1997. On the role played by ontogenetic remodeling and functional transformation in the evolution of terrestrial hearing. *Brain, Behavior and Evolution*, **50**, 38-49.
- FRITZSCH, B. und M. H. WAKE 1988. The inner ear of gymnophione amphibians and its nerve supply: A comparative study of regressive events in a complex sensory system (Amphibia, Gymnophiona). *Zoomorphology*, **108**, 201-217.
- GAGNIER, P. Y. 1993. *Sacabambaspis janvieri*, Vertébré ordovicien de Bolivie. 1. Analyse morphologique. *Annales de Paléontologie*, **79**, 19-69.
- GARDINER, B. G. und A. W. H. BARTRAM 1977. The homologies of ventral cranial fissures in osteichthyans. In: *Problems in Vertebrate Evolution*. Herausgegeben von S. M. Andrews, R. S. Miles und A. D. Walker, Linnean Society Symposium Series No. 4, Academic Press, London, 227-245.
- GAULDIE, R. W., DUNLOP, D. und J. TSE 1986a. The remarkable lungfish otolith. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **20**, 81-92.
- GAULDIE, R. W., DUNLOP, D. und J. TSE 1986b. The simultaneous occurrence of otoconia and otoliths in four teleost fish species. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **20**, 93-99.
- GAUTHIER, J. A., KLUGE, A. G. und T. ROWE 1988. The early evolution of the Amniota. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Herausgegeben von M. J. Benton. Clarendon Press, Oxford. 103-155.
- GORR, T., KLEINSCHMIDT, T. und H. FRICKE 1991. Close tetrapod relationships of the coelacanth *Latimeria* indicated by haemoglobin sequences. *Nature*, **351**, 394-397.
- GORR, T. und T. KLEINSCHMIDT 1993. Evolutionary relationships of the coelacanth. *American Scientist*, **81**, 72-82.

- GREIL, A. 1913. Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. II. Die epigenetischen Erwerbungen während der Stadien 39-48. *Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, Jena*, **4**, 935-1492.
- HEDGES, S. B., HASS, C. A. und L. R. MAXSON 1993. Relations of fish and tetrapods. *Nature*, **363**, 501-502.
- HENNIG W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- HENNIG W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana & Chicago.
- HENSON, O. W. 1974. Comparative anatomy of the middle ear. In: *Handbook of Sensory Physiology*. V/1: *Auditory System*. Herausgegeben von W. D. Keidel und W. D. Neff. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 40-110.
- HETHERINGTON, T. H. 1988. Metamorphic changes in the middle ear. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Fritzsich, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkowiak. John Wiley & Sons, New York, 339-357.
- HILLIS, D. M., DIXON, M. T. und L. K. AMMERMAN 1991. The relationships of the coelacanth *Latimeria chalumnae*: evidence from sequences of vertebrate 28S ribosomal RNA genes. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 119-130.
- HOLMES, E. B. 1985. Are lungfishes the sister group of tetrapods? *Biological Journal of the Linnean Society*, **25**, 379-397.
- HUXLEY, T. H. 1861. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom*, **10**, 1-40.
- HUXLEY, T. H. 1876. Contributions to morphology. Ichthyopsida. No. 1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1876, 24-59.
- JANVIER, P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, **33**, Clarendon Press, Oxford.
- JANVIER, P. 1998. A cold look at odd vertebrate phylogenies. *Journal of Molecular Evolution*, **46**, 375-377.
- JARVIK, E. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. London, Academic Press.
- JARVIK, E. 1996. The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils and Strata*, **40**, 1-213.
- JASLOW, A. P., HETHERINGTON, T. H. und R. E. LOMBARD 1988. Structure and function of the amphibian middle ear. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Fritzsich, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkowiak. John Wiley & Sons, New York, 69-91.
- JENKINS, D. B. 1981. The utricle in *Ictalurus punctatus*. In: *Hearing and Sound Communication in Fishes*. Herausgegeben von W. N. Tavolga, A. N. Popper und R. R. Fay. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 73-79.



- JØRGENSEN, M. J. 1998. Structure of the hagfish inner ear. In: *The Biology of Hagfishes*. Herausgegeben von J. M. Jørgensen, J. P. Lomholt, R. E. Weber und H. Malte. Chapman & Hall, London, 557-563.
- KEMP, A. 1986. The biology of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Kreffft 1870). In: *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Herausgegeben von W. E. Bemis, W. W. Burggren und N. E. Kemp. Alan R. Liss, New York, 181-198.
- KEMP, A. 1999. Ontogeny of the skull of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Osteichthyes: Dipnoi). *Journal of Zoology*, **248**, 97-137.
- KINGSBURY, B. F. und H. D. REED 1908. The Columella auris in Amphibia. *The Anatomical Record* **2**, 81-91.
- KLEEREKOPER, H. 1972. The sense organs. In: *The Biology of Lampreys*. Herausgegeben von M. W. Hardisty und I. C. Potter. Academic Press, London und New York, 373-404.
- LAUDER, G. V. 1980. The role of the hyoid apparatus in the feeding mechanism of the Coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Copeia*, **1**, 1-9.
- LEWIS, E. R. und R. E. LOMBARD 1988. The amphibian inner ear. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkoviak. John Wiley & Sons, New York, 93-123.
- LIEM, K. F. 1967. A morphological study of *Luciocephalus pulcher*, with notes on gular elements in other Recent teleosts. *Journal of Morphology*, **121(2)**, 103-134.
- LIEM, K. F., BEMIS, W. E., WALKER, W. F. Jr. und L. GRANDE 2001. *Functional Anatomy of the Vertebrates*. 3. Auflage. Harcourt, Orlando und New York.
- LOMBARD, R. E. und J. R. BOLT 1979. Evolution of the tetrapod ear: an overview and reinterpretation. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, **11**, 19-76.
- LOMBARD, R. E. und J. R. BOLT 1988. Evolution of the stapes in Paleozoic tetrapods. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkoviak. John Wiley & Sons, New York, 37-67.
- LOMBARD, R. E. und S. S. SUMIDA 1992. Recent progress in understanding early tetrapods. *American Zoologist*, **32**, 609-622.
- LOWENSTEIN, O. E. 1971. The Labyrinth. In: *Fish Physiology. Vol. V: Sensory Systems and Electric Organs*. Herausgegeben von W. S. Hoar und D. J. Randall. Academic Press, New York und London, 207-240.
- LOWENSTEIN, O. E. 1974. Comparative morphology and physiology. In: *Vestibular System Part I: Basic Mechanics*. VI/1. Herausgegeben von H. H. Kornhuber. Springer, New York, Berlin, Heidelberg. 75-120.
- MANN, D. A., LU, Z., HASTINGS, M. C. und A. N. POPPER 1998. Detection of ultrasonic tones and simulated dolphin echolocation clicks by a teleost fish, the American shad (*Alosa sapidissima*). *Journal of the Acoustical Society of America*, **104 (1)**, 562-568.

- MARINELLI, W. und A. STRENGER 1954. *Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. I. Lieferung: Lampetra fluviatilis (L.)*. Deuticke, Wien.
- MARSHALL, C. und H.-P. SCHULTZE 1992. Relative importance of molecular, neontological, and paleontological data in understanding the biology of the vertebrate invasion of land. *Journal of Molecular Evolution*, **35**, 93-101.
- MCCOSKER, J. E. 1979. Inferred natural history of the living coelacanth. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, **134**, 17-24.
- MEYER, A. 1995. Molecular evidence on the origin of tetrapods and the relationships of the coelacanth. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 111-116.
- MEYER, A. und A. C. WILSON 1990. Origin of tetrapods inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish. *Journal of Molecular Evolution*, **31**, 359-364.
- MEYER, A. und A. C. WILSON 1991. Coelacanth's relationships. *Nature*, **353**, 219-219.
- MEYER, A. und S. I. DOLVEN 1992. Molecules, fossils, and the origin of tetrapods. *Journal of Molecular Evolution*, **35**, 102-113.
- MILES, R. S. 1977. Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **61**, 1-328.
- MILLOT, J. und J. ANTHONY 1958. *Anatomie de Latimeria chalumnae. I. Squelette, muscles et formations de soutien*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- MILLOT, J. und J. ANTHONY 1965. *Anatomie de Latimeria chalumnae. II. Système nerveux et organes des sens*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- MILLOT, J., ANTHONY, J. und D. ROBINEAU 1978. *Anatomie de Latimeria chalumnae. III. Appareil digestif, appareil respiratoire, appareil uro-génital, glandes endocrines, appareil circulatoire, téguments, écailles, conclusions générales*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- MILNER, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Herausgegeben von M. J. Benton. Clarendon Press, Oxford, 59-102.
- MILNER, A. R. 1993. The Paleozoic relatives of Lissamphibians. *Herpetological Monographs*, **7**, 8-27.
- MØLLER, A. R. 1974. Function of the middle ear. In: *Handbook of Sensory Physiology. V/1: Auditory System*. Herausgegeben von W. D. Keidel und W. D. Neff. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 491-517.
- NORTHCUTT, R. G. und W. E. BEMIS 1993. Cranial nerves of the coelacanth, *Latimeria chalumnae* (Osteichthyes: Sarcopterygii: Actinistia), and comparisons with other Craniata. *Brain, Behavior and Evolution*, **42** [Suppl. 1], 1-74.
- OLSON, E. C. 1966. The middle ear - morphological types in amphibians and reptiles. *American Zoologist*, **6**, 399-419.

- PANCHEN, A. L. 1989. Ears and vertebrate evolution. *Nature*, **342**, 342-343.
- PANCHEN A. L. und T. R. SMITHSON 1987. Character diagnosis, fossils, and the origin of tetrapods. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **62**, 341-438.
- PANCHEN, A. L. und T. R. SMITHSON 1988. The relationships of the earliest tetrapods. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Herausgegeben von M. J. Benton. Clarendon Press, Oxford, 1-31.
- POUYAUD, L., WIRJOATMODJO, S., RACHMATIKA, I., TJAKRAWIDJAJA, A., HADIATY, R. und W. HADIE 1999. Une nouvelle espèce de coelacanthé. Preuves génétiques et morphologiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la vie*, **322**, 261-267.
- RETZIUS, G. 1880. Zur Kenntnis des inneren Gehörorgans der Wirbelthiere. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung*.
- RETZIUS, G. 1881. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere : I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien*. Samson und Wallin, Stockholm.
- RETZIUS, G. 1884. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere : II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere*. Samson und Wallin, Stockholm.
- ROBINEAU, D. und J. ANTHONY 1973. Biomécanique du crâne de *Latimeria chalumnae* (Poisson crossoptérygien coelacanthidé). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **276**, 1305-1308.
- ROMER, A. S. 1937. The braincase of the carboniferous crossopterygian *Megalichthys nitidus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **82**, 1-73.
- ROMER, A. S. 1941. Notes on the Crossopterygian hyomandibular and braincase. *Journal of Morphology*, **69**, 141-160.
- ROMER, A. S. 1955. Herpetichthys, Amphibioidea, Choanichthys or Sarcopterygii? *Nature*, **176**, 126.
- ROMER, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*, (2. Aufl.), University of Chicago Press, Chicago.
- ROMER, A. S. 1969. A temnospondylous labyrinthodont from the Lower Carboniferous. *Kirtlandia*, **6**, 1-20.
- ROSEN, D. E., FOREY, P. L., GARDINER, B. G. und C. PATTERSON 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **167**, 163-275.
- SAIDEL, W. M. und A. N. POPPER 1987. Sound reception in two anabantid fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **88A**, 37-44.
- SARASIN, P. und F. SARASIN 1892. Über das Gehörorgan der Caeciliiden. *Anatomischer Anzeiger*, **7**, 812-815.
- SCHNEIDER, H. 1941. Die Bedeutung der Atemhöhle der Labyrinthfische für ihr Hörvermögen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **29**, 172-194.

- SCHOCH, R.R. 1999. Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Wuerttemberg, Bayern, Thuringen). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B.*, **278**, 1-175.
- SCHOCH, R.R. 2000. The stapes of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER 1828) - structure, articulation, ontogeny, and functional implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **215 (2)**, 177-200.
- SCHULTZE, H.-P. 1970. Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. *American Museum Novitates*, **2408**, 1-10.
- SCHULTZE, H.-P. 1981. Hennig und der Ursprung der Tetrapoda. *Paläontologische Zeitschrift*, **55**, 71-86.
- SCHULTZE, H.-P. 1987. Dipnoans as sarcopterygians. In: *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Herausgegeben von W. E. Bemis, W. W. Burggren und N. E. Kemp. Alan R. Liss, New York, 39-74.
- SCHULTZE, H.-P. 1988. Notes on the structure and phylogeny of vertebrate otoliths. *Copeia*, **1**, 257-259.
- SCHULTZE, H.-P. 1991a. Der Ursprung der Tetrapoden – ein lebhaft diskutiertes altes Problem. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **84**, 135-151.
- SCHULTZE, H.-P. 1991b. A comparison of controversial hypotheses on the origin of tetrapods. In: *Origins of the Major Groups of Tetrapods: Controversies and Consensus*. Herausgegeben von H.-P. Schultze und L. Trueb. Cornell University Press, Ithaca NY, 29-67.
- SCHULTZE, H.-P. 1991c. CT scan reconstruction of the palate region of *Latimeria chalumnae*. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 183-192.
- SCHULTZE, H.-P. 1993. Patterns of diversity in the skulls of jawed fishes. In: *The Skull. Vol. 2: Patterns of Structural and Systematic Diversity*. Herausgegeben von J. Hanken und B. K. Hall. The University of Chicago Press, Chicago und London, 189-254.
- SCHULTZE, H.-P. und K. S. W. CAMPBELL 1986. Characterization of the Dipnoi, a monophyletic group. In: *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Herausgegeben von W. E. Bemis, W. W. Burggren und N. E. Kemp. Alan R. Liss, New York, 25-37.
- SCHULTZE, H.-P. und R. CLOUTIER 1991. Computed tomography and magnetic resonance imaging studies of *Latimeria chalumnae*. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 159-181.
- SHARP, P. M., LLOYD, A. T. und D. G. HIGGINS 1991. Coelacanth's relationships. *Nature*, **353**, 218-219.
- SHEPHERD, C. E. 1914. Comparisons of otoliths found in fishes. *Zoologist*, **18** Ser. 4, 103-109.
- SHISHKIN, M. A. 1975. Labyrinthodont middle ear and some problems of amniote evolution. *Colloque internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, **218**, 337-348.
- SMITHSON, T. R. und K. S. THOMSON 1982. The hyomandibular of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves (Pisces: Crossopterygii) and the early evolution of the tetrapod stapes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **74**, 93-103.

- SOLLAS, W. J. 1904. A method for the investigation of fossils by serial sections. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **196**, 259-265.
- STARCK, D. 1982. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Band 3: Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- STOCK, D. W., MOBERG, K. D., MAXSON, L. R. und G. S. WHITT 1991. A phylogenetic analysis of the 18S ribosomal RNA sequence of the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Environmental Biology of Fishes*, **32**, 99-117.
- STOCK, D. W. und D. L. SWOFFORD 1991. Coelacanth's relationships. *Nature*, **353**, 217-218.
- SUZUKI, N. und T. HAMADA 1990. Three dimensional analysis of coelacanth body structure by computer graphics and X-ray CT images. *Scientific Papers of the College of Arts and Sciences University of Tokyo*, **40**, 49-61.
- THOMSON, K. S. 1966. Intracranial mobility in the coelacanth. *Science*, **153**, 999-1000.
- THOMSON, K. S. 1967. Mechanisms of intracranial kinetics in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii) and their relatives. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)*, **46**, 223-253.
- THOMSON, K. S. 1970. Intracranial movement in the coelacanth *Latimeria chalumnae* Smith (Osteichthyes, Crossopterygii), *Postilla*, **149**, 1-12.
- TRUEB, L. und R. CLOUTIER 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intra-relationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Herausgegeben von H.-P. Schultze und L. Trueb, Cornell University Press, Ithaca NY, 223-313.
- VOGEL, W.O.P. und U. MATTHEUS 1998. Lymphatic vessels in lungfishes (Dipnoi). I. The lymphatic vessel system in Lepidosireniformes. *Zoomorphology*, **117**, 199-212.
- VOGEL, W.O.P., HUGHES, G.M. und U. MATTHEUS 1998. Non-respiratory blood vessels in *Latimeria* gill filaments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **353**, 465-475.
- VOROBYEVA, E.I. und H.-P. SCHULTZE 1991. Description and systematics of panderichthyid fishes with comments on their relationships to tetrapods. In: *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Herausgegeben von H.-P. Schultze und L. Trueb, Cornell University Press, Ithaca NY, 68-109.
- WATSON, D. M. S. 1925. The internal ear of *Osteolepis*. *Journal of Anatomy*, **59**, 385-386.
- WÄGELE, J. W. 2000. *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. Pfeil, München.
- WERNER, C.F. 1960. *Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen*. VEB Georg Thieme, Leipzig.
- WERSÄLL, J. und D. BAGGER-SJÖBÄCK 1974. Morphology of the vestibular sense organ. In: *Vestibular System Part I: Basic Mechanics*. VI/1. Herausgegeben von H. H. Kornhuber. Springer, New York, Heidelberg, Berlin, 123-170.

WESTOLL, T. S. 1943. The hyomandibular of *Eusthenopteron* and the tetrapod middle ear. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, **131**, 393-414.

WEVER, E. G. 1974. The evolution of vertebrate hearing. In: *Handbook of Sensory Physiology*. V/1: *Auditory System*. Herausgegeben von W. D. Keidel und W. D. Neff. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, 423-454.

WEVER, E. G. 1978. *The Reptile Ear*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

WEVER, E. G. 1985. *The Amphibian Ear*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

ZAKON, H. H. und W. WILCZYNSKI 1988. The physiology of the anuran eighth nerve. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Herausgegeben von B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. H. Hetherington und W. Walkowiak. John Wiley & Sons, New York, 125-155.

ZARDOYA, R. und A. MEYER 1996. Evolutionary relationships of the coelacanth, lungfishes, and tetrapods based on the 28S ribosomal RNA gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 5449-5454.

ZHU, M., YU, X. und P. JANVIER 1999. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature*, **397**, 607-610.

## 9. Physikalische Grundlagen

Schall – eine Störung, die sich durch ein elastisches Material fortpflanzt mit einer für dieses Material charakteristischen Geschwindigkeit; gewöhnlich ausgelöst durch Ausstrahlung von einer festen vibrierenden Oberfläche oder einer fließenden Störung

Schalldruck - ist der durch die Schallschwingung hervorgerufene Wechseldruck; er ist durch die Differenz zwischen dem momentan herrschenden Druck und dem statischen Druck bestimmt

Schallschnelle - gibt die Geschwindigkeit an, mit der sich die einzelnen Teilchen des Schallfeldes um ihre Ruhelage bewegen; sie wird bestimmt aus der ersten Ableitung der Elongation nach der Zeit

Schallkennimpedanz - Quotient aus Schalldruck zu Schallschnelle, d.h. das Verhältnis des effektiven Schalldrucks an einem Punkt eines akustischen Mediums oder mechanischen Körpers zu der effektiven Partikelgeschwindigkeit an diesem Punkt

Schallintensität - ergibt sich als der zeitliche Mittelwert der Energiestromdichte; sie ist die mittlere Schallenergie, die je Zeiteinheit durch eine Fläche strömt

Schallfeld – Gesamtheit der einen Raum erfüllenden Schallwellen; das Schallfeld unterteilt sich in :

Nahfeld: Schall wird in diesem Bereich durch „particle displacement“ übertragen, beruht also auf der Vor- und Rückwärtsbewegung von Molekülen; diese Bewegung ist vektororientiert, also gerichtet; hierbei liegen sehr komplizierte Verhältnisse vor, so daß Bereiche mit Druckminima und -maxima sowie Phasenunterschieden berücksichtigt werden müssen; die Nahfeldlänge ist durch das letzte Maximum auf der akustischen Achse definiert; besonders von Bedeutung bei der Wahrnehmung durch die Macula-Organ

Fernfeld: Übertragung des Schalls hier durch Druckwellen („pressure waves“), also durch alternierende Kompression und Expansion des Mediums; diese Bewegung ist nicht gerichtet wie das „particle displacement“; kennzeichnet den sich an das Nahfeld anschließenden monotonen Abfall der Druckamplitude, hier ergeben sich einfachere Verhältnisse; von Bedeutung bei Schallwahrnehmung mittels eines gasgefüllten Raums

Für das Hören in Luft oder im Wasser sind vor allem die Variablen Schallkennimpedanz und die Aufteilung des Schallfeldes in Nah- und Fernfeld von Bedeutung. Die Impedanz im Wasser unterscheidet sich erheblich von jener in der Luft (daher der Begriff des „impedanzwandelnden“ Ohrs). In einem nichtdispersiven Medium wie Luft ist die Schallgeschwindigkeit von der Frequenz der Schallwelle unabhängig, während in einem dispersiven Medium wie Wasser die Schallgeschwindigkeit eine Funktion der Frequenz ist. Daraus folgt, daß es nicht möglich ist, ein spezifisches akustisches Sinnesorgan gleichzeitig für das Hören im Wasser und in der Luft zu optimieren.

Einen Überblick über die generelle Funktionsweise des Tetrapoden-Mittelohres gibt der Artikel von MØLLER (1974).



## 10. Verzeichnis der Abkürzungen

Die Bezeichnungen der anatomischen Strukturen lehnen sich bewußt an diejenigen in den großen Monographien über *Latimeria* an (MILLOT und ANTHONY 1958, 1965; MILLOT et al. 1978), teilweise wurden englische Abkürzungen aus der Arbeit von NORTHCUTT und BEMIS (1993) übernommen, um größtmögliche und schnelle Vergleichbarkeit zu gewährleisten.

A. carot. int.	Arteria carotis interna
A. ventr.	Aorta ventralis
ADLL	anterodorsal lateral line nerve (anterodorsaler Lateralisnerv)
Ang.	Angulare
aOLL	vorderer Ast des oticalen Lateralisnerven
Arc.	Arcuale
AVLL	anteroventral lateral line nerve (anteroventraler Lateralisnerv)
Basiocc. subch.	Basioccipitale subchordalis (=Basioccipitale)
Basiocc. suprach.	Basioccipitale suprachordalis (=Supraoccipitale)
Basisph.	Basisphenoid
Branch. 4	vierter Branchialbogen
Bulb. art.	Bulbus arteriosus
Can. comm.	Canalis communicans
Can. jug.	Canalis jugularis
Can. ot.	Canalis oticus
Can. pOLL	Kanal für hinteren oticalen Lateralisnerven
Can. semicirc. a.	Canalis semicircularis anterior
Can. semicirc. h.	Canalis semicircularis horizontalis
Can. semicirc. p.	Canalis semicircularis posterior
Cart. ethmosph.	Cartilago ethmosphenoidalis
Cart. Meck.	Cartilago Meckeli
Cart. operc.	Cartilago opercularis
Cart. ot. occ.	Cartilago oto-occipitalis
Cav. cran.	Cavum cranii
Cav. rostr. a.	Cavum rostrale anterior
Cav. rostr. med.	Cavum rostrale medialis
Cav. spir.	Cavum spiracularis
Cer. br. 1-5	Ceratobranchiale 1-5
Cer. hy.	Ceratohyale
Ch.	Chorda dorsalis
Cist. peri.	Cisterna perilymphatica
Col.	Columella
Com. pOLL	Commissur des hinteren Astes des OLL zum STLL
Cop.	Copula
Cor.	Coracoid (Scapulocoracoid)
Cr. amp.	Crista ampullaris
Cr. comm.	Crus commune
Cr. parot.	Crista parotica
Dors. sel.	Dorsum sellae
dR1PLL	erster dorsaler Ramus des PLL

dR2PLL	zweiter dorsaler Ramus des PLL
dSTLL	dorsaler Ast des supratemporalen Lateralisnerven
Duct. endol.	Ductus endolymphaticus
Duct. peri.	Ductus perilymphaticus
Entopt.	Entopterygoid
Epibr. 1-5	Epibranchiale 1-5
Exocc.	Exoccipitale
Extrasc. lat.	Extrascapulare lateralis
Extrasc. med.	Extrascapulare medialis
F. hyp.	Fossa hypophyseos
Floc.	Flocculus
For. duct. endol.	Foramen für Ductus endolymphaticus
For. hyom. maj.	Foramen hyomandibularis major
For. hyom. min.	Foramen hyomandibularis minor
For. jug. ant.	Foramen jugulare anterior
For. jug. post.	Foramen jugulare posterior
For. mag.	Foramen magnum
For. n. VII	Foramen für den N. facialis VII
For. n. VIII	Foramen für den N. stato-acusticus VIII
For. n. IX	Foramen für den N. glossopharyngeus IX
For. n. X	Foramen für den N. vagus X
Gang. ADLL	Ganglion des anterodorsalen Lateralisnerven
Gang. AVLL	Ganglion des anteroventralen Lateralisnerven
Gang. OLL	Ganglion des oticalen Lateralisnerven
Gang. V	Ganglion des N. trigeminus V
Gang. VII	Ganglion des N. facialis VII
Gang. VIII	Ganglion des N. stato-acusticus VIII
Gang. lat. IX	laterales Ganglion des N. glossopharyngeus IX
Gang. med. IX	mediales Ganglion des N. glossopharyngeus IX
Gang. lat. X	laterales Ganglion des N. vagus X
Gang. med. X	mediales Ganglion des N. vagus X
Geh.	Gehirn
Hamul.	Hamuloquadratum
Hyomand.	Hyomandibula/Hyomandibulare
Hyp.	Hypophyse
Infraorb.	Infraorbitale
Interh.	Interhyale
Intertemp.	Intertemporale (Frontoparieto-Intertemporale, Postparietale)
Lag.	Lagena
Lig. hyos.	Ligamentum hyosuspensorium
M. add. hyomand.	Musculus adductor hyomandibularis
M. add. mand.	Musculus adductor mandibulae
M. add. pal. quadr.	Musculus adductor palatoquadrati
M. basicr.	Musculus basicranialis
M. c. oes.	Musculus constrictor oesophagi
M. cor. man.	Musculus coracomandibularis
M. epax.	epaxonische Rumpfmuskulatur
M. hypax.	hypaxonische Rumpfmuskulatur
M. interbr. int	Musculus interbrachialis internus
M. operc.	Musculus opercularis
M. st. hy.	Musculus sternohyoideus

