

**VERGLEICHEND-ONTOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER ETHMOIDAL-
UND DER ORBITOTEMORALREGION DER GLIRIDAE (RODENTIA, MAMMALIA).
EIN BEITRAG ZUR MORPHOLOGIE UND SYSTEMATIK DER NAGER**

Dissertation

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

vorgelegt von

Patricia Klingler, geb.Beck

aus Tübingen

2003

Tag der mündlichen Prüfung: 23.12.2002

Dekan: Prof. Dr. H.-U. Schnitzler

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Maier
2. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Ammermann

1. EINLEITUNG	5
1.1 MATERIAL & METHODEN	8
2. DESKRIPTION DER MORPHOGENETISCHEN BEFUNDE	11
2.1 REGIO ETHMOIDALIS	11
2.1.1 CUPULA NASI ANTERIOR & CARTILAGO CUPULARIS	11
2.1.2 FENESTRA SUPERIOR NASI	16
2.1.3 PROCESSUS ALARIS SUPERIOR.....	17
2.1.4 MARGINO-, & ATRIOTURBINALE	20
2.1.5 LAMINA TRANSVERSALIS ANTERIOR.....	23
2.1.6 SEPTUM NASI & FENESTRA INTERNASALIS & SEPTOTURBINALE	27
2.1.7 TECTUM NASI & LAMINA CRIBROSA	32
2.1.8 NASOTURBINALE & DUCTUS GLANDULAE NASI LATERALIS.....	37
2.1.9 PARIES NASI.....	40
2.1.10 MAXILLOTURBINALE & LAMINA INFRACONCHALIS.....	42
2.1.11 DUCTUS NASOLACRIMALIS.....	45
2.1.12 CUPULA NASI POSTERIOR.....	48
2.1.13 LAMINA TRANSVERSALIS POSTERIOR.....	52
2.1.14 CRISTA SEMICIRCULARIS	55
2.1.15 RECESSUS LATERALIS & FRONTOTURBINALIA	57
2.1.16 RECESSUS GLANDULARIS & MAXILLARIS.....	60
2.1.17 RECESSUS ETHMOTURBINALIS & ETHMOTURBINALIA	63
2.1.18 CARTILAGO PARASEPTALIS & JACOBSONSCHES ORGAN	66
2.1.19 DUCTUS NASOPALATINUS UND KNORPEL DES MUNDDACHES	70
2.1.20 FORAMEN EPIPHANIALE & N. ETHMOIDALIS ANTERIOR	72

2.2. REGIO ORBITOTEMPORALIS	73
2.2.1 LAMINA TRABECULARIS & LAMINA HYPOPHYSEOS	73
2.2.2 ALA HYPOCHIASMATICA.....	77
2.2.3 PILA PRAEOPTICA & PILA POSTOPTICA	79
2.2.4 FORAMEN OPTICUM.....	82
2.2.5 COMMISSURA ORBITONASALIS ET PARIETOORBITALIS & ALA ORBITALIS	84
2.2.6 ALA TEMPORALIS & ALISPHENOID	87
2.2.7 PROCESSUS ALARIS.....	90
2.2.8 COMMISSURA ALICOCHLEARIS & FORAMEN CAROTICUM	92
2.3. DECKKNOCHEN	95
2.3.1 NASALE	95
2.3.2 PRAEMAXILLARE.....	98
2.3.3 MAXILLARE.....	100
2.3.4 FORAMEN INFRAORBITALE UND M. MASSETER MEDIALIS	103
2.3.5 FRONTALE.....	105
2.3.6 LACRIMALE.....	108
2.3.7 VOMER	110
2.3.8 PALATINUM	112
2.3.9 PTERYGOID	114
3. ZUSAMMENFASSUNG.....	119
4. LITERATURVERZEICHNIS.....	123
6. ABKÜRZUNGEN.....	130
7. ABBILDUNGEN	133

Danksagung

Mein Dank gilt an erster Stelle Herrn Prof. Dr. W. MAIER für die Beschaffung des wissenschaftlichen Materials und die Überlassung eines Arbeitsplatzes am Lehrstuhl Spezielle Zoologie der Universität Tübingen. Weiterhin möchte ich für die Anregung zur vorliegenden Arbeit danken, für die Denkanstöße und Diskussionen sowie für die stete Unterstützung trotz mancher widrigen Umstände.

Ich möchte auch Frau M. MEINERT für die Anfertigung der foetalen Schnittserien und die freundschaftliche Unterstützung in allen Belangen danken sowie Frau M. HOHLOCH für die fotografischen Abbildungen, und Frau G. SCHMIDT für die Hilfe bei der Bearbeitung der halbschematischen Querschnittszeichnungen.

Zum wesentlichen Gelingen dieser Arbeit hat durch die kollegiale Zusammenarbeit Dipl.-Biol. I. RUF beigetragen. Insbesondere verdanke ich ihr die Überlassung der teilweise unveröffentlichten Datensätze von *Rattus norvegicus*. Danken möchte ich auch Dr. S. GEMBALLA und Dr. M. SANCHEZ.

Des Weiteren gilt mein Dank meiner Mutter und meinem Vater, ohne deren Hilfe diese Arbeit nicht zustande gekommen wäre.

Und ich möchte SAM S. KLINGLER einfach für alles danken.

1. EINLEITUNG

Die Gliridae (Bilche, Schläfer) sind als relativ kleine Nagergruppe vorwiegend auf die Paläarktis beschränkt. Die Unterfamilie Glirinae weist 6 Gattungen und 9 Arten auf (KLINGENER, 1984; NOWAK, 1991). Lediglich die Gattung *Graphiurus* hat sich mit etwa 6 Arten im subsaharischen Afrika verbreitet; sie werden zumeist in eine eigene Unterfamilie Graphiurinae gestellt. Die Glirimorpha zeigen mit ihrem buschigen Schwanz und ihrem Bewegungsrepertoire gewisse Ähnlichkeiten mit den Sciuridae (Hörnchen). Sie bewahren im oberen und unteren Gebiss noch einen Praemolaren vor den brachyodonten Molaren; diese sind mit charakteristischen Querleisten ausgestattet, die bei der Haselmaus (*Muscardinus*) ihre höchste Zahl erreicht. Die Morphologie der Zahnkrone läßt sich jedoch ohne größere Schwierigkeiten auf den Strukturtyp der Paramyidae zurückführen, dem auch die Sciuriden nahe stehen (STEHLIN UND SCHAUB, 1951; STORCH, 1978). Am Magen fehlt ein Vormagen, am Colon ein Caecum (TULLBERG, 1899); diese Sachverhalte verweisen darauf, dass die Bilche omnivore Ernährung besitzen, die Knospen, Früchte, Nüsse und Arthropoden umfaßt. Die Gliriden sind in der Mehrzahl arboricole, nachtaktive Tiere, die bevorzugt in Laubmischwäldern leben. Zum Klettern besitzen sie - ähnlich den Baumhörnchen - außerordentlich spitze Krallen.

Die Gliridae werden zwar in der Regel als eigene Überfamilie Gliroidea aufgefaßt, aber doch traditionell in die Myomorpha eingeordnet, da ihre Kaumuskulatur hochgradige Übereinstimmung mit den Muroidea aufweist (TULLBERG, 1899; SIMPSON, 1945). Die Myomorphie ist gekennzeichnet durch ein vergrößertes Foramen infraorbitale, durch das neben den Gefäßen und Nerven auch ein kräftiges Bündel des M. masseter medialis hindurch zieht; zusätzlich hat sich bei Myomorpha ein Teil des lateralen Masseters an der vorderen Jochbogenwurzel nach dorsal vorgeschoben. Diese Umgliederung der Kaumuskulatur wird im allgemeinen mit einer Verstärkung der propalinalen Kaukraftkomponente in Beziehung gebracht (LANDRY, 1999). Allerdings fehlt den afrikanischen Graphiurinae die Modifikation des M. masseter lateralis, sodass diese Artengruppe formal nur als hystricomorph zu bezeichnen ist. Eine historische Revision der historischen Entwicklung der Systematik der Nagetiere erübrigt sich hier, da diese Vorarbeit von MESS (1997) geleistet worden ist.

Fossilfunde (z.B. *Gliravus* aus dem Eozän) haben gezeigt, dass die basalen Taxa noch ein kleines Foramen infraorbitale besaßen und dass die Kaumuskulatur den protrogomorphen Typ besaßen haben muss (VIANEY-LIAUD, 1985; 1989; 1994). Das deutet darauf hin, dass die Hystricomorphie und die Myomorphie innerhalb der Gliridae konvergent entstanden sein könnte; man bezeichnet sie daher jetzt nach dem Vorschlag von VIANEY-LIAUD (1985) als 'Pseudomyomorphie' (vgl. auch STORCH, 1994). Neuere Klassifikationen drücken diese Sonderstellung dadurch aus, dass sie den Gliridae den Rang einer Unterordnung Glirimorpha zuweisen. LUCKETT und HARTENBERGER (1985; Abb.2) mussten aus morphologischer Sicht die phylogenetische Position der Gliridae offen lassen, stellten sie jedoch versuchsweise zwischen die Sciuridae und Geomyidae, die sie alle gemeinsam aus den fossilen Ischyromyidae ableiteten. Allerdings hatten bereits PARENT (1980) sowie LAVOCAT und PARENT (1985) in der Strukturierung des Mittelohrs grosse Übereinstimmung zwischen Gliridae und Sciuridae konstatiert. Gleiches gilt für die Kopfarterien, für die BUGGE (1985) eine auffallende Ähnlichkeit zwischen Gliriden und Sciuriden postuliert hatte.

Verschiedene molekulare Datensätze haben in den letzten Jahren nahegelegt, die Gliriden näher zu den Sciuromorpha zu stellen. Auf Grund der Analyse mitochondrialer 12S rRNA-Gene haben CATZEFLIS et al. (1995) die Gliriden als Schwestergruppe eines Monophylums aus Myomorpha und Hystricognathi dargestellt. Mit dem gleichen Gen haben NEDBAL et al. (1996) *Graphiurus* mit Aplodontiden, Sciuriden, Castoriden und Ctenodactyliden zusammengefaßt - jedoch weit ab der Muriden; zu ähnlichen Ergebnissen gelangten DEBRY und SAGEL (2001)

auf der Basis des nukleären IRBP-Gens. Nach HUCHON et al. (1999), die das nukleäre Gen des von Willebrand-Faktors ihrer Untersuchung zu Grunde gelegt hatten, könnten die Gliriden die Schwestergruppe aller übrigen Rodentia darstellen. BENTZ und MONTGELARD (1999) kamen mittels des 12S rRNA sowie von Cytochrom B-Sequenzen ebenfalls zu einer Gruppierung der Gliriden mit den Sciuriden (ROBINSON et al. 1997).

Auf jeden Fall zeichnet sich ab, dass die Gliridae eine hochinteressante Teilgruppe der Nagetiere repräsentieren, die sich seit dem Eozän als eigene Stammlinie bis zu den Paramyidae verfolgen läßt (HARTENBERGER 1994). Insbesondere ihre vermutlich enge Verwandtschaftsbeziehung zu den Hörnchen zeigt, dass wir es hier möglicherweise mit einer alten, stammgruppennahen Reliktgruppe zu tun haben, der wir den Rang 'lebender Fossilien' zuordnen können - eher vielleicht als den Sciuridae, die in vieler Hinsicht wegen ihrer diurnen Lebensweise abgeleitet sind (vgl. EMRY UND THORINGTON, 1984). Es ist auch hervorzuheben, dass die Gliriden im frühen Miozän Eurasiens eine adaptive Radiation erfuhren, und im Mittelmiozän (MN 5) durch nahezu 30 Spezies vertreten waren (DAAMS & VAN DER MEULEN 1984; DAAMS, 1999). Sie besetzten in dieser Zeit auch ökologische Nischen, die später von den Cricetidae und Muridae eingenommen wurden.

Während die Monophylie der Gliridae gut gesichert scheint (- die abweichende Position von VIANEY-LIAUD UND JAEGER, 1996, sowie REYES et al. wurde wieder zurück gezogen -), ist die intrafamiliäre Gliederung der Gliridae noch keineswegs abschließend geklärt. Nach der Einteilung von BUGGE (1985), die auf einer Analyse der Kopfarterien beruht, weisen *Graphiurus* und *Eliomys* ein primitives Muster auf, während *Muscardinus* und *Glis* abgeleitete Formen darstellen. Nach v.KÖNIGSWALD (1993) lassen sich anhand der HUNTER-SCHREGGER-Bänder des Zahnschmelzes die Gliridae in drei Gruppen unterteilen: eine primitive mit *Glis* und *Glirulus*, eine intermediäre Gruppe mit *Eliomys* und *Dryomys* und eine evolutiv fortschrittlichste Gruppe aus *Graphiurus*, *Muscardinus* und *Myomimus*. STORCH (1995) bildet auf der Basis einer Reihe von Schädelmerkmalen drei Unterfamilien der Schläfer: die SELEVIINAE mit *Selevina*, *Chaetocauda* und *Myomimus*, die DRYOMYINAE mit *Dryomys* und *Eliomys* und die GLIRINAE mit *Glis*, *Glirulus* und *Muscardinus*. Diese Einteilung wird hier als Arbeitshypothese vorausgesetzt und dient als Grundlage für die Orientierung der Diskussion. (Vergleiche dazu Abb. 2).

Eine gewisse Sonderstellung nimmt innerhalb der Gliridae ohne Zweifel die Gattung *Graphiurus* ein. Von VIANEY-LIAUD & JAEGER (1996) wurden die Graphiurinae aufgrund morphologischer und fossiler Übereinstimmungen zu den Anomaluridae gestellt (s.o.); WAHLERT et al. (1993) ordnen über eine Parsimonie-Analyse von 54 craniellen und dentalen Merkmalen die GRAPHIURINAE weiterhin den Gliridae zu, wenn auch in einer sehr basalen Stellung, was mit der Ausbildung der Kaumuskulatur gut überein stimmt. Von CHALINE & MEIN (1997) wird eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Graphiurus* mit *Dryomys* postuliert; während von DAAMS & DE BRUIJN (1995) eher eine besondere Verbindung zu *Eliomys* sehen.

Es war daher eine der wichtigen Aufgaben der vorliegenden Untersuchung zu prüfen, ob die ontogenetische Entwicklung Argumente für die Klärung kontroverser Diskussionspunkte zu liefern vermag. Dies gilt sowohl für die Einordnung der Gliriden im System der Nager, als auch für die interne Gliederung der Familie Gliridae. Durch systematischen Vergleich soll daher zunächst der craniogenetische Grundplan der Gliridae charakterisiert werden, denn erst ein solcher Grundplan (vgl. SUDHAUS UND REHFELD, 1992) liefert eine solide methodische Basis zum Vergleich mit Grundplänen anderer taxonomischer Einheiten.

Für phylogenetische Analysen ist - neben dem Gebiss - die Kopfmorphologie nach wie vor von größter Bedeutung; dies hängt vor allem mit dem Strukturreichtum dieser Region zusammen, der Homologisierungen erleichtert. Jedoch prägen sich hier auch biologische Anpassungen (Kopfhaltung, Kauapparat, Sinnesorgane, Gehirn etc.), so dass vielfältige evolutive Abänderungen die Regel sind. Das Kopfskelett wird nach dem Gebiss am häufigsten fossil nachgewiesen; jedoch gewinnen die Knochenstrukturen erst ihre volle Aussagekraft, wenn ihre Beziehungen zu den Weichteilen hinreichend verstanden werden.

Nach GAUPP (1906), STARCK (1967), NOVACEK (1993) u.a. ist ein vertieftes Verständnis des Osteocraniums nur über craniogenetische Untersuchungen möglich. Zum einen werden die konstituierenden Faktoren in der Ontogenese besonders deutlich, zum anderen prägen frühontogenetische Anpassungen den Adultzustand mit. Letztlich dient die Untersuchung des Ontogeneseablaufs jedoch einem Gesamtverständnis des Organismus (MAIER, 1999). Die Ontogenese selbst muss zwar als ein kontinuierlich ablaufender Prozess verstanden werden, dessen Bearbeitung aus praktischen Gegebenheiten heraus jedoch auf eine begrenzte Zahl von Ontogenesestadien beschränkt werden muss. Die unterschiedlichen Entwicklungsstufen repräsentieren Momentaufnahmen, die nur der näherungsweise Rekonstruktion des Gesamtprozesses dienen können. Als weiteres erschwerendes Moment kommt die Heterochronie der Entwicklungsprozesse hinzu, die selbst den zwischenartlichen Vergleich bei nah verwandten Formen zusätzlich erschweren kann.

Die Ethmoidalregion wurde in den Mittelpunkt der Untersuchungen gestellt, da dieser Kopfabschnitt craniologisch besonders wenig untersucht worden ist, und da in unserer Arbeitsgruppe hierüber seit einer Reihe von Jahren zahlreiche neue Kenntnisse erarbeitet worden sind, die den Vergleich erleichtern (s.u.). Schnittserien der vorderen Kopfregion ermöglichen nicht nur eine Erfassung der Strukturen der Nasenkapsel und des Gesichtsschädels, sondern auch der Kaumuskulatur, die als Merkmalskomplex von überragender Bedeutung für die Großgruppensystematik der Nagetiere gilt. Nach STORCH (1995) ist die Region der Fossa pterygoidea von enormer Wichtigkeit für die interne Systematik der Gliridae. Diesen Verhältnissen wurde daher in der vorliegenden Untersuchung besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

1.1 MATERIAL & METHODEN

Die Bearbeitung der Ethmoidal- und Orbitotemporalregion erfolgt anhand histologischer Serienschnitte, die vor allem durch halbschematische Querschnittszeichnungen dokumentiert werden. Bei der Auswahl der Zeichnungen wurde besonderes Augenmerk auf die Vergleichbarkeit der Abbildungen untereinander gelegt, was durch die oben beschriebene Problematik nur beschränkt möglich war. Hinzu kommt der erschwerende Umstand, dass trotz aller Bemühung die Orientierung der Schnittebenen bei den einzelnen Objekten nicht genau vergleichbar ist. Der in den Abbildungen benützte Massstab entspricht stets einem Millimeter; wird diese Norm nicht eingehalten, verdeutlicht ein Zusatz die veränderte Masseinheit.

In zwei Fällen wurde zur besseren Darstellung der räumlichen Verhältnisse ein dreidimensionales Modell nach dem BORNschen Plattenverfahren angefertigt (BORN 1883). Das Hauptaugenmerk dieser Studie liegt in der Beschreibung der untersuchten craniellen Strukturen. Für eine genaue Definition der beschriebenen Strukturen wurde vorzugsweise auf die Standardarbeiten von STARCK (1967), KUHN (1971), ZELLER (1983; 1989), SCHRENK (1989) und MESS (1997) zurückgegriffen.

Nachfolgend die Aufstellung der untersuchten Schnittserien:

Muscardinus avellanarius (KAUP 1829):

Stadium 1, SSL 20,5 mm, Modell des Cranium.

Stadium 2, SSL 25 mm.

Stadium 3, SSL 26 mm, nur Ethmoidalregion.

Eliomys quercinus (WAGNER 1842):

Stadium 2, SSL 30 mm.

Stadium 3, SSL 40 mm.

Stadium 4, SSL 42 mm.

Stadium 5, SSL 45 mm.

Glis glis (BRISSON 1762):

Stadium 1, SSL 42 mm.

Stadium 2, SSL 65 mm, nur Ethmoidalregion.

Stadium 3, SSL 120 mm, Adultus.

Graphiurus spec. (SMUTS 1832):

Stadium 1, SSL 14 mm.

Stadium 2, SSL 26 mm.

Die an den Gliridae erhaltenen Befunde wurden zur phylogenetischen Bewertung mit anderen craniologischen Daten von Rodentia verglichen. Primär wurden folgende Nagertaxa verwendet:

Anomalomorpha:	<i>Anomalurus spec.</i>	Dornschwanzhörnchen
Aplodontidae:	<i>Aplodontia rufa</i>	Bergbiber
Sciuridae:	<i>Sciurus vulgaris</i>	Eichhörnchen
Castoridae:	<i>Castor fiber</i>	Biber
Cricetidae:	<i>Phodopus sungorus</i>	Zwerghamster
Muridae:	<i>Rattus norvegicus</i>	Ratte
	<i>Mus musculus</i>	Maus
	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Hirschmaus

Der Vergleich der Tiere erfolgte neben den Eigenbeobachtungen vor allem mittels neuerer craniologischer Literatur. Eine genaue Aufstellung aller bisher erstellten craniogenetischen Arbeiten über Rodentia gibt MESS (1997). Die hier am häufigsten zu Vergleichszwecken herangezogenen Arbeiten seien vorab genannt, da sie in der gleichen Arbeitsgruppe entstanden sind und daher auf vergleichbaren methodischen Voraussetzungen basieren:

HAUCK, S. (1987): Zur ontogenetischen Entwicklung der Ethmoidal- und Orbitotemporalregion bei *Phodopus sungorus* (Cricetidae; Rodentia).- Inauguraldissertation Universität Giessen.

SCHRENK, F. (1989): Zur Schädelentwicklung von *Ctenodactylus gundi* (ROTHMANN 1776) (Mammalia: Rodentia).- Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 108, 1-124.

MESS, A. (1997): Ontogenetische und phylogenetisch-systematische Studie zur Ethmoidal- und Orbitalregion der Hystricognathi (Rodentia).- Wissenschaft u. Technik Verlag, Berlin.

FRAHNERT, S. (1998): Zur Stellung des Bibers (Castoridae: *Castor*) im System der Nagetiere (Rodentia). Eine craniologische Studie zur Ethmoidalregion sciurognather Rodentia.- Wissenschaft u. Technik Verlag, Berlin.

RUF, I. (1999): Zur Craniogenese von *Rattus norvegicus*.- Diplomarbeit Univ. Tübingen.

RUF, I. (in Vorbereitung): Vergleichend-ontogenetische Untersuchungen an der Ethmoidalregion der myomorphen Nager.- Dissertation Universität Tübingen

Am Ende jedes Diskussionsteiles werden die erhaltenen Befunde tabellarisch noch einmal zusammengefasst. Die einzelnen Strukturen werden dabei entweder mit sich selbst erklärenden Kommentaren versehen, oder mit einem Plus „+“, das auf die deutliche Ausbildung dieser Struktur hinweist. Ist das Pluszeichen in Klammern gesetzt (+), bedeutet es die im Vergleich mit anderen Gattungen geringere Ausprägung der Struktur. Ein Minus „-“ soll das Fehlen einer Merkmalsausprägung anzeigen, ein Fragezeichen „?“ hingegen bedeutet, dass keine Angaben in der herangezogenen Literatur bezüglich der bewerteten Struktur gefunden werden konnten. Die genaue Erklärung der Tabelle findet sich stets im Diskussionsteil selbst, da die Tabelle nur eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse darstellt, und der schnellen Übersicht dient. Es ist der Hinweis wichtig, dass es sich bei den tabellarischen Angaben nicht um Termini der phylogenetischen Systematik, das heisst um Apomorphien und Plesiomorphien handelt.

2. DESKRIPTION DER MORPHOGENETISCHEN BEFUNDE

2.1 REGIO ETHMOIDALIS

Die Regio ethmoidalis ist massgeblich an der Formgestaltung des rostralen Gesichtsschädel beteiligt. Ihre Hauptbestandteile sind die knorpelig ausgestalteten vorderen und hinteren Nasenkuppeln, der Nasenboden, das Nasendach und die Seitenwände. Die Nasenscheidewand unterteilt die so gebildete Nasenkapsel in zwei spiegelbildliche Hälften, in denen sich die Riechwülste befinden. Über die Laminae trabeculares und die Commissurae orbitonasales wird der Anschluss an den weiter caudal gelegenen Gehirnschädel gewährleistet. Im Laufe der Ontogenese werden die knorpeligen Anteile meist vollständig aufgelöst, und deren Schutzfunktion von den Deckknochen Nasale, Praemaxillare, Frontale und Maxillare übernommen.