Mac. negl.	Macula neglecta
Mac. sac.	Macula sacculi
Mac. utr.	Macula utriculi
Mac. lag.	Macula lagenae
Metapt.	Metapterygoid
MLL	middle lateral line nerv (mittlerer Lateralisnerv)
mSTLL	medialer Ast des supratemporalen Lateralisnerven
N. II	Nervus opticus II
N. III	Nervus oculomotorius III
N. IV	Nervus trochlearis IV
N. V	Nervus trigeminus V
N. VI	Nervus abducens VI
N. VII	Nervus facialis VII
N. VIII	Nervus stato-acusticus VIII
N. IX	Nervus glossopharyngeus IX
N. X	Nervus vagus X
N. prof.	Nervus profundus
N. spin.	Nervus spinalis
Ohrk.	Ohrkapsel
OLL	otical lateral line nerve (oticaler Lateralisnerv)
Operc.	Operculare
Otol.	Otolith
Pal. quadr.	Palatoquadratum
Pap. amph.	Papilla amphibiorum
Pap. bas.	Papilla basilaris
Parasph.	Parasphenoid
Ped. hyp.	Pedunculus hypophyseos
Phar. br. 1-5	Pharyngobranchiale 1-5
Pleurosph.	Pleurosphenoid
PLL	posterior lateral line nerv (hinterer Lateralisnerv)
pOLL	hinterer Ast des oticalen Lateralisnerven
Postorb.	Postorbitale
Postr. med.	Postrostrale medialis
Posttemp.	Posttemporale
Praeocc. subch. a.	Praeoccipitale subchordalis anterior
Praeocc. subch. p.	Praeoccipitale subchordalis posterior
Praeocc. suprach.	Praeoccipitale suprachordalis
Praeoperc.	Praeoperculare
Proc. ant. proot.	Processus anterior prootici
Proc. antot.	Processus antoticus des Basisphenoid
Proc. asc. metapt.	Processus ascendens metapterygoidei
Proc. conn.	Processus connectens
Proc. desc. intert.	Processus descendens intertemporalis
Proc. operc.	Processus opercularis des Hyomandibulare
Proot.	Prooticum
Quadr.	Quadratum
R. ant. VIII	vorderer Ast des N. stato-acusticus
R. bucc. ADLL	Ramus buccalis des anterodorsalen Lateralisnervs
r. d. R. posttr. IX	dorsaler Ramulus des R. posttr. IX
R. hy. VII	Ramus hyoideus VII
r. l. operc. VII	lateral Ramulus des R. operc. VII

r. l. R. phar. IX	lateral Ramulus des R. phar. IX
r. l. R.1 phar. X	lateral Ramulus des R.1 phar. X
r. m. operc. VII	medialer Ramulus des R. operc. VII
r. m. R. phar. IX	medialer Ramulus des R. phar. IX
r. m. R.1 phar. X	medialer Ramulus des R.1 phar. X
R. mand. V	Ramus mandibularis V
R. mand. VII	Ramus mandibularis VII
R. mand. AVLL	Ramus mandibularis AVLL
R. max. V	Ramus maxillaris V
R. operc. VII	Ramus opercularis VII
R. ophth. sup. ADLL	Ramus ophthalmicus superior des anterodorsalen Lateralisnervs
R. palat. VII	Ramus palatinus VII
R. phar. IX	Ramus pharyngeus IX
R.1 phar. X	erster pharyngealer Ramus X
R.2 phar. X	zweiter pharyngealer Ramus X
R. post. VIII	hinterer Ast des N. stato-acusticus
R. posttr. IX	Ramus posttrematicus IX
R. praetr. IX	Ramus praetrematicus IX
R.1 praetr. X	erster praetrematischer Ramus X
R.2 praetr. X	zweiter praetrematischer Ramus X
r. v. R. posttr. IX	ventraler Ramulus des R. posttr. IX
r3pOLL	dritter Ramulus des hinteren Astes des oticalen Lateralisnervs
Rec. lag.	Recessus lagenae
Rec. utr.	Recessus utriculi
Sacc.	Sacculus
Sacc. endol.	Sacculus endolymphaticus
Sacc. rostr.	Sacculus rostralis
Scl.	Scleralknorpel
Sept. interorb.	Septum interorbitale
Sept. nasi	Septum nasi
Squam.	Squamosum
Styloh.	Stylohyale
STLL	supratemporal lateral line nerv (supratemporaler Lateralisnerv)
Suboperc.	Suboperculare
Supraocc.	Supraoccipitale
Suprasc.	Suprascapula
Supratemp.	Supratemporale
Symph. mand.	Symphysis mandibularis
Syml.	Symplecticum
Tr. X	Truncus des N. vagus X
Tr. hyomand. VII	Truncus hyomandibularis VII
Tr. POL	gemeinsamer Stamm der postotischen Lateralisnerven (MLL, STLL, PLL)
Uroh.	Urohyale
Utr.	Utriculus
visc. X	visceraler Ast X
V. jug.	Vena jugularis
Ventr.	Ventrikel
vSTLL	ventraler Ast des supratemporalen Lateralisnerven

**11. Abbildungen**

Abb. 1: Medianer Sagittalschnitt des Kopfes einer adulten *Latimeria*.



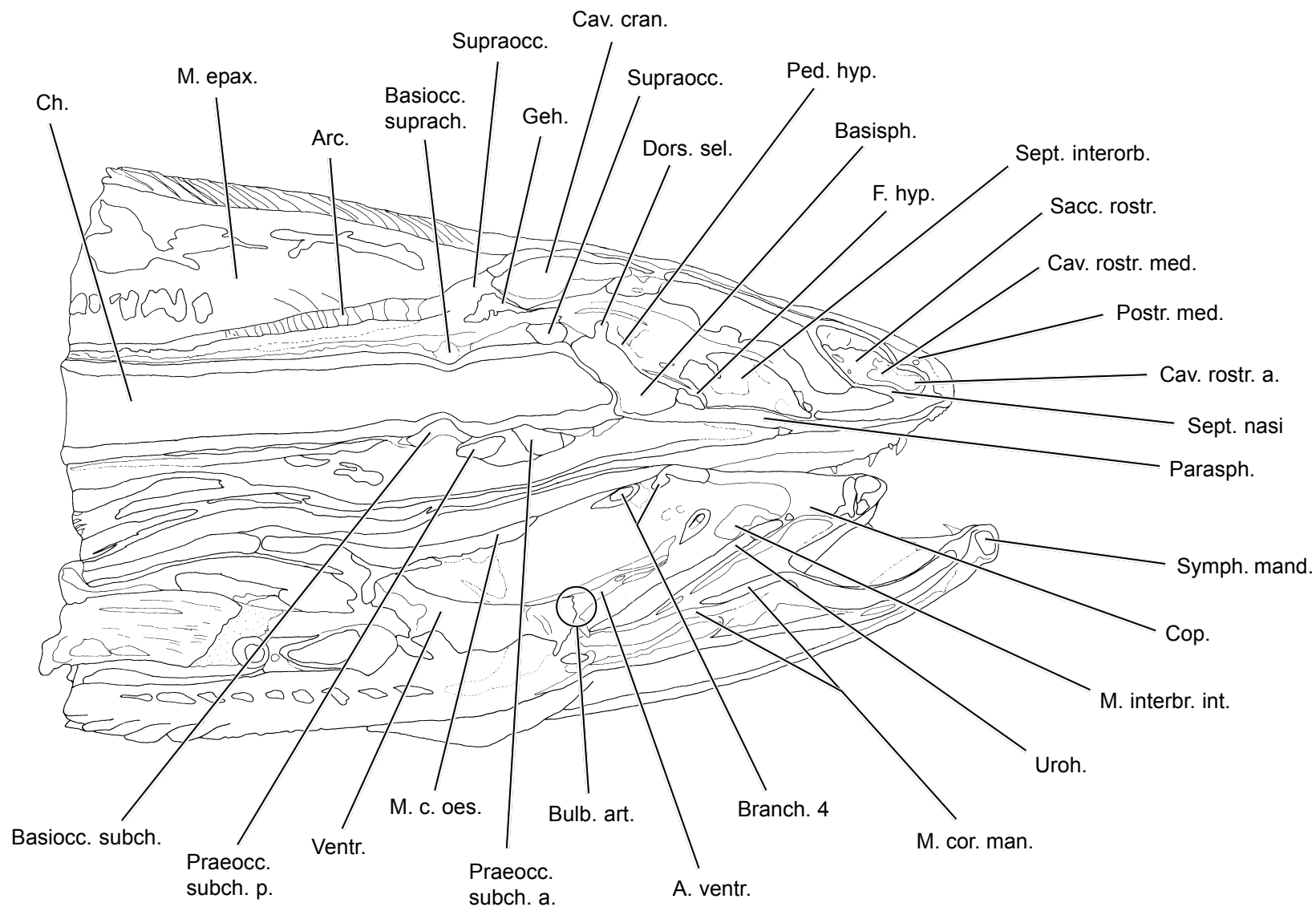
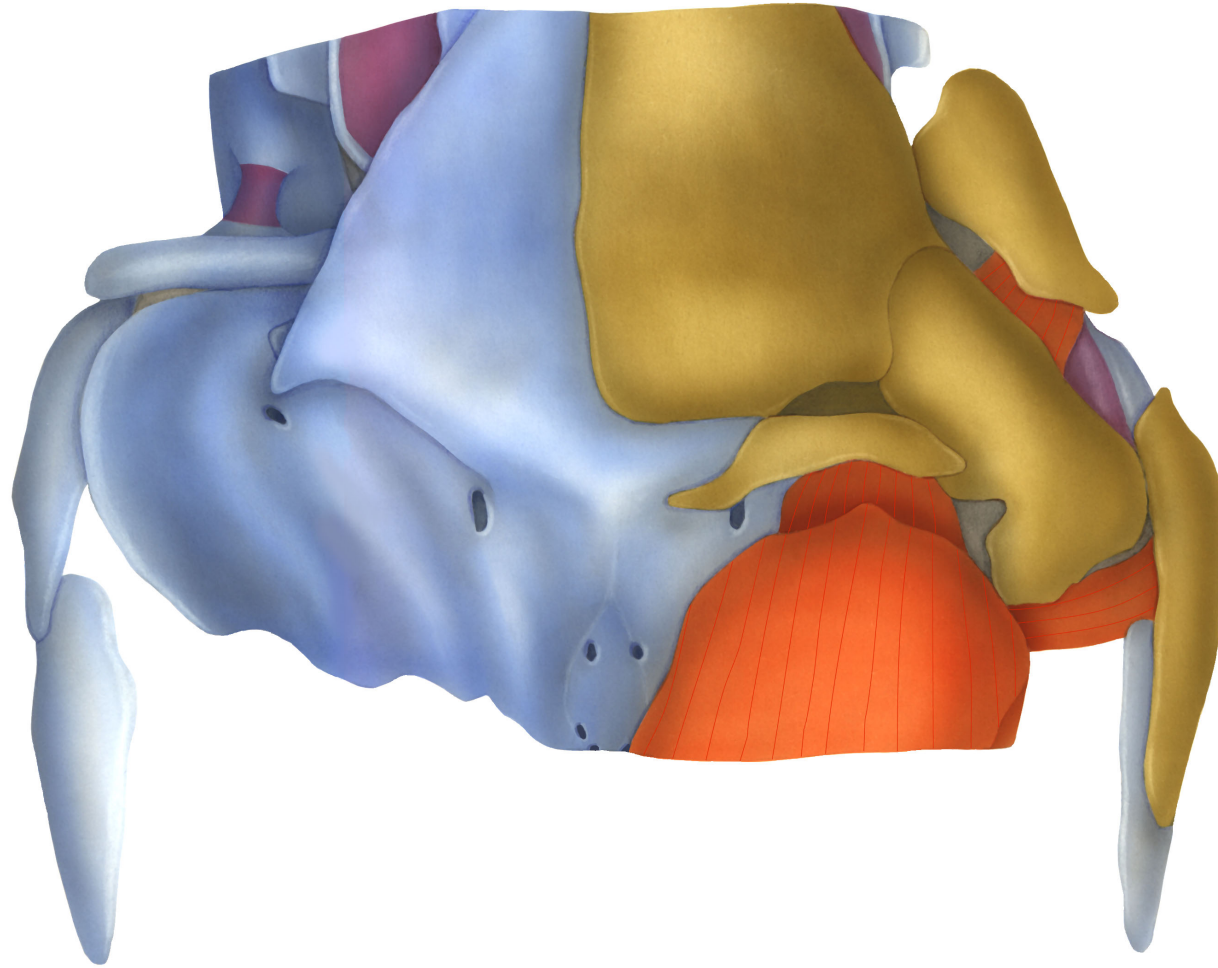


Abb. 2: Umrißzeichnung des Sagittalschnittes mit Erläuterungen.

Abb. 3: Dorsalansicht der 3-D-Rekonstruktion des hinteren Cranium des *Latimeria*-Embryos. Deckknochen und Muskulatur sind nur auf der rechten Seite modelliert. Der Muskelfaserverlauf wurde stilisiert dargestellt.





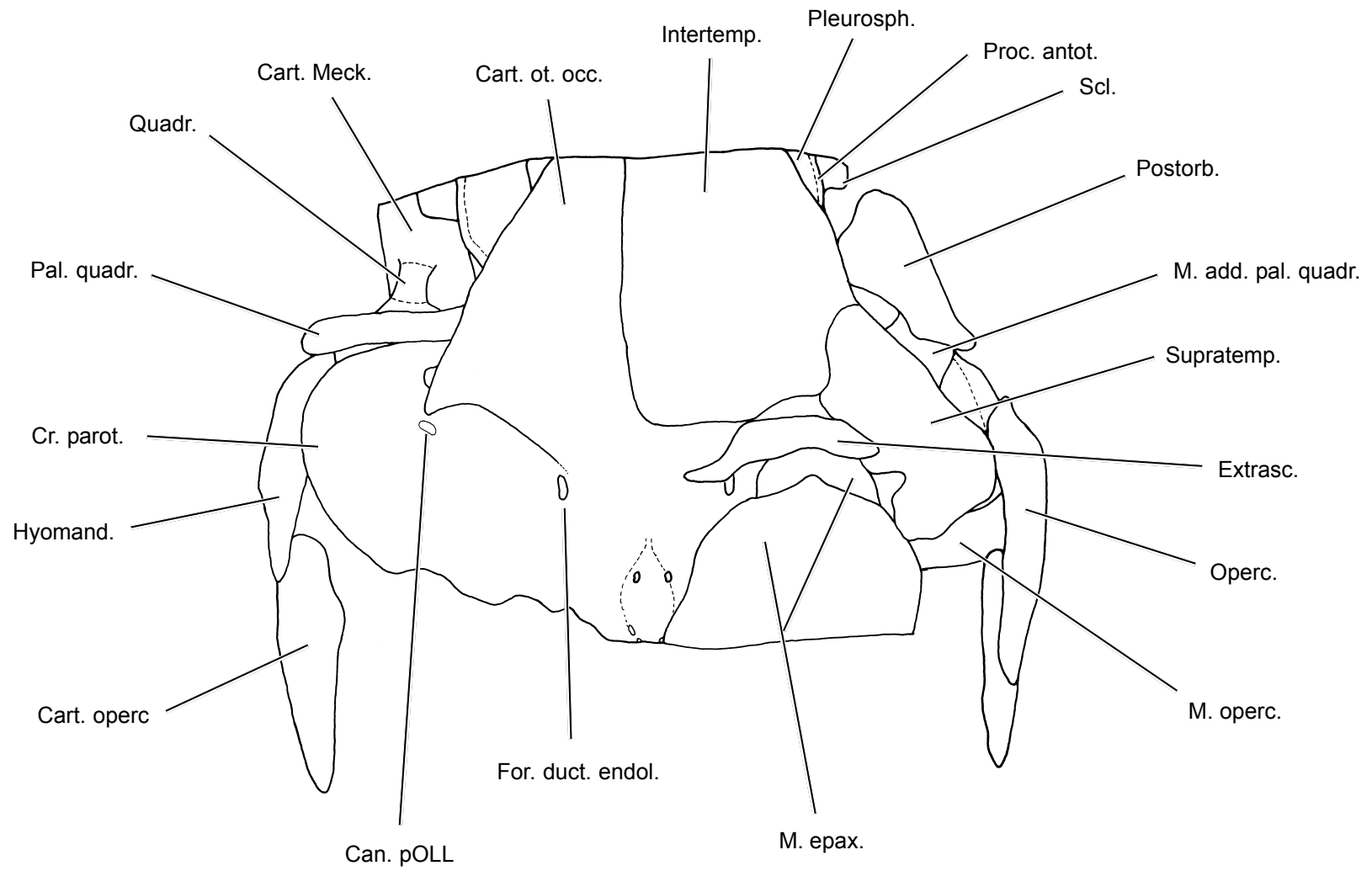


Abb. 4: Umrißzeichnung der dorsalen Ansicht des Modells mit Erläuterungen.

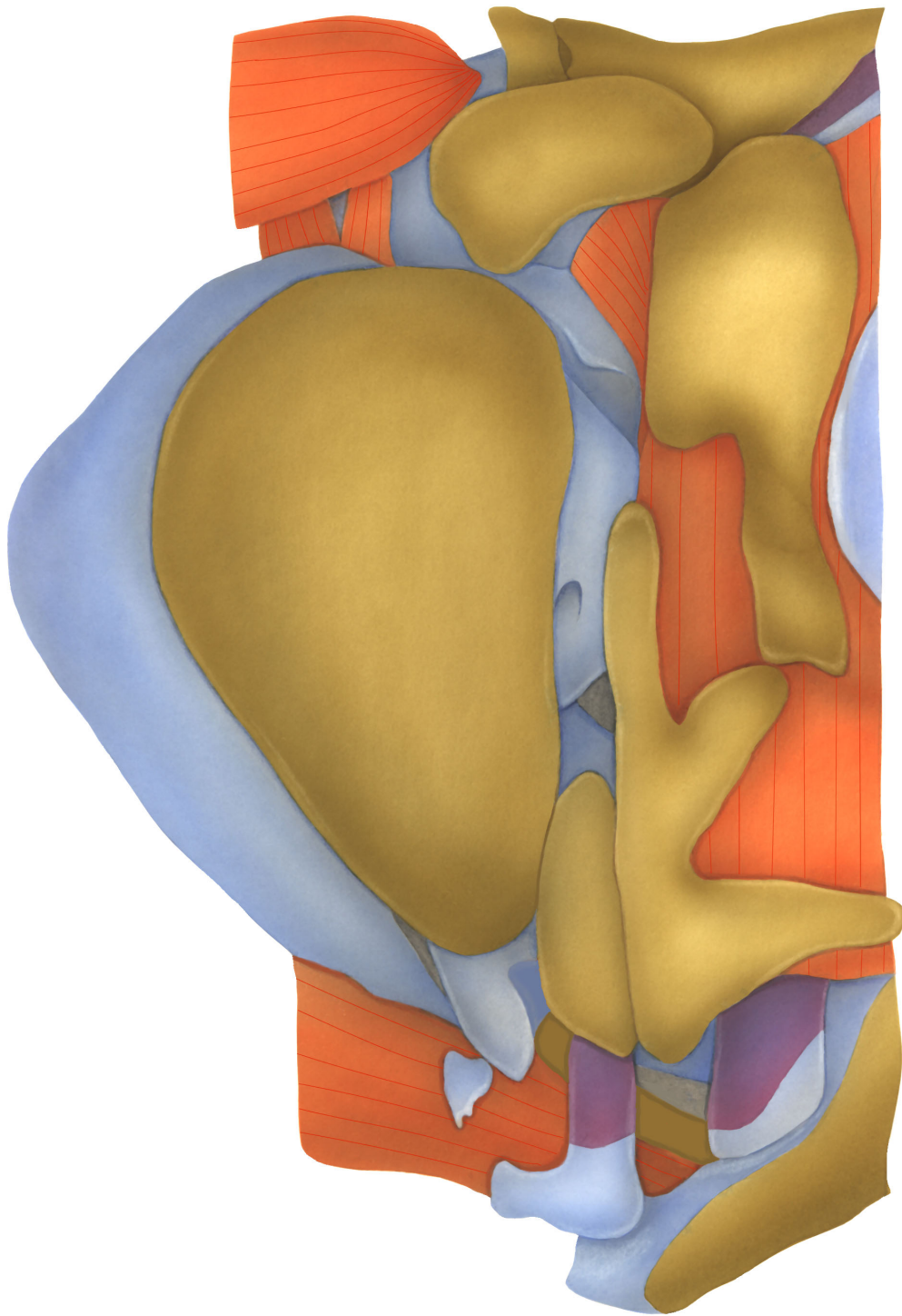


Abb. 5: Lateralansicht der 3-D-Rekonstruktion des hinteren Cranium des *Latimeria*-Embryos (rechte Seite). Auf dieser Seite wurden Deckknochen und Muskulatur modelliert. Der Muskelfaserverlauf wurde stilisiert dargestellt.

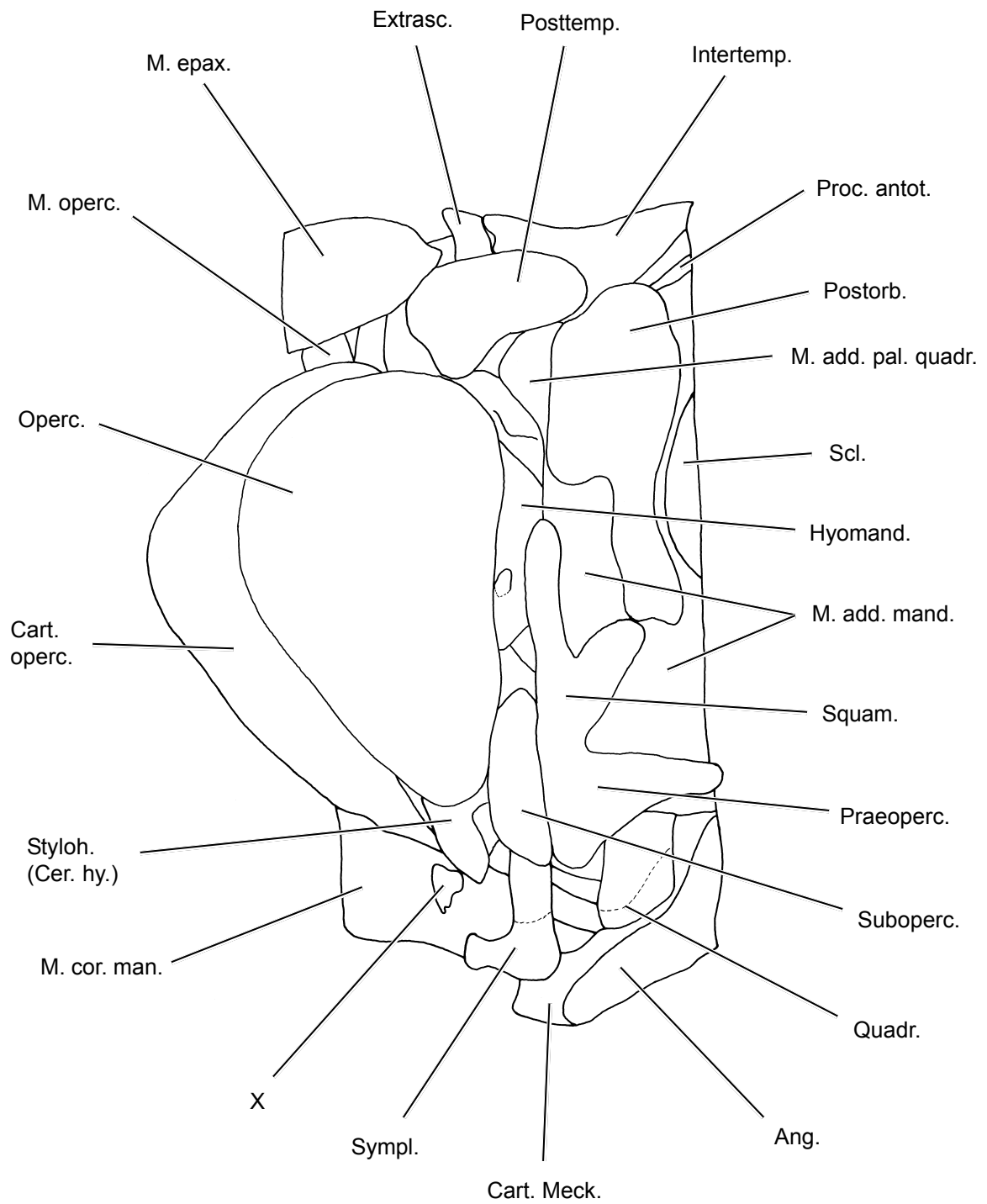


Abb. 6: Umrißzeichnung der rechten Lateralansicht des Modells mit Erläuterungen.

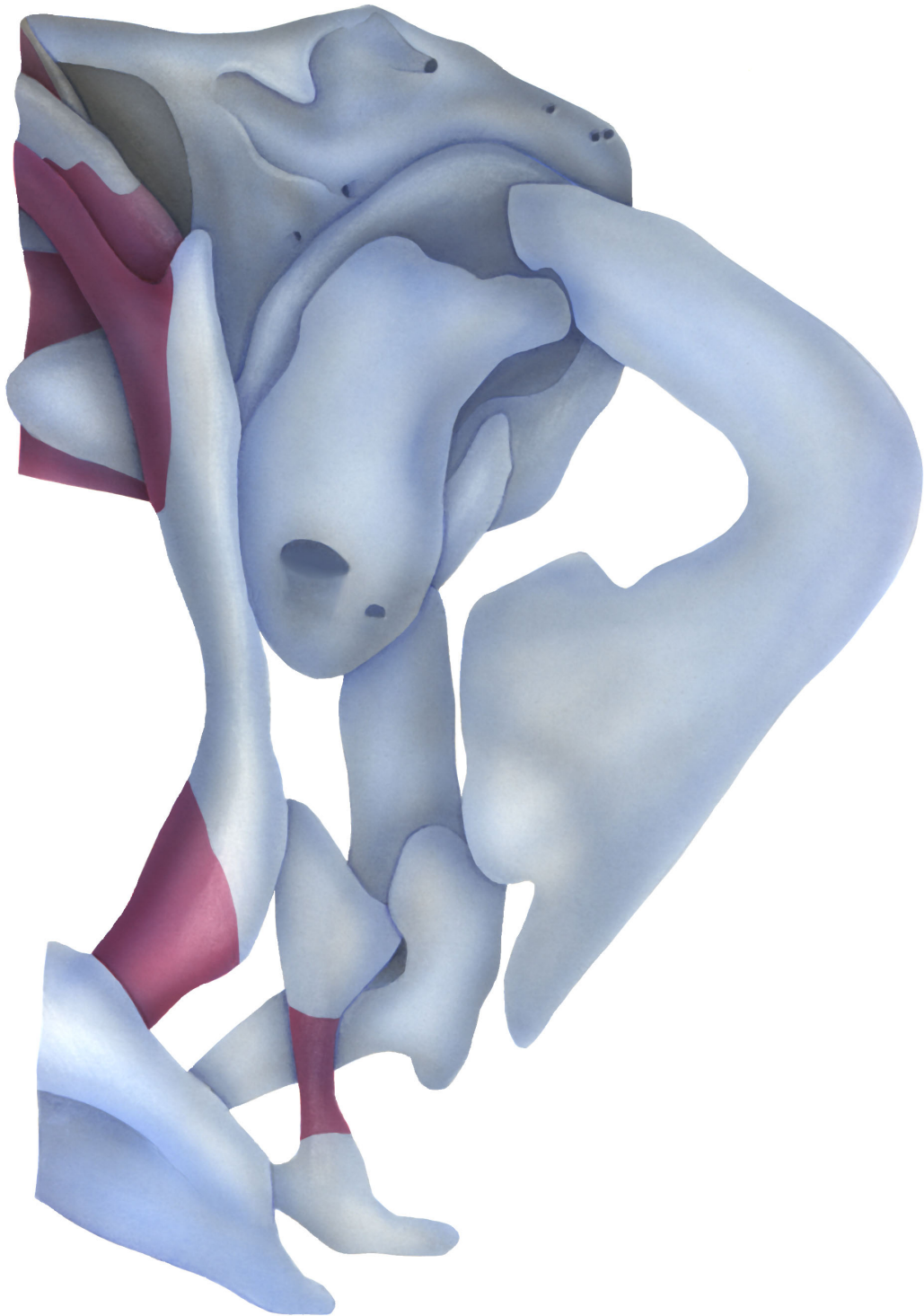


Abb. 7: Lateralansicht der 3-D-Rekonstruktion des hinteren Cranium des *Latimeria*-Embryos (linke Seite). Auf dieser Seite wurden nur die knorpeligen und ersatzknöchernen Skelettelemente modelliert.