2.1.1 Cupula nasi anterior und Cartilago cupularis

Die Cupula nasi anterior stellt den rostral über das Osteocranium hinausragenden, knorpeligen Anteil der Nasenkapsel dar, der ontogenetisch erst spät gebildet wird (FRICK 1954; KUHN 1971; MAIER 1980). Die vorderen Nasenkuppeln bilden durch die Cartilagine cupulares die äusseren Nasenöffnungen, die sogenannte Fenestra narina (GAUPP 1905). Sie werden aus der lateralen und medialen Lamelle der Cartilago cupularis gebildet, zu denen auch der Processus cupularis, der Processus lateralis ventralis und der Processus alaris superior zählen.

Eine rostral knorpelig geschlossene Cupula nasi anterior stellt laut TOEPLITZ (1920), STURM (1937), KUHN (1971) und ZELLER (1983) ein plesiomorphes Merkmal der Eutheria dar.

Abb.: 4;5;6

Methodische Vorbemerkung: Die Reihung der Taxa ist an der Verwandtschaftshypothese von STORCH (1994) orientiert: Beginnend mit *Muscardinus* werden im Sinne einer retrograden Argumentation (vgl. SUDHAUS und REHFELD, 1992) die Taxa *Glis*, *Eliomys* und *Graphiurus* behandelt. Vom Grundplan der Gliriden aus wird dann der Blick auf mögliche Außengruppen gerichtet.

***Muscardinus*:** Die vordere Nasenkuppel von *Muscardinus* erscheint im Gesamtbild nahezu quadratisch, mit laterad orientierten äusseren Nasenöffnungen. Rostral besteht die Cartilago cupularis aus der halbschalenförmig geöffneten, medialen Lamelle, die keinen eigenständigen Fortsatz in Form eines Processus cupularis abgliedert, sondern direkt in den Processus lateralis ventralis übergeht. Die Processus laterales ventrales sind rostral als weit lateral reichende und tief eingeschnittene Fortsätze erkennbar, die caudal in einen am basalen Septumrand verlaufenden horizontalen Steg übergehen. Zwischen den Processus laterales ventrales verläuft der deutliche Sulcus ventralis nasi, der caudalwärts in der verbreiterten Septumunterkante verstreicht. Eine Beziehung der Processus laterales ventrales zum Praemaxillare besteht nicht.

Die laterale Lamelle der Cartilago cupularis schlägt weit rostral in das Marginoturbinale um (Abb.4) und weist an der Ventralseite eine Verbreiterung auf. Diese schmale Kante zieht caudal und geht in den Processus alaris superior über (Abb.5), weshalb sie als rostral gerichteter Fortsatz des Processus alaris superior verstanden werden kann.

Im rostralen Bereich der Cupula nasi anterior sind feine Muskelstränge erkennbar, die vom äusseren Nasengang bis in die Oberlippe reichen. Von der Aussenseite der Cartilago cupularis, insbesondere von der Verbindungsspanne des Processus alaris superior aus,

ziehen lateral gerichtete Muskelstränge in das Bindegewebe, die der Regulierung der Nasenöffnung dienen. Im Bereich der Apertura nasi externa liegt an der Dorsalseite des Schleimhautreliefs eine kleine, rein bindegewebige Riechfalte (Abb. 5).

Als Veränderung der vorderen Nasenkuppel der älteren Ontogenesestadien bis zum 26 mm-Stadium hin ist das weiterführende rostro-ventrale Auswachsen der medialen Lamelle zu beobachten, ohne dass jedoch die Cupula nasi anterior rostral vollständig abgeschlossen wird.

Glis: In allen Stadien des Siebenschläfer ist die Cupula nasi anterior rostral geschlossen. Die Fenestra narina führt dabei in ihrem Verlauf eine mediale Drehung aus, so dass sie erst latero-ventral, dann direkt ventral gerichtet ist. Es kann dabei die zunehmende Vertiefung der Area internarica beobachtet werden, die im 120 mm Stadium breitflächig zwischen den vorderen Nasenkuppeln liegt.

Die mediale Lamelle der Cupula nasi anterior geht leicht eingedreht in die Processus laterales ventrales über, ohne jedoch in eigenständige Knorpelenden auszulaufen, so dass in keinem der Stadien ein Processus cupularis zustande kommt.

Der Medianspalt der Oberlippe (vgl. ADE, 1997) liegt zwischen den weit lateral reichenden Processus laterales ventrales, die den äusseren Nasengang von ventral abstützen; die Stützfunktion wird caudal von den Processus alares superiores übernommen. Caudal werden die Processus laterales ventrales kontinuierlich schmaler und gehen als kolbige Verdickung des Septumunterrandes in die Lamina transversalis anterior über, so dass auch der anfänglich tiefe Sulcus ventralis nasi verloren geht (Abb. 5-8).

Im Bereich der Eindrehung der lateralen Lamelle zum Marginoturbinale liegt, ähnlich wie bei *Muscardinus*, über einem Gefäß ein flaches, häutiges Turbinale am Dach der Nasenkuppel, das wohl der Führung der Atemluft dient, und rostral des Atrioturbinale wieder im Schleimhautgewebe verstreicht.

Im 42 und 65 mm-Stadium ist rostral der Verbindung der Cupula nasi anterior mit dem Processus alaris superior an der lateralen Lamelle eine mit Muskelfasern versehene, ventrale Verbreiterung zu erkennen, die wie bei *Muscardinus* als ventral gerichtete Kante den Processus rostralis des Processus alaris superior darstellt. Im 120 mm Stadium ist der Processus alaris superior ausgewachsen, so dass der Processus alaris superior, nur wenig rostral der Verbindungsspanne mit der Cupula nasi posterior, als ventral verdickter Bereich an der lateralen Lamelle ausgebildet ist.

Gut ausgebildete mimische Muskulatur ist an der Aussenseite der Cupula nasi anterior vorhanden; sie zieht in Form feiner Muskelfasern vom Bindegewebe des äusseren Nasenganges in die Oberlippe. Ein Teil der mimischen Muskulatur liegt als singulärer Muskelstrang unterhalb des Processus alaris superior in der Oberlippe. Weitere Muskelpartien reichen vom Processus alaris superior aus caudal, und dienen der Regulierung der Nasenöffnung.

Eliomys: Während im 30 mm-Stadium die Cupulae rostral noch geöffnet sind, kann in den älteren Stadien zunehmend das rostrale Auswachsen der medialen Lamelle verfolgt werden, so dass die Cartilago cupularis von einer rostralen Abschlusswand begrenzt wird. Dadurch führen die Aperturae externae eine scheinbar lateral gerichtete Drehung aus. Das Cavum internasale wird zunehmend tiefer; während die Processus cupulares in keinem der älteren Tiere erkennbar sind. Das schon bei *Muscardinus* beobachtete, zusätzliche epitheliale Turbinale tritt ab dem 30 mm-Stadium weit rostral in der Cupula nasi anterior auf.

Die Processus laterales ventrales bleiben in allen Stadien als prominente Strukturen erhalten, die zwischen sich den tief eingeschnittenen Sulcus ventralis nasi einschliessen. Als

kurze Fortsätze der Nasenscheidewand ziehen sie bis an die Lamina transversalis anterior heran, in die sie kolbig verdickt übergehen.

Im 30 mm-Stadium kann die breitflächige Verschmelzung der Cartilagine cupulares in der Medianen, und die Verbreiterung der dorsalen Abschlusswand der Cupula nasi anterior beobachtet werden. Mit zunehmenden Alter der Tiere kommt es in den späteren Ontogenesestadien zu einer Rückbildung, so dass hier auf eine durch Wachstumsvorgänge hervorgerufene Aufblähung der Strukturen geschlossen werden muss.

Ab dem 30 mm-Stadium sendet das Marginoturbinale einen rostralen Processus aus, der rostral in die Nasenöffnung hinein ragt. Der Ansatz des Processus alaris superior an der lateralen Lamelle wird durch eine ventral ragende Kante an der Unterseite der Cartilago cupularis gekennzeichnet, die caudal breitflächig in den Processus alaris superior über geht.

Mit zunehmenden Alter können grossflächige Pariesreduktionen im dorsalen Bereich der Cartilago cupularis beobachtet werden. An den verbleibenden Knorpelabschnitten setzt mimische Muskulatur an. Vom äusseren Nasengang in das Bindegewebe der Oberlippe, und entlang der Aussenseite der Cartilago cupularis, können ebenfalls Muskelfasern beobachtet werden, die insbesondere dorsal des Ansatzpunktes des Processus alaris deutlich ausgebildet sind.

Graphiurus: Die gesamte vordere Nasenkuppel ist kaum reduziert, in beiden Stadien ist die mediale Lamelle der Cartilago cupularis gut ausgebildet und schliesst die Nasenkapsel rostral ab; die äusseren Nasenöffnungen sind dadurch lateral gerichtet. Die Area internarica erstreckt sich tief zwischen beide Cupulae. Die vordere ventrale Endlamelle könnte als reduzierter „Processus cupularis“ angesehen werden, lässt jedoch keine deutlich abgesetzten, eigenständigen Fortsätze erkennen. Der kontinuierliche Übergang direkt in die Processus laterales ventrales bleibt erhalten.

Die Processus laterales ventrales sind weit ausladend und vereinigen in ihrem medialen Einschnitt den rostral tief eingebuchteten Sulcus ventralis nasi. In ihrem Verlauf verkürzen sie sich zu seitlichen Fortsätzen am Septumunterrand und gehen in die Lamina transversalis anterior über. Rostral stützen die Processus den äusseren Nasengang von ventral, bis der Processus alaris superior diese Funktion übernimmt.

Dorsal ist die Cartilago cupularis im 14 mm-Stadium deutlich verbreitert, so dass die Nasalia von der Cupula nasi anterior abgehoben zu sein scheinen. Die Verdickung nimmt dabei von rostral nach caudal zu, bis sie auf Höhe der Nasalia im Tectum nasi verstreicht. Im 26 mm-Stadium ist die Aufblähung der Knorpelstrukturen abgeschwächt.

Die rostral reichende Hautfalte des Marginoturbinale wird erst spät durch den rostroventralen Umschlag der Cartilago cupularis gestützt; über eine kurze Strecke hinweg ist ein weiteres, häutig ausgebildetes Turbinale dorsal an der Innenseite der Nasenkapsel erkennbar.

Diskussion: Ausgestaltung und Grösse der Cupula nasi anterior sind weitgehend von ihren funktionellen Anforderungen abhängig, woraus auch die knorpelige Struktur und die Verteilung der zur Beweglichkeit dienenden mimischen Muskulatur resultiert (STARCK 1960; MAIER 1980).

KARGER (1988), SCHRENK (1989) und ADE (1997) postulieren bei den Rodentia eine gewisse Reduktion des Rhinarium bzw. der Cartilago cupularis. In diesem Zusammenhang soll auch die Öffnung der Fenestra narina nach rostral sowie die Verkleinerung der Area internarica stehen. Konträr zu diesen Annahmen beschreibt MESS (1997) innerhalb der Hystricognathi fast ausschliesslich gut entwickelte und voneinander abgesetzte Cupulae, die innerhalb der postnatalen Entwicklung eine Differenzierung durchlaufen. Basierend auf

diesen Ergebnissen postuliert sie als plesiomorphen Merkmalszustand der Rodentia eine gut entwickelte Cupula nasi anterior.

Bei den untersuchten Gliridae ist die Cupula nasi anterior ebenfalls gut ausgebildet, und es kann innerhalb der Entwicklung das rostrale Auswachsen der Strukturen beobachtet werden, die mit einer zunehmenden Differenzierung einhergeht. Mit Ausnahme von *Muscardinus* ist bei allen Tieren die Nasenkuppel rostral geschlossen und mit deutlich voneinander abgesetzten Cupulae versehen, so dass eine gut ausgebildete Area internarica entsteht. Bei *Eliomys* und *Glis* ist innerhalb der Entwicklung der zunehmende rostrale Verschluss der Cupula nasi anterior durch das Auswachsen der medialen Lamelle zu verfolgen. Bei *Graphiurus* ist das Cavum nasi schon im 14 mm-Stadium rostral durch eine Knorpelwand abgeschlossen.

Auch FRAHNERT (1998) beschreibt an einem sehr jungen Stadium von *Sciurus* eine gut entwickelte und rostral abgeschlossene Cupula nasi anterior, während bei *Castor* das Auswachsen der medialen Lamelle im Lauf der Ontogenese zu verfolgen ist. *Anomalurus* (FRAHNERT 1998), *Rattus* (MESS 1997: Auswachsen der medialen Lamelle in der Ontogenese), *Mus* (FRICK 1986) und *Aplodontia* (SCHRENK 1989) weisen ebenfalls eine rostral geschlossene Cupula nasi anterior auf.

Die hier erhaltenen Befunde und der Vergleich mit den anderen Gattungen stützen die Angabe von MESS (1997), wonach die Cupula nasi anterior gut entwickelt ist. Das Fehlen des rostralen Abschlusses durch die mediale Lamelle bei *Muscardinus* muss demnach als autapomorph für diese Gattung gewertet werden.

Bei allen Gliridae findet sich am Dach der rostralen Cupula nasi anterior ein zusätzliches epitheliales Turbinale. Dieses Turbinale kommt laut RUF (in Vorb.) bei Muroiden im allgemeinen vor, und ist so bspw. auch bei *Rattus*, *Lemmus*, *Rhibidomys* (späte embryonal), *Auliscomys* und *Peromyscus* zu finden.

An der lateralen Lamelle der Cupula nasi anterior kann bei den Bilchen eine ventrale Verbreiterung beobachtet werden, die durch den Processus rostralis des Processus alaris superior hervorgerufen wird. Diese Lamelle dient der Versteifung des rostralen Bereiches bei zunehmender Beanspruchung durch den Processus alaris superior. Diese Versteifung tritt in ähnlicher Form auch bei den Muroiden auf. (Vergleiche dazu Kapitel 2.1.3: Processus alaris superior).

Die Processus cupulares stellen die caudolateralen Ausziehungen der medialen Lamelle der Cartilago cupularis dar, die bei den Rodentia laut FAWCETT (1919), FRICK (1954), SPATZ (1964) und ZELLER (1983) generell ausgebildet sein sollen. Bei den untersuchten Gliridae ist der Processus cupularis nicht ausgebildet, und es ist im rostralen Bereich der Nasenkuppel keine mimische Muskulatur vorhanden. Bei *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) wird ein Processus cupularis beschrieben, der nicht in eigenständige Fortsätze auszieht, sondern sich allein in der lateralen Verbreiterung der medialen Lamelle der Cartilago cupularis manifestiert. Ein gut entwickelter Processus cupularis wird bei *Anomalurus*, *Pedetes* (SCHRENK 1989) und den Hystricognathi (MESS 1997: mit mimischer Muskulatur assoziiert) beschrieben. Meist fehlt den Muroidea ein deutlicher Processus, und ist auch bei *Rattus*: RUF 1999 und *Mus*: FRICK 1986 nicht ausgebildet.

Da bei den Myomorpha, Sciuomorpha und Lagomorpha auch in älteren Entwicklungsstadien kein Processus cupularis auftritt, sieht MESS (1997) das Fehlen des Processus cupularis als Grundplanmerkmal der Glires an, kontrovers zu FRAHNERT (1998), die aufgrund anderer Merkmalsbewertung einen prominenten Processus cupularis als plesiomorph betrachtet. Das Postulat von MESS ist hier vorzuziehen, da es die erhaltenen Ergebnisse zwanglos erklärt. Die Ausbildung eines prominenten Processus cupularis kann durch funktionale Begebenheiten verstanden werden, da der Processus im Zusammenhang mit mimischer Muskulatur zu einer erhöhten Beweglichkeit des Rostrum beiträgt, und durch das Tastpad das Prinzip eines „Tastfingers“ verwirklicht (ADE 1997).

2.1.2 Fenestra superior nasi

Die Fenestra superior nasi ist eine zwischen Tectum und Paries nasi positionierte Fenestrierung, die über ihre Lagebeziehung zu dem im Schleimhautgewebe verlaufenden Ductus glandulae nasi lateralis definiert wird (VOIT 1909).

Abb.: 6

Muscardinus und **Graphiurus**: Bei beiden Tieren gehen Tectum und Paries nasi im rostralen Bereich direkt ineinander über, das heisst es tritt keine Fenestrierung auf. Da dieser Sachverhalt bei den phylogenetisch am weitesten getrennten Taxa der Gliridae auftritt, kann postuliert werden, dass dieser Zustand ein symplesiomorphes Grundplanmerkmal der Gruppe darstellt. Die Befunde der beiden anderen Gattungen bestätigen diese Annahme.

Glis: Während im 42 mm-Stadium keine Fenestra superior nasi ausgebildet ist, kann in den 65 und 120 mm-Stadien ventral der Nasalia eine nicht unerhebliche Knorpelaussparung in der gesamten Cupulaseitenwand beobachtet werden, innerhalb derer der Ductus glandulae nasi lateralis verläuft. Caudal dieser Fenestrierung schliesst sich der grossflächige Reduktionsbereich des Paries nasi an; eine Fenestra superior nasi im VOITschen Sinne ist demnach nicht auszuschliessen.

Eliomys: Unter den Nasalia tritt im 30 mm-Stadium eine Knorpellücke auf, die mit dem Ductus glandulae nasi lateralis assoziiert ist. Der Ductus verläuft nur eine kurze Strecke innerhalb dieser Öffnung, und zieht dorsal weiter unter das Tectum. Die Vergrösserung der Öffnung in den aufeinanderfolgenden Stadien lässt sich auf die zunehmende Pariesreduktion zurückführen, im 45 mm-Stadium ist die gesamte vordere Parieswand von dieser Reduktion betroffen. Eine Fenestra superior nasi per Definition ist demnach nicht vorhanden.

Diskussion: Eine Fenestra superior nasi wird, bspw. bei den Primaten (MAIER 1980; *Tupaia*: ZELLER 1983), in Beziehung zur Abgliederung der äusseren Nasenknorpel gesetzt. Konträr dazu sieht SPATZ (1964) die Fenestra als reine Resorptionsstelle innerhalb des Paries an.

Eine Fenestrierung mit Lagebeziehung zum Ductus nasi lateralis kommt bei den Lagomorpha vor (*Oryctolagus*: VOIT 1909; *Lepus*: ELOFF 1950), und wird auch bei den Muriden *Apodemus* (SCHRENK 1989), *Otomys* (ELOFF 1948), *Rattus* (YOUSEFF 1966; RUF, 1999), *Rhabdomys*, *Phodopus* (RUF 1999) und *Mus* (FRICK 1986) beschrieben. *Ctenodactylus* weist laut SCHRENK (1989) eine „echte“ Fenestra superior nasi auf, die sich unabhängig von einer Pariesreduktion im Laufe der Ontogenese bildet. Weder bei den Hystricognathi (MESS 1998), noch bei *Sciurus*, *Castor* oder *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) wird eine Fenestra superior nasi beschrieben.

Obwohl bei *Glis* eine Fenestra superior nasi per Definition zu bestehen scheint, sind in diesem Bereich existierende Knorpelaussparungen eher auf Reduktionsvorgänge zurückzuführen, als auf eine echte Fenestrierung. Insbesondere da die vorhandene Knorpellücke von *Glis* in einem fast geburtsreifen Stadium erst spätontogenetisch auftritt, und die anderen Gliridae keine Fenestra superior nasi im eigentlichen Sinne aufweisen.

Tabelle 2: Fenestra superior nasi

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Fenestra superior nasi	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-

2.1.3 Processus alaris superior

Der Processus alaris superior ist ein auf Höhe des Marginoturbinale abgegliedeter zapfenförmiger Fortsatz des Paries nasi (REINBACH 1952). Er trennt die primäre Fenestra narina in die rostrale Apertura nasi externa und die caudal gelegene Fenestra narina accessoria, in der die Austrittsöffnungen von Ductus nasolacimalis und Glandula nasi ventralis münden (GAUPP 1905; FUCHS 1911). Der Processus dient als Stütze des äusseren Nasenganges und dem Muskelansatz zur Regulation der Nasenöffnungsweite (MAIER 1980). Ein deutlich ausgeprägter Processus alaris superior wird bei den Eutheria als plesiomorphes Merkmal betrachtet (ZELLER 1983).

Abb.: 6, 7

Muscardinus: Im 20,5 mm-Stadium tritt der Processus alaris superior in Form eines dreieckigen Knorpelplättchens kurz hinter den äusseren Nasenöffnungen in Erscheinung, wo er als basale Stütze des Nasenganges fungiert. Seine rostrale Komponente verbreitert sich zu einer medio-lateral verlaufenden Knorpelplatte, die das Rhinarium umfasst und sich mit der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis verbindet. Der Ansatzbereich des Processus an der Cartilago cupularis wird schon weit rostral durch eine ventral gerichtete Verbreiterung an der lateralen Lamelle ersichtlich, die sich im weiteren als ventrale Kante mit rostro-caudaler Verlaufsrichtung darstellt.

Die Cartilago cupularis, das Marginoturbinale und der Processus alaris superior bilden einen zusammenhängenden Komplex, der das Rhinarium umgreift und mit dem Ductus nasolacimalis assoziiert ist. Die wesentlich kleinere caudale Komponente des Processus alaris superior endet mit Muskeln versehen abrupt im Bindegewebe.

Im Stadium II & III bleiben Gestalt und Lagebeziehungen des Processus alaris superior unverändert. Der rostrale Fortsatz ragt länglich unter den Nasengang, während die Verbindungsspanne breitflächig am Paries anheftet und mit Muskelfasern assoziiert ist. Caudal nimmt der Processus kontinuierlich an Grösse ab und endet kurz hinter der Verbindungsspanne. Die Muskelstränge sind in diesem Stadium definierter, ihr Ansatzbereich ausgedehnter. Die Muskelzüge der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis reichen dadurch bis an die Verbindungsspanne des Processus mit der Cartilago cupularis heran.

Glis: Der vordere, freie Teil des Processus alaris superior tritt bei allen untersuchten Tieren sehr weit rostral in Form eines dreieckigen Plättchens unterhalb der Nasenöffnung auf, das sich bis in das 120 mm - Stadium zu einer langgestreckten Knorpellamelle auswächst. In diesem Bereich übernimmt er die Funktion des Processus lateralis ventralis als Stütze des Nasenganges. Die rostrale Komponente des Processus alaris superior dehnt sich zu einer länglichen Knorpelplatte aus, die das Rhinarium umgreift, bis sie in den bereits als ventrale Kante beschriebenen Processus rostralis übergeht, der an der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis rostral ragt und so den Anschluss an die Nasenseitenwand gewährleistet.

Im 120 mm-Stadium hat sich die Verbindungsspanne des Processus alaris superior mit der Cupula nasi anterior ausgedehnt, so dass an dem nur wenig weiter rostral auftretenden Processus rostralis schon früh die Knorpellamelle der Verbindungsspanne ansetzt.

Der caudale Anteil des Processus gleicht einer aufrecht stehenden Halbschale, die sich zu einem breiten Knorpelstab verjüngt und bei den jüngeren Tieren deutlich rostral der Lamina transversalis anterior im Bindegewebe verstreicht, im adulten *Glis* jedoch bis an die Lamina transversalis anterior heran reicht. An ihm inserieren gut definierte Muskelstränge, die das gesamte Caudalende umfassen. Bis in 120 mm-Stadium hat die Muskulatur deutlich zugenommen, und setzt weit rostral an der Ventralseite der rostralen Komponente an. Diese Muskeln zur Regulierung der Nasenöffnungsweite gliedern sich im Bereich der Verbindungsspanne ab, und liegen als deutlich definierter Muskelstrang ventral der caudalen Komponente im Bindegewebe vor. An der Cupula haften dorsal der Verbindungsspanne ebenfalls deutliche Muskelstränge an, die entlang der ganzen Seitenwand caudal ziehen.

***Eliomys*:** Im 30 mm-Stadium von *Eliomys* ist der Processus alaris wie bei *Muscardinus* gestaltet. Er stellt eine dreieckige und leicht gebogene Platte unterhalb des Nasenganges dar, die caudal der Verbindungsspanne mit der Cartilago cupularis U-förmig eingeschlagen ist. Der Anschluss an die Pariesseitenwand erfolgt breitflächig und unter Beibehaltung der latero-rostralen Kante (= Processus rostralis) der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis. Mit zunehmendem Alter der Entwicklungsstadien wird die Verbindungsspanne prominenter und weist eine verbreiterte Basis auf.

Die caudale Komponente des Processus alaris stellt einen massiven Knorpel dar, der sich verjüngt und bis an die Lamina transversalis anterior heran reicht. Auch hier setzten massiv Muskeln an.

Durch Resorptionsvorgänge wird die Pariesseitenwand aufgelöst, so dass der Processus alaris zusammen mit dem Marginoturbinale ein eigenständiges Element darstellt, das von der Cupula nasi anterior getrennt frei im Bindegewebe liegt, und dorsal mit Muskulatur versehen ist.

***Graphiurus*:** 14 mm-Stadium - Bedingt durch das ontogenetisch frühe Stadium und die Tatsache, dass der Processus alaris superior erst spät zur Ausbildung kommt, ist der Processus rostral nur als Bindegewebsverdichtung zu erkennen. Die vorknorpelige Struktur bindet ohne erkennbare ventrale Erweiterung der lateralen Lamelle an diese an. Die Verbindungsspanne ist eher schmal ausgebildet, obwohl die caudale Komponente als runder Knorpelstab bis kurz vor die Lamina transversalis anterior reicht. Muskelbündel sind hier nur angedeutet und liegen dorsal der Cupula nasi anterior. Insgesamt ist diese Stadium im rostralen Bereich noch recht undifferenziert.

Im 26 mm-Stadium erscheint der Processus alaris superior weit rostral unterhalb des äusseren Nasenganges. Auf nahezu gleicher Höhe ist an der lateralen Lamelle der Cartilago cupularis eine ventrale Kante zu beobachten, die mit der Verbindungsspanne des Processus am Paris nasi in Verbindung steht. Die Basis des Processus ist im Verbindungsbereich mit dem Paries wesentlich verbreitert. Sein caudaler Fortsatz reicht als schmaler, runder Knorpelstab bis an die Lamina transversalis anterior heran, wobei er in im hinteren Abschnitt mit deutlichen Muskelsträngen versehen ist.

Diskussion: Ein Processus alaris superior tritt bei allen Nagetieren auf, wobei die Ausbildung desselben von funktionellen Anforderungen abhängt: dient er als ventrale Stütze der Apertura nasi externa, ist er gross und prominent ausgebildet (siehe *Anomalurus*: SCHRENK 1989).

Die Gliridae weisen allesamt einen sehr prominenten, breitflächig gestalteten Processus alaris superior auf, der in der Ontogenese caudad auswächst. Die Verlängerung der caudalen Komponente bis nahezu an die Lamina transversalis anterior (siehe *Eliomys*, *Glis* und *Graphiurus*), einhergehend mit ausgeprägten Muskelbeziehungen, ist besonders auffällig. Die Muskulatur am Processus wird dabei umso massiver, je schmaler und somit beweglicher die caudale Komponente wird. Dabei fällt eine Zunahme der Muskulatur von der Ansatzfurche des Processus alaris superior, auf die caudale Komponente des Processus auf; der rostrale Bereich ist nie mit Muskulatur assoziiert, sodass dort primär die Stützfunktion betont wird.

Sciurus und *Castor* (foetal) (FRAHNERT 1998) weisen von der Verbindungsspanne des Processus alaris superior an den Paries nasi ebenfalls je eine flächig verbreiterte rostrale und caudale Komponente auf, deren caudaler Abschnitt dem Muskelansatz dient. Bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) ist nur eine rostrale Komponente ausgebildet und der Muskelansatz findet am Rostralrand des Processus statt. (Siehe auch: *Anomalurus*: SCHRENK 1989; MESS 1997; *Xerus*: FAWCETT 1923). Bei *Rattus* ist der Processus alaris rostral sehr prominent, mit breitem Ansatz an der Pariesunterkante. Die caudale Komponente nimmt auch hier in der Ontogenese an Grösse zu, und ist zusammen mit der Aussenseite der Verbindungsspanne mit latero-caudal ziehender Muskulatur versehen (RUF 1999). Bei vielen Muroiden reicht die caudale Komponente teilweise ventral unter die Lamina transversalis anterior (*Phodopus*, *Sigmodon*, *Phyllotis*: RUF in Vorb.), ist jedoch nicht stark bemuskelt wie bei den Gliridae.

Auf Grund der Merkmalsverteilung setzt FRAHNERT (1998) einen prominent ausgebildeten Processus alaris superior, zusammen mit dessen rostro-caudaler Ausdehnung, in den Grundplan der Glires. Da diese Merkmalsverteilung auch dem Zustand der Gliridae entspricht, wird diese Annahme bestätigt.

Die weit caudal reichende Ausdehnung des Processus bis in den Bereich der Lamina transversalis anterior, zusammen mit der starken Bemuskelung, wurde in dieser Form bislang nur bei den Gliridae beobachtet.

Als weiteres autapomorphes Merkmal der Gliridae tritt der grosse Processus rostralis des Processus alaris superior auf, der zur Versteifung der ausgeprägten Verbindungsspanne weit rostral reicht und an der lateralen Lamelle der Cupula nasi anterior ansetzt. Dieser ventrale Versteifungskiel tritt laut RUF (in Vorb.) auch bei den Muroiden auf (Bsp.: *Meriones*), reicht jedoch nicht so weit rostral und ist meist mit einer dorsal verlaufenden Fissur und mimischer Muskulatur assoziiert, womit sich ein prinzipiell anderes Bild als bei den Gliridae ergibt. Als synapomorph muss demnach die funktionell bestimmte Tendenz zur Versteifung dieser Region betrachtet werden; während die weit rostrale Reichweite des Processus rostralis ohne assoziierte Strukturen als autapomorph gewertet werden soll.

Tabelle 3: Processus alaris superior

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Proc. rostralis	+	+	+	+	-	-	-	(+)	(+)
caudale Komponente	gross	gross	gross	gross	-	klein	mediat	gross	gross

2.1.4 Margino- und Atrioturbinale

Der Margino- Atrioturbinale- Komplex, das Maxilloturbinale und das Nasoturbinale sind in der REINBACHschen Pars anterior der Nasenkapsel gelegen, die sich von der Cupula nasi anterior bis an die Crista semicircularis erstreckt. Formal wird bei den Eutheria in ein Marginoturbinale und ein Atrioturbinale unterschieden; ersteres stellt eine Einrollung der Seitenwand der Fenestra narina dar (FAWCETT 1923; REINBACH 1952), zweiteres eine dorsale Ausbuchtung der Lamina transversalis anterior (REINBACH 1952). Beide Strukturen gehen oftmals fließend ineinander über und stellen durch eine gemeinsame Schleimhautbedeckung eine funktionelle Einheit dar; sie werden deshalb hier gemeinsam diskutiert.

Abb.: 5; 6; 7

Muscardinus: Durch die dorso-mediale Eindrehung der lateralen Seitenwand der Cupula nasi anterior wird das Marginoturbinale gebildet (Abb.5), das sich caudal verbreitert und fließend in die Lamina transversalis anterior übergeht. Formal wird das dorsal der Lamina transversalis anterior befindliche Turbinale als Atrioturbinale aufgefasst, da jedoch keine Fissur oder Incisur zwischen beiden Strukturen ausgebildet ist, kann von einem durchgehenden Margino-Atrioturbinale-Komplex gesprochen werden.

Im Bereich der Verbindung mit dem Turbinalkomplex ist die Lamina transversalis anterior verbreitert. Caudal nimmt der Turbinalkomplex an Grösse und Umfang ab, bis dorsal der Lamina transversalis anterior nur noch ein schmaler Knorpelstreifen bestehen bleibt, der als Atrioturbinale angesprochen werden kann. Das Atrioturbinale verstreicht in der Bindegewebsfalte dorsal der Lamina transversalis anterior, die sich hier wesentlich schlanker präsentiert. Die Schleimhaut des Turbinalkomplexes läuft über die Lamina transversalis anterior hinweg caudal und geht in die Schleimhautbedeckung des Maxilloturbinale über, wo sie durch den rostralen Processus maxillotubinalis gestützt wird.

Die untersuchten Stadien der Entwicklungsreihe entsprechen sich in ihrer strukturellen Gestaltung, es kann jedoch bis zum 26 mm-Stadium das rostrale Auswachsen der Ethmoidalregion beobachtet werden, da der Gesamtkomplex eine relativ grössere rostro-caudale Ausdehnung besitzt. Im Laufe der Ontogenese wachsen die Turbinalia dorsal aus, und ragen weiter in den Naseninnenraum, so dass die Möglichkeit der Modulation des Atemstroms verbessert wird.

Glis: Bei den untersuchten Stadien bildet das Marginoturbinale als rostro-mediale Einrollung der Cartilago cupularis eine dorsal weisende, tropfenförmige Knorpellamelle, die sich bis in das 120 mm-Stadium verbreitert. Durch das mediale Auftreten des Atrioturbinale verschmälert sich das Marginoturbinale wieder. Das Atrioturbinale liegt als schnell flächig zunehmender Knorpelstreifen dorso-medial des Marginoturbinale. Es umfasst das Marginoturbinale dorsal und verdrängt es ohne sich mit diesem zu verbinden; beide Turbinalia sind durch die Incisura margino-atrionubinalis getrennt.

Das Marginoturbinale wird in diesem Bereich weitgehend reduziert und ist nur noch im dorsal aufgebogenen Rand der Pariesseitenwand zu erkennen, während das prominente Atrioturbinale in die ventral deutlich verbreiterte Lamina transversalis anterior über geht. Das Atrioturbinale endet im 42 und 65 mm-Stadium im vorderen Drittel der Lamina transversalis anterior in einem kurzen Processus posterior, der in die dorsal über die Lamina transversalis anterior hinweg ziehende Schleimhautfalte hineinragt. Im 120 mm-Stadium verdrängt das Atrioturbinale das Marginoturbinale ebenso durch Grössenzunahme, verkleinert sich jedoch unter Bildung eines Processus posterior rostral der Lamina transversalis anterior, so dass dorsal der Lamina transversalis anterior kein Turbinale existiert, und das Atrioturbinale nur in

einer verbreiterten Knorpellamelle erkannt werden kann, die in die ebenfalls breitflächige Pars verticalis der Lamina transversalis anterior übergeht.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium kann das rostrale Auswachsen eines Forsatzes des Marginoturbinale beobachtet werden, der sich in das Bindegewebe der Nasenöffnungen hinein erstreckt, bevor das eigentliche Turbinale durch ventralen Umschlag der Pariesseitenwand gebildet wird. Ventro-medial des Marginoturbinale liegt die parallel verlaufenden Lamelle des Atrioturbinale, das unter Grössenzunahme das Marginoturbinale von dorsal umgreift und zunehmend verdrängt. Das Marginoturbinale liegt damit ventral des Atrioturbinale und bleibt als schwache Dorsaleinrollung der Pariesseitenwand erkennbar. Die Turbinalia treten nicht miteinander in Verbindung, da sie durch die Incisura marginoturbinalis vollständig voneinander getrennt werden. Durch die gemeinsame Schleimhautbedeckung bilden die Turbinalia jedoch eine Funktionseinheit zur Steuerung des Atemstroms.

Am Übergang in die Lamina transversalis anterior ist das Atrioturbinale auf einen schmalen Knorpelstreif reduziert; er endet im Bereich der Zona anularis in einem dorsal im Schleimhautgewebe liegenden Processus atrioturbinalis posterior. Damit liegt das Atrioturbinale als flexible Knorpellamelle weit rostral in der Nasenkapsel. Im rostralen Bereich der Turbinalia ist die Lamina transversalis anterior verbreitert, stellt sich caudal des Atrioturbinale jedoch nur als schmale Knorpelspange dar.

In der aufsteigenden Ontogenesereihe finden keine weiterführenden strukturellen Veränderungen der rostralen Ethmoidalregion statt. Der vom Marginoturbinale ausgehende Processus rostralis verbreitert sich und ist vermehrt medial eingedreht; das Marginoturbinale ändert jedoch weder Lage noch Form.

Das Atrioturbinale liegt medial weiterhin parallel zum Marginoturbinale und löst dieses am Übergang in die Lamina transversalis anterior ab; caudal endet es in einem Processus atrioturbinalis posterior.

Graphiurus: In dem noch sehr jungen 14 mm-Stadium erfolgt die Einrollung des Marginoturbinale weit caudal, auf Höhe des Processus alaris superior. Das Marginoturbinale ist nur in der seitlich schwachen Aufwölbung der Pariesseitenwand zu erkennen. Dadurch wird ein aus Marginoturbinale, Processus alaris superior und Parieswand bestehender Komplex gebildet, der vom der Ductus nasolacimalis unterquert wird. Eine Verdichtung des Bindegewebe zeigt die Verbreiterung des Marginoturbinale an, die weiter caudal knorpelig realisiert wird. Das Marginoturbinale geht direkt in das Atrioturbinale, bzw. die Lamina transversalis anterior über; das Atrioturbinale kann demnach nicht als eigenständiges Turbinale abgegrenzt werden.

Im älteren Tier lassen sich deutliche Wachstums- und Differenzierungsprozesse der Cupula nasi anterior erkennen. Medial des Marginoturbinale liegt die Knorpellamelle des Atrioturbinale, die sich verbreitert und dem Marginoturbinale von dorsal aufsitzt; dies ist die einzige deutliche Trennung von Margino- und Atrioturbinale in Form einer Incisura marginoturbinalis. Weiter caudal sind beide Turbinale zu einem Komplex verbunden, der Anschluss an die Lamina transversalis anterior erhält. Der dorsal der verbreiterten Lamina transversalis anterior liegende Knorpelzapfen ist per Definition als Atrioturbinale zu verstehen, während der rostral der Incisur liegende Abschnitt als Marginoturbinale definiert ist. Das im vorderen Drittel der Lamina transversalis anterior liegende Caudalende des Atrioturbinale bildet keinen Processus atrioturbinalis posterior aus; caudal der Incisura atrioturbinalis findet das Maxilloturbinale Anschluss an die Lamina transversalis anterior.

Diskussion: Eine klare Trennung der rostralen Nasenknorpel des Naseninnenraumes ist durch deren variable Gestaltung bei Nagetieren oft nicht möglich. Eine Abgrenzung der Strukturen wird dadurch problematisch, insbesondere da meist noch unterschiedliche definatorische Auffassungen bestehen; FRAHNERT (1998) stellt diese Problematik genauer dar.

Das Marginoturbinale ist bei den Gliridae als mediale Parieseinrollung ausgebildet. *Muscardinus* weist eine durchgehende, homokontinuierliche Verbindung von Margino- und Atrioturbinale in Form eines Margino-Atrioturbinalkomplexes auf. Bei *Graphiurus* überlappen Margino- und Atrioturbinale rostral, und sind durch eine schräg rostro-caudal verlaufende Incisura margino-atriloturbinalis geteilt, caudal verbinden sich beide Turbinalia zu einem Komplex. Bei *Glis* und *Eliomys* liegen jeweils zwei getrennte Turbinalia vor, die durch die schräg dorso-ventral verlaufende Incisura margino-atriloturbinalis komplett getrennt vorliegen.

Nach SCHRENK (1989) und MESS (1997) stellt die vollständige Verbindung von Margino- und Atrioturbinale ein Grundplanmerkmal der Rodentia dar, so wie es auch bei *Castor*, *Sciurus* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) beobachtet werden kann.

Die Muroidea weisen eine unvollständige, jedoch deutliche Incisura margino-atriloturbinalis auf, weshalb RUF (1999) die Muroidea bezüglich dieses Merkmals als vom Grundplan der Rodentia abgeleitet wertet. Es muss jedoch die hohe Variabilität dieser Region in Betracht gezogen werden, und die Möglichkeit weiterer postnataler Entwicklungen. Bei konsequenter Beurteilung der Merkmalsverteilung müssen *Glis* und *Eliomys* als vom Grundplan abgeleitet betrachtet werden, während *Muscardinus* den primitiven Merkmalszustand verkörpert. Da bei *Graphiurus* die Trennung der Turbinalia erst in einem ontogenetisch älteren Stadium auftritt und die Trennung nur unvollständig ist, kann dieser Merkmalskomplex nicht eindeutig bewertet werden; weiterführende Untersuchungen sind dazu nötig. Konträr zu RUF wird dieses Merkmal hier jedoch nicht als abgeleitet betrachtet.

Eine Trennung des Margino-Atrioturbinalkomplexes vom Maxilloturbinale durch eine Incisura atrio-maxilloturbinalis ist bei den Rodentia ein weit verbreitetes Merkmal und als Plesiomorphie auch bei den Gliridae wieder zu finden.

Eliomys und *Glis* weisen am Atrioturbinale einen caudal weisenden Processus atriotubinalis posterior auf, der vereinzelt auch bei anderen Nagetieren beschrieben wird: *Apodemus*, *Jaculus*, *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Rattus*, *Mus*, *Rhabdomys* (RUF 1999) und *Tatera* (KADAM 1973). Anhand der vorliegenden Merkmalsverteilung kann keine weiterführende phylogenetische Auswertung dieses Merkmals erfolgen. Es lassen sich jedoch dadurch zwischen *Eliomys* und *Glis* engere Verwandtschaftsbeziehungen vermuten, die auch in Bezug zu den Muroidea gesetzt werden können; *Muscardinus* ist demnach als abgeleitet zu werten.

Tabelle 4: Margino-, Atrioturbinale

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Incisura margino-atriloturbinalis	-	+	+	(+) rostral	-	-	-	(+)	(+)
Margino-Atrioturbinalkomplex	+	-	-	+	+	+	+	(+)	(+)

2.1.5 Lamina transversalis anterior

Die Lamina transversalis anterior ist stammesgeschichtlich ein altes Element des Nasenbodens, und entsteht aus der Verschmelzung der rostralen Trabeculae cranii; sie wird in die Pars horizontalis und die Pars verticalis unterteilt (GAUPP 1900; KUHN 1971; ZELLER 1983; SCHLIEMANN 1987). Durch die Verschmelzung der Lamina transversalis anterior mit Septum und Paries nasi entsteht die Zona anularis, die das Cavum nasi vollständig umschliesst, und so die Incisura rostroventralis in die rostrale Fenestra narina und die caudal gelegenen Fenestra basalis unterteilt (GAUPP 1908). Bei vielen Mammalia bildet die Lamina durch die Verbindung mit dem Processus lateralis ventralis und der Cartilago paraseptalis einen durchgehenden Nasenboden (ZELLER 1983).

Abb.: 7; 8

Muscardinus: Die am Septumunterrand zu einer horizontalen Platte verbreiterten Processus laterales ventralis gehen kolbig verdickt in die Pars horizontalis der Lamina transversalis anterior über. Zusammen mit der vom Margino-Atrioturbinalkomplex aus angelegten breitflächigen Pars verticalis bildet sie den Ringschluss der Zona anularis. Der Sulcus ventralis liegt als schmale Einkerbung am Ventralrand der wuchtigen Pars horizontalis; die Pars verticalis verschmälert sich caudal in dem Maße, wie das Atrioturbinale dorsal der Lamina transversalis anterior reduziert wird. Caudal des Atrioturbinale stellt die Lamina transversalis anterior eine schmale Knorpelspange dar.

Der Übergangsbereich der Lamina transversalis anterior in die Nasenscheidewand ist ebenfalls kolbig verdickt. Diese Verbreiterung löst sich dorso-caudal ab, so dass ein knorpeliges Septoturbinale am Septum nasi hervortritt. Caudal des Septoturbinale bildet die Lamina eine schräg gestellte Knorpelspange, so dass die bisherige Unterteilung in Pars horizontalis et verticalis aufgegeben werden muss; hier verbindet sie sich mit dem rostral ragenden Fortsatz des Maxilloturbinale.

Im weiteren Verlauf wird die Lamina transversalis anterior zunehmend von den Praemaxillaria umfasst, und endet in den caudal gerichteten Processus posteriores. Die Processus posteriores bleiben dabei auf geraumer Strecke mit dem Septumunterrand verbunden und lösen sich erst von der Nasenscheidewand, als sich der Ductus vomeronasalis beim Übergang in das JACOBSONsche Organ von dorsal in die Processus schmiegt.

Bis in das 26 mm -Stadium präsentiert sich die Lamina transversalis anterior in ihrer Gestalt unverändert; sie löst sich jedoch aufgrund von Reduktionserscheinungen von der Pariesseitenwand ab.

Glis: Die untersuchten Stadien sind allesamt konform in der Gestaltung der Lamina transversalis anterior und werden daher zusammen diskutiert. Die Lamina ist insgesamt massiv gestaltet. Die Pars horizontalis steht rostral mit dem Processus lateralis ventralis in Verbindung und erstreckt sich von der Septumunterkante aus lateral. In der Medianen bleibt dadurch eine Einbuchtung bestehen, die rostral in Verbindung mit dem zwischen den Processus laterales ventrales eingebetteten Sulcus ventralis nasi steht, caudad jedoch in der Unterkante der Lamina transversalis anterior verstreicht.

Atrioturbinale und Pars verticalis gehen fließend ineinander über, zwischen Pars verticalis und Paries nasi besteht jedoch rostral eine schmale Incisur, so dass keine durchgehende Zona anularis gebildet wird. Im Bereich der Verbindung mit dem Atrioturbinale ist die Lamina transversalis anterior verdickt. Caudal stützt sie sich auf den Praemaxillaria ab und verjüngt sich zunehmend zu einer schmalen Knorpelspange, die vollständig zwischen den Praemaxillaria eingezwängt liegt. Am Caudalende der recht langen Zona anularis geht die

Lamina transversalis anterior in die Processus posteriores über, die mit den Unterrand des Septum nasi verbunden sind. Die Processus reichen erst weit lateral, wobei deren Enden bedingt durch die enge Lage zwischen den Oberkieferknochen steil dorsal weisen. Caudal verkleinern sich die Processus posteriores zu seitlichen Vorsprüngen an der Nasenscheidewand, die sich auf der Glandula nasi infraseptalis abstützen, und damit indirekt auf den Praemaxillaria. Erst beim Übergang der Processus posteriores in die Schleimhaut des Paraeptalknorpels löst sich die Verbindung zum Septumunterrand, und es erfolgt der Anschluss an den Processus rostralis der Cartilago paraseptalis.