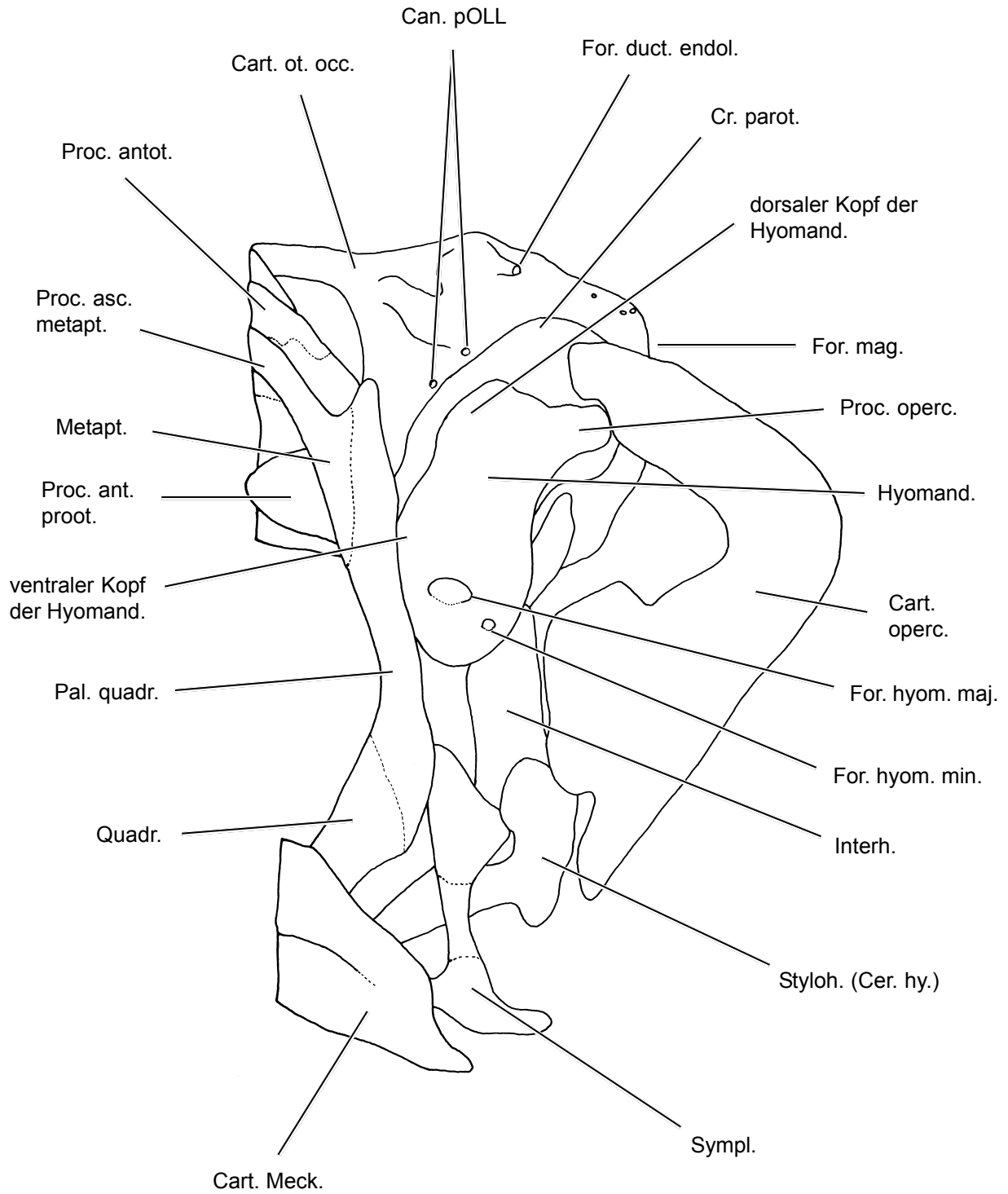


Abb. 8: Umrißzeichnung der linken Lateralansicht des Modells mit Erläuterungen.

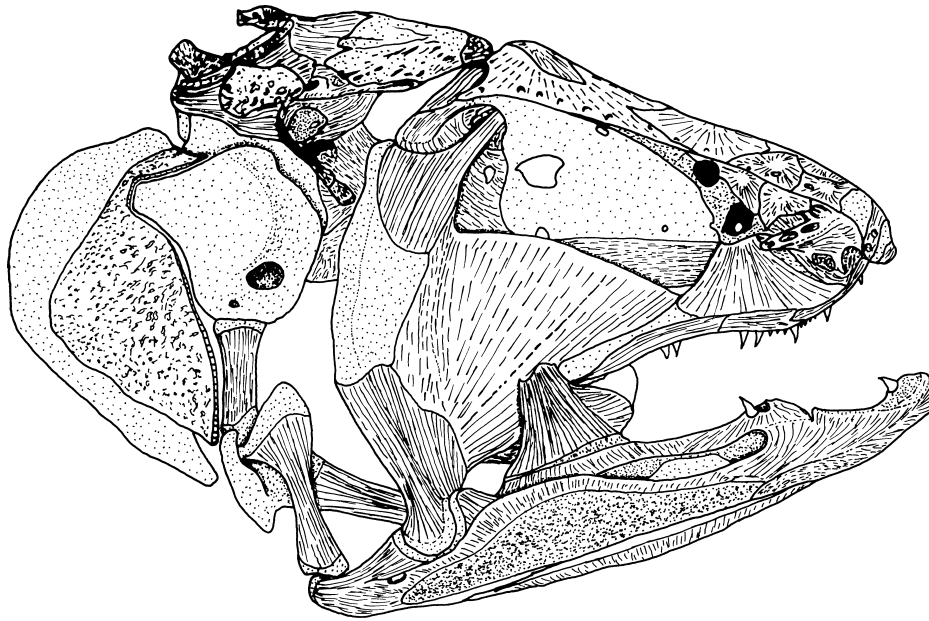


Abb. 9: Lateralansicht des Schädels von *Latimeria chalumnae* (nach Millot et al. 1978).

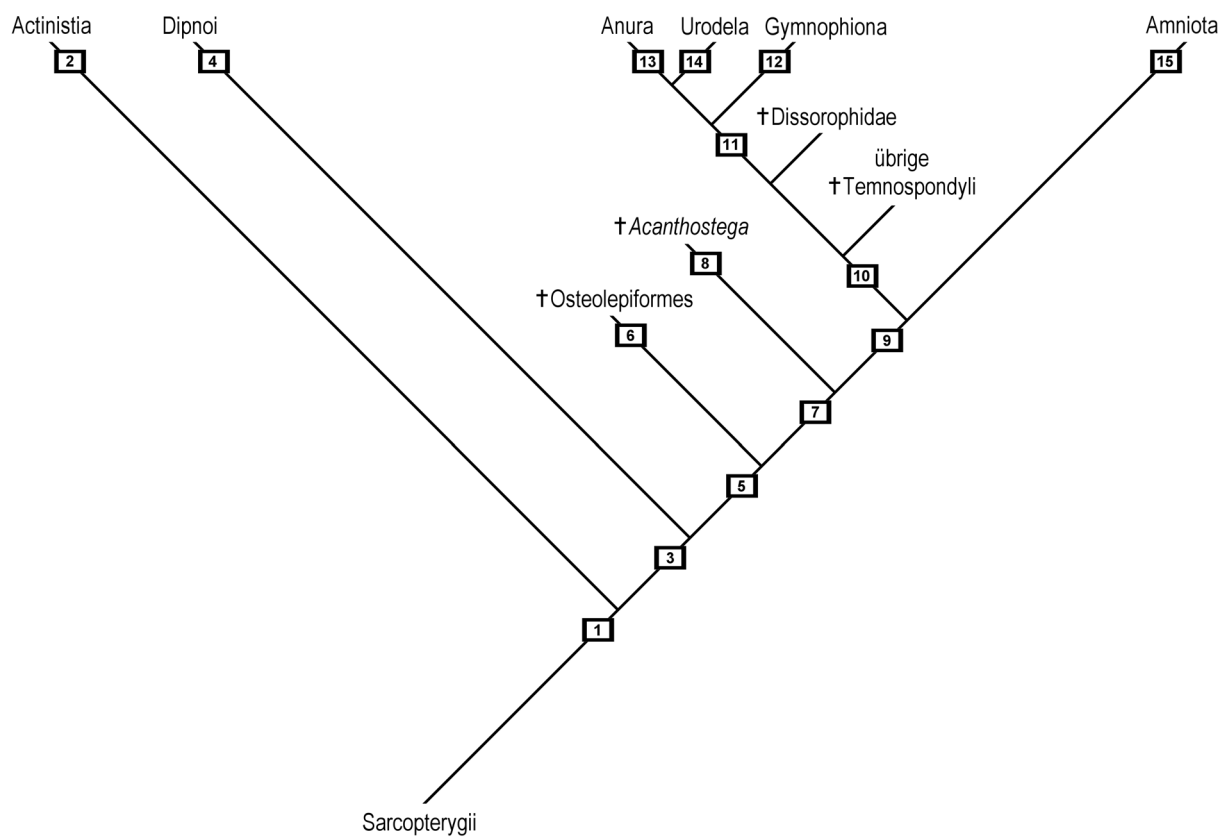


Abb. 10: Stark vereinfachtes Kladogramm der Sarcopterygii. Die meisten fossilen Gruppen sind nicht dargestellt. Die Nummern verweisen auf den Erwerb von apomorphen Merkmalen. Erläuterung in Kapitel 6.3.

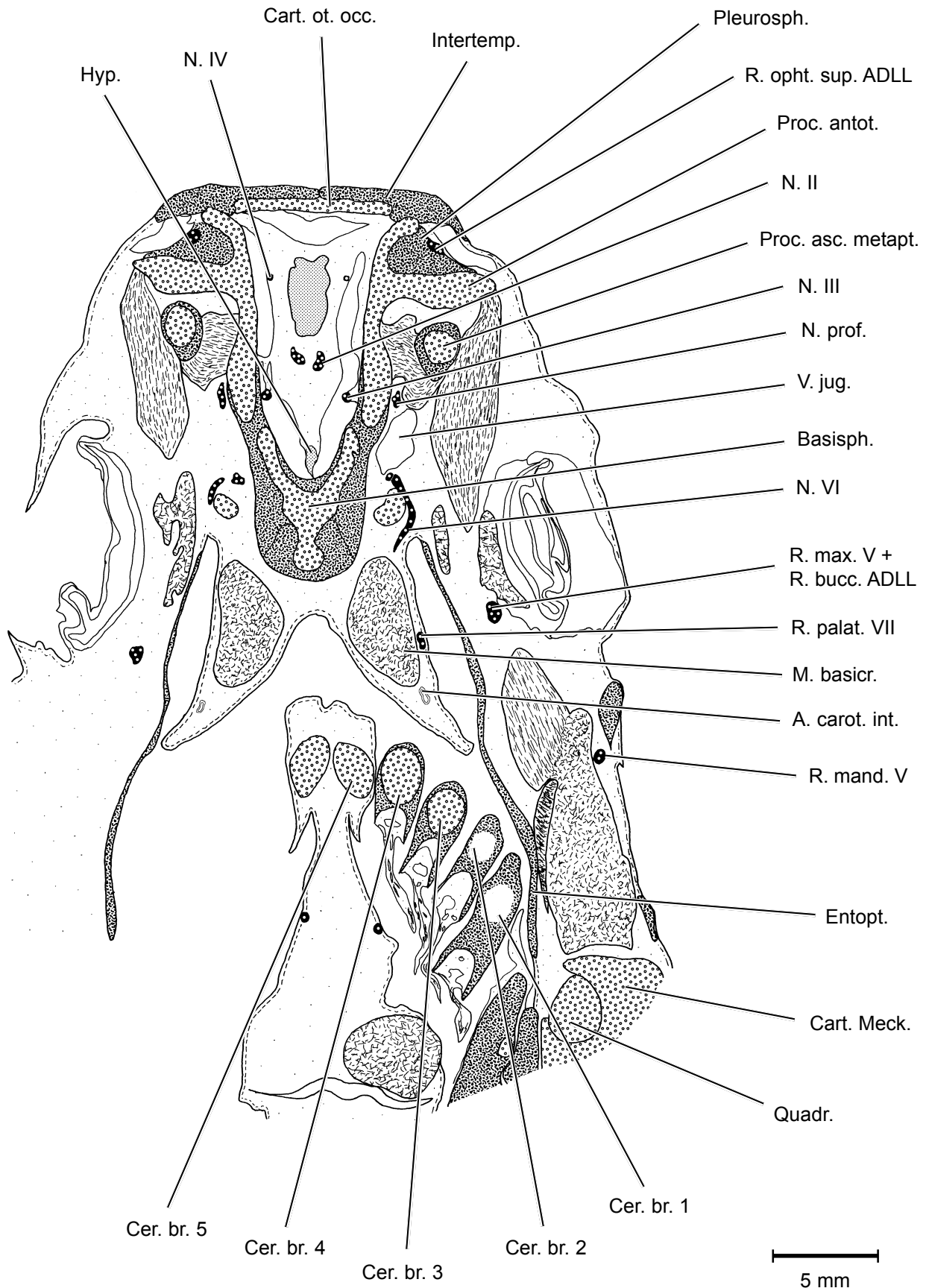


Abb. 11: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* innerhalb des intracraniellen Gelenks.

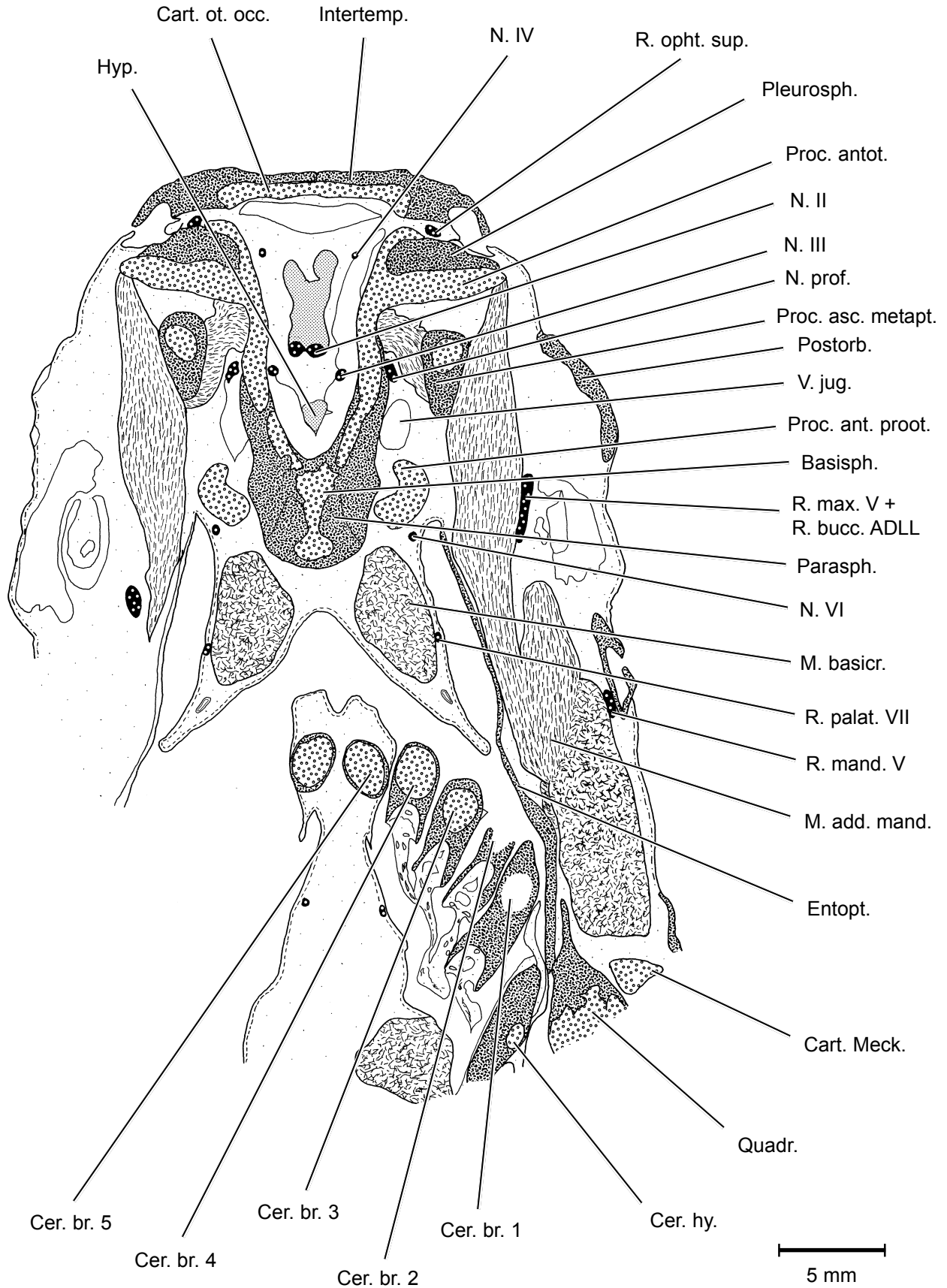


Abb. 12: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich der Orbitae. Der M. adductor mandibulae ist in seiner maximalen Ausdehnung zu sehen.



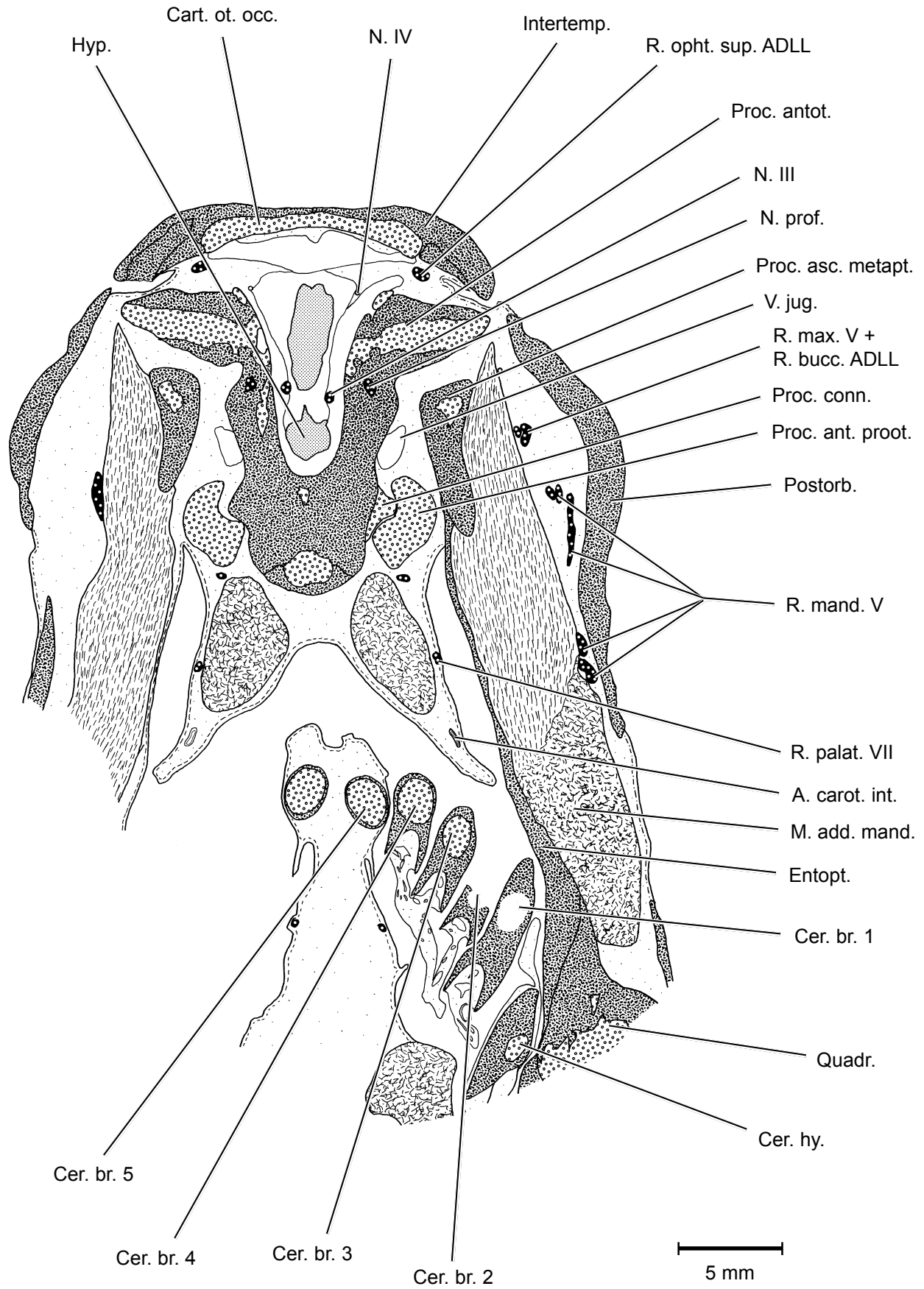


Abb. 13: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* hinter den Orbitae. Der Ethmo-sphenoidal-Block gelenkt mit den Processus des Prooticum.

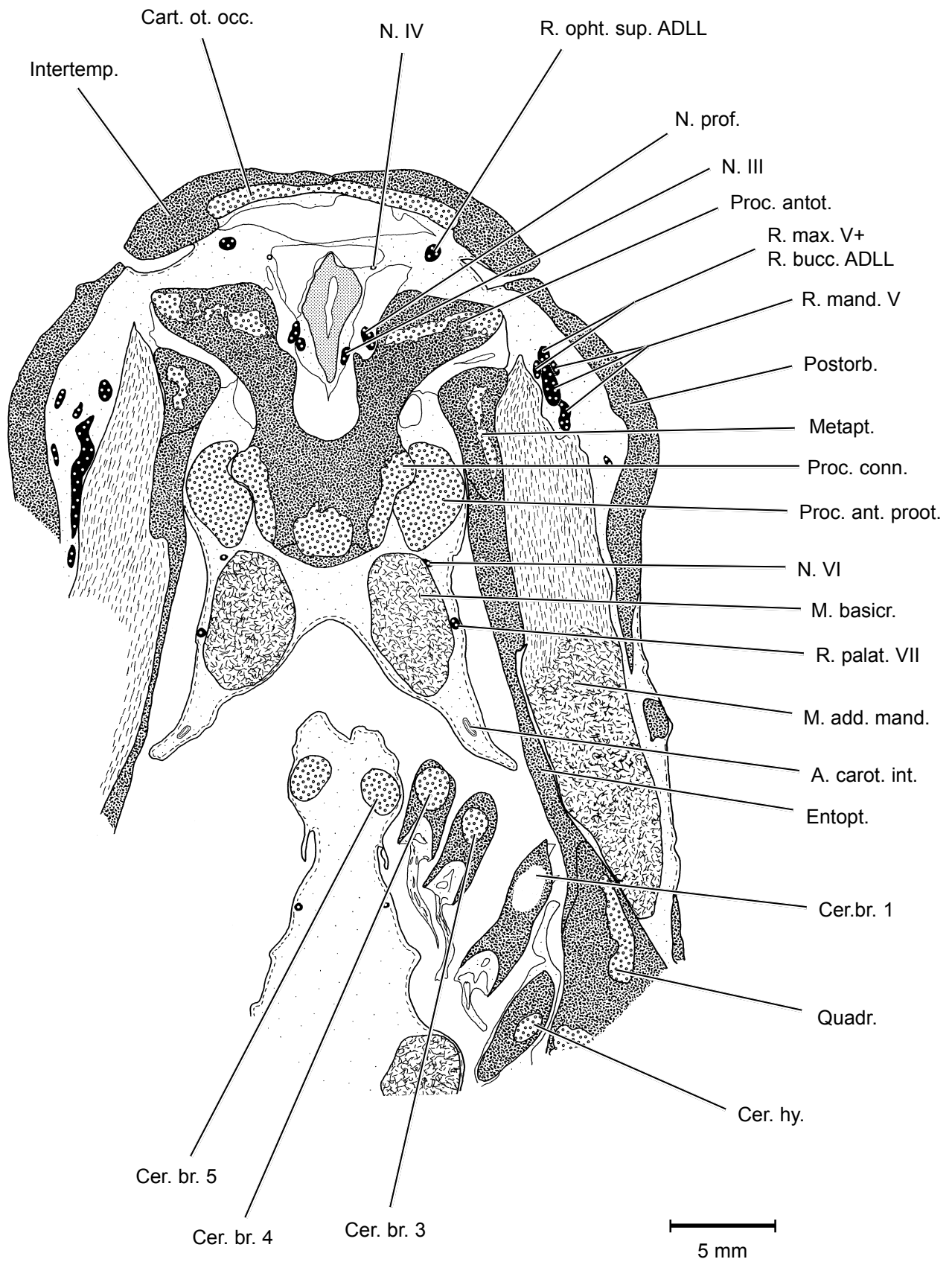


Abb. 14: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich der maximalen Ausdehnung des Pterygoid. Die Processus antotici sind kräftig entwickelt.