Eliomys: Die Pars verticalis mit dem im rostralen Abschnitt dorsal ragenden Atrioturbinale bildet zusammen mit der aus dem Übergangsbereich der Processus laterales ventrales hervorgehenden Pars horizontalis die Lamina transversalis anterior. Während im 30 mm-Stadium sowohl Septum nasi, als auch Lamina transversalis anterior auffällig verbreitert sind, und ankerförmig aus der Nasenkapsel hervorragen, nimmt die Vorwölbung der Strukturen in den älteren Ontogenesestadien zunehmend ab. Weiter caudal zieht die Pars verticalis wesentlich verschmälert medial zum Septum nasi hin, während die Pars horizontalis unverändert breitflächig ihre basale Lage am Nasenseptum beibehält. Dadurch entsteht eine direkte Verbindung der Pars verticalis mit der Nasenscheidewand, ventral derer die verbreiterten Pars horizontalis liegt, die nicht direkt mit der Pars verticalis in Verbindung steht.

Caudal der Verbindung des Maxilloturbinale mit der nur mehr als schmale Knorpelspanne vorliegenden Lamina transversalis anterior, erfolgt der Übergang in die Processus posteriores. Die Processus posteriores bleiben mit der Nasenscheidewand verbunden und stützen sich als T-Träger Konstruktion auf der unterhalb verlaufenden Glandula nasi infraseptalis ab. Auf Höhe der Zahnalveole schmiegen sich die Processus posteriores zunehmend zwischen die Praemaxillaria, und lösen sich erst beim Übergang in die Cartilago paraseptalis vom kolbig verdickten Septumunterrand ab. Die Processus posteriores reichen im vorderen Abschnitt weit lateral, so dass durch die beschränkten Platzverhältnisse zwischen den Praemaxillaria die Enden dorsal gedrückt werden. In diese Knorpelhalbschale schmiegt sich der Ductus vomeronasalis.

Graphiurus: 14 mm-Stadium - Die Processus laterales ventrales verbreitern sich beim Übergang in die Lamina transversalis anterior, wobei in der Medianen die Einfurchung des Sulcus ventralis beibehalten wird. Am Fuss des Septum nasi bildet die Pars horizontalis damit eine umgekehrt herzförmige Struktur, deren medialer Einschnitt sich caudal vermehrt einsenkt und verbreitert. Zusätzlich tritt die Verbindung der Pars horizontalis mit dem Septum nasi als isolierter Knorpelsteg hervor. Die dorsal anschließende, und ebenfalls breitflächige Pars verticalis bildet über Ringschluss die Zona anularis. Die derart gestaltete Lamina transversalis anterior vereinfacht sich caudal auf einen schmalen Knorpelsteg, an dem eine Einteilung in Pars horizontalis et verticalis nicht mehr möglich ist; am Ventralrand des Septum nasi bleibt die Knorpelplatte der Pars verticalis bestehen.

Die durch eine Bindegewebsverdichtung angedeutete vorknorpelige Ansatzstelle des Maxilloturbinale an der Lamina transversalis anterior liegt in diesem Abschnitt; im Bereich der Praemaxillaria geht die Lamina transversalis anterior in die Processus posteriores über, die den Praemaxillaria direkt aufsitzen. Caudal kann der Verlauf der Processus posteriores in Form verdickter Bindegewebsstränge entlang der Septumunterkante verfolgt werden, die in den Processus paraseptalis anterior übergehen.

Im älteren 26 mm-Stadium ist die aus den Processus laterales ventrales hervorgehende Fussplatte des Septum nasi verbreitert und findet breitflächigen Anschluss an die Pariesseitenwand. Die Einteilung in Pars horizontalis et verticalis kann nur ungenügend vorgenommen werden, da keine deutliche Abwinkelung der Strukturen gegeneinander erfolgt. In diesem Bereich entsteht in der Mitte der sehr breiten Lamina transversalis anterior

eine Knorpelresorptionslücke, die caudal stetig grösser wird. Die Lamina wird im Ganzen strukturell schmaler bis sie einer breiten, umgekehrt herzförmigen Struktur ähnelt. Caudal wird die Lamina transversalis anterior weiter reduziert. Die Pars horizontalis bildet dadurch schmale und weit ventral ragende Knorpelstäbe, die als ventral ragender Kiel des Septumunterrandes erhalten bleiben. Von dorsal setzt hier das Maxilloturbinale an und die Lamina transversalis anterior geht in die Processus posteriores über. Die Processus posteriores ragen mit dem Septumunterrand verbunden stempelartig zwischen die Praemaxillaria, bevor sie in die Cartilago paraseptalis übergehen.

Diskussion: Bei den Nagetieren ist die Einteilung der Lamina transversalis anterior in eine Pars verticalis et horizontalis erst im Laufe der Ontogenese möglich, da deren Ausbildung vom Entwicklungsstadium abhängig ist, und Grössenvergleiche somit nur bedingt möglich sind (ZELLER 1983).

Eine Verbindung der Lamina transversalis anterior mit anderen Strukturen ist häufig, und meist sehr variabel gestaltet (SCHRENK 1989). Die typische Verbindung der Lamina mit der Pariesseitenwand und dem Septumunterrand repräsentiert den für Säuger plesiomorphen Merkmalszustand. Häufig ist auch eine homokontinuierliche Verbindung der Lamina transversalis anterior mit den Processus lateralis ventralis und dem Paraseptalknorpel zu beobachten; oder auch eine Verbindung mit anderen Elementen der vorderen Nasenkapsel, wie dem Atrio- oder Maxilloturbinale (STURM 1937; KUHN 1971).

Bei den untersuchten Tieren stellt die Lamina transversalis anterior die Verbindung zwischen Paries und dem Unterrand des Septum nasi her, wobei sie eine relativ lange, rostro-caudale Ausdehnung aufweist. RUF (1999) beschreibt bei *Rattus* ebenfalls eine auffällig lange Zona anularis; eine Verlängerung der Lamina transversalis anterior in rostro-caudale Richtung wird von (SCHRENK 1989) auch bei den Insectivora erwähnt, wo diese Röhrenstruktur mechanisch stabilisierende Wirkung besitzen soll. Grössenvergleiche gestalten sich jedoch durch Heterochronismen und fehlende Literaturangaben als problematisch.

Im rostralen Drittel ist die Lamina transversalis anterior deutlich verbreitert, was sich einerseits durch die Verbindung der Pars verticalis mit dem Atrioturbinale, andererseits durch die weit caudal reichenden Processus laterales ventrales erklären lässt, die direkt in die Lamina transversalis anterior übergehen. Caudal des Atrioturbinale präsentiert sich die Lamina wesentlich schmaler.

Durch die Verbindung mit den Processus lateralis ventralis lassen sich die von der Lamina weit ventral ragenden, und durch einen medianen Einschnitt getrennten Fortsätze begründen, die mit dem Auftreten der Praemaxillaria verschwinden. Da diese Phänomen in der Ontogenese abnimmt, muss es als Alters abhängiger Entwicklungsprozess betrachtet werden.

Bei *Graphiurus* liegt ein besonders auffälliger Merkmalskomplex vor, der sich in der extrem weit ventral ragenden Ausdehnung der Lamina transversalis anterior und dem Verbindungsmodus von Pars verticalis und Pars horizontalis äussert, der auch beim älteren Tier auftritt. *Graphiurus* unterscheidet sich damit deutlich von den anderen untersuchten Tieren, weshalb dieser Merkmalszustand für die Graphiurinae als autapomorph gewertet werden soll.

Innerhalb der Rodentia wird eine ebenfalls dorso-ventral verbreiterte Lamina transversalis anterior bei *Anomalurus* (SCHRENK 1989) beschrieben; bei *Aplodontia* (insgesamt verbreitert) und *Phodopus* ist dies nicht explizit erwähnt, kann jedoch auf den Abbildungen nachvollzogen werden (FRAHNERT 1998: Abb. A-22; HAUCK 1987: Abb. 10). Bei *Rattus*, *Rhabdomys* und *Mus* (RUF 1999, eig. Beob.) ist rostral ebenfalls eine Verbreiterung der Lamina im Bereich der Verbindung mit dem Atrioturbinale zu beobachten, die auch noch bei den Adulti auftritt. Dies scheint ein communes Merkmal innerhalb der Muroidea zu sein. Bei anderen Nagetieren (vgl. Hystricognathi) wurde bislang nichts vergleichbares beschrieben.

Die Verbindung der Lamina transversalis posterior mit dem Paraseptalknorpel ist bei den Schläfern auffällig gestaltet. Der von der Lamina ausgehende Processus posterior ist ein grosser, weit lateral reichender Fortsatz, der auf einer langen Strecke mit dem Septumunterrand verbunden ist. Erst beim Übergang in den Paraseptalknorpel, das heisst bei Gewährleistung der ventralen Abstützung durch das Praemaxillare, löst sich der Processus von der Nasenscheidewand. Der mit dem Nasenseptum verschmolzene Anteil soll daher der Lamina transversalis anterior zugerechnet werden, während der parallel zum Septum nasi verlaufende, freie Abschnitt als Processus paraseptalis anterior gewertet wird, der in diesem Fall recht kurz ist. Die knorpelige Verbindung mit der Cartilago paraseptalis communis wird im Laufe der Ontogenese im Zuge der zunehmenden Verknöcherung bei Nagetieren meist aufgelöst (SCHRENK 1989).

Bei *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) reicht der Processus posterior ebenfalls weit caudal, ist dort jedoch stets vom Septum nasi getrennt, und erstreckt sich als rein juveniles Gebilde bis dorsal der Fibula reuniens der Cartilago paraseptalis. In den vorliegenden Arbeiten über Sciuromorpha und Hystricognathi wird damit keine ähnliche Verbindung dokumentiert und ist - soweit möglich - auch nicht in den Abbildungen nachvollziehbar.

Bei *Rattus* (eig. Beob.) wird die Cartilago paraseptalis communis wie im Grundplan postuliert reduziert und von Deckknochen ersetzt. Juvenil ist der Processus posterior der Lamina transversalis anterior über eine kurze Strecke mit der Nasenscheidewand verbunden, so wie es laut RUF (1999) auch bei anderen Muroidea zu finden ist (*Phodopus*, *Geoxus*, *Peromyscus*). Ausnahme dazu stellt *Mus* (RUF 1999), wo der Processus posterior nicht mit dem Septum nasi verbunden ist. Aufgrund des hier vorliegenden Datensatzes muss eine Verbindung des Processus posterior der Lamina transversalis posterior mit der Nasenscheidewand als ein Charakteristikum der Gliridae und Muroidea im Allgemeinen gewertet werden. Die weit caudal reichende Ausdehnung des Processus entlang der Basalkante des Septum nasi muss jedoch als ein autapomorphes Merkmal der Gliridae betrachtet werden.

Über die Lamina transversalis anterior hinweg verläuft die Schleimhautfalte der rostralen Turbinalia, die mit dem Bindegewebe des caudal der Lamina gelegenen Maxilloturbinale in Verbindung steht. Das Maxilloturbinale kann, wie bei *Muscardinus*, *Eliomys* und *Graphiurus*, der Lamina transversalis anterior direkt von caudal aufsitzen, oder erst weiter caudal an der Pariesunterkante in Erscheinung treten, ohne in Kontakt mit der Lamina transversalis anterior zu stehen (*Glis*; Kapitel 2.1.10.). Eine Verbindung der Lamina transversalis anterior mit anderen Strukturen ist häufig, insbesondere was das Atrioturbinale anbelangt; eine Verbindung mit dem Maxilloturbinale wird in der craniologischen Literatur jedoch nicht erwähnt. Bei *Sciurus* und *Castor* wird diese Verbindung ebenfalls nicht beschrieben, ist jedoch bei *Sciurus* in den Abbildungen ersichtlich (FRAHNERT 1998: Abbildungen A-29, A-31). Bei *Mus* (FRICK 1986) konnte dies nicht beobachtet werden, während bei *Rattus* das Maxilloturbinale der Lamina transversalis anterior an deren äussersten Caudalende aufsitzt, so dass eine kurze Verbindung zustande kommt (eig. Beob.; RUF 1999). Aufgrund der meist fehlenden Angaben in der Literatur kann dieses Merkmal nicht weiter bewertet werden.

Tabelle 5: Lamina transversalis anterior

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Lamina trans ant.	rostral breit	rostral breit	rostral breit	rostral breit	unauffälli g	unauffällig	unauffällig	rostral breit	rostral breit
Maxillo- turbinale	an Lamina	-	an Lamina	an Lamina	-	-	an Lamina	an Lamina	-
Proc. posterior	+	+	+	+	+	(+) ^s	(+)	(+) wenig an Septum	(+) wenig an Septum

2.1.6. Septum nasi, Fenestra internasalis und Septoturbinale

Die Trabeculae cranii und die ontogenetisch früh entstehenden medialen Teilen der Nasenkapsel bilden das Septum nasi (NOORDENBOS 1905; TERRY 1917; DE BEER 1937; STARCK 1979; NOVACEK; 1993). FAWCETT (1911) bezeichnet die zwischen Nasalia und Gaumendach positionierte Nasenscheidewand als 'central stem' der Pars interorbitalis. Im rostralen Bereich des knorpelig persistierenden Septum nasi kann eine Aussparung auftreten, die als Fenestra internasalis bezeichnet wird. Diese Durchbrechung der Nasenscheidewand dient der erhöhten Beweglichkeit der vorderen Nasenregion (STARCK 1941; KUHN 1971).

Als Septoturbinale wird ein zusätzliches Turbinale des Septum nasi bezeichnet, das als laterale Ausbuchtung im rostralen Bereich des Nasenseptum auftritt. Bei Säugetieren ist ein Septoturbinale meist selten und nur schwach ausgebildet (STARCK 1982b; SCHRENK 1989).

Abb. 7; 8

Muscardinus: 20,5 mm-Stadium - Das Septum nasi steigt von den vorderen Nasenkuppeln aus kontinuierlich an und erreicht am Limbus praecribrus seine grösste dorso-ventrale Ausdehnung. Von dort senkt sich das Nasenseptum schnell auf das Niveau der Lamina trabecularis ab, wobei es sich abrundet.

Rostral wird die Nasenscheidewand von den Processus laterales ventrales begrenzt, ventral von den Laminae transversales anterior et posterior sowie dem Paraseptalknorpel, der stets durch die Fissura septoparaseptalis von der Nasenscheidewand getrennt bleibt. Auf der gesamten Länge des Septum tritt keine Fenestrierung auf, womit keine Fenestra internasalis ausgebildet ist.

Rostral geht das Septum nasi kolbig verdickt in die Lamina transversalis anterior über. Diese Verbreiterung setzt sich dorsal der Lamina transversalis anterior als eigenständiges Septoturbinale ab und zieht caudo-ventral. Im hinteren Abschnitt der Lamina transversalis anterior verstreicht es wieder im Septum nasi. Caudal des knorpelig realisierten Septoturbinale tritt ein zusätzliches, rein epitheliales Turbinale auf, das nicht knorpelig gestützt wird, und in die Schleimhautbedeckung des JACOBSONSchen Organs übergeht.

Sowohl im 25 mm-, als auch im 26 mm-Stadium bleibt das Nasenseptum zur erhöhten Flexibilität knorpelig erhalten. Rostral geht das Septum nasi verbreitert in die Lamina transversalis anterior über, wobei, wie im 25 mm-Stadium, ein knorpeliges Septoturbinale aus dieser Verbreiterung abgeschnürt wird. Im Vergleich zum 20,5 mm-Stadium reicht das Septoturbinale weiter caudal und verstreicht im basal verdickten Nasenseptum. Im Nasenepithel liegt dorsal des knorpeligen Septoturbinale Drüsengewebe, das als rein

bindegewebiges Turbinale aus dem Schleimhautrelief heraus modelliert wird. Auf gleicher Höhe wie das knorpelige Septoturbinale verstreicht es caudo-ventral und geht Schleimhaut des Paraseptalknorpel über.

Caudal der Lamina transversalis posterior, und dorsal beider Turbinalia, kann im Nasenseptum auf Höhe der Praemaxillaria ein deutlich verschmälerter, ausgedünnter Bereich ausgemacht werden. Dieser Abschnitt liegt länglich-oval im Septum nasi und endet rostral des Paraseptalknorpels.

Glis: Im 42 mm-Stadium von *Glis* zieht das Septum nasi gleichmäßig breit, unter steter Höhenzunahme bis an das Caudalende der Cartilago paraseptalis, wo es zur Regio orbitotemporalis hin wieder abfällt.

Caudal der Lamina transversalis anterior ist am Septum nasi eine seitliche Ausbuchtung erkennbar, die mit Drüsengewebe assoziiert ist. Dieses Septoturbinale weist die gleichen Lagebeziehungen auf wie das bei *Muscardinus* beschriebene Schleimhautturbinale. Es senkt sich caudal ab und verstreicht im verbreiterten Basalende der Nasenscheidewand. Dorsal des Turbinale ist in der Nasenscheidewand ein deutlich dünnerer Bereich ausgebildet. Durch die zusätzliche kolbige Aufblähung des Ventralendes der Nasenscheidewand entsteht der Eindruck einer Fenestrierung, ohne dass es tatsächlich zu einer Durchbrechung des Nasenseptum kommt. Dieser ovale Reduktionsbereich erreicht die halbe Höhe des Septum und endet rostral der Cartilago paraseptalis.

Im subcerebral gelegenen Bereich der Nasenkapsel ist das Septum nasi von der Lamina cribrosa getrennt; durch diese Lücke ziehen Fila olfactoria. An dieser Stelle ist die Lamina cribrosa aufgelöst und vollständig von Filae durchdrungen; erst weiter caudal finden wieder Knorpelbälkchen Anschluss an das Septum nasi.

Zusammen mit der caudalen Verkürzung der Nasenkapsel nimmt die basale Verbreiterung der Nasenscheidewand zu. Die Lamina transversalis posterior geht hier direkt in die Nasenscheidewand über. Mit der caudalen Abschlusswand der Cupula nasi posterior wird durch eine schmalen Bindegewebsstreif die Verbindung der Lamina transversalis posterior vom Septum nasi gelöst.

Beim älteren Tier wird über einer Anhäufung von Drüsengewebe weiterhin ein epitheliales Turbinale caudal der Lamina transversalis anterior realisiert. Am Septum nasi ist an dieser Stelle nur eine schwache laterale Ausbuchtung erkennbar.

Oberhalb des "Septoturbinale" dünnt das Septum extrem aus, so dass durch Form und Gestalt Ähnlichkeit mit einer Fenestrierung induziert wird. Es bleibt jedoch stets ein extrem schmaler Knorpelsteg stehen, so dass es nie zu einer vollständigen Durchbrechung des Septum nasi kommt. Der Reduktionsbereich des Septum reicht caudo-ventral und endet auf Höhe der Cartilago paraseptalis. Auch das Schleimhautgewebe tritt in diesem Bereich nur wenig hervor, so dass weiterführende Reduktionsvorgänge anzunehmen sind. Die Lamina cribrosa ist vollständig ausgebildet und geht direkt in die Nasenscheidewand über.

Beim adulten Siebenschläfer ist die Nasenscheidewand rostral noch mit dem Tectum nasi verbunden und umgreift die Medialenden der Nasalia. Caudal endet das knorpelige Nasendach, das Septum nasi ist durch einen dünnen Knorpelstreif direkt an den Medialenden der Nasalia aufgehängt. Es beginnt von dorsal zu verknöchern, wobei die Verknöcherungszone den oberen Bereich der Nasenscheidewand erfasst, während der noch chondrale Fuss des Septum in der tiefen Halbschale des Vomer eingebettet liegt. Im subcerebralen Abschnitt steht die nahezu vollständig verknöcherte Nasenscheidewand mit der Siebplatte in Verbindung, wobei sie sich verkürzt, und in das Basisphenoid über geht.

Im vorderen Drittel der Lamina transversalis anterior kann über Drüsengewebe die Ausbildung des Epithelturbinale beobachtet werden, dass sich seitlich weit ausdehnt. An der Nasenscheidewand treten in diesem Bereich schmale Kanten auf, die das Epithelgewebe stützen und ein Septoturbinale bilden. Das Septoturbinale erstreckt sich bis dorsal der

Processus posteriores, ist also dorsal der Lamina transversalis anterior situiert, und endet dort in seitlichen Ausbuchtungen der Nasenscheidewand.

Im rostralen Bereich beginnt das Septum nasi dorsal des Epithelturbinale auszudünnen und an Substanz zu verlieren. Die Reduzierung des Knorpels nimmt caudal zu, im letzten Drittel der Lamina transversalis anterior ist die Trennung der beiden Nasenhälften nur noch über einen extrem schmalen Knorpelstreif gewährleistet, der weiter caudal ebenfalls aufgelöst wird. Damit liegt im Adulten Siebenschläfer eine echte Fenestrierung der Nasenscheidewand vor, so dass beide Nasenkapselhälften nur über Schleimhautgewebe getrennt werden. Die Fenestrierung ist groß, und erfasst den gesamten mittleren Abschnitt der Nasenscheidewand; erst auf Höhe des Vomers bildet das Septum nasi eine durchgehende, wenn auch sehr schmale Knorpelgrenze zwischen den Nasenhälften.

Eliomys: Die Nasenscheidewand ist rostral mit den Processus lateralis ventralis verbunden und nimmt caudad bis an den Limbus praecribrosus kontinuierlich an Höhe zu, um sich beim Übergang in die Lamina trabecularis unter Abrundung erneut zu verkürzen.

Ein knorpeliges Septoturbinale ist im 30 mm-Stadium auf Höhe des Atrioturbinale erkennbar, das rostral der Lamina transversalis anterior als schmale Verbreiterung der Nasenscheidewand auftritt und dort wieder verstreicht, ohne dass im Bindegewebsrelief ein Turbinale deutlich wird. Zur Lamina transversalis anterior hin ist die Nasenscheidewand ventral verbreitert, bildet jedoch nicht wie bei *Muscardinus* ein dorsal eigenständiges Turbinale aus.

Im Schleimhautrelief kann jedoch ein caudal der Lamina transversalis anterior positioniertes, gut ausgebildetes Turbinale beobachtet werden, das mit Drüsengewebe assoziiert ist. Die Nasenscheidewand beginnt dorsal des an die Cartilago paraseptalis heranreichende Schleimhautturbinale auszudünnen, so dass der Eindruck eines echten, knorpelig realisierten Turbinale entsteht. Diese extreme Verschmälerung dehnt sich ventrad aus, wo sie an die basale Verbreiterung des Nasenseptum stösst. Von der Lamina cribrosa aus beginnt das Septum nasi ventrad zu verknöchern, weiter caudal nimmt der Verknöcherungsgrad wieder ab, und das Septum geht in die Lamina trabecularis über.

In den weiterführenden Stadien kann zunehmend die Reduzierung des rostral der Lamina transversalis anterior gelegenen, knorpeligen Septoturbinale beobachtet werden, während das caudal der Lamina positionierte, epitheliale Turbinale weiterhin deutlich ausgeprägt bleibt.

Die extreme Ausdünnung des Septum nasi dorsal des bindegewebigen Turbinale bleibt in allen Stadien bestehen und vergrößert sich bis zum 45 mm-Stadium. Das Schleimhautrelief passt sich dabei dem Verlauf des Knorpels an; es kommt jedoch nie zu einer echten Durchbrechung in Form einer Fenestrierung. Die zunehmende Verknöcherung des Septum nasi findet vom Oberrand aus statt, ohne dass eine direkte Verbindung mit den Frontalia zustande kommt.

Graphiurus: Da das 14 mm-Stadium von *Graphiurus* noch sehr jung ist, sind die Knorpelstrukturen dieses Tieres insgesamt breit gestaltet. Die Nasenscheidewand ist ventral mit dem Processus lateralis ventralis verbunden und stellt im Ganzen eine langgestreckte, gerade Struktur dar. Nach caudal passt sie sich der Nasenkapsel an, da sie sich unter Abrundung verkürzt und in das Septum interorbitalis übergeht. Am Nasenseptum ist weder bindegewebig, noch knorpelig ein Turbinale ausgebildet, das Schleimhautrelief passt sich vollständig den formgebenden Knorpelstrukturen der Nasenkapsel an. In seinem ganzen Verlauf ist das Septum nasi unverändert gleichmässig breit.

Im älteren Tier ist beim Übergang des Septum nasi in die Lamina transversalis anterior eine Verbreiterung der Nasenscheidewand im oberen Drittel erkennbar, die ventrad stetig zunimmt. Der Übergang in die Lamina transversalis anterior erfolgt dabei derart, dass das Septum nasi basal in zwei Enden aufgespalten ist, die mit der Lamina in Verbindung treten. Caudal verschwindet diese Zweiteilung wieder, zusammen mit der Verjüngung der Lamina transversalis anterior.

Am Caudalende der Lamina transversalis anterior tritt ein mit Drüsengewebe assoziiertes, epitheliales Turbinale auf, das in die Schleimhautfalte der Cartilago paraseptalis übergeht, und in Ausgestaltung und Lage dem Schleimhautturbinale der bereits beschriebenen Gliridae entspricht. Das Septum nasi selbst geht länglich-oval in die Lamina trabecularis über, ohne eine Fenestrierung oder Ausdünnung aufzuweisen.

Diskussion: Das Septum nasi der Gliridae präsentiert bezüglich Ausdehnung und Verbindung mit anderen Strukturen den Grundplan der Rodentia. Es bildet eine durchgehende Knorpellamelle, die ihre grösste Ausdehnung im Bereich des Limbus praecribrus besitzt (MESS 1997; FRAHNERT 1998).

Septoturbinalia werden bei Säugetieren nur vereinzelt beschrieben (z.B. REINBACH 1952; STARCK 1984; SCHRENK 1989; GÖBBEL 1999), und weisen dazuhin meist noch unterschiedliche Lageverhältnisse auf, was einen konvergenten Entstehungsmodus vermuten lässt.

Bei den Gliridae tritt ein echtes, knorpeliges Septoturbinale bei *Eliomys* rostral, bei *Muscardinus* und *Glis* dorsal der Lamina transversalis anterior auf. Bei *Eliomys* und *Muscardinus* verschwindet dieses Turbinale mit zunehmendem Alter, während es bei *Glis* erst im 120 mm-Stadium auftritt. *Graphiurus* weist in keinem Stadium eine vergleichbare Struktur auf.

Damit besteht allein schon innerhalb der Gliridae eine beträchtliche Variabilität dieser Struktur, die dazuhin noch in Abhängigkeit zum Entwicklungsstadium steht (siehe dazu auch *Octodontomys*: MESS 1998), so dass eine genaue phylogenetische Bewertung nicht möglich ist. Wird allerdings die Tendenz zur Ausbildung eines Septoturbinale im rostralen Bereich der Nasenscheidewand gewertet, liegt bei Schläfern und Mäuseartigen eine Synapomorphie vor.

Alle untersuchten Stadien weisen am Caudalende der Lamina transversalis anterior ein epitheliales Turbinale auf, das mit Drüsengewebe assoziiert caudo-ventral zieht. Bei *Muscardinus*, *Eliomys* und *Glis* liegt es stets caudal der Lamina transversalis anterior und ventral der Septumresorptionszone. Bei *Graphiurus* weist das Epithelturbinale entsprechende Lageverhältnisse auf, ohne dass dorsal ein Reduktionsbereich im Nasenseptum ausgebildet wird. Dieses Turbinale dient der Oberflächenvergrößerung und wird nur beim adulten *Glis* knorpelig gestützt.

Bei *Sciurus* (FRAHNERT 1998) werden in allen untersuchten Entwicklungsstadien zwei übereinander liegende, caudo-ventral verlaufende Schleimhautturbinalia beschrieben. Das weiter ventral liegende dieser beiden Turbinalia entspricht in den Lagebeziehungen dem Turbinale der Gliridae; die Homologisierbarkeit dieser Strukturen ist aufgrund der hohen Variabilität jedoch nicht gewährleistet.

Innerhalb der Muroidea tritt bei *Rattus* und *Mus* (RUF 1999) ventral einer Septumausdünnung ebenfalls ein epitheliales Turbinale auf, das durch eine schmale Verbreiterung am Septum knorpelig gestützt wird, und in Lage und Gestaltung dem bei den Gliridae auftretenden, epithelialen Turbinale entspricht. *Apodemus* (RUF 1999), *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Microtus* und *Arvicola* (FAWCETT 1917) weisen als weitere Muroidea ebenfalls ein derartiges Septoturbinale auf.

Septoturbinalia scheinen innerhalb der Muroidea öfters aufzutreten. In Anlehnung an RUF muss bei dieser Struktur die Möglichkeit einer Synapomorphie der Gliridae und Muroidea in Betracht gezogen werden.

Eine Fenestra internasalis wird bei Säugetieren öfters beschrieben (bspw. GAUPP 1908; STARCK 1941; KUHN 1971), wobei Entstehungsmodus und Gestaltung einer Fenestra internasalis jedoch sehr variabel sein können. So kann eine Fenestra primär als unverknorpelter Bereich im Nasenseptum, oder sekundär durch Knorpelresorption entstehen. Befindet sich die Knorpelaussparung im freien, rostralen Teil der Nasenkapsel, so dient sie der erhöhten Beweglichkeit in dieser Region. Diese langläufig als Fenestra internasalis bezeichnete Fenestrierung rostral der Lamina transversalis anterior ist bei den Rodentia, insbesondere bei den Hystricognathi zu beobachten (BECK 1997; MESS 1997).

Innerhalb der Gliridae kann bei *Muscardinus*, *Eliomys* und *Glis* während der Ontogenese die zunehmende Resorption des Nasenseptum caudal der Lamina transversalis anterior, und damit im Bereich der Deckknochen beobachtet werden. Am adulten Siebenschläfer können weiterführende Differenzierungsprozesse beobachtet werden, die zu einer vollständigen Fenestrierung führen; auch bei *Graphiurus* kann daher die Möglichkeit weiterer Differenzierung nicht ausgeschlossen werden.

RUF (1999) beschreibt bei einem 14 Tage alten Jungtier von *Rattus* die Entstehung einer Fenestra durch vergleichbare Resorptionsprozesse, das heißt durch zunehmenden Ausdünnung des Nasenseptum. Weiterhin entsprechen bei *Rattus* die Lagebeziehungen (am Caudalrand der Lamina transversalis anterior) den Verhältnissen der Gliridae, ebenso die Ausbildung eines Turbinale (schmale Verbreiterung am Septum) ventral dieser Fenestrierung.

Bei *Mus* tritt postnatal an gleicher Stelle ebenfalls eine Fenestrierung auf (eig. Beob.). *Lemmus* (SCHRENK 1989) und *Cricetus* weisen eine starke, *Apodemus* eine schwache Ausdünnung des Septum nasi im gleichen Bereich auf. Bei *Anomalurus* (MESS 1997) und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) ist keine Fenestra internasalis vorhanden, während bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) rostral der Lamina transversalis anterior eine Fenestra internasalis auftritt, die der Fenestrierung der Hystricognathi entspricht, und der Beweglichkeit dient. Bei *Castor* sind bezüglich einer Fenestra unterschiedliche Angaben zu finden: während KEILBACH (1953/54) beim Adultus eine solche beschreibt, ist nach den Befunden von FRAHNERT (1998) weder prä-, noch postnatal eine Fenestra internasalis vorhanden. FRAHNERT führt dies einerseits auf die Variabilität des Merkmals im allgemeinen, als auch auf die individuelle Variabilität der einzelnen Tiere zurück.

Es ist anzunehmen, dass die im allgemeinen als Fenestra internasalis bezeichnete, rostral der Lamina transversalis anterior liegende Fenestrierung der Nasenscheidewand nicht mit der extremen Ausdünnung des Septum nasi caudal der Lamina transversalis anterior homologisierbar ist. Aufgrund dessen soll die Fenestrierung des Nasenseptum caudal der Lamina transversalis anterior nicht als Fenestra internasalis bezeichnet werden. RUF (1999) beschreibt an *Acomys* die Existenz, sowohl einer rostral der Lamina transversalis anterior gelegene Fenestra internasalis, als auch eine durch Resorption deutlich verschmälerten Stelle im Nasenseptum caudal der Lamina transversalis anterior. Der funktionelle Aspekt einer Fenestrierung, bzw. Ausdünnung der Nasenscheidewand, wie sie hier im Bereich der Deckknochen vorliegt, ist noch zu klären. MAIER (pers. Mitt.) sieht darin die Anpassung an veränderte Strömungsverhältnisse der Atemluft bei Adulten.

Tabelle 6: Fenestra internasalis & Septoturbinale

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Septo-turbinale	+ dorsal	+ caudal	+ rostral	-	?	-	-	+ caudal	+ caudal
Epi.turb.	+	+	+	+	-	-	+	+	+
Fen. internasalis	-	-	-	-	+	+/-	-	-	-
Apertura caudal L.t.a.	+	+	+	-	-	-	-	+	+

2.1.7 Tectum nasi und Lamina cribrosa

Ontogenetisch geht das Tectum nasi aus der Cartilago parietotectalis hervor. Durch die mediale Verbindung mit dem Septum nasi entsteht an der Verschmelzungslinie als Einbuchtung der Sulcus suprasedalis (NOORDENBOS 1905; TERRY 1917; DE BEER 1937; ZELLER 1983).

Durch die Lage der Lamina cribrosa ventral des Foramen olfactorium advehens wird das Cavum orbitonasalis und der Raum zwischen Foramen olfactorium advehens und Lamina cribrosa in das Cavum cranii integriert (GAUPP 1900; STARCK 1967; KUHN 1971; ZELLER 1983, 1989).

Abb.: 2; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 9; 10; 11; 12

Muscardinus: Das Tectum nasi des 20,5 mm-Stadium erstreckt sich als knorpelige Halbschale von der Cupula nasi anterior bis an die Cupula nasi posterior, weshalb zum Entstehungsmodus des Tectum nasi keine Aussage möglich ist.

Der Sulcus suprasedalis reicht von der Cupula nasi anterior aus caudal, wo er im letzten Drittel des Tectum nasi verstreicht und kurz vor der Cupula nasi posterior noch einmal stark eingetieft erscheint; in diese Vertiefung greifen die Nasalia mit ihren verbreiterten Medialenden ein. Die Cupula nasi posterior hat im caudalen Teil der Ethmoidalregion ihre grösste Ausdehnung. Sie erreicht dort das gleiche Niveau wie das Tectum nasi, so dass sie ebenfalls einen Teil des Nasendaches bildet. Das die Grenze zwischen Tectum nasi und Cupula nasi posterior anzeigende Foramen epiphaniale ist dadurch mittig auf der Dorsalseite der Nasenkapsel positioniert.

Der Anstieg des präcerebralen Teiles des Nasendachs zum Limbus praecribrosus, der die Grenze zum subcerebralen Teil der Nasenkapsel darstellt, erfolgt allmählich, so dass der Limbus nur durch das Abfallen der Lamina cribrosa unter das Niveau des Tectum nasi hervor tritt. Auch der Limbus paracribrosus ist schwach ausgebildet und kann nur in der oberen Rundung der Cupula nasi posterior erkannt werden; er geht dorso-lateral direkt in die sehr schmale Commissura orbitonasalis über.

Die Lamina cribrosa bildet den subcerebralen Anteil des Nasendachs und besteht in diesem Stadium aus nur einigen wenigen Knorpelbrücken, die grosse Durchtrittsöffnungen für die Fila olfactoria freilassen. Das Septum nasi wirkt in dieser Region formbildend, so dass es medial hervor tritt, während die Lamina cribrosa beiderseits lateral eingesenkt ist, ohne dass

jedoch eine Crista galli ausgebildet wird. Caudal geht die Lamina cribrosa stetig abfallend in die Lamina trabecularis über.

Auch im 25 mm- und 26 mm-Stadium liegt das Tectum nasi vollständig knorpelig vor. Der laterale Übergang des Tectum in die Pars anterior des Paries wird im Inneren durch das Nasoturbinale gekennzeichnet. An der Aussenseite wird dies in der nur leichten Vorwölbung der Prominentia anterior deutlich.

Der Sulcus suprasedalis ist im vorderen Drittel der Nasenkapsel schwach ausgebildet, weiter caudal wölbt sich das Tectum jedoch beiderseits des Septum weit dorsal auf, so dass es einen halbkreisförmigen Bogen beschreibt und der Sulcus suprasedalis tief eingesenkt ist. Die Nasalia sind in diesem Abschnitt an ihren Medialenden verdickt und greifen zur Verankerung tief in den Sulcus ein. Der in der Cupula nasi posterior gelegene Recessus frontoturbinalis bildet nach wie vor einen dachbildenden Abschnitt lateral des Tectum nasi. Die Limbus prae- und paracribrosi werden durch die nun tiefere Absenkung der Lamina cribrosa herausmodelliert; der Limbus paracribrosus geht in die Commissura orbitonasalis über. Die grösstenteils verknöcherte Lamina cribrosa besteht nun aus vielen Knochenbälkchen, die zahlreiche Durchtrittsöffnungen für die Fila olfactoria frei lassen.

Glis: Das im 42 mm-Stadium noch vollständig knorpelige Tectum nasi umschliesst den seitlichen Sulcus suprasedalis, der von der Cupula nasi anterior aus caudal zieht. Mit dem zunehmenden Eingreifen der Nasalia vertieft er sich, bis er auf Höhe der Frontalia im Tectum verstreicht. Das Tectum nasi wölbt sich beiderseits des Sulcus weit dorsal auf, und bildet so zwei nebeneinander liegende Rundbögen, die bis an die Prominentiae laterales reichen und von den Nasalia eingefasst werden. Der laterale Übergang des Tectum in die Cupula nasi posterior ist durch die hohe Dorsalwölbung deutlich abgesetzt, so dass der rostro-lateral verlaufende Sulcus horizontalis tief eingeschnitten ist; in ihm liegt der Nervus ethmoidalis anterior. Caudal liegen Cupula nasi posterior und Tectum nasi auf gleichem Niveau, wodurch rostral weder Limbus praecribrosus, noch Limbus paracribrosus deutlich hervor treten.

Am Caudalrand des Tectum nasi ragt bei *Glis* eine Spina mesethmoidalis schräg dorso-caudal zwischen die Frontalia; sie endet als Knorpelzapfen zwischen den Grosshirnhälften im Bindegewebe.

Die Lamina cribrosa ist vollständig ausgebildet und besteht aus vielen Knorpelbälkchen, die von Fila olfactoria durchzogen werden. Durch die caudale Verschmälerung der Nasenkapsel verringert sich die laterale Ausdehnung der Lamina transversalis posterior und der Limbus paracribrosus tritt spitz hervor, so dass die Bulbi olfactorii wie in einer Knorpelwanne eingebettet liegen. Der Limbus findet caudal Anschluss an die extrem hohe und schmale Commissura orbitonasalis, die sich bis an den Dorsalrand der Bulbi erstreckt.

Beim älteren Tier bleibt im rostralen Teil der Nasenkapsel das Tectum nasi bis an die Nasoturbinalia knorpelig erhalten, wobei die Knorpel Elemente extrem dünn ausgebildet sind, und einsetzende Resorptionsvorgänge erkennen lassen. In der Pars medialis der Nasenkapsel ist das Tectum weitgehend reduziert, und nur im Verbindungsbereich mit dem Septum nasi und zwischen Nasoturbinale und Frontale sind noch kleine Knorpelreste erhalten. Von der Vorderkante der Lamina cribrosa aus ragt die Spina mesethmoidalis als schmaler Knochensteg zwischen die Frontalia. Vom Septum nasi ausgehend kann der zunehmende Verknöcherungsgrad des subcerebralen Anteil der Nasenkapsel beobachtet werden. Die Lamina cribrosa zeichnet sich durch zahlreiche filigrane Knochenbälkchen aus, die im Bereich des dorsalen Abschlusses der Nasenkapsel, also am Limbus paracribrosus, noch chondrale Bereiche besitzt.

Caudal des rostralen Resorptionsbereichs der Cupula nasi anterior ist beim adulten *Glis* ventral der Nasalia noch die Knorpelschale des nur wenig gebogenen Tectum nasi erkennbar. Der Sulcus suprasedalis wird tiefer, und das ganze Tectum ist in die Nasalia eingepasst. Das Nasoturbinale als Grenze zum Paries nasi wird rostral noch durch das knorpelige Tectum gebildet, wobei die Knorpelstruktur des Tectum caudad zunehmend

dünnere wird. Der Sulcus suprasedptalis vertieft sich durch das vermehrte Eingreifen der Nasalia und bietet so den Deckknochen halt. Auf Höhe der Cartilago parasedptalis besteht das Tectum nur noch aus zwei, von der Nasenscheidewand dorsadwärts ragende Zipfel, die vollständig resorbiert werden, so dass das Nasenseptum direkt an den Nasalia fixiert ist.

Die Lamina cribrosa liegt vollständig ossifiziert ventral der Frontalia, und erreicht das rostral ebenfalls verknöcherte Septum nasi. Von diesem massiven Bereich der Siebplatte aus schiebt sich die Spina mesethmoidalis stützend unter die Frontalia, ohne jedoch mit den Deckknochen eine Einheit einzugehen. Caudal der Spina mesethmoidalis ist die Lamina cribrosa wesentlich filigraner, und bildet eine durch viele Fila olfactoria durchbrochene Knochenplatte, die direkt in die Frontalia übergeht. Mit der Verjüngung der Nasenkapsel endet die Siebplatte am Orbitosphenoid.

Eliomys: Am 30 mm - Stadium sind noch kein Reduktionsvorgänge des Tectum nasi zu beobachten: es bildet das dorsal aufgewölbte Dach der Nasenkapsel, in dem der tief eingeschnittene Sulcus suprasedptalis liegt. Auf Höhe des Recessus frontoturbinialis verstreicht der Sulcus suprasedptalis wieder im Tectum. Die medialen Enden der Nasalia sind dabei auf ganzer Strecke ventral verlängert und greifen direkt in den Sulcus ein.

Rostral ist die Grenze der Cupula nasi anterior zum Tectum durch eine auffällige Verbreiterung der Knorpelstrukturen gekennzeichnet, während die Grenze Tectum zu Paries nasi im fast senkrechten Abknicken der Pars anterior nach ventral ersichtlich ist.

Der Anstieg des Tectum zum Limbus praecribrosus ist steil, so dass der Limbus deutlich hervortritt wird, während der Limbus paracribrosus als schwache Rundwölbung in die Commissura orbitonasalis übergeht. Im rostralen Bereich der Lamina cribrosa bleibt dorsal des Septum nasi ein Knorpelzapfen bestehen, der als Spina mesethmoidalis zwischen beide Grosshirnhälften ragt und von Fila durchbohrt ist; die Spina mesethmoidalis verstreicht schnell im Bindegewebe. Die Lamina cribrosa besteht in diesem Stadium aus zahlreichen, von Fila olfactoria umgebenen Knorpelbrücken, und endet an der Lamina trabecularis. Caudal muss die verstärkte Absenkung der knorpeligen Lamina cribrosa unter das Niveau des medial verlaufenden Septum nasi bemerkt werden, ohne dass jedoch eine deutliche Crista galli entsteht.

In der weiterführenden Ontogenesereihe kann zunehmend die Verringerung der knorpeligen Anteile der Nasenkapsel beobachtet werden; das Tectum persistiert jedoch bis in das 45 mm-Stadium als knorpelige Halbschale. Tectum und Septum nasi bilden eine T-Trägerkonstruktion, der die Nasalia durch verlängerte Fortsätze direkt aufsitzen. Diese Fortsätze sind auch am Rostralrand der Frontalia ausgebildet, und sitzen dem rostralen Abschnitt der Lamina cribrosa auf, so dass die Grosshirnhälften rostral in den Frontalia liegen.

Die Lateralenden der Nasalia reichen weit ventral und sind deutlich verbreitert, wodurch Tectum nasi und Cupula nasi posterior durch einen Einschnitt voneinander abgesetzt werden. Mit dem caudalen Ende der Nasalia nähern sich Tectum und Cupula nasi posterior aneinander an, so dass beide zu dachbildenden Strukturen werden und auf einem Niveau liegen.

Durch den starken Niveauunterschied von prae- zu subcerebralem Anteil der Nasenkapsel treten Limbus prae- und paracribrosus stark hervor. Die Bulbi olfactorii werden so knorpelig von drei Seiten umschlossen. Der Limbus paracribrosus geht knorpelig in den Processus orbitonasalis über.

Am Limbus praecribrosus ist weiterhin die knorpelige, von Fila durchbohrte Spina mesethmoidalis zu beobachten, die zusammen mit der Lamina cribrosa zu verknöchern beginnt; im 45 mm-Stadium ist die gesamte Siebplatte verknöchert. Das Septum nasi ist im

Bereich der Lamina cribrosa formgebend, ohne eine Crista galli zu bilden. Die Siebplatte endet in der Lamina trabecularis.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium ist im vollständig knorpeligen, als Halbschale ausgebildeten Tectum, rostral kein Sulcus suprasedptalis ausgebildet, dieser tritt erst caudal der Lamina transversalis anterior als tiefe Einfurchung auf, in der verdichtete Bindegewebsstränge liegen. Kurz vor der Cupula nasi posterior erreicht der Sulcus seine grösste Tiefe, bevor er im Tectum verstreicht. Ein Limbus praecribrosus ist nicht erkennbar und auch der Limbus paracribrosus ist nur schwach ausgebildet. Rostral sind die Durchtritte der Lamina cribrosa für die Fila olfactoria extrem weit, während die Siebplatte caudal noch nicht ausgebildet ist, so dass die Fila frei durch das Bindegewebe ziehen. Das Septum nasi ragt etwas über das Niveau der Lamina cribrosa hinaus, bildet jedoch keine Crista galli im eigentlichen Sinne. Die Deckknochen sind in diesem Stadium noch nicht vollständig ausgebildet.

Im 26 mm–Stadium ist die Gestaltung von Tectum nasi und Sulcus suprasedptalis unverändert. Das Tectum nasi wölbt sich weit dorsal auf, so dass an der Verbindungslinie mit der Nasenscheidewand die tiefe Einkerbung des Sulcus suprasedptalis liegt, der rostral der Cupula nasi posterior endet. Die Deckknochen sind voll ausgebildet, und es kann das Eingreifen der Medialkante der Nasalia in den Sulcus suprasedptalis beobachtet werden.

Die Cupula nasi posterior ist weiter ausgewachsen und bildet zusammen mit den deutlichen Limbi prä- und paracribrosus eine Wanne, in der die Bulbi olfactorii liegen. Die Lamina cribrosa ist knorpelig ausdifferenziert und weist viele einzelne Durchtrittsöffnungen auf. Am Caudalrand des Tectum ist eine kleine Spina mesethmoidalis ausgebildet.

Diskussion: Das Tectum nasi wird zuerst knorpelig realisiert, um in der Ontogenese in dem Maße reduziert zu werden, wie die Deckknochen den Schutz der Nasenkapsel übernehmen. MAIER (1980) sieht in der Verbindung des Septum mit dem Tectum nasi eine Stütze für die mechanische Belastung des Gaumens.