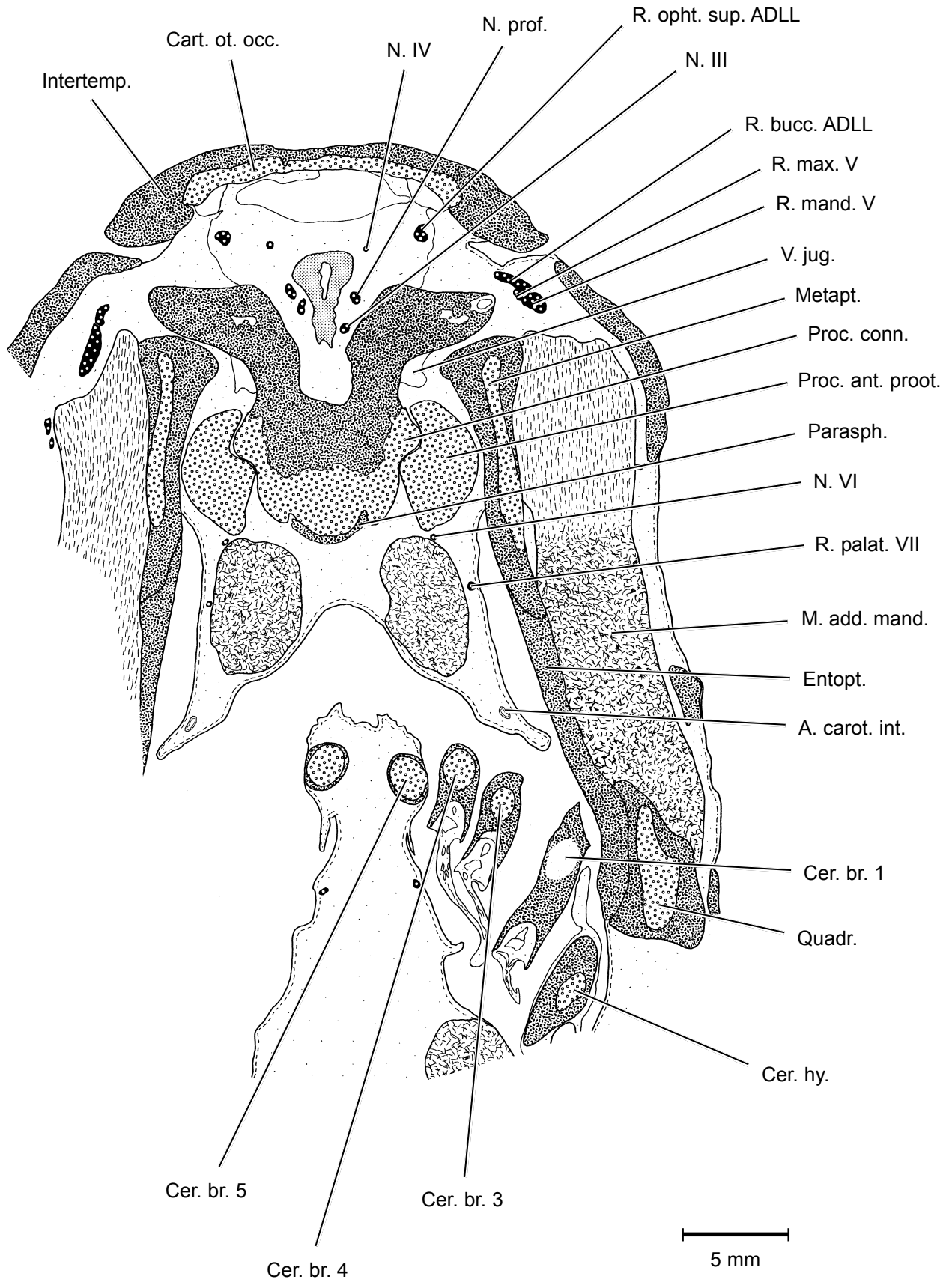


Abb. 15: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* kurz vor dem Vorderende der Chorda dorsalis.

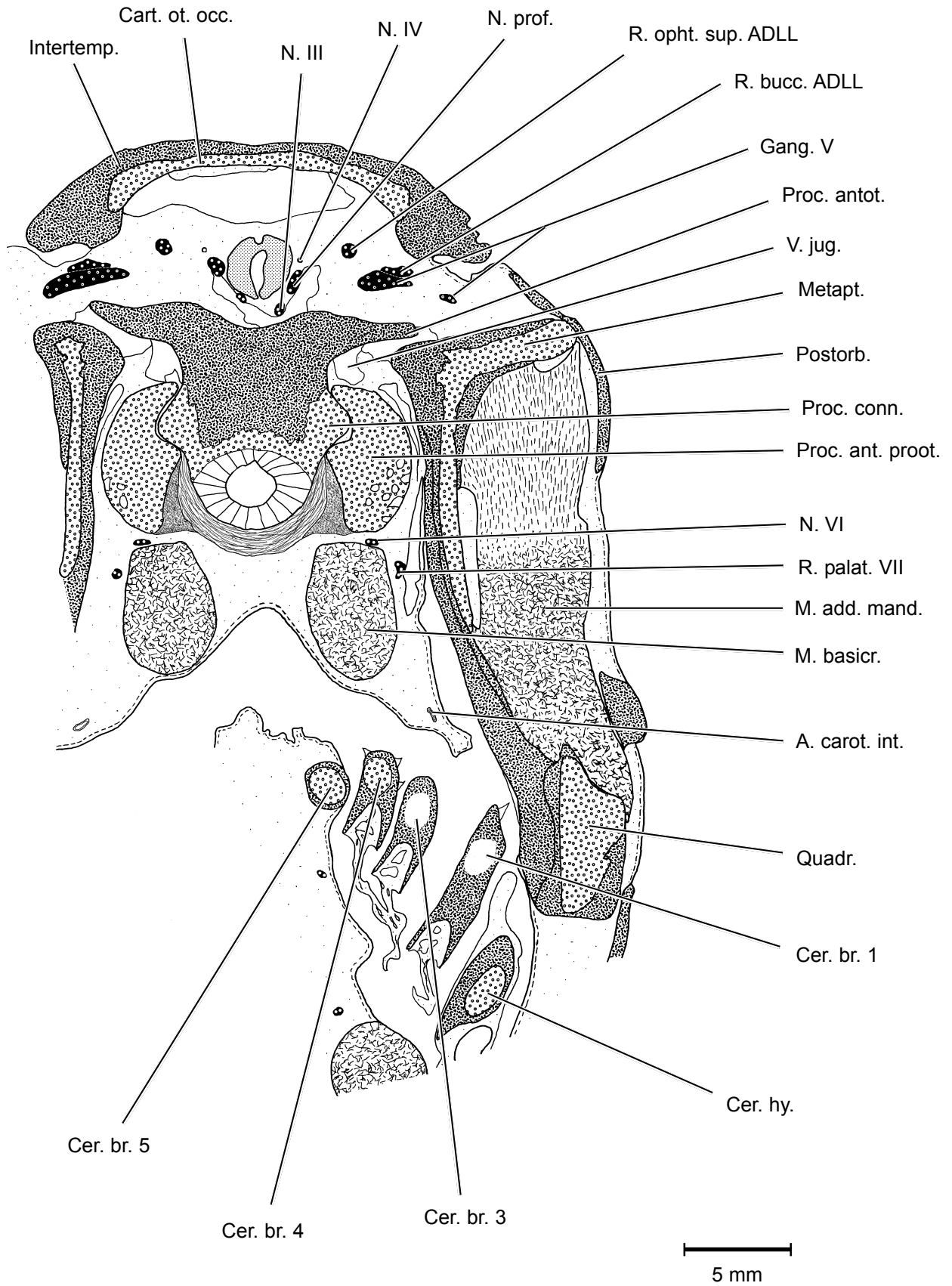


Abb. 16: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im vordersten Bereich der Chorda.

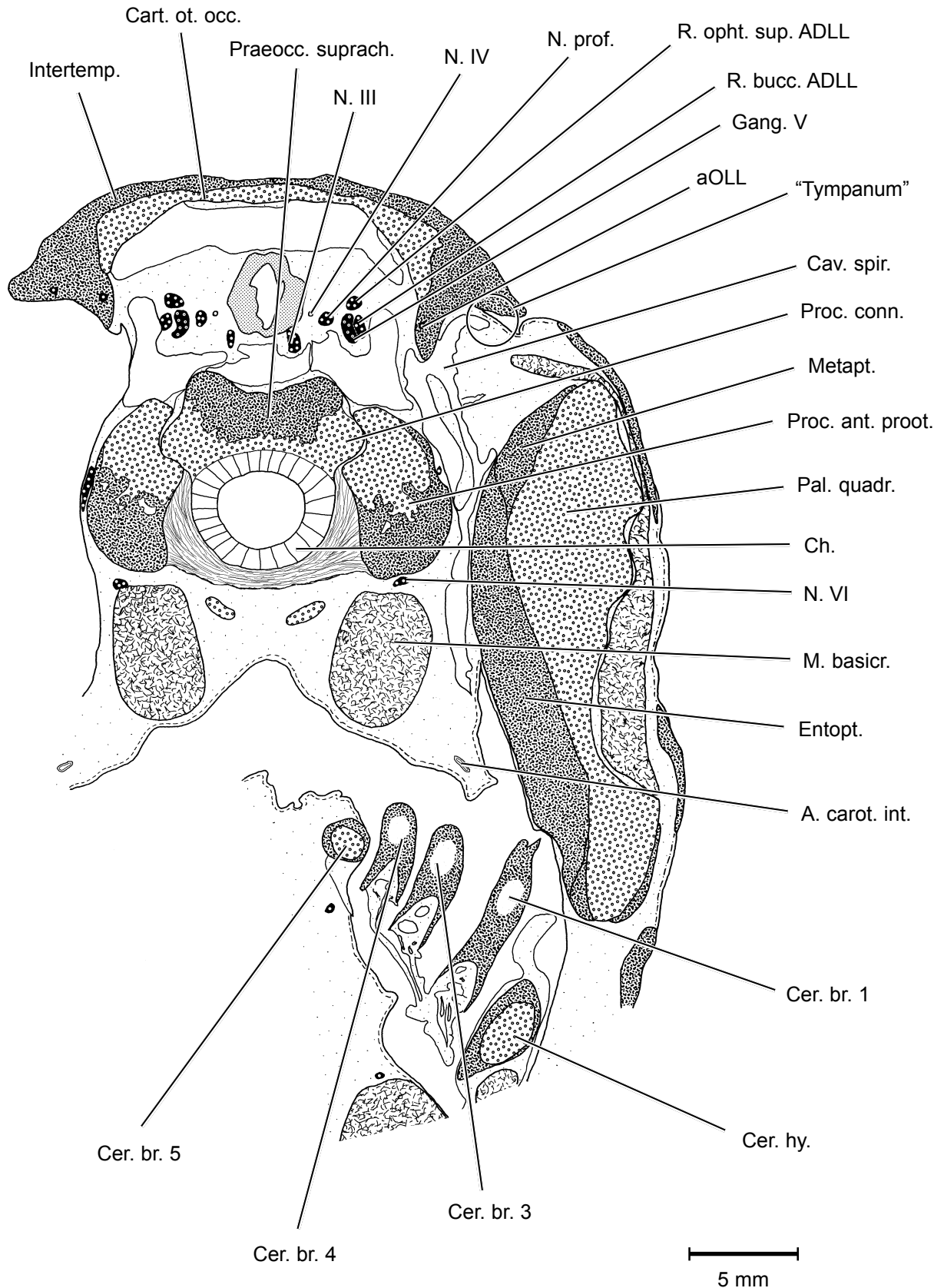


Abb. 17: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich des Palatoquadratum. Rechts außen befindet sich die das "Tympanum", die dünne Membran zwischen Spiracularhöhle und Außenmedium.

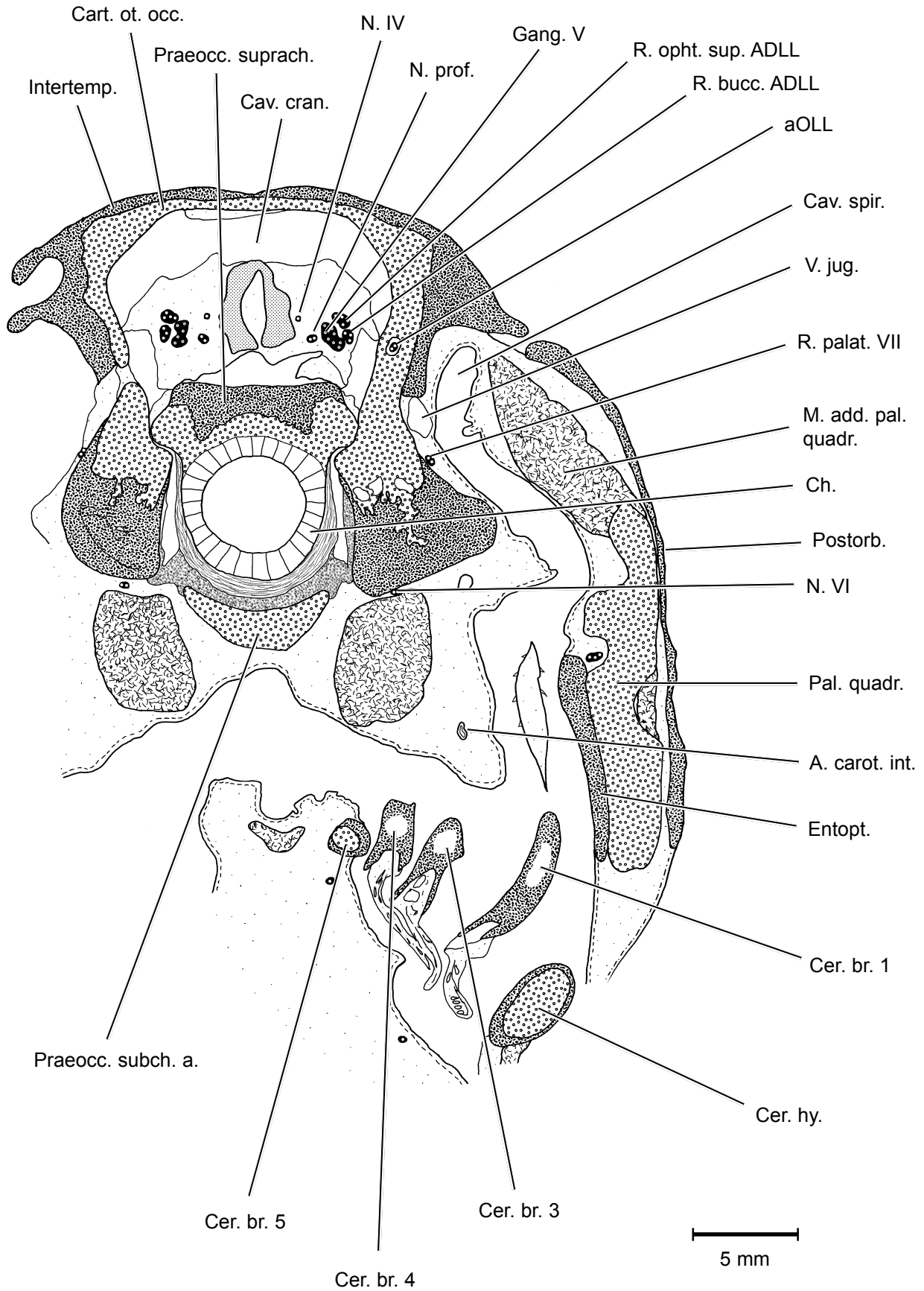


Abb. 18: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe des Vorderendes des Praeoccipitale suprachordalis.

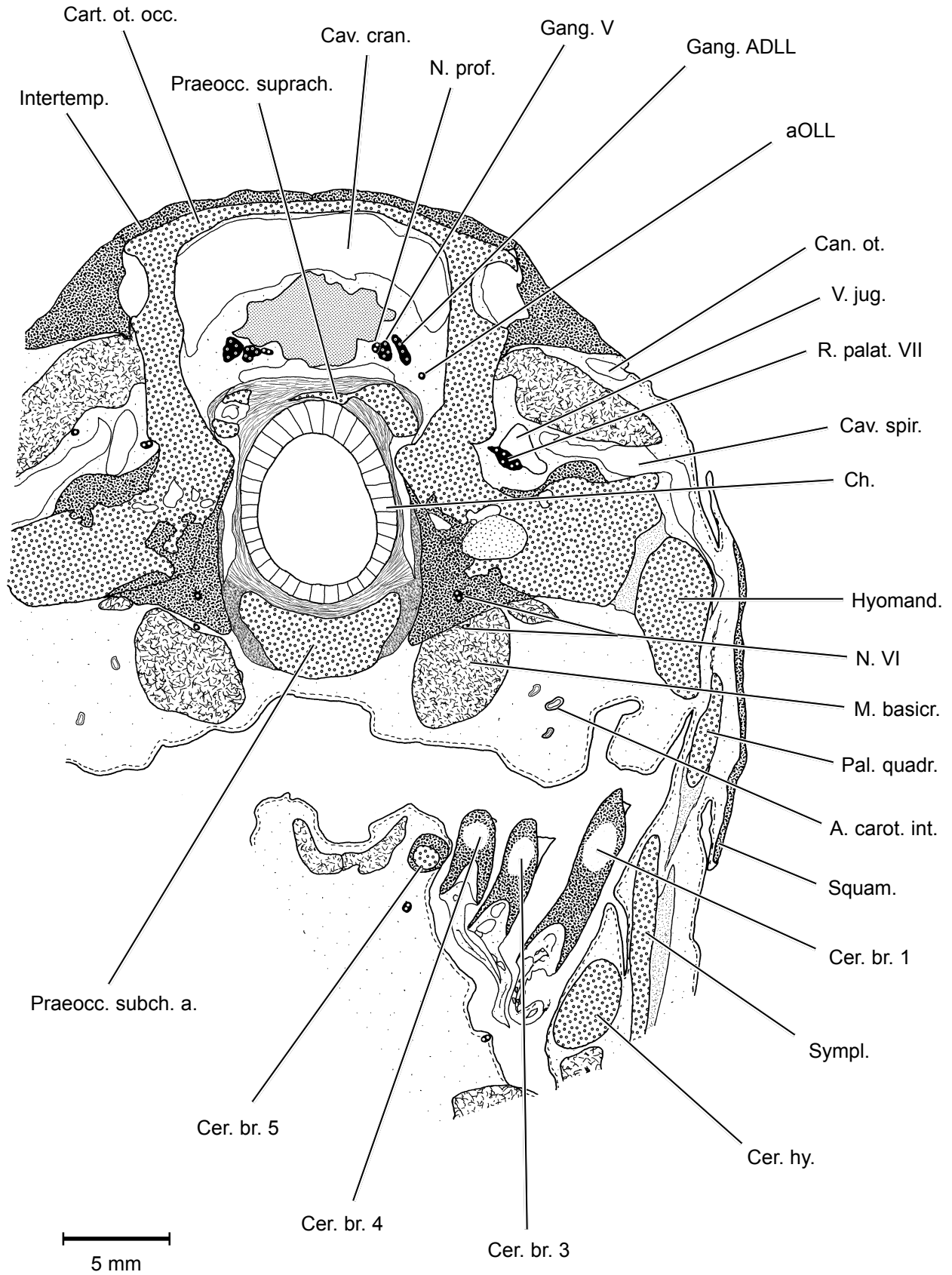


Abb. 19-671: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich der vordersten Innenohrregion. Beachte den Verlauf des N. abducens.

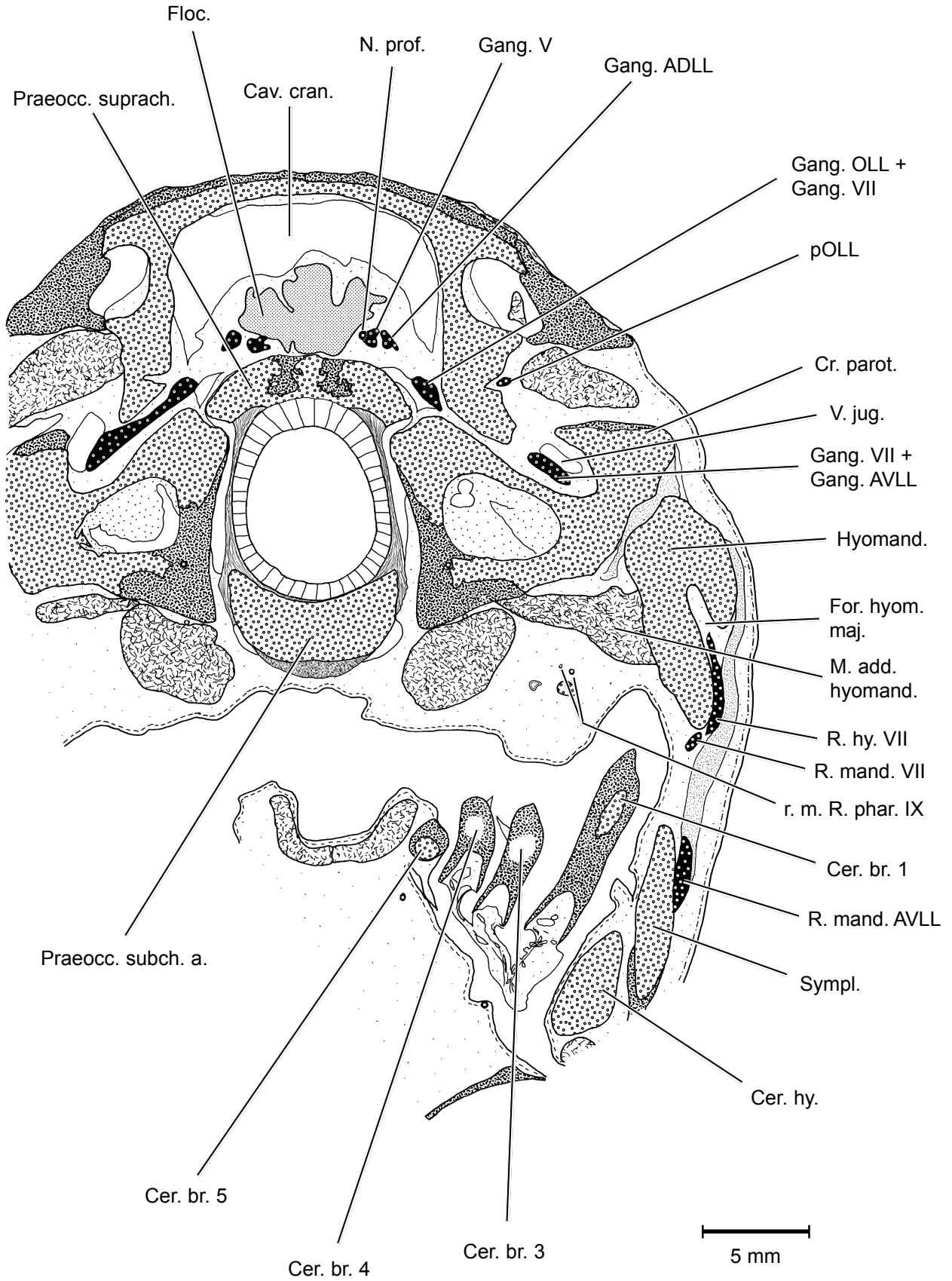


Abb. 20: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe des Foramen des Hyomandibulare.



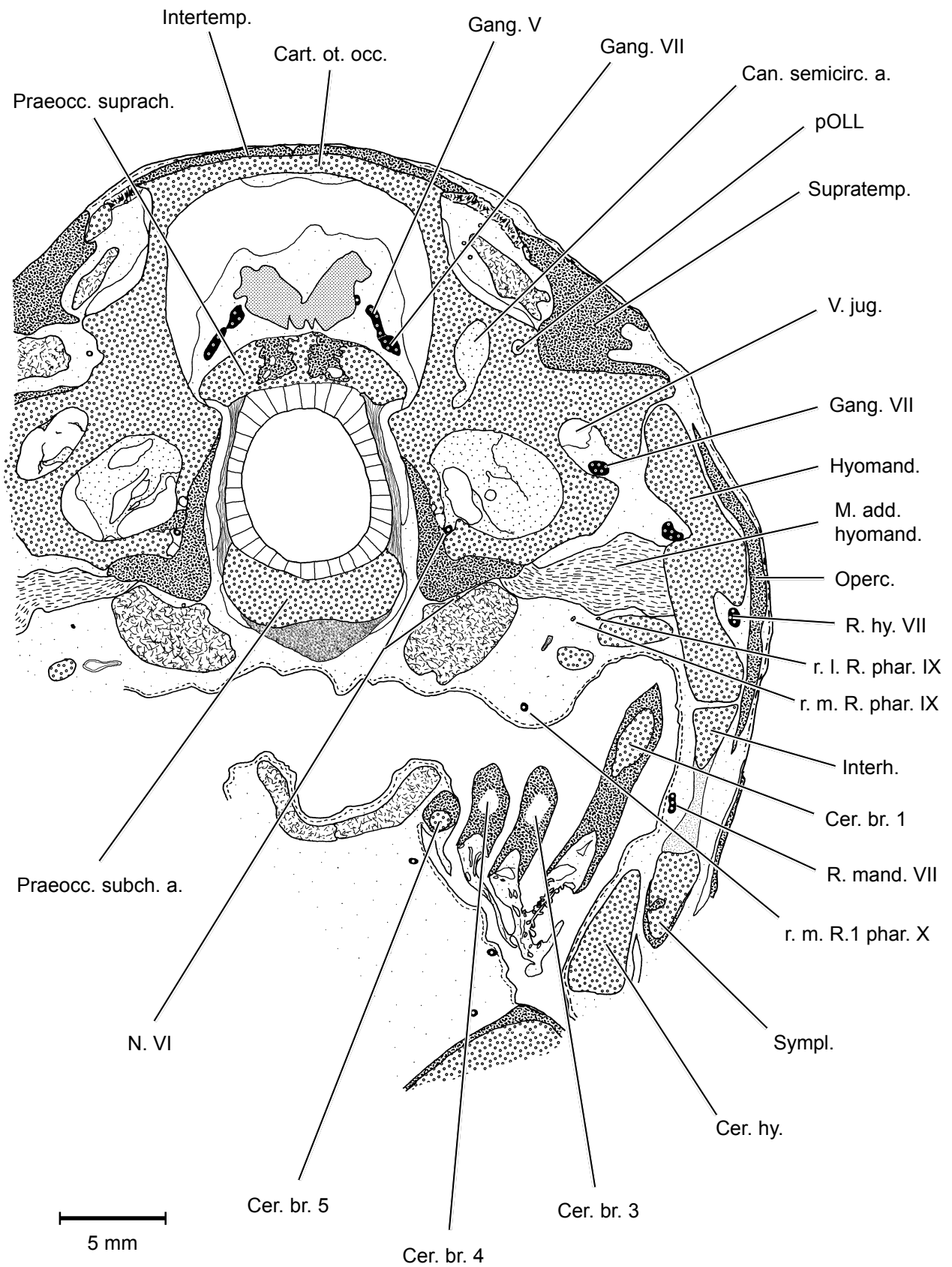


Abb. 21: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe des vorderen Bereichs des anterioren Bogengangs.