Bei den Gliridae ist das Tectum nasi gemäß Grundplan der Mammalia zuerst knorpelig gestaltet. In den älteren Stadien kann die Reduktion des Nasendaches auf Knorpelreste um den Sulcus suprasedptalis, und den Ansatz der Nasoturbinalia beobachtet werden. Es muss jedoch die weit dorsal reichende Aufwölbung des Tectum, beiderseits des Septum nasi bemerkt werden. Bei *Phodopus* (HAUCK 1987), *Rattus* und *Mus* (eig. Beob.) ist das Tectum ebenfalls dorsal weit aufgewölbt, was laut RUF (1999) innerhalb der Muridea ein communes Merkmal darstellt. Auch bei den Hystricognathi (BECK 1997; MESS 1997), *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* wölbt sich das Tectum lateral des Septum auf, und die Medialenden der Nasalia greifen in den Sulcus suprasedptalis. Die Dorsalwölbung des Tectum ist jedoch nicht so ausgeprägt wie bei den Muridae und Gliridae

Der Sulcus suprasedptalis ist bei allen Gliridae tief eingeschnitten, und bei *Muscardinus* und *Eliomys* grabenförmig; die Nasalia sind mit ihren verbreiterten Medialenden im Sulcus suprasedptalis verankert.

Bei allen Rodentia tritt ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Sulcus suprasedptalis auf, in den die Medialenden der Nasalia greifen (MESS 1997). Bei den Muroidea (RUF 1999) ist der Sulcus suprasedptalis ebenfalls grabenförmig und tief eingeschnitten, so dass die Nasalia mit verbreiterten Medialenden zur Verankerung in den Sulcus eingreifen können (siehe *Rattus*, *Mus*). Bei *Phodopus* ist eine ähnliche Merkmalsausprägung zu beobachten, während bei den Hystricognathi (BECK 1997; MESS 1997), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Castor*, *Sciurus* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) der Sulcus suprasedptalis weder tief eingebuchtet ist, noch die Nasalia derartig in den Sulcus eingreifen. Da bei *Ochotona* (FRAHNERT 1998) der Sulcus ebenfalls seichter ausgebildet ist als bei den Muroidea und Gliridae, ist im Grundplan der Glires ein eher seichter Sulcus anzunehmen. Anhand dieser

Merkmalsverteilung soll daher eine Synapomorphie der Muroidea und Gliridae postuliert werden.

Die caudale Grenze des praecerebralen Tectumabschnittes, d.h. der Limbus praecribrosus ist bei den Rodentia im allgemeinen nur schwach ausgebildet (SCHRENK 1989), die Gliridae stellen hierzu keine Ausnahme dar. Ein deutlicher Limbus paracribrosus, wie er bei den Gliridae vorkommt, stellt ebenfalls ein Grundplanmerkmal der Nager dar (MESS 1997).

Trotz der geringfügigen Einsenkung der Lamina cribrosa unter das Niveau des Septum nasi ist bei den Gliridae keine Crista galli ausgebildet; das Septum nasi hat hier formgebende Funktion. MESS (1997) postuliert bei fortgeschrittenen Ontogenesestadien der Rodentia eine Crista galli als plesiomorphes Merkmal. Aufgrund dieser Annahme wären die Gliridae in diesem Punkt als abgeleitet zu werten, da in keinem der Stadien eine Crista galli auftritt. Eine Crista galli wird allerdings meist spätontogenetisch ausgebildet, weshalb oftmals keine ausreichende Beschreibung dieses Merkmals vorliegt, so dass keine eindeutige Aussage über die Verteilung der Crista galli innerhalb der Rodentia gemacht werden kann (siehe auch MESS 1997). Eine deutliche Crista galli tritt bei *Lemmus* (RUF 1999), *Tatera* (KADAM 1972, 1973) und *Castor* (FRAHNERT 1998) auf, wo sie allerdings in der Ontogenese wieder reduziert wird; bei *Rattus* (RUF 1999) ist sie nur schwach und morphologisch schwierig zu bewerten. Ebenfalls nur schwach ausgebildet ist die Crista galli bei *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) und *Phodopus* (HAUCK 1987); *Mus* (FRICK 1986) fehlt sie vollständig. Laut RUF (1999) ist eine Crista galli innerhalb der Muroidea im allgemeinen nur wenig entwickelt.

Da keine weiterführende Auswertung dieser Merkmals möglich ist, bei allen Gliridae jedoch gleichermassen keine Crista galli ausgebildet wird, soll dies als ein Grundplanmerkmal der Schläfer gewertet werden.

Eine Spina mesethmoidalis tritt bei *Eliomys*, *Glis* und *Graphiurus* auf. Dieser Knorpelzapfen am Caudalrand des Tectum nasi dient der Abstützung der Frontalia und der Anheftung der Falx cerebri; ein ebenfalls im Grundplan der Nagetiere vertretener Merkmalskomplex (ZELLER 1983, MESS 1997). So ist die Spina mesethmoidalis auch bei fast allen Hystricognathi, sowie *Lemmus* (SCHRENK 1989) und *Castor* (FRAHNERT 1998) zu finden. Während *Anomalurus*: SCHRENK (1989), *Rattus*: RUF (1999), *Mesocricetus*: RAJTOVA (1972b), *Arvicola*: FAWCETT (1917) und *Rhodomys*: ELOFF (1951b) wie *Muscardinus* keine Spina besitzen. *Muscardinus* muss demnach gegenüber dem Grundplan der Gliridae als abgeleitet bewertet werden, obwohl auch hier zu vermerken ist, dass eine Spina mesethmoidalis erst spätontogenetisch entsteht. Eine schwach ausgebildete Spina ist bei *Mus* (FRICK 1986), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Tatera* (KADAM 1972/73), *Aplodontia* und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) zu finden.

Tabelle 7: Tectum nasi & Lamina cribrosa

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Sulc. sup.sep.	tief	tief	tief	tief	mediat	mediat	mediat	tief	tief
Crista galli	-	-	-	-	schwach	(+)	schwach	schwach	-
Spina mes.eth.	-	+	+	+	(+)	+	(+)	-	(+)

2.1.8 Nasoturbinale & Ductus glandulae nasi lateralis

Das Nasoturbinale ist eine bei den Eutheria auftretende Knorpelausstülpung der Pariesinnenseite, die mit dem im Sulcus supraconchalis verlaufenden Ductus glandulae nasi lateralis assoziiert ist, und mit der Concha posterior der Saurposida homologisiert wird (VOIT 1909; KUHN 1971; ZELLER 1983/1989).

Abb.: 8; 9

Muscardinus: Alle drei Stadien zeigen die gleiche Gestaltung des Nasoturbinale. Am Caudalrand der Lamina transversalis anterior wird im Schleimhautrelief die Lage des Nasoturbinale angedeutet. Das knorpelige Turbinale wird erst über eine Verdichtung im Bindegewebe, dann aus einer Pariesvorstülpung heraus knorpelig realisiert; es liegt an der Grenze von Nasale zu Praemaxillare. Nach caudal erfährt das Nasoturbinale zuerst eine Größenzunahme, um dann unter deutlicher Ventralverlagerung wieder kleiner zu werden; es endet abrupt dorsal des Recessus glandularis.

Das Nasoturbinale ist auf seiner ganzen Strecke unverzweigt und knorpelig ausgebildet. Der Ductus glandulae nasi lateralis lässt sich von seiner Mündung im Schleimhautgewebe der Cupula nasi anterior, entlang der Ventralseite des Nasoturbinale bis in den Recessus glandularis verfolgen, wo er dorsal im Drüsengewebe der Glandula nasi lateralis verstreicht.

Glis: 42 mm-Stadium - Im mittleren Teil der vorderen Nasenkuppeln öffnet sich der Ductus glandulae nasi lateralis in das Schleimhautbindegewebe. Etwas weiter caudal beginnt das Nasoturbinale als Schleimhautvorwölbung, die zusammen mit dem Drüsengang latero-ventral zieht, und auf Höhe der Lamina transversalis anterior als knorpeliges Turbinale hervortritt. Das Nasoturbinale verlängert sich caudo-ventral, so dass der Ductus glandulae nasi laterales direkt ventral zu liegen kommt; die verbreiterte Basis des Nasoturbinale wird hier von einem Blutgefäß durchbohrt. Caudal senkt sich das Nasoturbinale ab und wird in seinen Grössenabmessungen verkleinert, ohne im Drüsengewebe des Recessus glandularis den Kontakt mit dem Ductus glandulae nasi lateralis zu verlieren; es endet in der Pariesseitenwand.

Im 65 mm-Stadium wird das Nasoturbinale caudal der Fenestra superior nasi erst durch einen Schleimhautwulst vormodelliert, bevor es sehr schmal und medial orientiert, knorpelig in Erscheinung tritt. Es verknöchert und bildet zuerst einen lateralen Ast, der sich im weiteren Verlauf dorsal aufrichtet, während sich der medial orientierte kleinere Ast weiter caudal befindet. Insgesamt stellt es eine schmale Knochenlamelle dar, deren Enden eingerollt sind. Caudal kommt das Nasoturbinale unter Verkleinerung an der Grenze Nasale/Praemaxillare zu liegen, und senkt sich ventral ab. Lateral des Nasoturbinale öffnet sich der Recessus frontoturbinalis, so dass über eine kurze Strecke ein gemeinsamer Ansatz der Crista semicircularis und des Nasoturbinale existiert, der durch die weitere Ventralverlagerung des Nasoturbinale wieder aufgehoben wird.

Am Adultus zieht der Ductus glandulae nasi lateralis von seiner Öffnung in der vorderen Cupula nasi anterior aus caudal, wobei er durch die Resorptionslücke der Cupula nasi anterior verläuft und von der Schleimhautfalte des Nasoturbinale begleitet wird. Caudal dieser Resorptionslücke wird das Nasoturbinale durch das Tectum nasi knorpelig gebildet, wobei es ventral bis an das Maxilloturbinale reicht. Auf Höhe der Lamina transversalis anterior ist das Nasoturbinale vollständig ossifiziert. Die mediale Lamelle präsentiert sich hier nur klein, als schräg medio-ventral orientierter Knorpelstab dorsal des Maxilloturbinale, während die laterale Lamelle sehr prominent sich aufrichtet, und eine dorsal geöffnete Schlinge bildet; das Nasoturbinale füllt damit dorso-lateral die gesamte Nasenkapsel aus. Die laterale Lamelle ist dazuhin mit Epiturbinalia versehen, verringert aber unter den

vermehrten Platzansprüchen des Maxilloturbinale seine Ausmaße, so dass sich mediale und laterale Lamelle in ihrer Größe annähern, und nur noch der laterale Raum dorsal des Schneidezahns durch das Nasoturbinale ausgefüllt wird. Nach Reduktion des Tectum nasi liegt das Nasoturbinale dem Nasale auf und verlagert den Ansatz an die Grenze von Nasale zu Maxillare, wobei das Turbinale weiter an Größe verliert. Das Nasoturbinale liegt damit lateral des Recessus lateralis, wobei es durch seine breiten Ansatz mit der Crista semicircularis in Kontakt steht. An der Medialseite des Maxillare stellt das Nasoturbinale nur noch eine dorsal eingerollte Lamelle dar, die dorsal des Recessus maxillaris endet.

***Eliomys*:** Im 30 mm-Stadium beginnt das Nasoturbinale als einfacher Knorpelstab rostral der Lamina transversalis anterior, wo es an der Grenze Nasale zu Praemaxillare sitzt. Ventral des Nasoturbinale ist das Paries reduziert. Das Nasoturbinale verlängert sich unter Verknöcherung medio-ventral, wobei es einen medialen, und einen wesentlich grösseren, lateralen Ast aufweist. Die verknöcherte Basis des Nasoturbinale verdickt sich, löst sich vom knorpeligen Tectum ab und sitzt dem Praemaxillare dorsal der Zahnalveole hakenförmig auf. Caudal ist das Nasoturbinale wieder verkürzt und liegt weiter ventral. Der bis dahin an der Grenze Nasale/Praemaxillare verlaufende Ductus glandulae nasi lateralis kommt dadurch zusammen mit dem Drüsengewebe des Recessus glandularis ebenfalls weiter ventral zu liegen. Auf Höhe der Crista semicircularis stellt das Nasoturbinale nur noch eine einfache Knorpellamelle dar, die als kurzer Processus oberhalb des Ductus glandulae nasi lateralis noch ein Stück weit caudal reicht, bevor sie im Drüsengewebe verstreicht.

Im 45 mm-Stadium ist die Pariesseitenwand weiträumig reduziert, das Nasoturbinale ist nur noch über einen dünnen Knorpelstreif mit dem Tectum verbunden. Es stellt eine weit lateral reichende, gebogene Knochenlamelle mit breiter Basis dar. Im Vergleich zu den anderen Stadien ist das Nasoturbinale vergrößert, und insbesondere der laterale Ast an den Enden aufgebogen. Bedingt durch die Form des Tectum, das dorsal sehr eng und hoch ist, reicht das Nasoturbinale weit lateral. Weiter caudal entspricht der Verlauf den schon beschriebenen Verhältnissen des 30 mm-Stadium.

***Graphiurus*:** Der Ductus glandulae nasi laterales erscheint im 14 mm-Stadium weit latero-rostral im Bindegewebe, wo auch die dem Nasoturbinale zugehörige Schleimhautfalte im Oberflächenrelief entsteht. An der Basis dieser Schleimhautfalte ist auf ganzer Strecke der Verlauf des Ductus glandulae nasi lateralis zu verfolgen. Dorsal dieser Schleimhautfalte ist an der Pariesswand eine Verdichtung des Bindegewebe zu finden, die die zukünftige Lage des knorpeligen Nasoturbinale kennzeichnet. Weiter caudal scheint sich das Nasoturbinale auf kurzer Strecke vom Paries abzulösen. Auf Höhe der hinteren Nasenkuppeln erscheint das Turbinale als kleiner, medial weisender und knorpelig gestalteter Vorsprung der Pariesswand, der sich ventral verlagert und im Bindegewebe verstreicht. Der Ductus glandulae nasi laterales ist ab diesem Punkt noch eine Strecke weiter caudal zu verfolgen, bevor er im Drüsengewebe untertaucht.

Caudal der Lamina transversalis anterior tritt im älteren Stadium ein mit breiter Basis ausgestattetes, knorpeliges Nasoturbinale in Erscheinung, das nur eine kurze caudale Reichweite besitzt. Mit seiner Spitze weist es ventral zum Paries hin, an dem es sehr weit ventral ansetzt. Nach caudal verkleinert sich das Nasoturbinale, ohne zu verknöchern oder sich zu verzweigen. Dorsal des Recessus maxillaris bildet es einen kurzen Processus caudalis aus, bevor es im Drüsengewebe verstreicht.

Diskussion: Das Nasoturbinale entsteht ontogenetisch stets nach dem Maxilloturbinale (KUHNS 1971) und verläuft entlang der Grenze von Tectum zu Paries nasi (VOIT 1909). Es wird bei verschiedenen Nagetieren dorso-ventral von einer Arterie durchbohrt, so auch bei *Eliomys* und *Glis* (SCHRENK 1989). Dieser Kanal verläuft sowohl bei den Gliridae, als auch

bei *Rattus*, *Mus*, *Rhabdomys* (RUF 1999), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Lemmus* (SCHRENK 1989) und *Xerus* (FAWCETT 1923) im Caudalende des Nasoturbinale, während er bei *Anomalurus* (SCHRENK 1989) im Rostralende verläuft.

Sowohl die rostro-caudale Ausdehnung, als auch das Ausmaß der Ersatzverknöcherung und der Verzweigungsgrad des Nasoturbinale, sind bei den Gliridae vom Differenzierungsgrad abhängig, was den Ergebnissen von MESS (1998) an den Hystricognathi entspricht. *Eliomys* und *Glis* weisen demnach den am weitesten entwickelten Zustand des Nasoturbinale auf. Während die fehlende Verzweigung des Nasoturbinale bei *Graphiurus* auf den noch geringen Differenzierungsgrad zurück geführt werden kann, verweist der vergleichbare Zustand von *Muscardinus* auf eine Autapomorphie.

Bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) ist das Nasoturbinale ebenfalls verzweigt, während bei *Rattus* (RUF 1999; eig. Beob.) nur das Ende dorsad eingerollt ist; zusätzlich ist an der Basis ein Epturbinale ausgebildet.

Da die Muroidea im allgemeinen nur eine laterale Einrollung des Nasoturbinale aufweisen (RUF 1999), sind sie von dem von FRAHNERT (1998) postulierten plesiomorphen Zustand der caudalen Aufspaltung des Nasoturbinale als abgeleitet zu werten; während die Gliridae diesem Postulat entsprechen.

FRAHNERT (1998) sieht die Ausbildung einer nur medial des Maxilloturbinale gelegenen Lamelle des Nasoturbinale als plesiomorph für die Rodentia an. Bei den Gliridae ist das Nasoturbinale stets lateral des Maxilloturbinale positioniert, und die laterale Lamelle ist bei einer Aufspaltung stets die grössere. Bei *Sciurus* ist ein grosser lateraler Ast des Nasoturbinale und bei *Aplodontia* zumindest ein kleiner lateraler Ast ausgebildet (FRAHNERT 1998). Bei den Muroidea und den Bilchen liegt das Nasoturbinale latero-ventral des Maxilloturbinale, womit nach FRAHNERT (1998) dieses Merkmal als abgeleitet zu werten wäre. Durch die ungenügende Anzahl von Datensätzen soll dieses Merkmal jedoch nicht weiterführend bewertet werden.

Tabelle 8: Nasoturbinale

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Nasoturbinale verzweigt	-	+	+	(-)	+	+	+	-	-

2.1.9 Paries nasi

Der Paries nasi wird formal in drei Teile untergliedert: die Pars anterior, die Pars lateralis und die Pars posterior (VOIT 1909; STADTMÜLLER 1936; DE BEER 1937; ZELLER 1989; SCHRENK 1989). Die Pars anterior, in der sich die Prominentia supraconchalis befindetet, erstreckt sich von der Fenestra narina bis an den Sulcus lateralis anterior, der die Grenze zwischen Pars lateralis und Pars posterior bildet. Im Inneren entspricht der Sulcus dem Ansatz der Crista semicircularis. An der Aussenseite der Pars lateralis sind die Prominentiae superior, inferior et anterior zu unterscheiden. Der Sulcus lateralis posterior, der im Naseninnenraum durch den Ansatz des Ethmoturbinale I gekennzeichnet wird, stellt die Grenze zur Pars posterior dar. Der orbitale Anteil des Paries nasi wird dabei als Planum antorbitale bezeichnet; es wird hier zusammen mit der Cupula nasi posterior bearbeitet (GAUPP 1900/1908; FISCHER 1901).

Abb.: 7; 8; 9; 10

Muscardinus: In allen Stadien geht der Paries nasi direkt aus der Cupula nasi anterior hervor und schlägt ventral in das Maxilloturbinale um, ohne eine deutlich lateral gewölbte Prominentia supraconchalis aufzuweisen. Von der halbschalenförmigen Pars anterior aus ragt die Pars lateralis lateral scharf hervor, wodurch ein stark eingefurchter Sulcus lateralis anterior gebildet wird, der in der Abknickungsfurche zwischen Pars lateralis und Pars anterior verläuft. An der Aussenseite ist rostral an der Pars lateralis keine Unterscheidung in die Prominentia superior et inferior möglich, während im Nasenbinnenraum Recessus frontoturbinalis et maxillaris durch die Lamina horizontalis getrennt werden. Caudal tritt an der Aussenseite die Prominentia superior deutlich hervor und kann durch eine schmale Einkerbung von der Prominentia inferior abgegrenzt werden. Der Paries weist keine Reduktionserscheinungen auf, lässt nach ventral jedoch eine breite Lücke zum Septum nasi hin offen, in die das Maxillare hineinragt. Nach caudal treten die Parieswände enger zusammen und der Sulcus lateralis posterior trennt die Pars lateralis von der Pars posterior, die zusammen mit der Cupula nasi posterior besprochen wird. Im 26 mm-Stadium sind die Pars lateralis und posterior grösstenteils resorbiert.

Glis: Im 42 mm-Stadium ist der Paries im dorsalen Bereich nur wenig von der Cupula nasi anterior abgesetzt, während ventral ein deutlicher Sulcus verläuft. In der Pars anterior ist die Prominentia supraconchalis ausgebildet, die caudal nahezu im rechten Winkel auf das Tectum nasi stößt. Die Pars lateralis springt auch bei diesem Tier unvermittelt vor, so dass ein tiefer Sulcus lateralis anterior entsteht. Die Prominentia superior ist weit ausladend und füllt rostral die gesamte Pars lateralis aus. Erst caudal tritt vor dem Übergang in die Pars posterior ventral eine weitere Ausbuchtung auf, die als Prominentia inferior bezeichnet werden kann.

Im fast geburtsreifen Tier ist der Paries weitgehend resorbiert. Die Pars anterior ist bis auf einen knorpeligen Rest entlang der Lamina infraconchalis vollständig aufgelöst. Auch die Cupula nasi posterior ist vollständig von Deckknochen umgeben, so dass die ersatzverknöcherten Turbinalia scheinbar direkt den Deckknochen aufsitzen.

Beim Adultus liegen Reste des Paries caudal des Resorptionsbereiches der Cupula nasi anterior vor. Diese werden ventral des Praemaxillare jedoch resorbiert, so dass sich als einziger Rest des Paries lateral der Lamina transversalis anterior als dorsale Bedeckung des Ductus nasolacimalis noch ein Teilstück befindet.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist der verknorpelte Paries durch einen Sulcus deutlich von der Cupula nasi anterior abgesetzt; die Prominentia supraconchalis ist nur schwach ausgeprägt. Die Pars lateralis weitet sich abrupt stark lateral aus, so dass auch hier der Sulcus lateralis anterior tief eingeschnitten ist. Die Pars lateralis ist insgesamt halbschalenförmig ausgebildet, so dass die Prominentia inferior nur flach, ventro-medial der ausgeprägten Prominentia superior liegt. Caudal ist ein Sulcus lateralis posterior angedeutet, der die Pars lateralis von der Pars posterior trennt.

In der weiteren Ontogenesereihe kann die zunehmende Dorsalaufwölbung des Tectum beobachtet werden, so dass die Pars anterior ventral verlagert wird und wesentlich flacher ist. Durch die zunehmende Reduktion wird der Paries in der Entwicklung jedoch resorbiert. Ab dem 45 mm-Stadium reicht die Knorpelreduktion von der Cupula nasi anterior bis an das Nasoturbinale und greift auf den gesamten Paries über, der nur mehr als Rest an der Basis der dorsalen Aufwölbung des Marginoturbinale persistiert. Caudal der Lamina transversalis anterior schiebt sich von ventral das Praemaxillare in diese Resorptionslücke und füllt sie aus. Weitere knorpelige Pariesreste der Pars lateralis sind die knorpelige Dorsalbegrenzung des Recessus frontoturbinalis, die mit dem dorsalen Auswachsen der Frontalia aufgelöste Basis der Frontoturbinalia sowie die Basis von Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis. Die übrigen Pariesanteile sind vollständig resorbiert und die Nasenkapsel wird von

Deckknochen eingerahmt. Die Pars posterior ist noch vermehrt knorpelig ausgebildet (siehe 2.1.12 Cupula nasi posterior).

Graphiurus: Bei beiden untersuchten Stadien wird die Cupula nasi anterior durch eine schmale Abgliederungsfurche vom Paries nasi getrennt, der ventral in das noch vorknorpelige Maxilloturbinale umschlägt. Die Prominentia supraconchalis ist schwach lateral ausgebuchtet und liegt im unteren Drittel der Nasenkapsel, da das Tectum durch seine extreme dorsale Aufwölbung einen Teil der Seitenwand der Nasenkapsel bildet. Dadurch ist die Pars anterior caudal nahezu senkrecht orientiert, und es kann keine seitliche Aufwölbung der Prominentia supraconchalis mehr beobachtet werden.