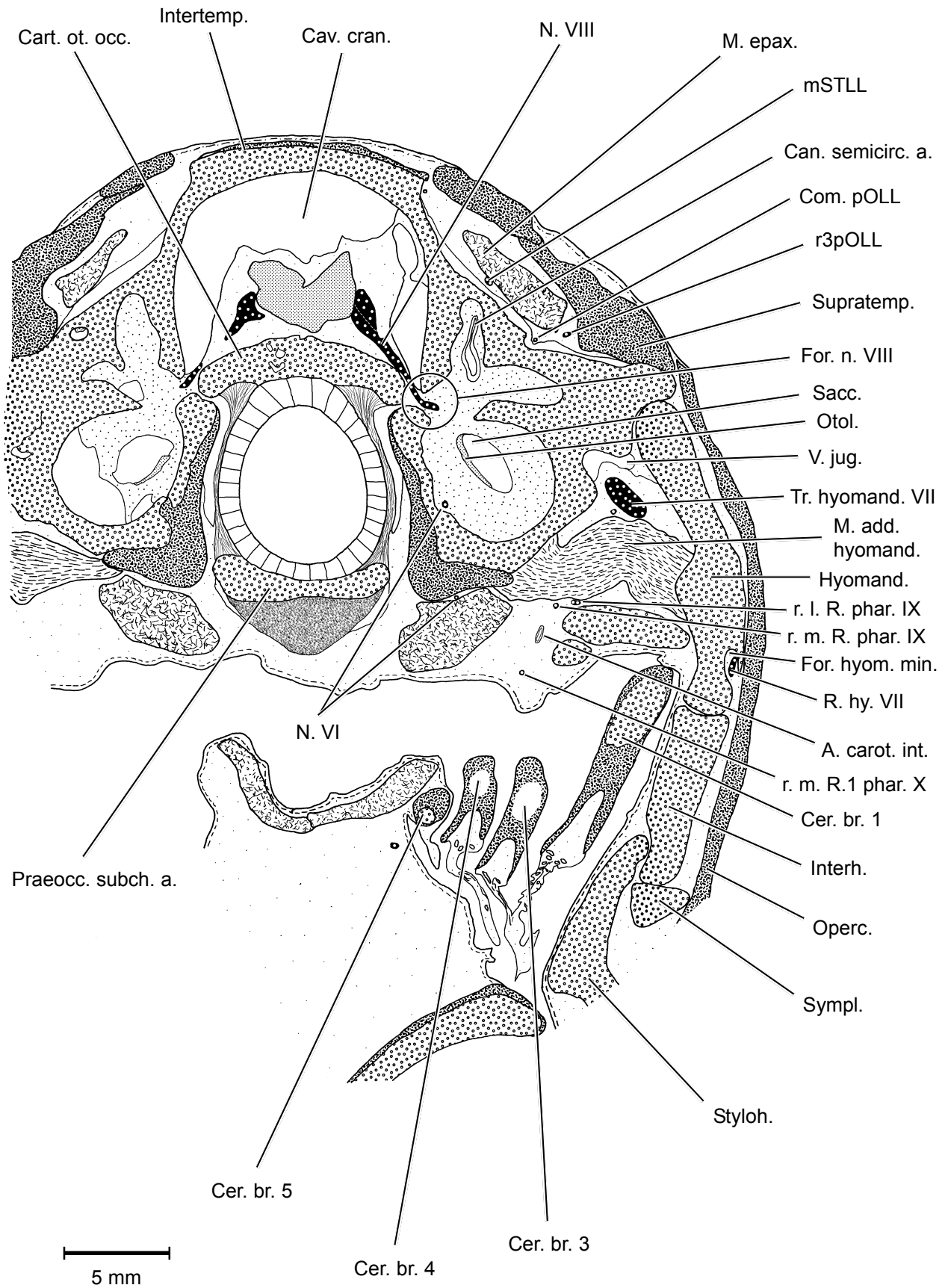


Abb. 22: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe des N. stato-acusticus.

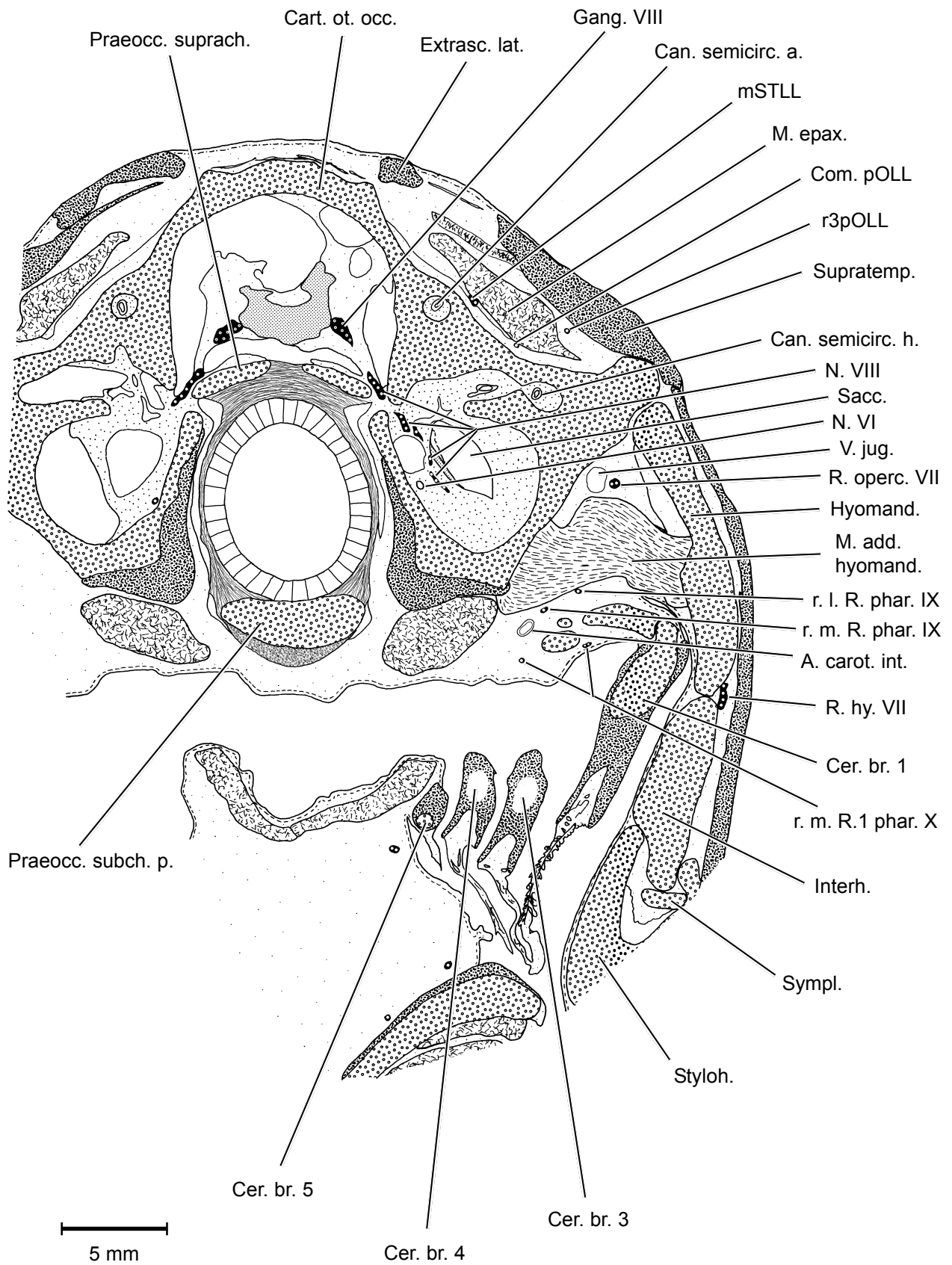


Abb. 23: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im mittleren Bereich des Innenohres.

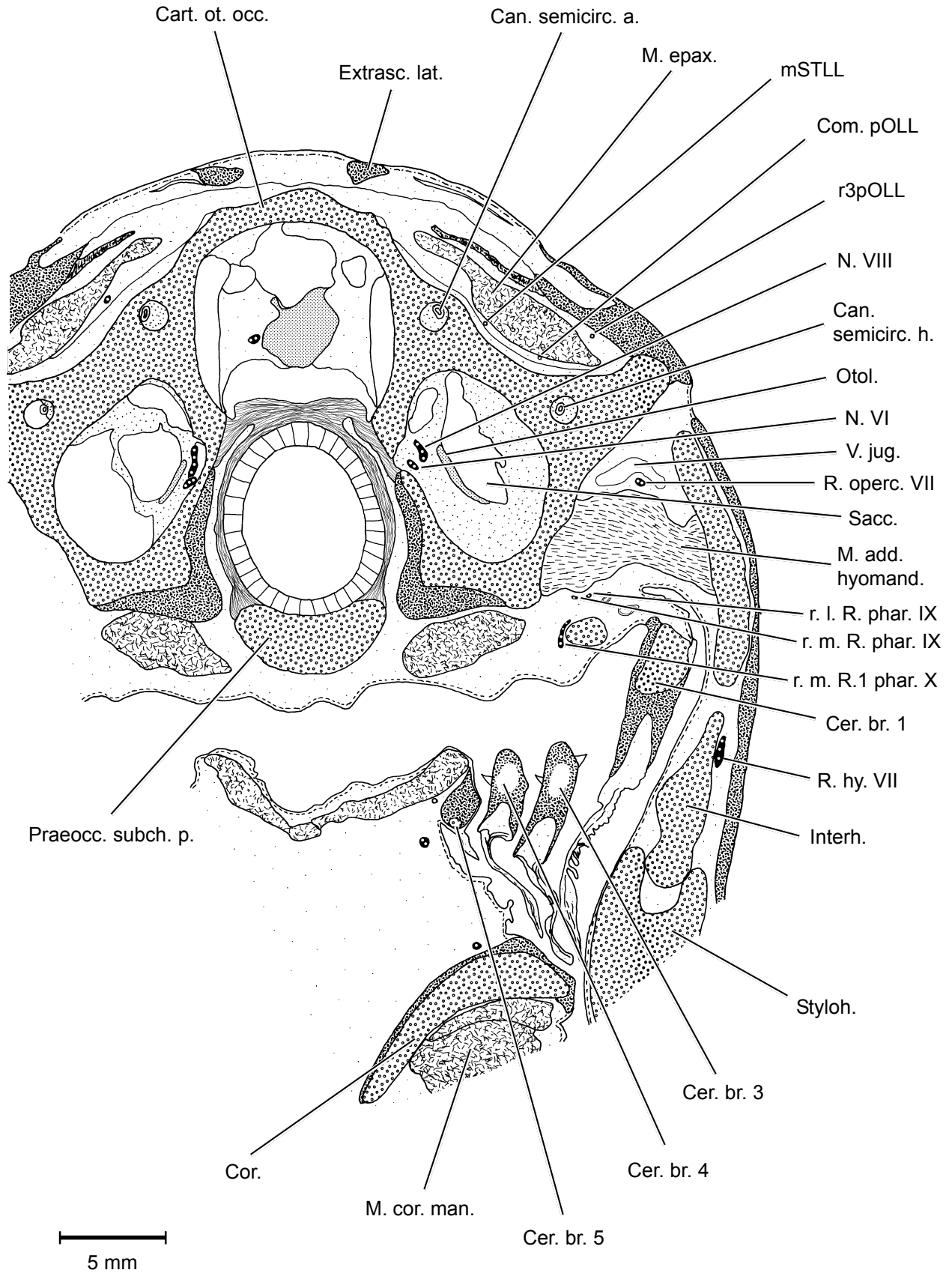


Abb. 24: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im mittleren Bereich des Innenohres. Beachte den Verlauf des N. abducens innerhalb der Ohrkapsel.

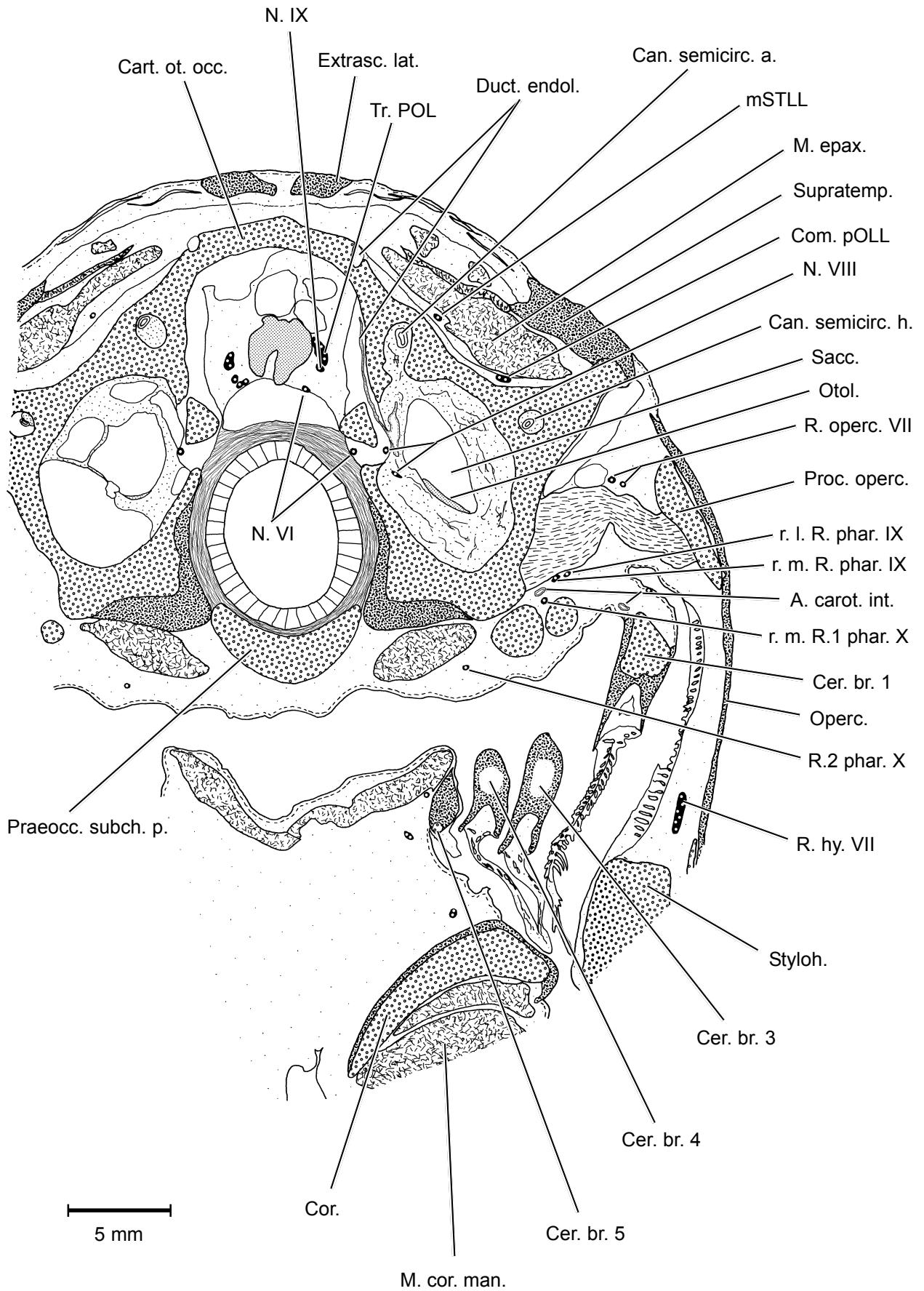


Abb. 25: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe des Ductus endolymphaticus.

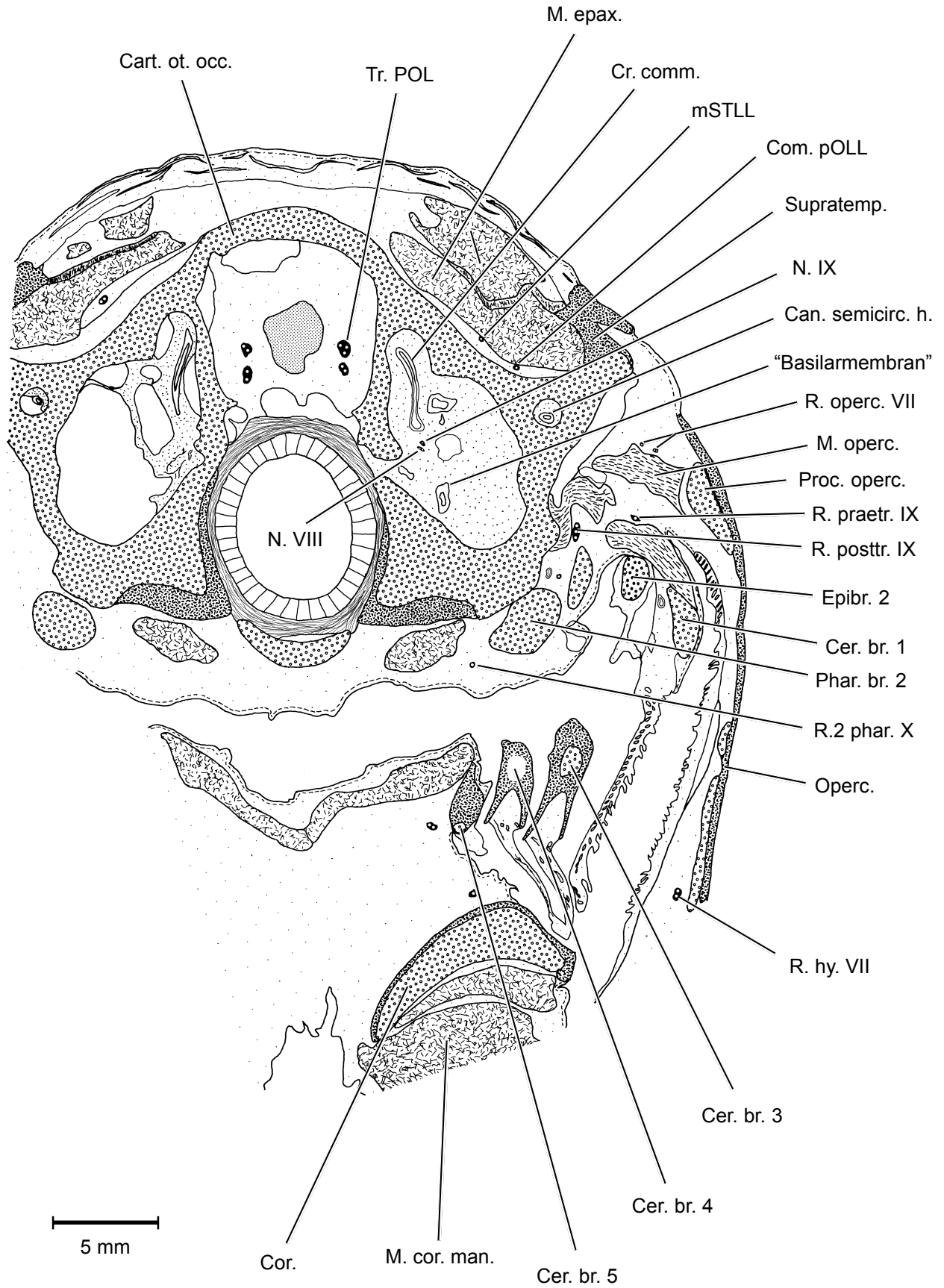


Abb. 26: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* in Höhe der "Basilarmembran".

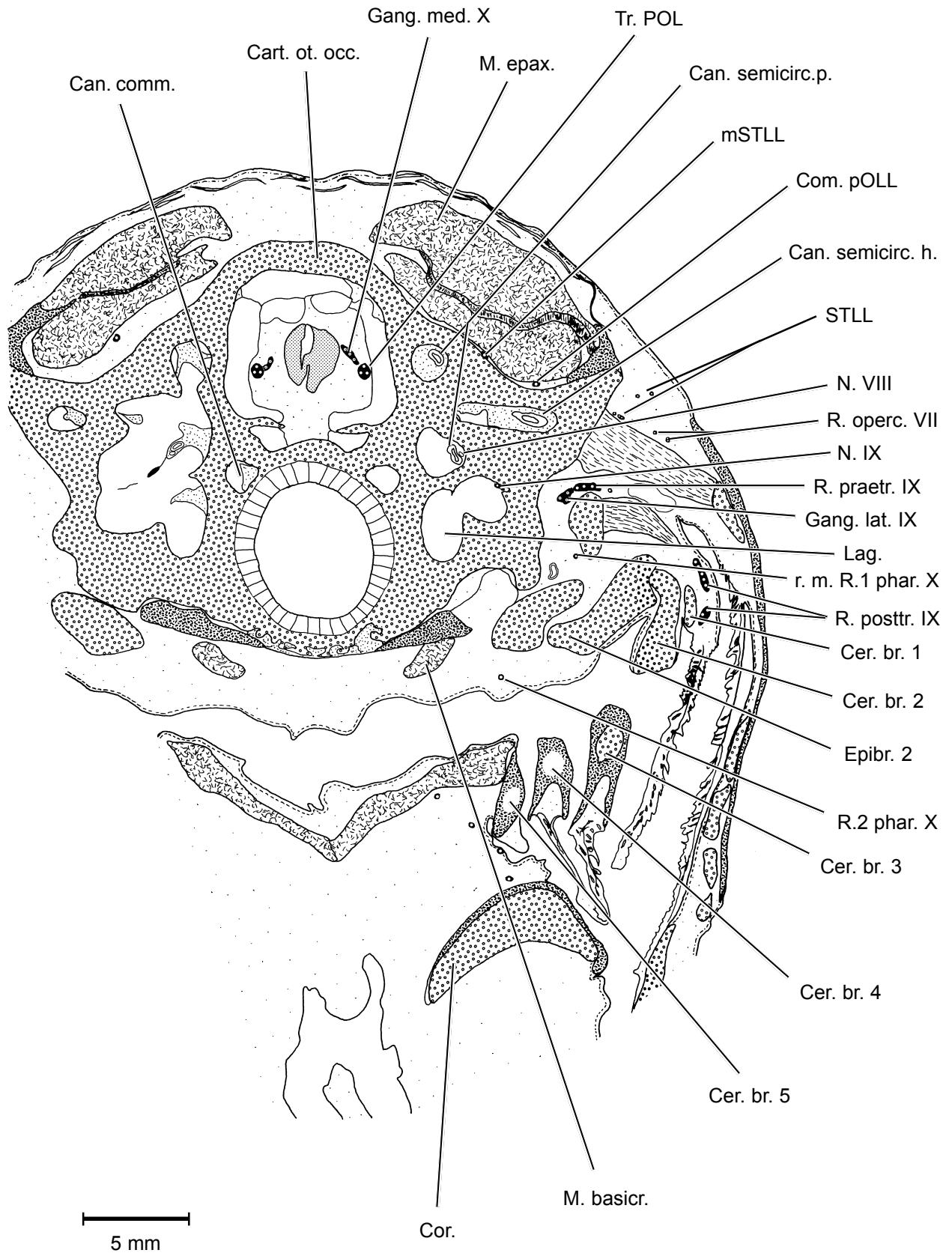


Abb. 27: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich der Lagena.

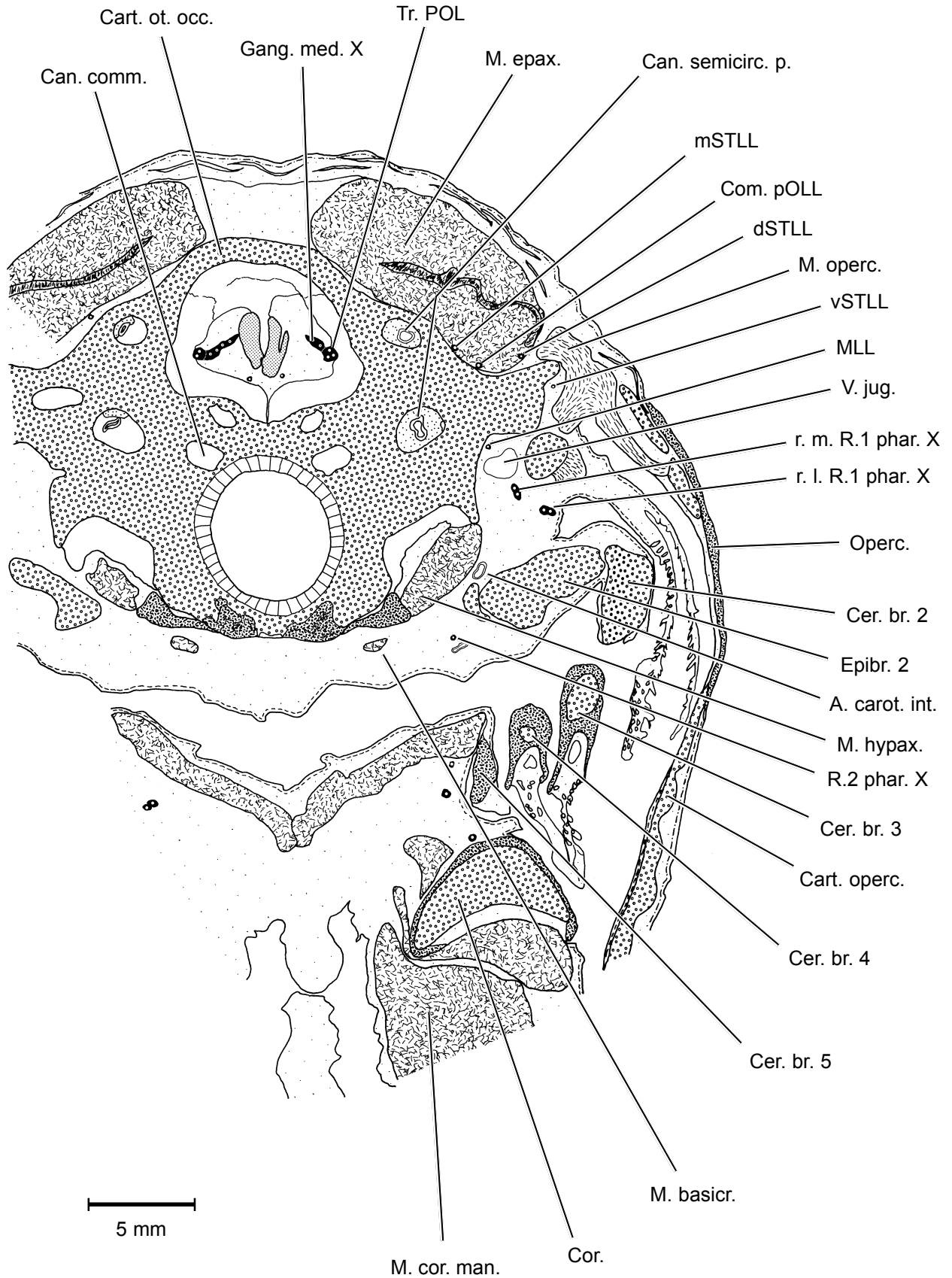


Abb. 28: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich des hinteren Endes des *M. basicranialis*.



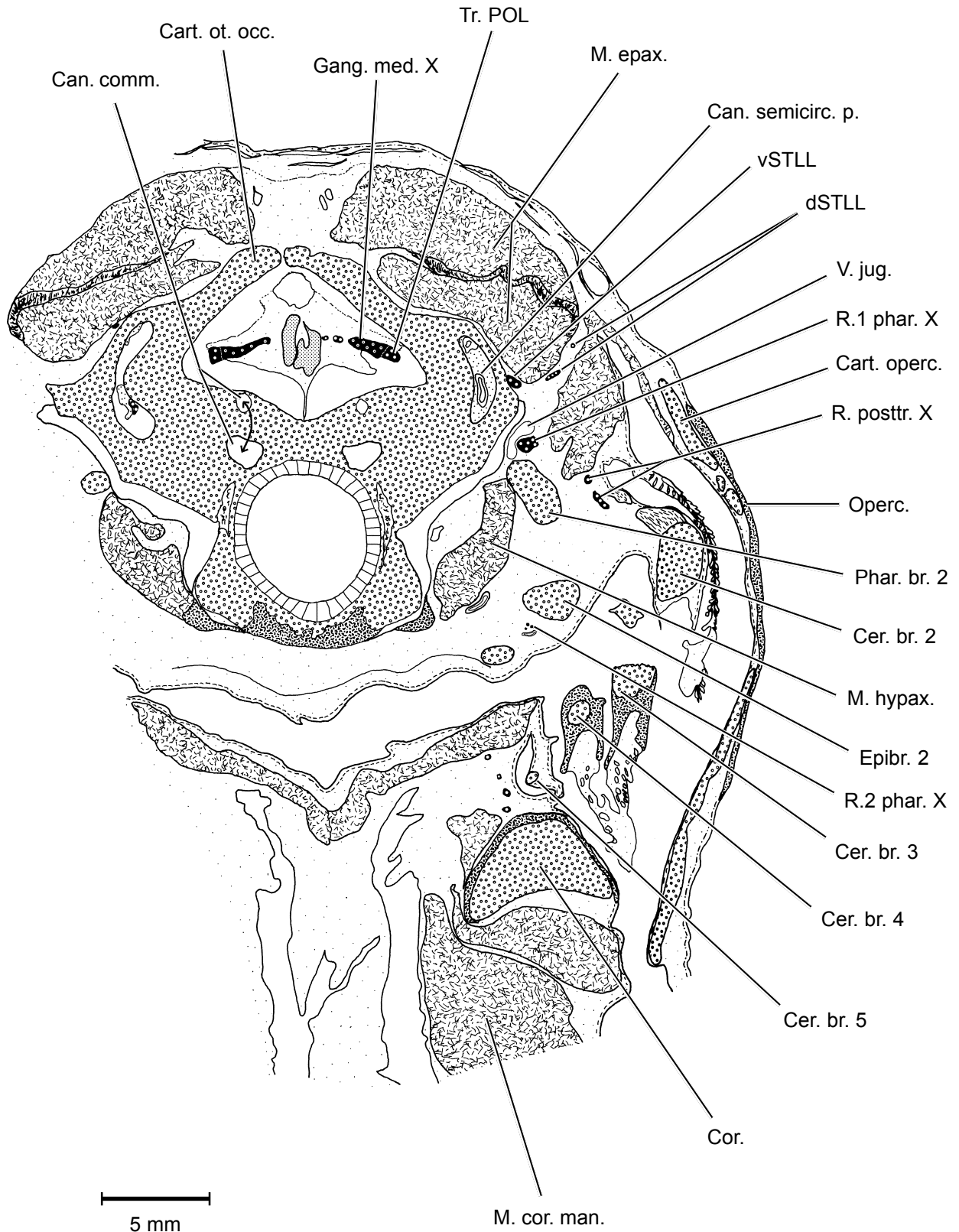


Abb. 29: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im hinteren Bereich des Innenohres.

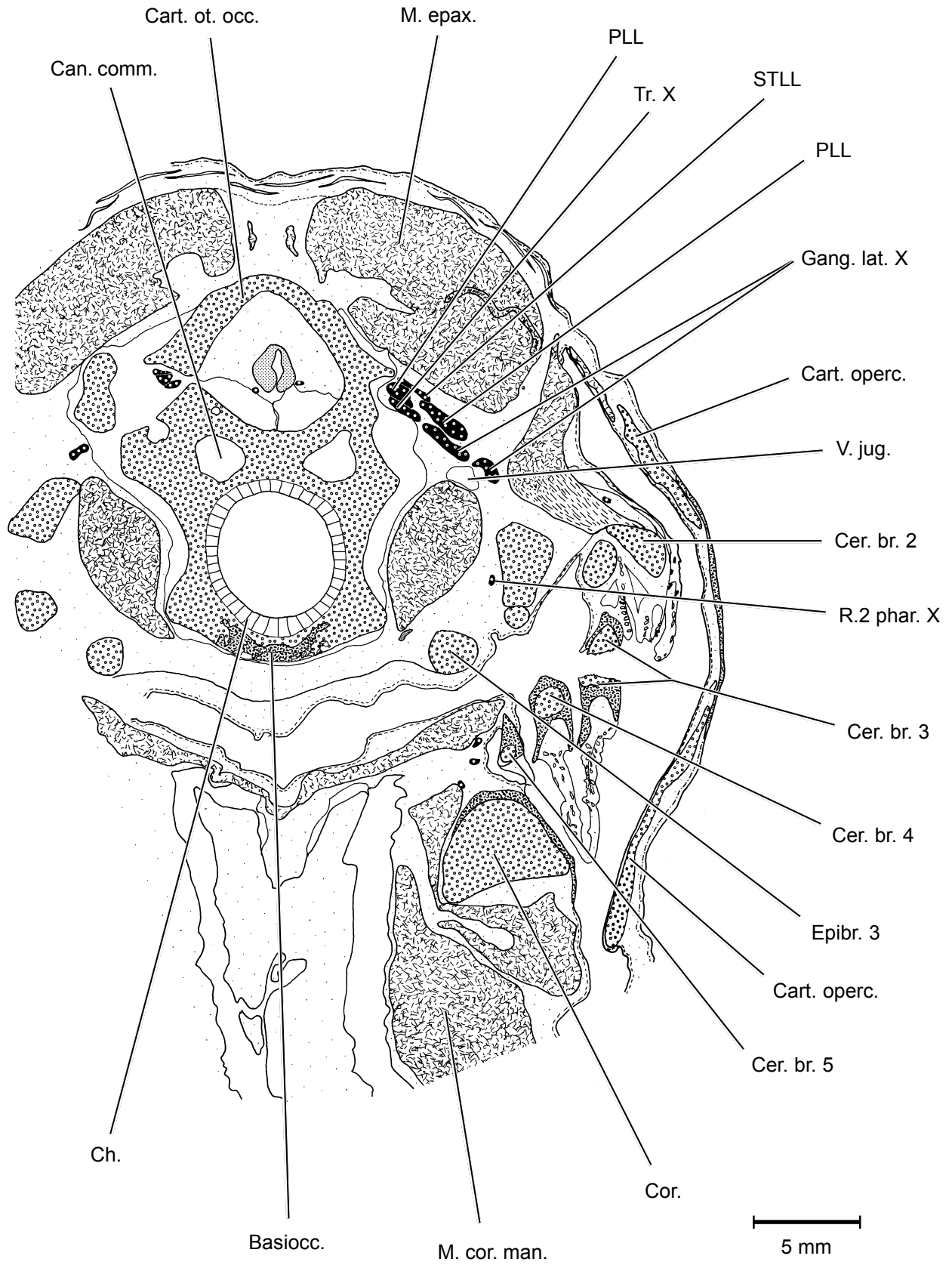


Abb. 30: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im Bereich des Hinterendes des Cranium.

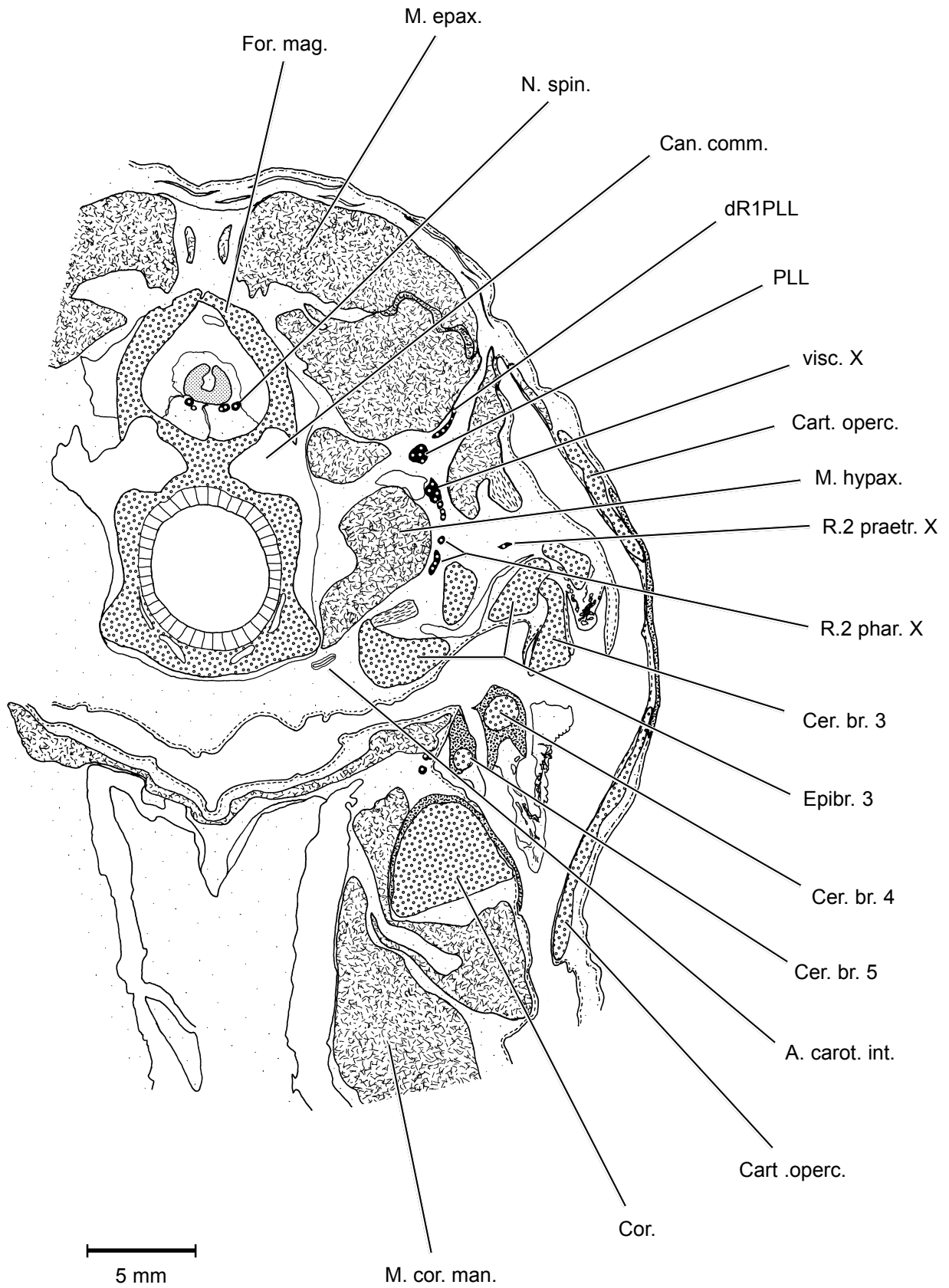


Abb. 31: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* im hinteren Bereich des Cranium.

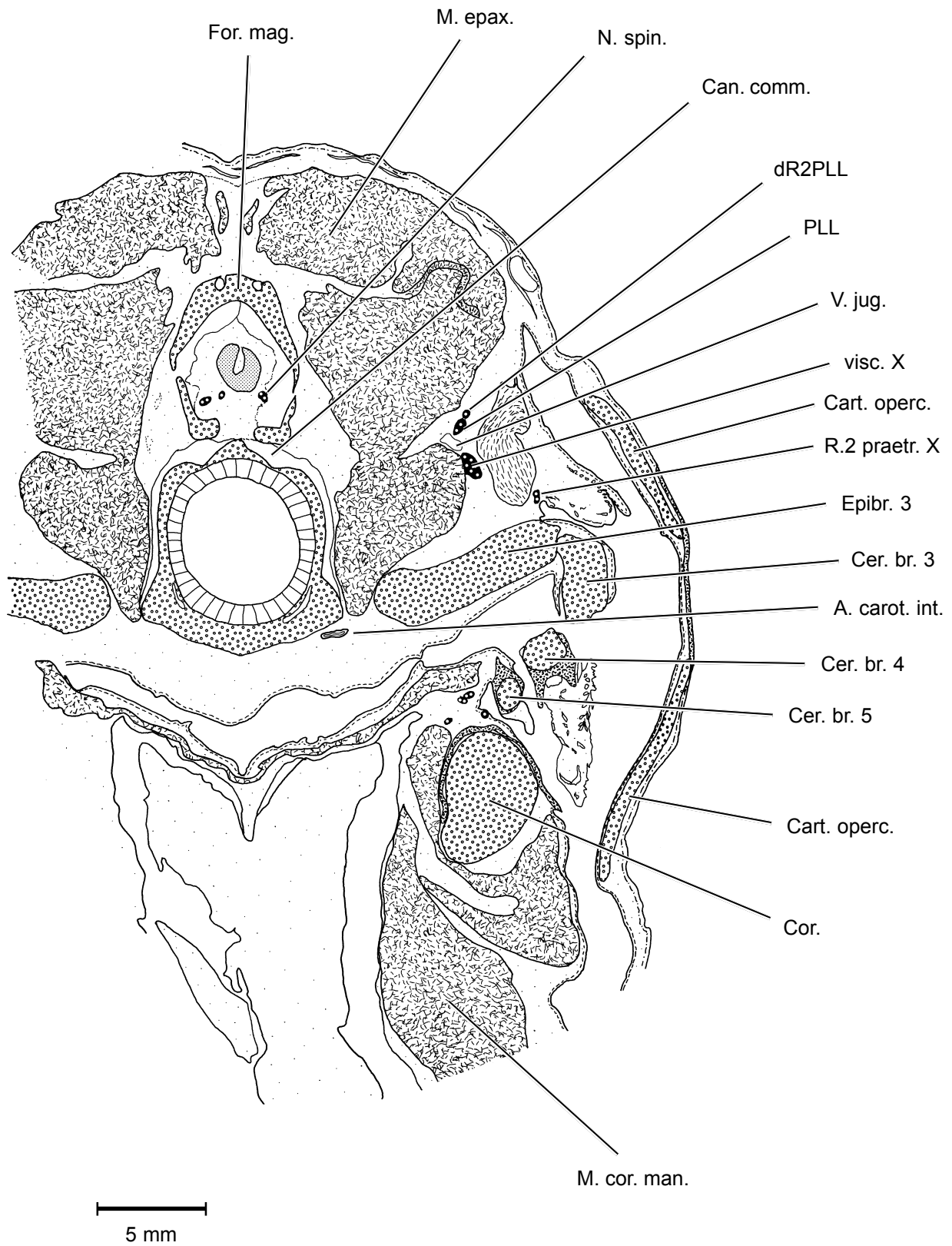


Abb. 32: Querschnitt des Schädels von *Latimeria chalumnae* am Hinterende des Cranium.

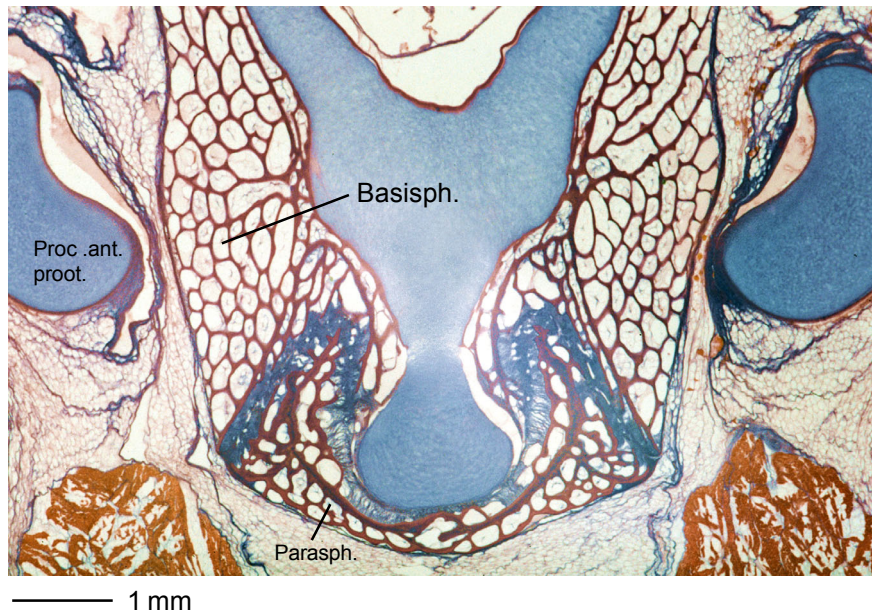


Abb. 33: An dieser Stelle ist das intracranielle Gelenk von *Latimeria* auf der medialen Seite teilweise verknöchert als Basisphenoid. Auf den Seiten sind die Processus anteriores des Prooticum zu sehen.

Abb. 34: Weiter posterior greift die Leiste des Basisphenoid in die rinnenartige Vertiefung des Prooticum von *Latimeria*, ohne diese jedoch vollständig auszufüllen.

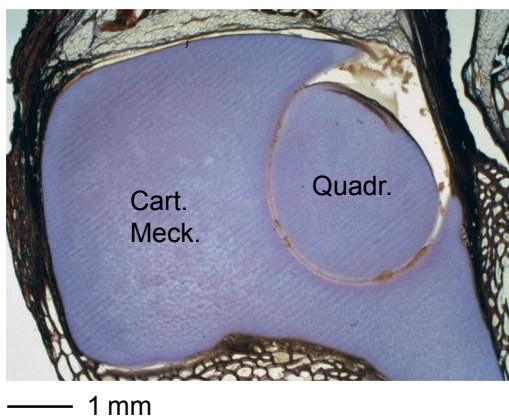
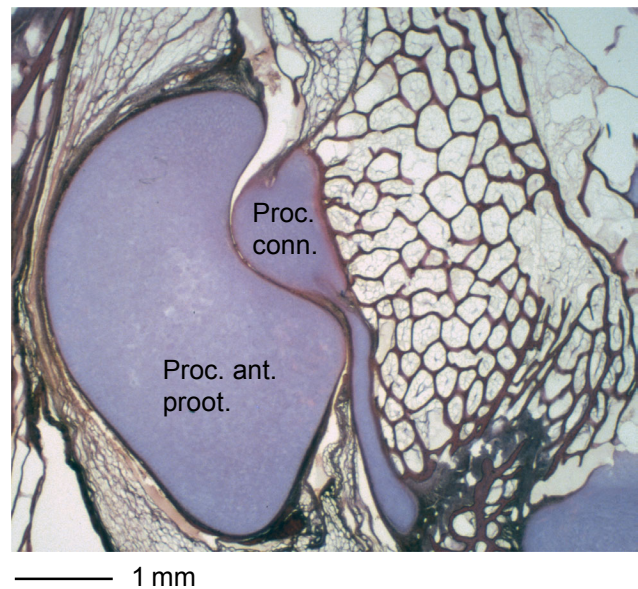
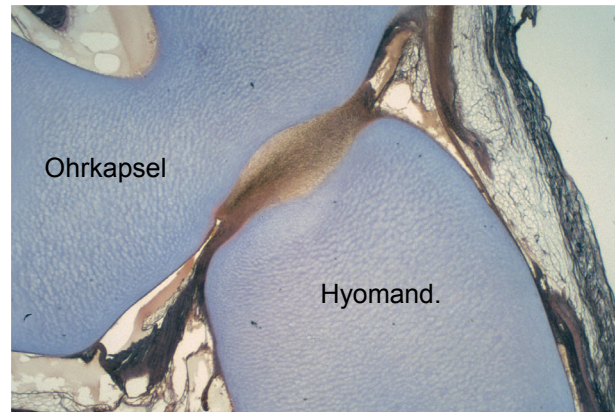
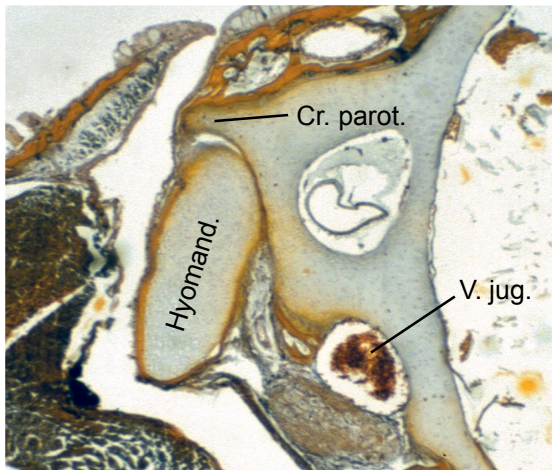


Abb. 35: Teil der doppelköpfigen Gelenkung des Quadratum mit dem Meckelschen Knorpel von *Latimeria*. Die Verbindung im Kiefergelenk ist überaus fest.

Abb. 36: Die vordere (ventrale) Gelenkstelle des Hyomandibulare wird bei *Latimeria* von starken Ligamenten gebildet. Dadurch ist die Bewegungsfreiheit eingeschränkt.



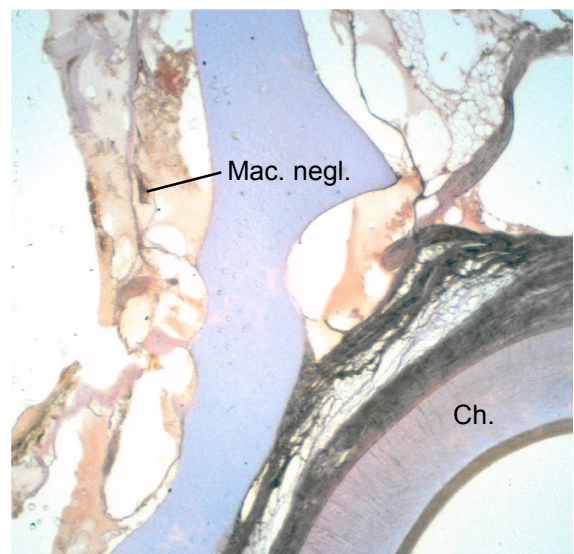
— 1 mm



— 1 mm

Abb. 37: Die Gelenkung der Hyomandibula an der Ohrkapsel bei *Polypterus senegalus*. Die Bewegungsmöglichkeit ist im Vergleich zu *Latimeria* erhöht. In ähnlicher Weise ist die hintere Gelenkung des Hyomandibulare des Quastenflossers ausgestaltet.

Abb. 38: Die Macula neglecta ist bei *Latimeria* relativ klein ausgebildet. Sie liegt in der Nähe der Verbindung von Sacculus und Lagena, also unweit der vermeintlichen "Basilarpapille".



— 1 mm

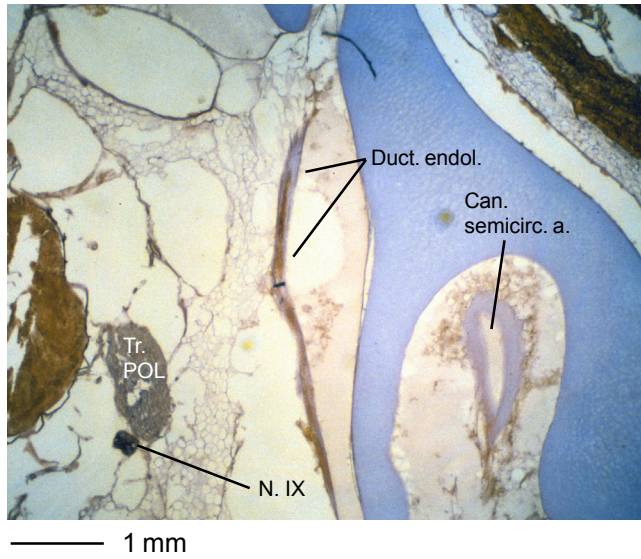


Abb. 39: Der Ductus endolymphaticus zieht vom Innenohr im Inneren des Hirncavums nach dorsal und gelangt über ein Foramen auf die Außenseite des Cranium von *Latimeria*.

Abb. 40: Die Knochen von *Latimeria* weisen eine besondere Struktur auf. Die blasige Konsistenz ist hier am Beispiel des Bodens der Ohrkapsel zu sehen.