Die Prominentia superior ragt unvermittelt weit lateral über die Pars anterior hinaus, so dass der tiefe Sulcus lateralis anterior definiert wird. Die Prominentia inferior ist nicht erkennbar, da der Paries schräg ventro-medial zum Septum hin orientiert ist. Erst weiter caudal, beim Übergang der Pars lateralis in die Pars posterior, wird der Recessus maxillaris deutlicher und lässt sich an der Aussenseite von der Prominentia superior, in Form einer Prominentia inferior abgrenzen.

Beim älteren Tier sind die teilweise vorknorpeligen Strukturen vollständig chondrifiziert ohne sich wesentlich von dem oben beschriebenen Stadium zu unterscheiden; es finden noch keine Reduktionsprozesse statt, der Paries ist als eine vollständige, die Nasenkapsel umgebende knorpelige Halbschale ausgebildet.

Diskussion: Die im Grundplan der Säugetiere postulierte Dreiteilung des Paries nasi in Pars anterior, lateralis et posterior ist vor allem bei den jüngsten Stadien der Gliridae nachvollziehbar (NOORDENBOS 1905; VOIT 1909; TERRY 1917; REINBACH 1952; STARCK 1976; ZELLER 1983). Der Paries steht meist über die Lamina transversalis anterior mit dem Septum nasi in Verbindung. Rostral schlägt die Pars anterior in das Margino- und Maxilloturbinale um, der caudale Ventralumschlag der Pars lateralis schliesst die Recessus glandularis et maxillaris von ventral ab.

Innerhalb der Ontogenese wird der Paries nasi gewöhnlicherweise in dem Maße vollständig resorbiert, wie die Deckknochen die Schutzfunktion des Chondrocraniums übernehmen, was die Altersabhängigkeit dieses Vorgangs betont (ZELLER 1983). Bei den Gliridae entsprechen Gestaltung und Resorption des Paries nasi mit zunehmenden Alter dem Schema der Mammalia.

Durch die Aufwölbung des Tectum nasi erfolgt der Übergang in den Paries nahezu senkrecht, wodurch keine ausgeprägte Prominentia supraconchalis entsteht. Weiterhin muss die abrupte Lateralwölbung der Pars lateralis bemerkt werden, die als stark hervortretende Vorwölbung des Paries auch bei *Rattus* (RUF 1999) und *Galea* (da SILVA NETO 1996) beschrieben wurde.

Laut RUF (1996) ist ein deutlicher, fast senkrechter Sulcus lateralis anterior, ein schwacher und schräg verlaufender Sulcus lateralis posterior, sowie grosse Prominentiae superior et inferior eine bei den Muroidea häufig zu beobachtende Merkmalsausprägung des Paries. Auch bei den Schläfern kann eine derartige Gestaltung des Paries beobachtet werden, wobei die eindeutige Trennung der Prominentia superior und Prominentia inferior meist erst spät in der Ontogenese möglich ist (siehe z.B. *Muscardinus*). Bei *Aplodontia*, *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) hingegen ist die Pars lateralis als eine durchgehenden Prominentia lateralis gestaltet.

Tabelle 9: Paries nasi

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Prom. superior & inferior	+	+	+	+	- Prom. lateralis	- Prom. lateralis	- Prom. lateralis	+	+

2.1.10 Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis

Das Maxilloturbinale stellt eine dorsale Einrollung der Unterkante des Paries nasi dar, die mit der Concha inferior der Sauropsida homologisiert wird (GAUPP 1908; VOIT 1909; KUHN 1971; ZELLER 1983/1989). Die Lamina infraconchalis ist eine innerhalb der Mammalia sehr variable Knorpellamelle, die an der Umbiegestelle des Paries in das Maxilloturbinale entspringt. Topographisch zeigt sie Beziehungen zum Ductus nasolacrimalis und dem unteren Nasengang (untere LEGALSche Furche) (VOIT 1909; TERRY 1917; STARCK 1941; KUHN 1971; ZELLER 1983).

Abb.: 8; 9; 10

Muscardinus: Im 20,5 mm-Stadium reicht das Maxilloturbinale rostral bis an die Lamina transversalis anterior heran und sitzt dieser von dorsal auf. Im weiteren Verlauf ist das Maxilloturbinale nur in der basalen Verbreiterung der Pariesunterkante zu erkennen. Es tritt nur undeutlich hervor und verstreicht schnell in der Parieswand.

Die schwache Lamina infraconchalis tritt erst im hinteren Drittel des Paries nasi in Erscheinung: Sie umgreift den Tränennasengang dorso-medial auf kurzer Strecke, wodurch der Sulcus ductus nasolacrimalis insgesamt nur seicht ausgebildet ist.

Im 25 mm- und 26 mm-Stadium reicht das Maxilloturbinale nicht mehr an die Lamina transversalis anterior heran, was auf Wachstumsvorgänge in der Nasenkapsel schließen lässt. Das wesentlich deutlicher ausgebildete, jedoch niemals prominente Maxilloturbinale reicht als ventrale Aufwölbung des Paries nun bis in den Recessus glandularis. Damit stellt das Maxilloturbinale das dorsale Knie der im mittleren Drittel der Nasenkapsel auftretenden Lamina infraconchalis dar. Sie sitzt schräg ventral den Praemaxillaria auf und ist unverzweigt.

Wie das Maxilloturbinale ist auch die Lamina infraconchalis nicht sehr prominent und endet dort, wo der Ductus nasolacrimalis zwischen den Deckknochen abtaucht. Das Maxilloturbinale reicht als ventrale Stütze der Glandula nasi lateralis weiter caudal und verstreicht im Recessus glandularis in der Pariesunterkante.

Glis: 42 mm-Stadium - Rostral reicht das Maxilloturbinale als Processus rostralis bis in die dorsal der Lamina transversalis anterior situierten Schleimhautfalte, ohne sich mit dieser zu verbinden. Es zieht als Einrollung der Pariesunterkante caudal und senkt sich unter Verbreiterung über den Ductus nasolacrimalis, wodurch die Lamina infraconchalis gebildet wird. In diesem Bereich ist das Maxilloturbinale nur in der dorsalen Verdickung des breitflächigen Überganges in die Lamina infraconchalis zu erkennen. Es wird caudad auf eine medial weisende, rechteckige Knorpelplatte reduziert, die in die Unterkante des Paries übergeht und die Glandula nasi lateralis von medial stützt.

Die Lamina infraconchalis ist nur im mittleren Drittel der Pars anterior ausgebildet. Sie reicht als einfacher Knorpelstab vom Maxilloturbinale bis an das Praemaxillare. Caudal verstreicht sie im Maxilloturbinale.

Im 65 mm-Stadium reicht das Maxilloturbinale bis in das Schleimhautgewebe dorsal der Lamina transversalis anterior, wobeei es sich latero-ventral einrollt und verknöchert. Die ossifizierte Basis des Maxilloturbinale liegt medial über dem Ductus nasolacimalis, wobei ein dorsaler und ein ventraler Ast abgegliedert wird. Der ventrale Ast ist tief in das Rhinarium hinein verlagert und bildet so die lange und schmale Lamina infraconchalis. Sie reicht bis an das Praemaxillare heran, und bildet zusammen mit dem Maxilloturbinale ein brückenförmiges Gebilde. Das Maxilloturbinale ist in diesem Bereich sehr prominent und füllt den ganzen ventralen Naseninnenraum aus: der dorsale Ast rollt sich weiter ein und bildet an seinem medialen Ende einen weiteren Fortsatz. Caudal verkleinert sich das Maxilloturbinale mit der Verlagerung des Ductus nasolacimalis unter die Incisivenalveole, wo auch die stets weniger prominente Lamina infraconchalis endet. Dadurch wird der ventrale Ast des Maxilloturbinale weiter latero-ventral geneigt, so dass der Ductus medial zum Naseninnenraum hin abgeschirmt wird. Von dorsal senkt sich das Drüsengewebe des Recessus maxillaris zwischen Praemaxillare und Maxilloturbinale ein, bis das Maxilloturbinale nur noch als knöcherne Medialbegrenzung des Recessus maxillaris dem Maxillare aufsitzt.

120 mm-Stadium - Das Maxilloturbinale reicht mit einem Processus anterior in die dorsal kolbig verdickte Schleimhautfalte der Lamina transversalis anterior. Es bildet eine schmale Knochenlamelle, die sich hakenförmig einkrümmt, und mit knorpeliger Basis dorsal des Ductus nasolacimalis am Praemaxillare anheftet. Die Lamina infraconchalis wird durch das Absenken der medialen Lamelle des Maxilloturbinale über den Tränennasengang gebildet, während die stark eingedrehte laterale Lamelle seitlich neben dem Praemaxillare liegt. Die Lamina infraconchalis ist über zwei Endlamellen T-förmig verzweigt, sitzt dem Praemaxillare jedoch zuerst nicht auf, sondern überdeckt den Ductus nur medial. Caudal liegt der Tränennasengang in einen Kanal aus Praemaxillare, Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis eingebettet. Sowohl an Maxilloturbinale, als auch an Lamina infraconchalis sind Epiturbinalia ausgebildet. Caudal liegt das Ductus in das Praemaxillare eingesenkt, wobei die Knochenröhre um den Ductus auf einem Teilstück medial nicht mehr vollständig vorliegt; es befindet sich eine Lücke zwischen Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis. Dorsal des Ductus liegt das Maxilloturbinale mit einer ventralen Lamelle, ventral des Ductus die Lamina infraconchalis ohne direkt den Tränennasengang zu überdecken. Caudal senkt sich der Ductus zunehmend in das Praemaxillare und zieht lateral unter diesem weg. Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis werden zu dünnen Knochenlamellen vereinfacht, deren Basen sich dorsal des Ductus annähern und den Tränennasengang medial zur Nasenkapsel hin abschirmen. Hier vereinigen sich die beiden Lamellen von Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis, und bilden die mediale Begrenzung des Recessus glandularis.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium sitzt das mit Pariesresten assoziierte Maxilloturbinale dem caudalen Ende der Lamina transversalis anterior auf. Es beginnt caudal der Lamina transversalis anterior zu verknöchern, wobei es direkt den Deckknochen aufsitzt, ohne sich mit diesen zu verbinden. Es stellt dabei einen schlanken, mit einzelnen Knochenbälkchen versehener Knorpelstab dar, der medial orientiert ist.

Weiter caudal teilt sich das Maxilloturbinale in eine dorsale und eine ventrale Lamelle, die beide L-förmig gestaltet sind und erste Anzeichen beginnender Ossifikation aufweisen. Die ventrale Lamelle erweitert sich T-förmig und bildet unterhalb dieser Aufzweigung einen weiteren Fortsatz aus, der sich brückenförmig über den Ductus nasolacimalis legt und so die Lamina infraconchalis bildet. Im weiteren Verlauf verkleinert sich das Maxilloturbinale unter Verbreiterung der Basis, so dass eine breite Knochenlamelle über dem Ductus nasolacimalis zu liegen kommt und eine Trennung von Lamina infraconchalis und Maxilloturbinale nicht mehr möglich ist.

In der weiterführenden Ontogenesereihe verknöchert das Maxilloturbinale zunehmend, und die mit Drüsengewebe assoziierten dorsalen und ventralen Fortsätze werden zu schmalen Knochenlamellen vereinfacht. Im Verlauf der Entwicklung nimmt auch der Durchmesser des Ductus nasolacrimalis deutlich zu, wodurch die über dem Ductus liegende ventrale Lamelle, d.h. die Lamina infraconchalis, weiter in den Binnenraum gehoben wird und der ganze Komplex brückenförmige Gestalt annimmt. Mit dem lateralen abtauchen des Ductus nasolacrimalis unter das Praemaxillare verbreitert sich die Lamina infraconchalis zu einer medial weisende Knochenlamelle. Das dorsal liegende Drüsengewebe des Recessus glandularis senkt sich ventral ab, so dass der dorsale Abschnitt des Komplexes Maxilloturbinale-Lamina infraconchalis ventral verdrängt wird, bis nur noch eine Knochenlamelle medial des Ductus und die mediale Begrenzung des Recessus maxillaris bestehen bleiben, die als Reste des Maxilloturbinale gedeutet werden müssen.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium ist kein knorpeliges Maxilloturbinale ausgebildet. Der Pariesunterrand läuft in einem verdicktem Bindegewebsstrang aus, ohne ein deutliches Turbinale, bzw. eine Lamina infraconchalis zu bilden.

Erst das ältere Tier zeigt caudal der Lamina transversalis anterior an der Innenseite der Parieswand, eine aufgebogene Knorpellamelle. Dieses Maxilloturbinale verbreitet sich unter medio-ventraler Seitneigung und wächst ventral aus, bis es Kontakt zum Praemaxillare erhält. Das dorsale Knie stellt das Maxilloturbinale dar, während die ventral reichende Knorpellamelle der Lamina infraconchalis gleich kommt. Mit dem lateralen Abtauchen des Ductus nasolacrimalis verbreitert sich dieser Komplex caudal, und es lässt sich das Maxilloturbinale nicht mehr von der Lamina infraconchalis unterscheiden, so dass auch das Caudalende der Lamina infraconchalis nicht bestimmt werden kann. Im Bereich des Recessus glandularis ist das Maxilloturbinale vollständig in die basale Verbreiterung Parieswand integriert.

Diskussion: Das Maxilloturbinale stellt eine Neubildung der Säugetiere dar (GAUPP 1908). Es ist bei den Gliridae durch die Incissura atrio-maxilloturbinalis von den rostralen Turbinalia getrennt und reicht vom Hinterrand der Lamina transversalis anterior aus bis in den Recessus glandularis. Das Maxilloturbinale spaltet sich bei den Gliridae in zwei Lamellen auf und verknöchert, wobei es sich ventral über den Ductus nasolacrimalis hinweg erstreckt. Sowohl am Maxilloturbinale, als auch an der von ihm ausgehenden Lamina infraconchalis, setzen im Laufe der Ontogenese zusätzliche Epiriturbinalia an, die sich verzweigen. Die zunehmende Komplexität der Strukturen in älteren Entwicklungsstadien kann bei *Glis* und *Eliomys* nachvollzogen werden. Während in dem fast geburtsreifen Stadium von *Muscardinus* die geringfügige Ausbildung des Maxilloturbinale eher auf Rückbildungsprozesse schliessen lässt, ist das ebenfalls nur schwach ausgebildete Maxilloturbinale von *Graphiurus* auf das frühe Untersuchungsstadium zurückzuführen (siehe FRAHNERT 1998).

Sciurus, *Castor* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) weisen ähnlich verzweigte, und mit Epiriturbinalia versehene Maxilloturbinalia auf, die sich nur schwer von der Lamina infraconchalis abgrenzen lassen. *Rattus* (RUF1999) hingegen weist ein einfaches Maxilloturbinale auf, das nur wenig verzweigt ist und kleine Epiriturbinalia aufweist.

Die Lamina infraconchalis ist eine bei den Eutheria häufig auftretende Struktur und morphologisch sehr variabel (KUHN 1971, ZELLER 1989). Sie liegt ventral des Maxilloturbinale und stützt sich auf den Praemaxillaria bzw. Maxillaria ab, wobei sie die mediale Begrenzung des Sulcus ductus nasolacrimalis bildet, und somit in enger Beziehung zum Tränennasengang steht (VOIT 1909, KUHN 1971, ZELLER 1983).

Bei den Schläfern ist der gemeinsame Ansatz von Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis zu beobachten, so dass sich beide Strukturen nur schwer voneinander

abgrenzen lassen. Der dorsal in die Nasenkapsel hineinragende Anteil wird dem Maxilloturbinale zugerechnet, während der vom Fuss des Maxilloturbinale auswachsende ventrale Abschnitt als Lamina infraconchalis gewertet wird. Die Lamina infraconchalis ist mit Epiriturbinalia versehen und verzweigt zunehmend. FRAHNERT (1998) macht an *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* die selben Beobachtungen.

Der Bildungsmodus der Lamina infraconchalis ist sehr variabel. Dies kann entweder vom Pariesrand aus geschehen, wie z.B. bei *Ctenomys*, *Octodondomys*, *Spalacopus* und *Aconaemys* (MESS 1994, 1997) oder vom Ventralrand des Maxilloturbinale aus. Wie bei den Gliridae ist dies laut RUF (1999) auch bei allen bisher untersuchten Muroidea der Fall. Da bei *Petromys*, *Thrichomys*, *Hydrochaeris*, *Cavia* (MESS 1997), *Myocastor* (BECK 1997), *Kerodon* und *Cavia spixii* (da SILVA NETO 1996) die Lamina infraconchalis jedoch auf die selbe Weise gebildet wird, entzieht sich dieses Merkmal der phylogenetischen Bewertung. Weiterhin beschreibt RUF (1999) an *Rattus* einen Processus rostralis der Lamina infraconchalis, der den Ductus nasolacimalis dorsal nicht vollständig bedeckt. In diesem Bereich sendet das Maxilloturbinale eine zusätzliche ventrale Lamelle aus, die weiter caudal mit dem Processus rostralis der Lamina infraconchalis verschmilzt. Daraus kann ein gemeinsamer Entstehungsmodus der Lamina infraconchalis sowohl von der Parieswand, als auch vom Maxilloturbinale, abgeleitet werden.

Tabelle 10: Maxilloturbinale & Lamina infraconchalis

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Maxill.turb. verzweigt	-	+	+	-	+	+	+	(+)	(+)
Maxill.turb. +Lam. inf.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lam. inf + Epiriturb.	-	+	+	-	-	+	+	(-)	(+)

2.1.11 Ductus nasolacimalis

Als ein plesiomorphes Merkmal der Eutheria mündet der Ductus nasolacimalis in die Fenestra narina, wo er die Tränenflüssigkeit der Glandula lacimalis ableitet (BORN 1876/1879). Im folgenden wird der Ductus in seinem Verlauf von rostral nach caudal beschrieben.

Abb.: 6; 7; 8; 9

Muscardinus: 20,5 mm-Stadium - Caudal der Apertura nasi externa wird auf Höhe des Processus alaris superior der Ductus nasolacimalis aus dem Vestibulum nasi abgeschnürt. Dadurch liegt er medial des Marginoturbinale, und unterquert die Lamina transversalis anterior, ventral wird er vom Praemaxillare unterlagert. Der Ductus zieht zwischen Maxilloturbinale und Praemaxillare weiter caudal, wobei er nur auf kurzer Strecke von der Lamina infraconchalis medial umgriffen wird. Der Tränennasengang passiert das Paries laterale und durchstösst das Maxillare, so dass er im medialen Augenwinkel endet. Dorsal ist in diesem Bereich nur das Frontale ausgebildet, das Lacrimale ist noch nicht vorhanden.

Auch im 25 mm-Stadium ist die Lamina infraconchalis rostral nur über eine kurze Strecke im hinteren Drittel ausgebildet, ohne einen deutlichen Sulcus ductus nasolacimalis

aufzuweisen. Im Bezug auf das 20,5 mm-Stadium ist der rostrale Verlauf des Tränennasenganges der 25 mm- und 26 mm-Stadien unverändert. Im caudalen Bereich verläuft der Ductus jedoch wesentlich weiter ventral des Maxilloturbinale: er zieht in einer Einkerbung des Praemaxillare caudal und umgreift die Incisivenalveole dorsad. Der Ductus gelangt ventral des Processus zygomaticus des Maxillare in die Orbita, wobei er ventral des Jochbogens innerhalb einer Fenestrierung des Maxillare eine Strecke frei verläuft. Das Lumen des Ductus hat sich in den älteren Stadien vergrößert und die Austrittsöffnung geweitet, so dass diese caudo-dorsal um den Processus zygomaticus reicht und zwischen Maxillare und Lacrimale liegt.

Glis: Caudal der Apertura nasi externa, d.h. auf Höhe der Verbindung des Processus alaris superior mit dem Marginoturbinale, liegt die Austrittsöffnung des Ductus nasolacimalis. Von dort zieht er an der Ventralseite von Marginoturbinale, Lamina transversalis anterior und Maxilloturbinale caudal, wobei er durch die Lamina infraconchalis medial vollständig abgeschirmt wird. Von dort gelangt der Tränennasengang in einer Mulde des Praemaxillare ventral. Caudal der Incisivenalveole liegt er ventro-lateral dem Maxillare auf, und wird mediad von einer Knochenlamelle des Praemaxillare gestützt. Im weiteren Verlauf zieht der Ductus lateral durch die Deckknochen zur Mündung in der Orbita, wobei er im Maxillare ein Stück weit frei verläuft.

Der Verlauf des Ductus nasolacimalis hat sich im 65 mm- und 120 mm-Stadien nicht wesentlich geändert, während das Lumen des Ductus sich jedoch wesentlich vergrößert hat. Durch die Reduktion des Paries wird der Ductus rostral nur im Bereich der Lamina transversalis anterior von Pariesresten überdeckt; ventral liegt er dem Praemaxillare auf. Der Tränennasengang liegt in einer Knochenröhre aus Maxilloturbinale, Lamina infraconchalis und Praemaxillare, wo er ventrad absinkt, bis er ventral der Incisivenaveole in einer Knochenrinne des Praemaxillare eingebettet liegt. Hier wird der Ductus ventro-lateral von einer Lamelle des Maxillare unterlagert. Er durchzieht das Maxillare, wobei er die Schneidezahn-Alveole laterodorsal umgreift. Der Ductus nasolacimalis kommt so medial des M. masseter medialis zu liegen, mit dem er zusammen durch das Foramen infraorbitale zieht, und caudal des Processus orbitalis in die Orbita mündet.

Eliomy: Ab dem 30 mm-Stadium mündet der Ductus nasolacimalis weit rostral in das Vestibulum nasi, bleibt jedoch stets caudal der Apertura nasi externa positioniert. Er zieht ventral von Marginoturbinale, Lamina transversalis anterior und Maxilloturbinale caudal, wobei er lateral der Lamina infraconchalis liegt. Caudal des Schneidezahnes findet der Tränennasengang seinen Weg Richtung Orbita, wo er ventral durch das Praemaxillare und dorsal durch das Maxillare umschlossen wird. Lateral zieht er durch einen Knochenkanal des Maxillare, wo er frei entlang der Parieswand verläuft. Beim Eintritt in die Orbita liegt der Ductus lateral des Processus zygomaticus; er wird dorsal durch das Maxillare und ventral von einer Halbschale des Lacrimale umgeben.

In den älteren Stadien bleiben die topographischen Beziehungen des Ductus zu den rostralen Anteilen der Nasenkapsel erhalten; caudal unterquert der Ductus den Schneidezahn, wobei er latero-ventral vom Praemaxillare, medial von der Lamina infraconchalis, und dorsal vom Maxilloturbinale umgeben wird. Der Ductus gelangt zwischen Paries und Maxillare dorsal und zieht durch einen Knochenkanal des Maxillare lateral, wobei er entlang der Pariesaussenseite ein Stück in einer Fenestrierung des Maxillare verläuft. Der Tränennasengang öffnet sich von Lacrimale und Maxillare umgeben in die Orbita. Auffällig ist bis zum 45 mm-Stadium der zunehmende Innendurchmesser des Ductus.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium liegt der Ductus nasolacimalis ebenfalls caudal der Apertura nasi externa im Vestibulum nasi, ohne jedoch ein Lumen aufzuweisen. Die

Lagebeziehungen ventrad von Marginoturbinale, Lamina transversalis anterior und Maxilloturbinale sind in diesem Stadium schon festgelegt. Das Maxilloturbinale stellt rostral nur eine Bindegewebsverdichtung an der Ventralkante des Paries dar, ebenso ist das Praemaxillare rostral nur als verdichtetes Gewebe unterhalb der knorpeligen Nasenkapsel ausgebildet. Weiter caudal liegt der Ductus der Parieswand an, wobei er latero-dorsal von Maxillare und latero-ventral durch das Praemaxillare umgriffen wird. Caudal zieht der Ductus weiterhin ohne Lumen entlang der Parieswand nach dorsal in den Bereich der Orbita, wo er im Bindegewebe endet. Deckknochen sind im diesem Bereich nicht ausgebildet.