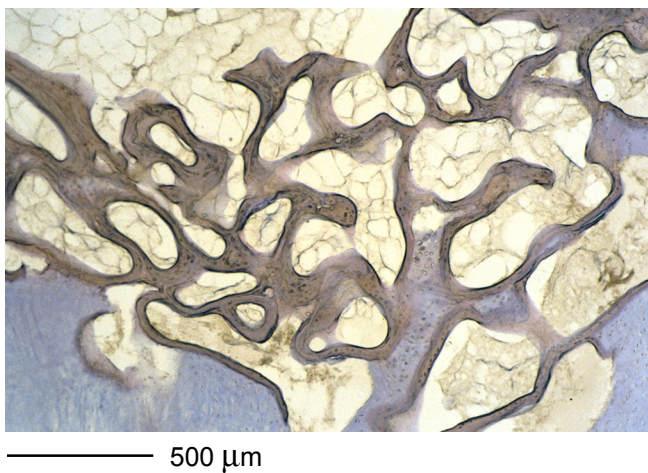
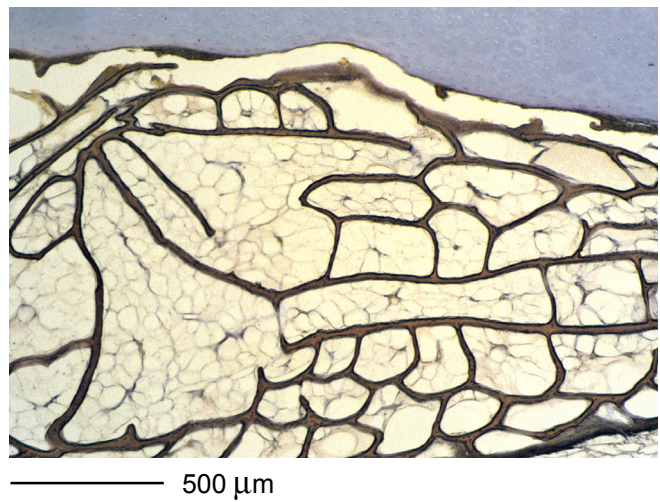


Abb. 41: Ein weiteres Beispiel der Knochenstruktur *Latimerias* zeigt das Praeoccipitale suprachordalis.

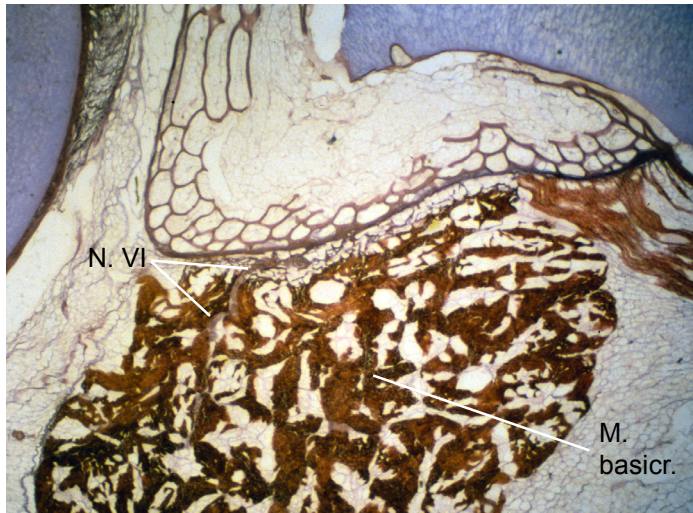
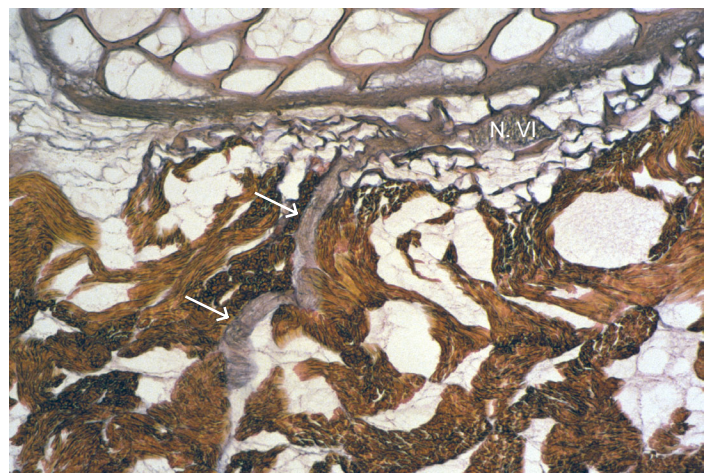


Abb. 42: Zwischen dem verknöcherten Boden der Ohrkapsel *Latimerias* und dem basicraniellen Muskel zieht ein Ramus des Nervus abducens.

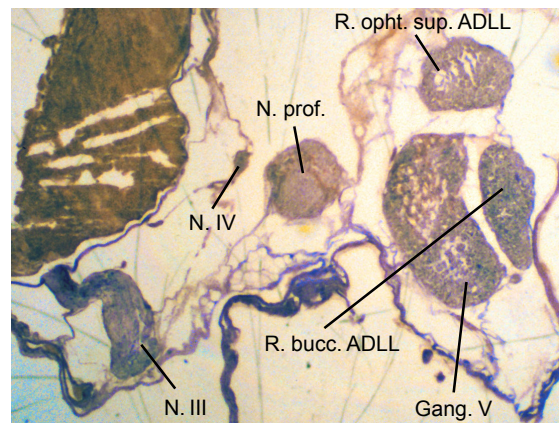
1 mm

Abb. 43: Detailansicht des vorherigen Bildes. Der Ramus des N. abducens entsendet Ausläufer in den basicraniellen Muskel, was die Innervation des Muskels durch diesen Nerven beweist.



500  $\mu$ m

Abb. 44: *Latimeria*: Der oberste der vier Nerven auf der rechten Seite ist der R. opht. sup. ADLL. Bei dem kleineren Nerven darunter handelt es sich um den R. bucc. ADLL. Der große Nerv links von ihm ist das Ganglion des N. trigeminus. Links von diesen drei Nerven befindet sich der N. profundus.



1 mm



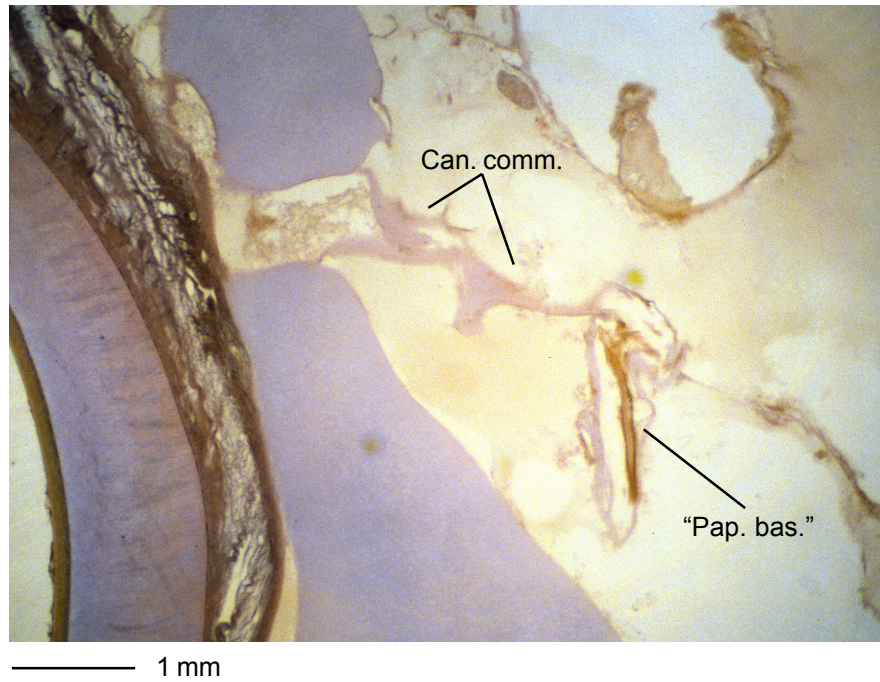


Abb. 45: Rechts der Bildmitte ist die besondere Sinnesendstelle *Latimerias* am Übergang des Sacculus zur Lagena zu sehen ("Basilarpapille"). Links von ihr zieht der Canalis communicans nach medial zum vermeintlichen perilymphatischen Foramen.

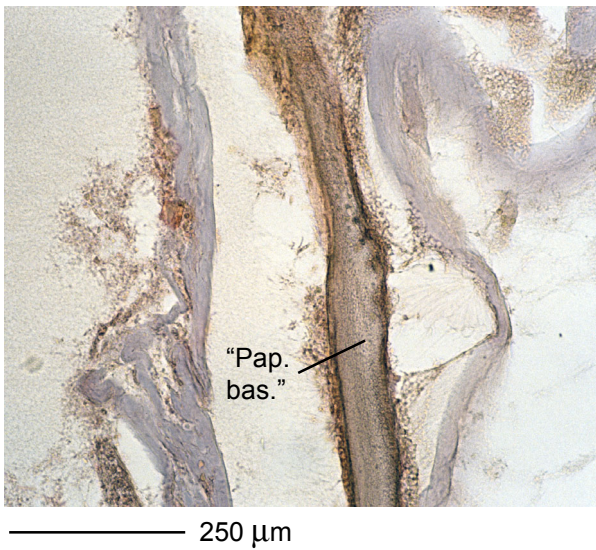
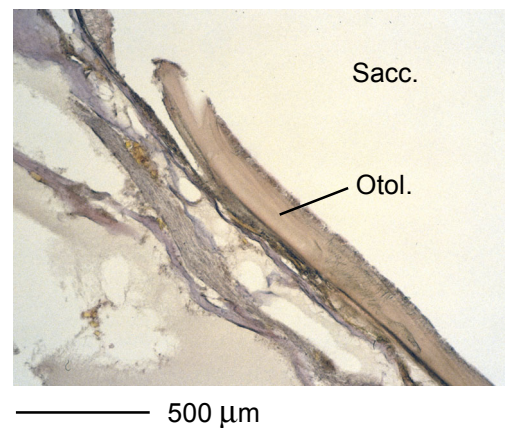
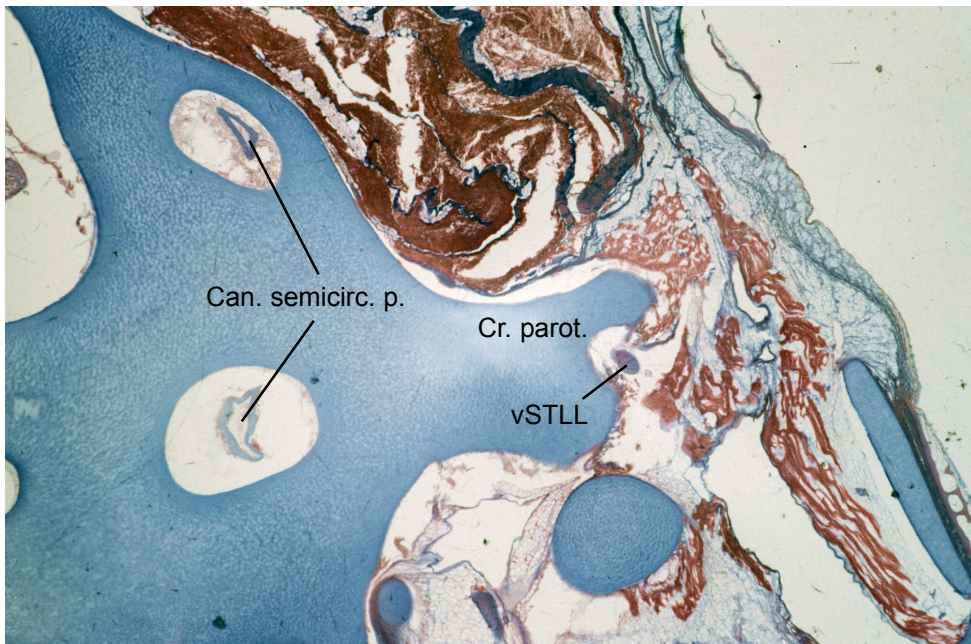


Abb. 46: Eine Vergrößerung des vorherigen Bildes zeigt die "Basilarpapille" deutlicher. Es handelt sich eindeutig um eine Sinnesendstelle.

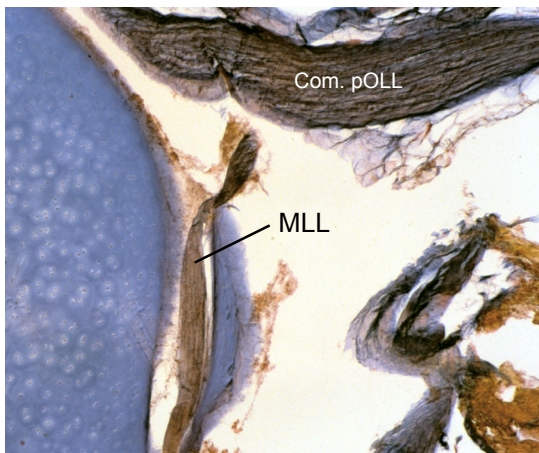
Abb. 47: Auf der medioventralen Seite am Boden des Sacculus liegt der einzige große Otolith im Innenohr von *Latimeria*.





————— 2 mm

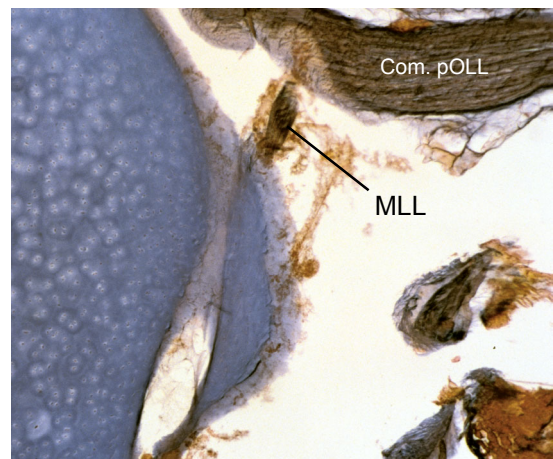
Abb. 48: Schnitt im Bereich des hinteren Drittels der Ohrkapsel von *Latimeria*. Rechts ist die starke laterale Ausdehnung der Crista parotica zu beachten. In ihr verläuft der ventrale Ast des STLL.



————— 500 µm

Abb. 49: Von ventral kommend durchstößt der mittlere Lateralisnerv (MLL) den äußersten Rand der Ohrkapsel von *Latimeria*.

Abb. 50: Etwas weiter rostral verläßt der MLL die Ohrkapsel *Latimerias* und verbindet sich mit dem STLL, der sich wiederum mit der Com. pOLL verbunden hat.



————— 500 µm

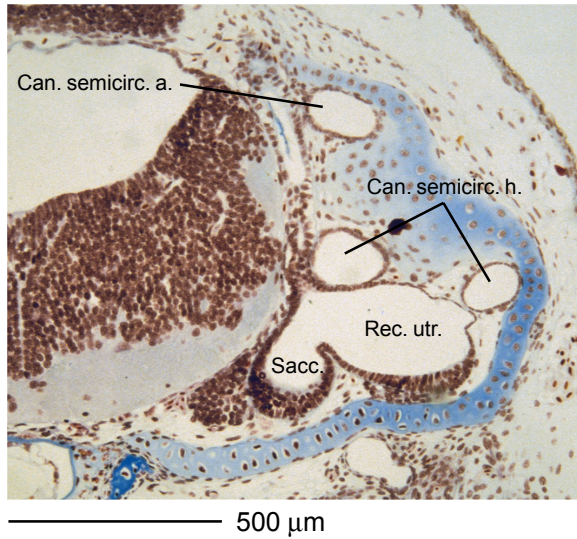


Abb. 51: Die Ohrkapsel eines sehr jungen *Lepidosiren* (GL=52mm) zeigt bereits die typische Untergliederung des Innenohres der Lungenfische.

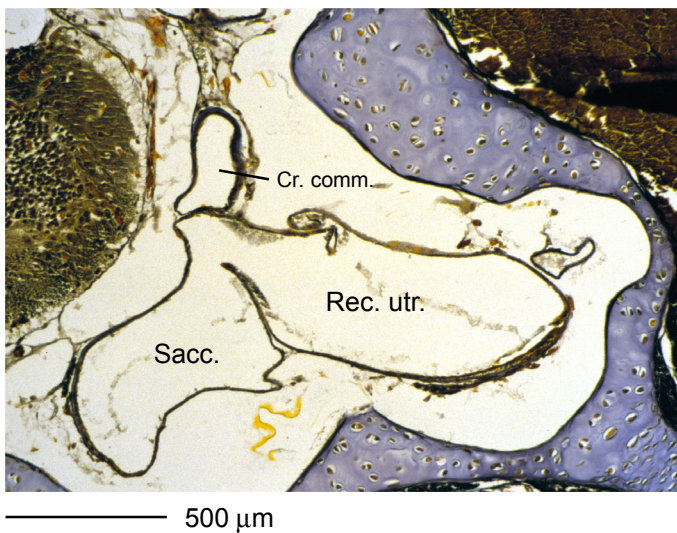
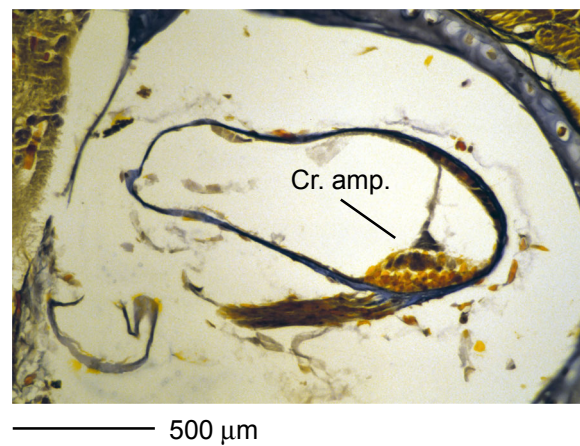


Abb. 52: Ein älteres Exemplar von *Lepidosiren* (GL=145mm) verdeutlicht den bei Lungenfischen extrem großen Recessus utriculi. Der Sacculus besitzt ein geringeres Volumen.

Abb. 53: Das Ampullenorgan des vorderen Bogengangs im Innenohr von *Lepidosiren paradoxa* (GL=145mm).



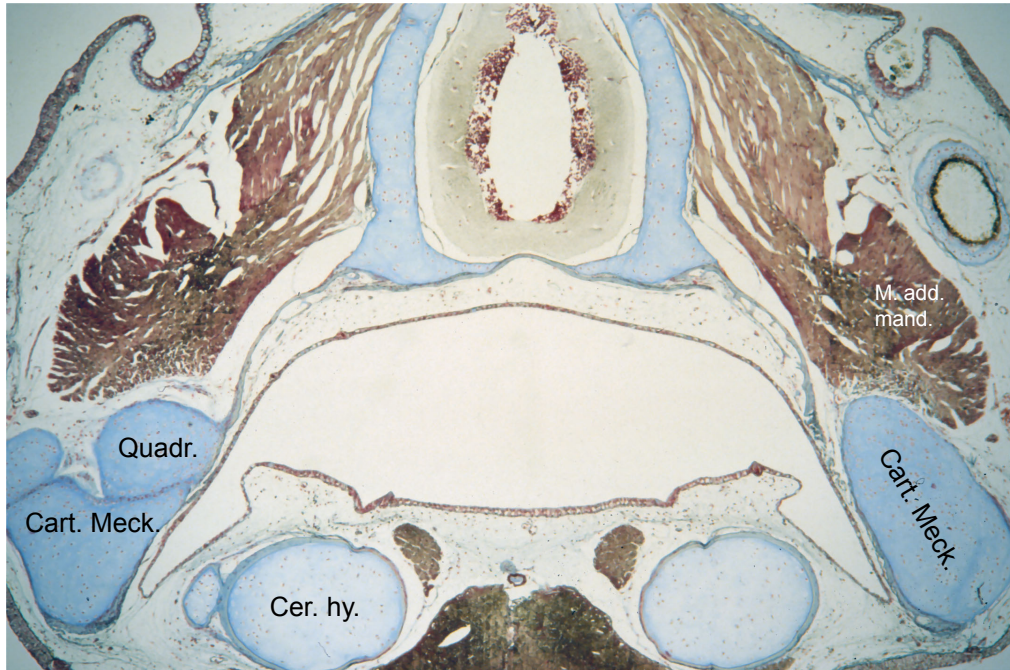


Abb. 54: Schnitt durch den Schädel von *Neoceratodus forsteri* (GL=52mm) im Bereich vor der Ohrkapsel. Auf der linken Seite ist das primäre Kiefergelenk zu sehen.

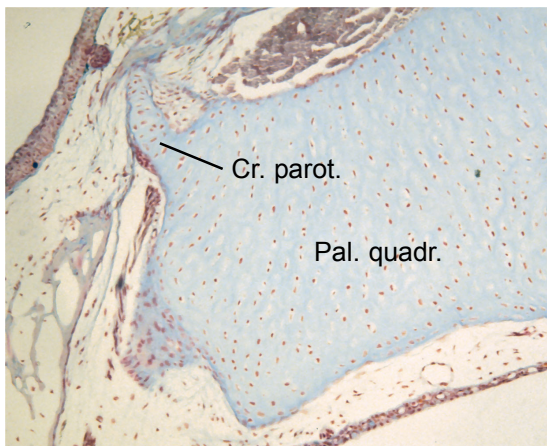
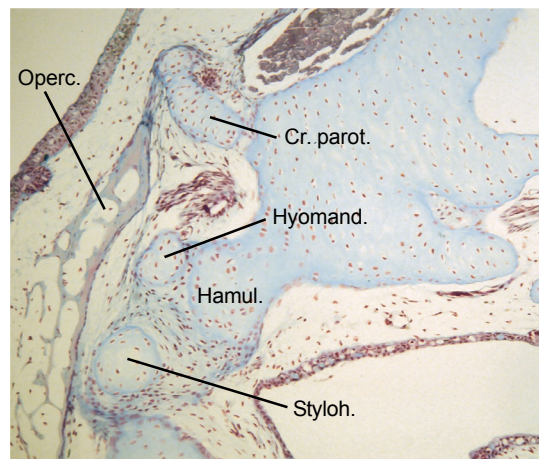


Abb. 55: Cranium von *Neoceratodus* (GL=52mm) vor dem Bereich der Ohrkapsel. Links oben steht leistenförmig die Crista parotica ab, auf der Ventralseite ist der vorderste Ansatzbereich des Epihyale zu erkennen.

500 µm

Abb. 56: Die Crista parotica verliert weiter posterior die Verbindung zum Cranium. Links unten befindet sich der vorderste Bereich des Epihyale.



500 µm

Abb. 57: Ohrkapsel von *Neoceratodus* (GL=52mm). Das Epihyale hat dorsal eine Verbindung zur Crista parotica. Zwischen ihm und dem Ceratohyale ist ein weiteres Element eingeschaltet (Stylohyale).

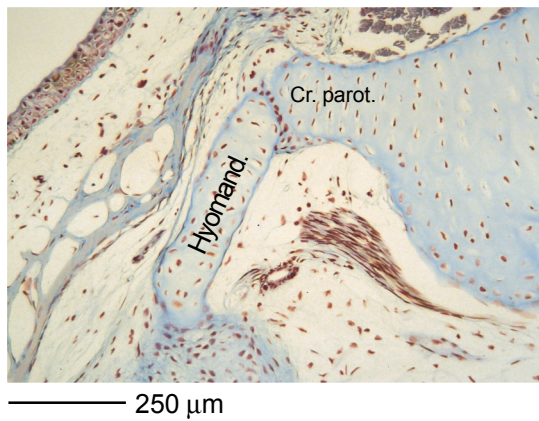
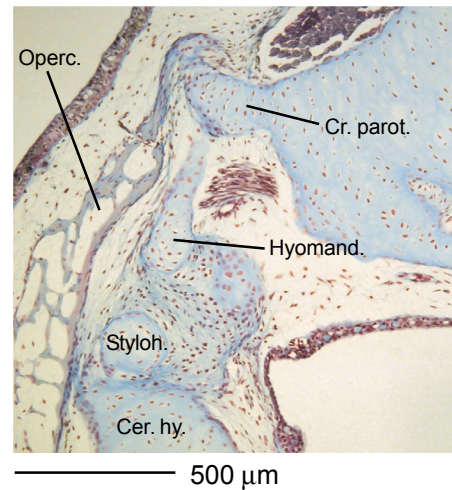


Abb. 58: Das Epihyale von *Neoceratodus* (GL=52mm) in vergrößerter Darstellung.

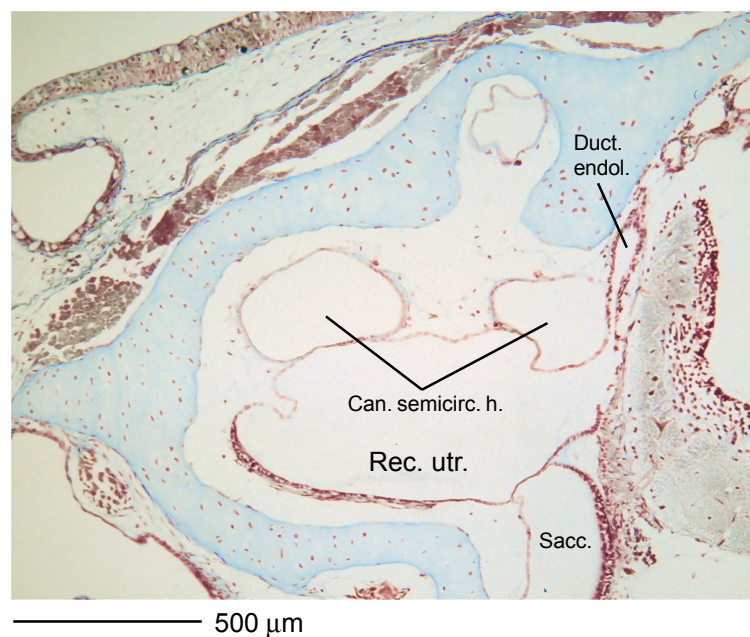


Abb. 59: Schnitt durch die Ohrkapsel von *Neoceratodus* (GL=52mm). Rechts von der Bildmitte ist der Ductus endolymphaticus zu sehen, der nach dorsal in das Cavum cranii zieht.

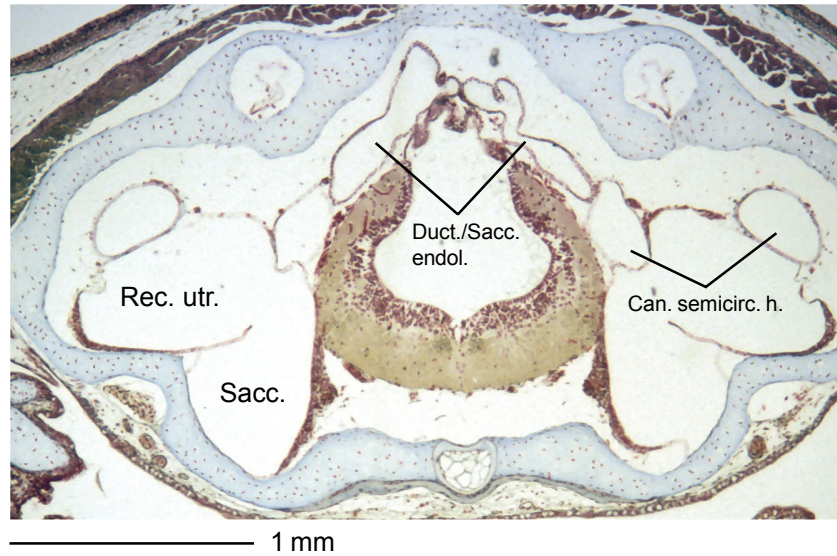


Abb. 60: Schnitt durch die Ohrkapsel von *Neoceratodus forsteri* (GL=43,5mm). Die Ductus endolymphatici beider Seiten treffen sich in der Medianen.

Abb. 61: Vergrößerung des vorherigen Bildes. Sie zeigt die Erweiterung des Ductus endolymphaticus im Detail.

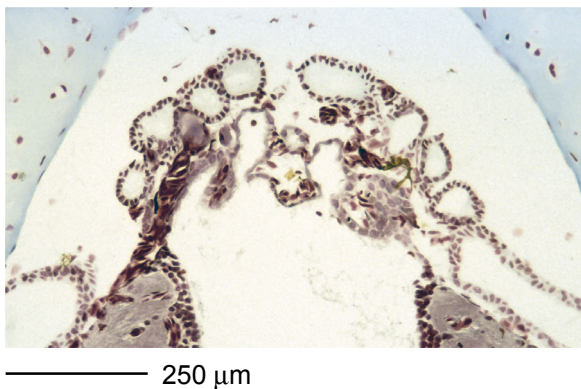
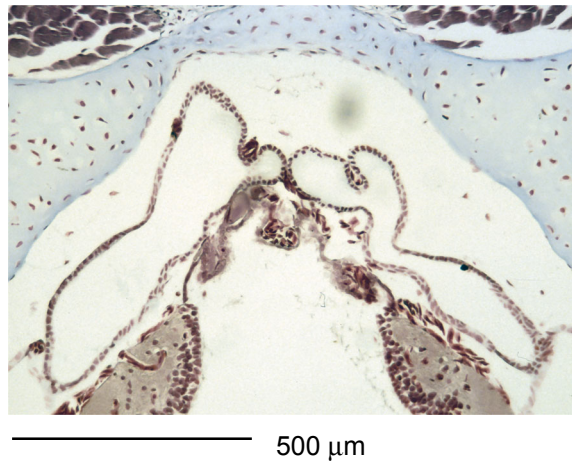


Abb. 62: Weiter posterior verästelt sich der Ductus endolymphaticus von *Neoceratodus* (GL=43,5mm) immer stärker.

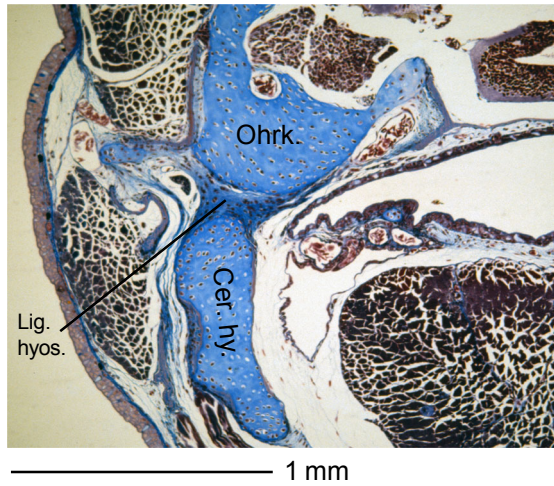


Abb. 63: Zwischen der Ohrkapsel und dem Ceratohyale von *Protopterus* (GL=55mm) existiert lediglich eine ligamentöse Verbindung, jedoch kein epihyales Element.

Abb. 64: Das Ampullenorgan mit versorgendem Nerven im vorderen Bogengang der Ohrkapsel von *Protopterus* (GL=55mm).

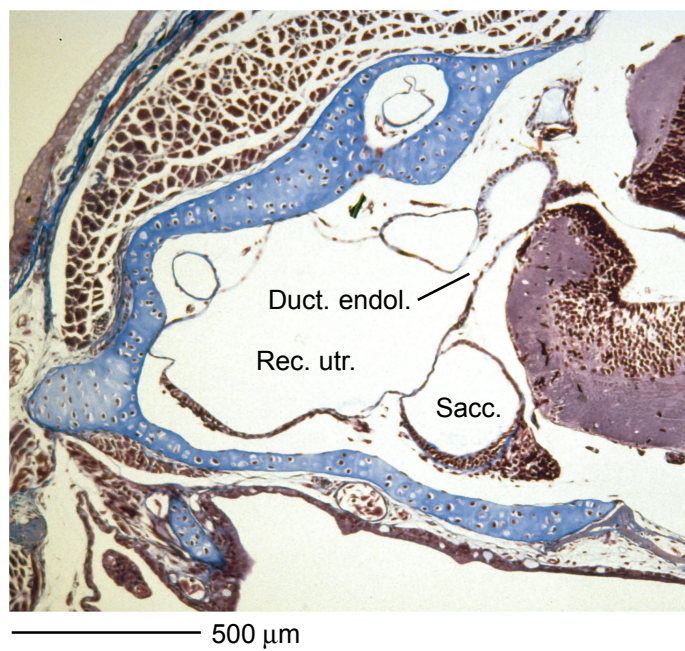
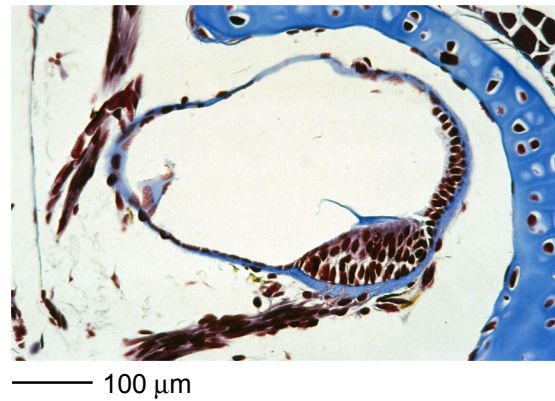


Abb. 65: Ähnlich wie bei *Neoceratodus* zieht der Ductus endolymphaticus bei *Protopterus* (GL=55mm) nach dorsal in das Cavum cranii.

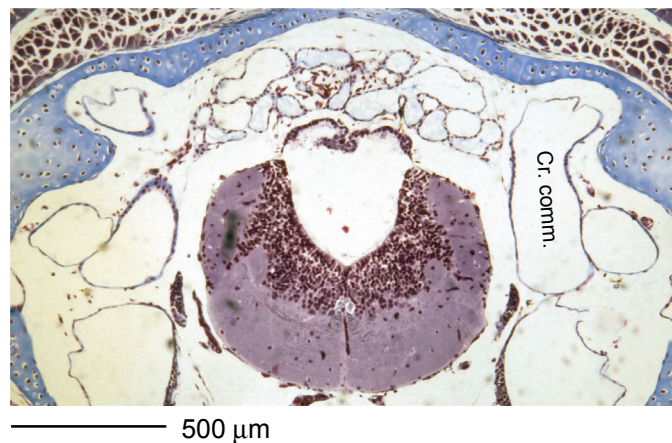
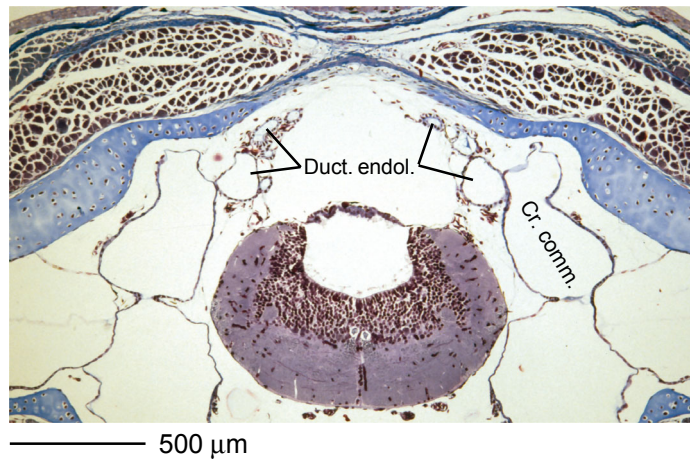


Abb. 66 und 67: Zwei weitere Stadien des Ductus endolymphaticus von *Protopterus* (GL=55mm) weiter posterior (das untere Bild liegt am weitesten caudal).

Abb. 68: Vergrößerung des hinteren Bereichs des Cranium, die die ausgedehnte Verzweigung des Ductus endolymphaticus von *Protopterus* (GL=55mm) zeigt.

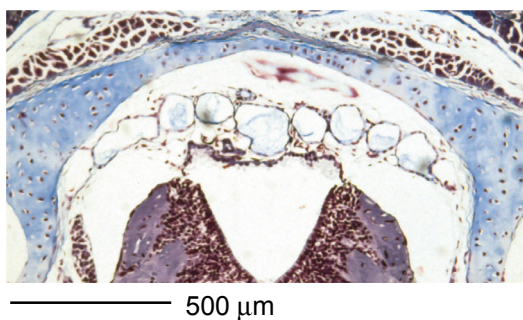
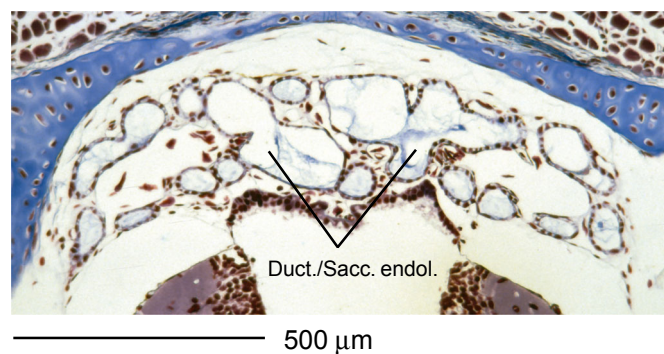
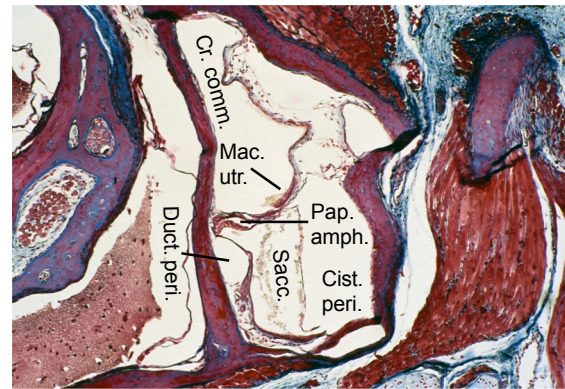


Abb. 69: Im hinteren Bereich der Ohrkapsel von *Protopterus* (GL=55mm) nimmt die Verzweigung des Ductus endolymphaticus wieder ab, schließlich endet er blind, ohne das Cranium zu verlassen.



Abb. 70: Schnitt durch die rechte Ohrkapsel von *Typhlonectes compressicauda* (GL=122mm). Auf der medialen Seite liegt die Papilla amphibiorum in einem eigenen Recessus. Darüber befindet sich die Macula utriculi.

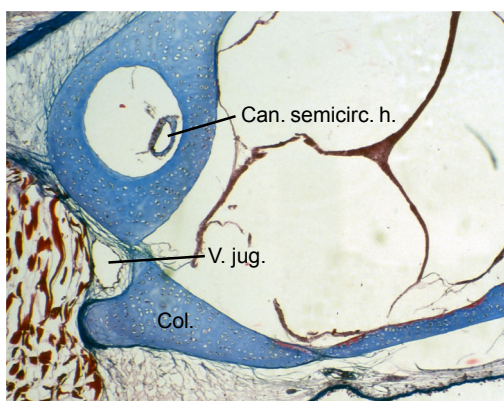


500  $\mu$ m

Abb. 71: Schnitt durch die linke Ohrkapsel von *Typhlonectes* (GL=122mm). Die Columella setzt auf der linken Seite ventrolateral an der Ohrkapsel an.



500  $\mu$ m



500  $\mu$ m

Abb. 72: Linke Ohrkapsel von *Ambystoma mexicanum* mit ansetzender Columella.

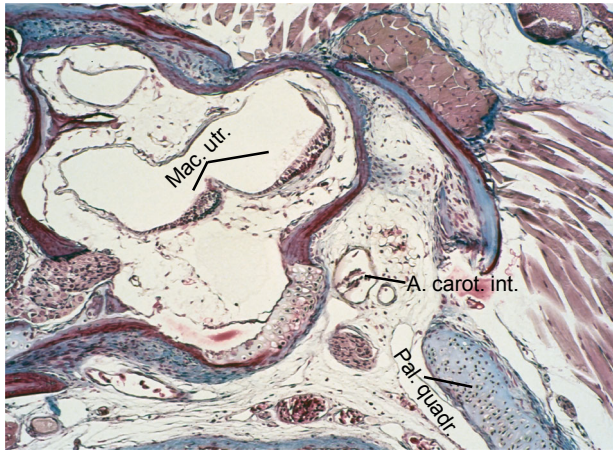


Abb. 73: Schnitt in Höhe des Utriculus des Ohres von *Salamandrella keyserlingii*, die Macula utriculi zeigend.

Abb. 74: Weiter posterior im Bereich der Übergangsstelle von Utriculus und Sacculus liegt die Papilla amphibiorum von *Salamandrella*. Rechts setzt die Columella an.

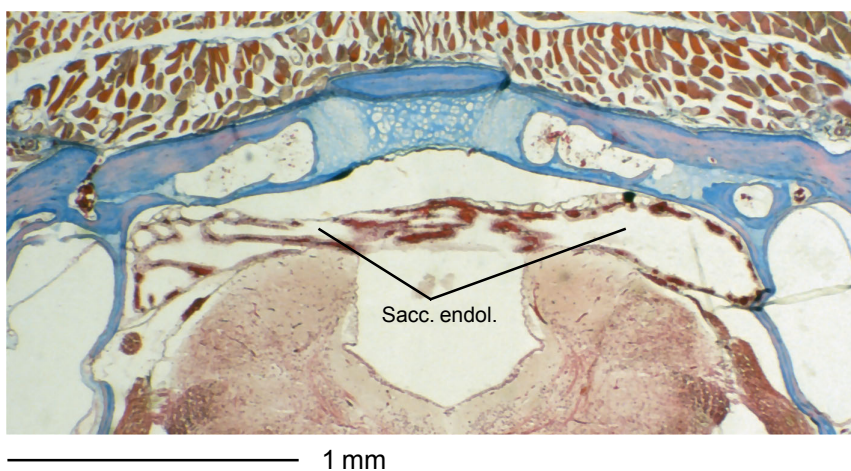
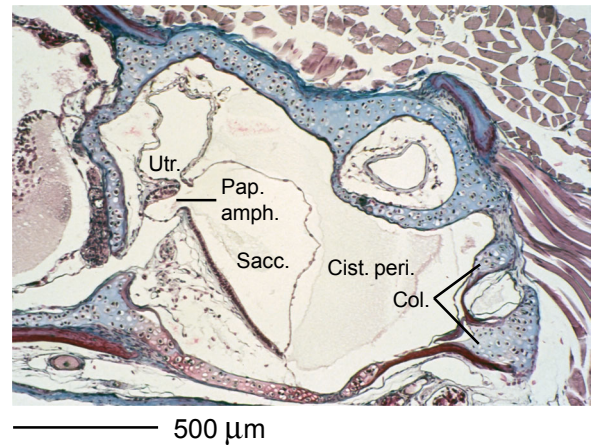


Abb. 75: Die Aussackung des Ductus endolymphaticus von *Xenopus laevis* zeigt große Ähnlichkeiten zu den Verhältnissen bei *Neoceratodus* und *Protopterus*.

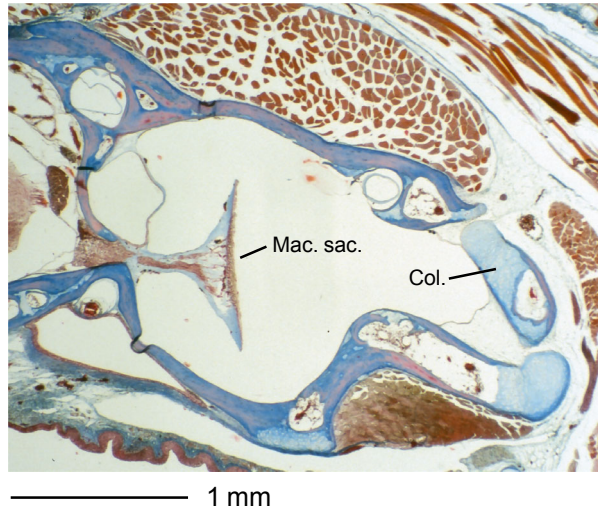


Abb. 76: Pilzförmig ragt die Macula sacculi in den Sacculus von *Xenopus laevis*.

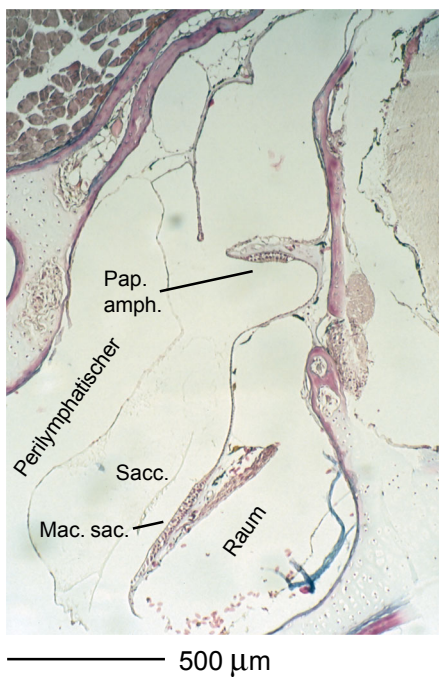
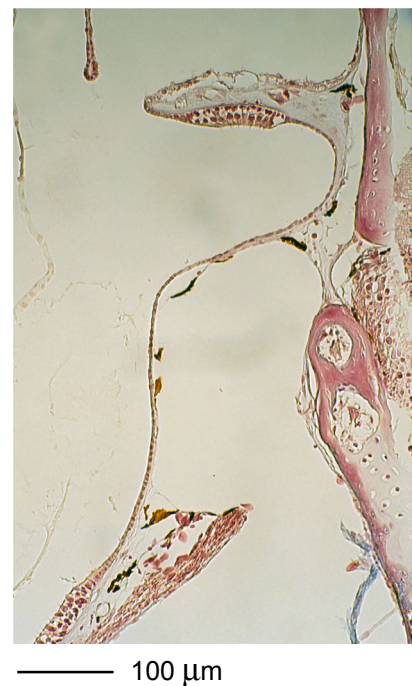


Abb. 77: Der Schnitt durch das linke Innenohr von *Bombina variegata* zeigt die typischen Verhältnisse bei den Anura. Etwas rechts der Bildmitte liegt die Papilla amphibiorum, Ventral ist die Macula sacculi zu sehen.

Abb. 78: In dieser Vergrößerung des vorhergehenden Bildes ist die Papilla amphibiorum in ihrem kleinen Recessus besonders deutlich zu erkennen.



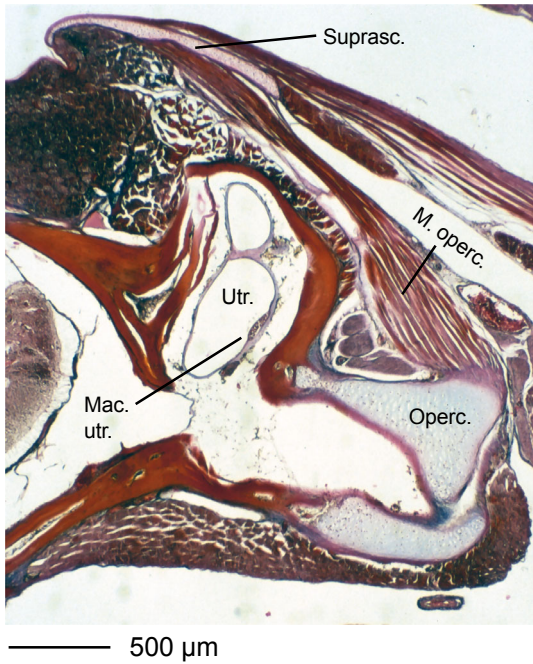


Abb. 79: Dieser Schnitt durch das rechte Ohr von *Bombina* zeigt die Verbindung der Suprascapula mit dem Operculum mittels des Musculus opercularis.

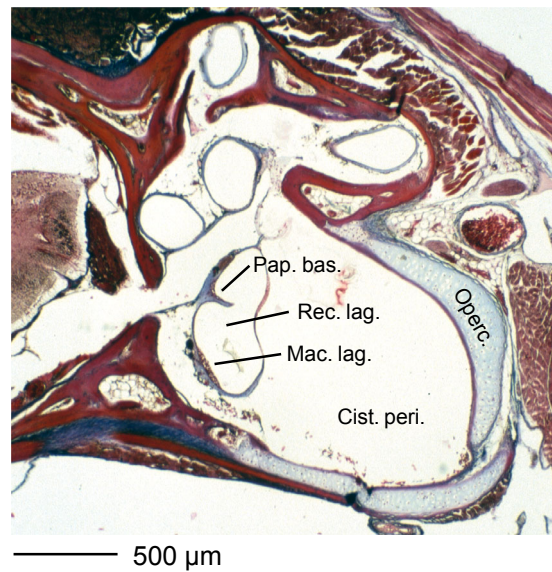


Abb. 80: Schnitt durch das rechte Ohr von *Bombina variegata* weiter posterior als in Abb. 79. Hier sind Position der Basilarpapille und der Macula lagenae zu sehen.

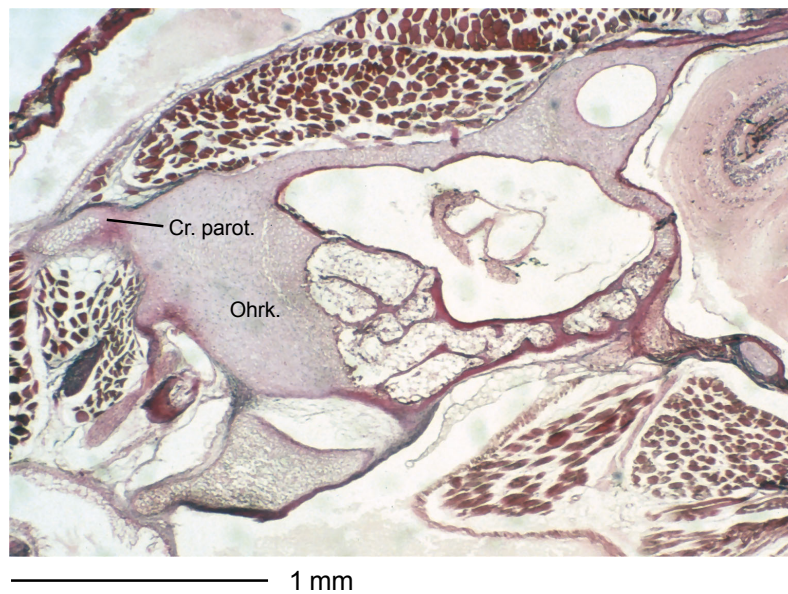


Abb. 81: Der vordere Teil der linken Ohrkapsel von *Physalaemus* mit der deutlich abgesetzten Crista parotica. Vergl. dazu Abb. 55 und 56.

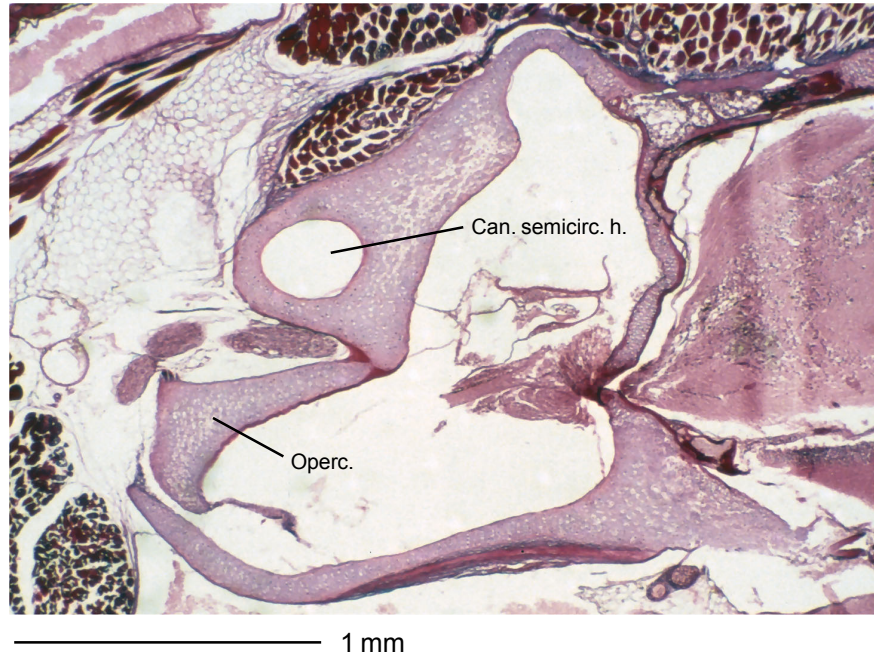


Abb. 82: Das Operculum nimmt einen breiten Raum ein in der Ohrkapsel von *Physalaemus*.



Abb. 83: Weiter posterior ist die Verbindung des Operculum zum Opercularis-Muskel zu sehen, der von der Suprascapula entspringt.

## Lebenslauf

Persönliche Daten: geboren 06.02.1966 in Kiel  
Familienstand: ledig

### Schulbildung:

1972-1976 Besuch der Gerhard-Hauptmann-Grundschule in Kiel  
1976-1985 Besuch des Hans-Geiger-Gymnasiums in Kiel; Abitur

1985-1986 Wehrdienst

### Studium:

1988-1991 Studium der Psychologie an der Christian-Albrechts-Universität in Kiel; Vordiplom in Psychologie

1991-1993 Grundstudium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen

1993-1996 Hauptstudium mit Hauptfach Spezielle Zoologie und den Nebenfächern Mikrobiologie und Paläontologie

1996-1997 Anfertigung der Diplomarbeit "Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Heloderma suspectum* COPE, 1869 (Squamata, Helodermatidae) – Ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Varanoidea" am Lehrstuhl für Spezielle Zoologie bei Prof. Dr. W. Maier

### Promotion:

1997–2001 Promotionsarbeit über das Thema "Die evolutive Transformation der Oticalregion der Sarcopterygii beim Übergang vom Wasser- zum Landleben - Unter besonderer Berücksichtigung des Quastenflossers *Latimeria chalumnae*" im Lehrstuhl für Spezielle Zoologie des Zoologischen Instituts der Eberhard-Karls-Universität, Tübingen unter Betreuung von Prof. Dr. W. Maier