Im 26 mm-Stadium ist der Ductus nasolacimalis geöffnet und besitzt von der Mündung im Vestibulum an ein Lumen. Der rostrale Verlauf entspricht dem des 14 mm-Stadiums. An dem nun knorpelig realisierten Maxilloturbinale ist eine Lamina infraconchalis ausgebildet, die den Ductus vollständig umgreift. Er zieht entlang der Incisivalveole caudal und wird am Caudalende des Praemaxillare vom Maxillare eingeschlossen, in dessen Knochenkanal er lateral zieht. Nach einer freien Strecke entlang der Parieswand mündet der Ductus caudal des Processus zygomaticus zwischen Maxillare und Lacrimale in der Orbita.

Diskussion: Bei den meisten Rodentia ist der Ductus nasolacimalis, bedingt durch die bodennahe Lebensweise, im allgemeinen gut entwickelt (SCHRENK 1989). Neuerdings hat LANDRY (1999) dem Verlauf des Ductus nasolacimalis bei den Nagern eine wichtige systematische Bedeutung beigemessen; seine Auffassungen sind jedoch nicht ontogenetisch untermauert und werden durch die vorliegenden Beobachtungen auch nicht gestützt.

Die Mündung des Ductus nasolacimalis in das ventral des Marginoturbinale gelegene Vestibulum nasi wird als primitiv gewertet (SCHRENK 1989). Bei den Rodentia öffnet sich der Ductus im Bereich der Apertura nasi externa (vgl. SCHRENK 1989: Abb. 49, 50; MESS 1997: Abb. 30, 31; *Rattus*: RUF 1999; *Aplodontia*, *Castor*, *Sciurus*: FRAHNERT 1998; *Anomalurus* SCHRENK 1989). Bei den Gliridae hingegen liegt die Mündung caudal der Apertura nasi, ohne dass jedoch die Lagebeziehung zu den umliegenden Knorpelstrukturen aufgegeben wird. MESS (1997) beschreibt an *Octodon*, *Ctenomys* und *Ctenodactylus* ebenfalls einen sich caudal der Apertura nasi externa in das Vestibulum nasi öffnenden Ductus nasolacimalis. FRAHNERT (1998) postuliert für den Grundplan der Glires die Öffnung des Ductus im hinteren Bereich der Apertura nasi externa, womit die Mündung des Ductus caudal der Apertura bei den oben genannten Hystricognathi, *Ctenodactylus* und Gliridae als abgeleitet gewertet, und ein konvergenter Entstehungsmodus angenommen werden muss. FRAHNERT (1998) und ADE (1997) vermuten eine durch die Rostralverschiebung der Apertura externa bedingte räumliche Trennung der beiden Strukturen.

Der Verlauf des Ductus nasolacimalis von der Nasenspitze bis in die Orbita, wobei der Incisivus von ventral vom Ductus unterlaufen wird, ist in dieser Weise auch bei *Rattus*, *Mus* (RUF 1999), *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* zu finden. FRAHNERT (1998) korreliert diesen Verlauf mit einem weit caudal reichenden Schneidezahn, insbesondere, da dieses Merkmal sich erst im Laufe der Ontogenese, mit dem Auswachsen des Nagezahnes, herausbildet.

Lateral des Paries ist bei den Gliridae im Maxillare eine Fenestrierung ausgebildet, innerhalb derer der Ductus nasolacimalis frei liegt. MESS (1997) beschreibt innerhalb der Hydrochaeridae, Caviidae, Dasyproctidae und Chinchillidae auch eine Aussparung im Maxillare. Da für den Grundplan der Rodentia jedoch ein mit Deckknochen bedeckter Verlauf des Ductus anzunehmen ist, muss bei den Gliridae und den oben genannten Arten eine Konvergenzentwicklung postuliert werden.

Bei den Gliridae tritt der Tränennasengang in juvenilen Stadien zwischen Maxillare und Paries aus der Orbita aus, und wird in den Adulti von Maxillare und Lacrimale umfasst. Bei *Sciurus*, *Castor*, *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) tritt der

Ductus ebenfalls an der Grenze Lacrimale/Maxillare aus. Auch bei *Rattus* tritt der Ductus zwischen Maxillare und Lacrimale aus (RUF 1999, kontra: YOUSSEF 1966), so wie es bislang bei allen untersuchten Muroidea der Fall sein soll (RUF 1999, kontra: FRICK 1986; WAHLERT 1985). FRAHNERT (1998) postuliert für den Grundplan der Rodentia einen Durchtritt des Tränennasengang an der Grenze Lacrimale/Maxillare. Die hier erhaltenen Befunde stützen diese Annahme, womit die Verlagerung der Öffnung einiger Hystricognathi in das Lacrimale (MESS 1998) als abgeleitet gewertet werden muss.

Tabelle 11: Ductus nasolacrimalis

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Mündung Apertura nasi ext.	caudal	caudal	caudal	caudal	innerhalb	innerhalb	innerhalb	innerhalb	innerhalb
Fenestrier- ung Maxillare	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Öffnung in Orbita	Maxillare/ Lacrimale								

2.1.12 Cupula nasi posterior

Bei den Mammalia wird die Bildung der Cupula nasi posterior durch die caudale Verlängerung der Nasenkapsel hervorgerufen, woraus auch deren Verschmelzung mit dem Septum nasi und der Ala orbitalis resultiert (FISCHER 1901). Die Cupula nasi posterior bildet die hintere Abschlusswand der Nasenkapsel zwischen Cavum nasi und den Orbitae (DE BEER 1929). Funktionell dient sie als Puffer für die sie umgebenden Skelettelemente (MAIER 1986). Bestandteile sind Planum orbitale, Lamina infracribrosa und Lamina transversalis posterior (TERRY 1917).

Abb.: 10; 11; 12

Muscardinus: Die Cupula nasi posterior geht direkt aus der Pars posterior des Paries hervor; der Sulcus lateralis posterior ist nur schwach angedeutet. Sie bildet halbschalenförmig den caudalen Abschluss der Nasenkapsel und beherbergt die Riechwülste der hinteren Nasenregion.

Schon im Stadium I ist die Cupula nasi posterior vollständig von Frontale und Maxillare umgeben, ohne Reduktionserscheinungen aufzuweisen. Weiter caudal tritt eine Lücke zwischen beiden Deckknochen auf, so dass die Abschlusswand der Cupula nasi posterior zur Orbita hin frei liegt; in diesem Bereich bildet das Planum antorbitale durch Medialumschlag den ventralen Abschluss der Nasenkapsel. Die Cupula nasi posterior ist dorsal sowohl mit dem Septum nasi, als auch mit der Radix anterior pilae praeopticae verbunden.

Das Caudalende der Cupula nasi posterior gleicht einer breiten Knorpelplatte, die durch einen feinen Bindegewebsstreif von der Radix anterior pilae praeopticae getrennt ist; auch das Septum nasi liegt durch einen Bindegewebssaum isoliert in der Cupula nasi posterior eingebettet. Caudal enden die hinteren Nasenkuppeln in zwei knorpeligen Ellipsen, die

zwischen Lamina trabecularis und den Radices anteriores pilae praeopticae eingeklemmt liegen.

Bis in das 26 mm-Stadium ist die Cupula nasi posterior vollständig verknöchert, bzw. resorbiert. Die Nasenschleimhaut liegt direkt den Deckknochen Maxillare und Frontale auf. Sowohl Lamina infracribrosa, als auch Lamina transversalis posterior und die Turbinalia sind verknöchert. Nur die Dorsalenden von Ethmoturbinale II & III sowie der Übergang des Interturbinale in die Lamina cribrosa, sind noch knorpelig erhalten. Caudal endet die Cupula nasi posterior an Frontale, Palatinum und Radix anterior pilae praeopticae, wobei sie spitz zuläuft und von der Lamina trabecularis in zwei Hälften geteilt wird. Somit hat die Cupula nasi posterior, abgesehen von der vollständigen Verknöcherung, keine grösseren strukturellen Veränderungen erfahren.

Der Ansatz der Augenmuskeln erfolgt derart, dass der M. obliquus inferior in allen untersuchten Stadien in einer Lücke zwischen Frontale und Maxillare an die Ventralante der Cupula nasi posterior zieht; während der M. obliquus superior im 20, 5 mm-Stadium ventral der Radix anterior an das Planum antorbitale ansetzt, von dort aber seinen Ansatz ab dem 25 mm-Stadium auf das Frontale verlagert. Die Mm. recti greifen bei allen Tieren an einen lateral der Lamina trabecularis liegenden Fortsatz der Radix anterior pilae praeopticae an, der Ala hypochiasmatica.

Glis: Auch bei *Glis* (42 mm) ist die halbschalenförmige, und vollständig verknorpelte Cupula nasi posterior von Deckknochen umgeben, ohne Reduktionserscheinungen aufzuweisen. Von ventral wird die Cupula nasi posterior von Palatinum und Vomer gestützt, lateral umgibt sie das Frontale. Die hinteren Nasenkuppeln verjüngen sich caudad bis sie in zwei ellipsenförmigen Knorpelresten enden, die lateral der Lamina trabecularis liegen. Den Boden bildet durch Ventralumschlag das Planum antorbitale, es geht dabei rostral direkt in das Septum nasi über, und erst caudad liegt es diesem durch einen schmalen Bindegewebsstreifen getrennt sehr eng an. Das Dach bildet der hintere Abschnitt der Lamina cribrosa, die Lamina infracribrosa.

Der M. obliquus superior setzt ventral der Radix anterior pilae praeopticae am Frontale an, der M. obliquus inferior auf Höhe des Recessus maxillaris an der Cupulaseitenwand. Die Mm. recti superior et inferior greifen an einem Fortsatz der Radix anterior pilae praeopticae an, der mit der Lamina trabecularis verbundenen Ala hypochiasmatica.

Im älteren Tier ist die Cupula nasi posterior grösstenteils resorbiert, auch das Planum antorbitale ist fast vollständig reduziert. Medio-dorsal der Nasenscheidewand sind noch einige Knorpelreste erhalten, das restliche Cavum nasi wird von den Deckknochen Frontale, Lacrimale und Maxillare umgeben. Zwischen Lacrimale und Frontale bleibt caudad noch ein kleiner Rest der Cupula nasi posterior bestehen, der in diesem Bereich als Puffer zwischen beiden Deckknochen liegt.

Beim Adultus sind keine Knorpelreste mehr erhalten, alle Strukturen sind verknöchert. Der Ansatz der Augenmuskeln ist prinzipiell unverändert, allein der M. obliquus inferior hat seinen Ansatz von der Cupula an den Processus orbitalis des Frontale gewechselt.

Eliomys: Die Cupula nasi posterior dient den caudalen Turbinalia als Ansatz. Planum antorbitale und Lamina transversalis posterior bilden wie gewohnt Rückwand und Boden der hinteren Nasenkuppeln, während die Lamina infracribrosa als Dachstruktur den dorsalen Abschluss bildet. Ventral ist das Planum antorbitale besonders breit und liegt in einer Mulde dem Maxillare auf. Das Nasenseptum verbindet sich dorsal mit dem Planum antorbitale und schliesst mit diesem an die Radix anterior pilae praeopticae an. Caudad zieht die Cupula nasi posterior in frei liegende, ellipsenförmige Enden aus, die dem Palatinum direkt

aufliegen. Die Cupula nasi posterior liegt zwischen den Deckknochen Frontale, Maxillare und Palatinum eingebettet.

Die Musculi obliquus inferior et superior setzen am Planum antorbitale, bzw. Frontale an. Die Mm. recti superior et inferior ziehen caudal und binden an die als laterale Processus der Lamina trabecularis erkennbare Ala hypochiasmatica an.

Obwohl im 42 mm-Stadium schon ein Grossteil des Paries nasi reduziert ist, liegt die Cupula nasi posterior weiterhin knorpelig zwischen den Deckknochen eingebettet. Erst im 45 mm-Stadium sind erste Resorptionerscheinungen an der Cupula nasi posterior erkennbar, die sich in Ausdünnung der Knorpelstrukturen äussern. Das Planum antorbitale bildet die Grenze zu den Augenhöhlen und durch Medialumschlag den ventralen Abschluss, so dass auch der Ansatz des M. obliquus inferior unverändert bleibt. Die anderen Augenmuskeln behalten die beschriebenen Lagebeziehungen bei. Das Frontale liegt zwischen Radix anterior und Cupula nasi posterior eingezwängt, so dass keine Verbindung der verknöcherten Radix anterior mit der Cupula nasi posterior zustande kommt, jedoch mit der Lamina trabecularis. Das Caudalende der Cupula liegt dorsal des Palatinum in einer Bindegewebslücke.

Graphiurus: Die hinteren Bereiche der Nasenkapsel sind im 14 mm-Stadium noch sehr unvollständig entwickelt. Die Cupula nasi posterior ist dorsal noch nicht abgeschlossen, da die Lamina cribrosa nicht ausgebildet ist und eine Lamina infracribrosa demnach nicht zustande kommt. Durch die prominente Gestaltung des Recessus maxillaris bis in caudale Bereiche der Nasenkapsel, ist die Cupula ventral breiter gestaltet als dorsal; dazuhin sind die Knorpel Elemente ventral verbreitert.

Mit dem Dorsalumschlag des Planum antorbitale geht die Cupula nasi posterior in das Septum nasi über; caudal ist das Planum als breite Knorpelplatte ausgebildet, die vom Septum durch einen schmalen Bindegewebsstreifen abgegrenzt wird. Die Radix anterior pilae praeopticae nähert sich der Cupula nasi posterior bis auf einen schmalen Spalt an, verbindet sich jedoch nicht mit ihr. Caudal endet die Cupula nasi posterior in zwei ellipsenförmigen Knorpelplatten, die lateral der Lamina trabecularis liegen.

Der M. obliquus inferior zieht dorsal des Recessus maxillaris an die Aussenseite der Cupulawand, während der M. obliquus inferior direkt ventral der Radix anterior an das Planum zieht; die Mm. recti superior et inferior setzen an die lateralen Processus der Ala hypochiasmatica an.

26 mm-Stadium - Die Lamina cribrosa ist ausgebildet, so dass der dorsale Abschluss der Cupula nasi anterior durch die dachbildende Lamina infracribrosa gewährleistet wird. Die Cupula nasi posterior wird von Frontale und Maxillare umgeben, bleibt jedoch vollständig verknorpelt erhalten. Die restliche Ausgestaltung des hinteren Nasenkapselbereiches entspricht dem im 14 mm-Stadium beschriebenen Zustand, da noch keine Resorptionerscheinungen auftreten und die Cupula nasi posterior nun erst vollständig ausgebildet ist. Die Radix anterior bleibt weiterhin von der Cupula nasi posterior getrennt; caudal liegt sie dem Palatinum auf. Weitere Deckknochen sind in dieser Region noch nicht ausgebildet; der Ansatz der Augenmuskeln bleibt unverändert.

Diskussion: Eine gut ausgebildete und ventral der Radices anteriores pilae praeopticae positionierte Cupula nasi posterior stellt ein Grundplanmerkmal der Glires dar (MESS 1997). Bei den Rodentia besteht dazuhin meist noch eine enge Beziehung der hinteren Nasenkuppel zu der Radix anterior pilae praeopticae (SCHRENK 1989). Als Bestandteil der Seitenwand der Nasenkapsel liegt das Planum antorbitale (FAWCETT 1917) caudal des Sulcus lateralis posterior. Durch das Auswachsen des Recessus ethmoidalis wird das Planum antorbitale jedoch lateral verlagert (REINBACH 1952, STARCK 1967, MAIER 1986),

wodurch die Lamina transversalis posterior gebildet wird (KUHN 1971). Das Dach der Cupula nasi posterior bildet der hintere Abschnitt der Lamina cribrosa, die Lamina infracribrosa (TERRY 1917). Mit zunehmendem Alter der Entwicklungsstadien wird die Cupula nasi posterior reduziert und durch die sie umgebenden Deckknochen ersetzt.

Dem plesiomorphen Merkmalszustand entsprechend ist die Cupula nasi posterior bei den Gliridae, bei *Anomalurus* (SCHRENK 1989), *Rattus* (YOUSSEF 1966), *Mus* (FRICK 1986), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Tatera* (KADAM 1972/73), *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) gut entwickelt.

Bei *Muscardinus*, *Glis* und *Eliomys* ist die Cupula nasi posterior homokontinuierlich mit der Radix anterior pilae praeoptica verbunden. Diese Verbindung wird von MESS (1997) in den Grundplan der Glires gestellt, und tritt ebenfalls bei den Hystricognathi, *Rattus* (RUF 1999) und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) auf. Bei der vorliegenden Trennung der Strukturen bei *Graphiurus* kann nicht entschieden werden, ob es sich um einen abgeleiteten Merkmalszustand handelt, oder ob in dieser Region die Wachstumsprozesse noch nicht abgeschlossen sind. Bei *Castor* (FRAHNERT 1998) tritt diese Verbindung ebenfalls auf, doch findet die Pila hier Anschluss an den Septumunterrand, weshalb dieser Verbindungsmodus nicht mit dem obigen homologisiert werden kann und als abgeleitet gewertet werden muss.

Der Ansatz des M. obliquus inferior kann am Processus maxillaris posterior erfolgen (z.B. *Rattus*: RUF 1999, *Mus*: FRICK 1986, *Cavia*: DIERBACH 1985, *Ctenodactylus*: SCHRENK 1989), oder wenn der Processus wie bei den Gliridae im Planum antorbitale integriert ist, direkt an der Cupula nasi posterior. Diese Merkmalsausprägung ist innerhalb der Rodentia häufig zu beobachten (SCHRENK 1989). Der Muskel verlagert im Laufe der Entwicklung seinen Ansatz vom Planum antorbitale auf das Frontale, bzw. das Lacrimale (MESS 1997).

Der Ansatz des M. obliquus superior erfolgt bei den Gliridae nach Verlagerung vom Planum antorbitale ventral der Radix anterior am Frontale (ebenso: *Rattus*; RUF 1999), während der Ansatz bei den Hystricognathi am Rostrolateralrand der Radices pilae praeopticae, oder an der Lateralwand der Cupula nasi posterior stattfindet (MESS 1998). Bei *Castor* und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) ist für den Ansatz dieses Augenmuskels ein Processus ethmoidalis an der Pila praeoptica ausgebildet.

Die Mm. recti superior et inferior entspringen bei den Gliridae an der Ala hypochiasmatica, bei den Hystricognathi (MESS 1997) und *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) zum Teil am Unterrand der Pila praeoptica.

Die Ansatzstellen der Augenmuskeln haben innerhalb der Rodentia eine recht unterschiedliche Lage und weisen zudem eine hohe Veränderlichkeit während der Ontogenese auf (ZELLER 1983, SCHRENK 1989), sss daher ist ihre phylogenetisch-systematische Bewertung problematisch.

Tabelle 12: Cupula nasi posterior

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Cupula Kontakt zu Radix	+	+	+	-	+	(+)	-	+	?
M. obliqu. Inf. an	Cupula	Cupula	Cupula	Cupula	?	?	?	Proc. max. posterior	Proc. max. posterior
M. obliqu. sup. an	Planum antorb.	Planum antorb.	Planum antorb.	Planum antorb.	?	Proc. ethm.	Proc. ethm.	Planum antorb.	?

2.1.13 Lamina transversalis posterior

Die Lamina transversalis posterior trennt den Recessus ethmoturbinalis vom Ductus nasopharyngeus; sie wird durch Medialumschlag der Cupula nasi posterior, bzw. des Planum antorbitale gebildet. Die phylogenetisch ursprüngliche Verbindung mit der Cartilago paraseptalis manifestiert sich in Form des Processus paraseptalis posterior (KUHN 1971).

Abb.: 11; 12

Muscardinus: Im 20,5 mm-Stadium existiert durch die Verbindung des Paraseptalknorpels mit der Lamina transversalis posterior eine Cartilago paraseptalis communis. Der Processus paraseptalis posterior verbindet sich mit dem von der Lamina transversalis posterior gebildeten Processus rostralis, der lateral des Vomer liegt und als Zeichen beginnender Ossifikation aus Blasenknorpel besteht. Die Lamina transversalis posterior wird weiter caudal durch Medialumschlag der Cupula nasi posterior gebildet, so dass sie als schmaler Knorpelstreif den Ductus nasopharyngeus vom Binnenraum der Nasenkapsel trennt. An ihrer Medialkante ragt der Processus posterior entlang des Vomer rostral.

Der Recessus maxillaris reicht caudal bis an die Rostralkante der Lamina transversalis posterior heran, erstreckt sich jedoch nicht weiter caudal. Die Lamina transversalis posterior liegt damit am Boden der Nasenkapsel, die sich caudal zunehmend verjüngt, so dass die Lamina transversalis posterior verbreitert in der Abschlusswand der Nasenkapsel endet. Der Vomer liegt dabei stets zwischen Septum nasi und Lamina transversalis posterior. Am Umschlagpunkt der Cupula nasi posterior in die Lamina transversalis posterior liegt das Ethmoturbinale II, während das Ethmoturbinale III der Lamina transversalis posterior weiter caudal direkt aufsitzt.

Im 25 mm-Stadium ist die Lamina vollständig verknöchert und mit dem Vomer synossifiziert, so dass auch die Cartilago paraseptalis communis aufgelöst ist. Der Recessus maxillaris reicht geringfügig weiter caudal unter die Rostralkante der Lamina transversalis posterior, es besteht jedoch kein Höhenunterschied von den Seitenwänden der Cupula nasi posterior zur Lamina transversalis posterior.

Das 26 mm-Stadium wiederum zeigt keine wesentlichen Veränderungen der Lamina transversalis posterior im Vergleich zum 20,5 mm-Stadium, dies muss auf die Variabilität der einzelnen Tiere zurückgeführt werden. Die Lage des Recessus maxillaris hat sich nicht verändert, und es kann auch noch eine Cartilago paraseptalis communis beobachtet werden. An der Medialkante der Lamina transversalis posterior treten jedoch in der Kontaktzone mit dem Vomer erste Synossifikationsbereiche auf, die beim caudalen Übergang der Lamina transversalis posterior in das Planum antorbitale enden.

Glis: Der Processus paraseptalis posterior liegt dorso-ventral orientiert im Vomer eingebettet und verbindet sich mit dem knorpeligen Processus rostralis der Lamina transversalis posterior. Der Vomer bildet hier flügelartige Lateralausziehungen, die den Ductus nasopharyngeus von der Nasenhöhle trennen und somit die rostrale Verlängerung der Lamina transversalis posterior darstellen. Der Vomer verbindet sich dabei mit der Medialkante des Recessus maxillaris.

Die Nasenkapsel reicht seitlich weiter ventral, da durch die Caudalausdehnung des Recessus maxillaris ein Niveauunterschied zur Lamina transversalis posterior zustande kommt. Dieser Höhenunterschied nimmt caudad zusammen mit dem Recessus maxillaris ab, so dass die durch den Medialumschlag der Cupula nasi posterior gebildete Lamina transversalis posterior den ventralen Abschluss der Nasenkapsel darstellt. Rostral schliesst die Lamina transversalis posterior direkt an den Vomer an. Sie drängt das um das Nasenseptum

geschlungene Vomer auf eine Halbschale zurück und verbindet sich mit der Nasenscheidewand. Dieser Zustand wird bis an den caudalen Abschluss der Cupula nasi posterior beibehalten, die in zwei, lateral der Lamina trabecularis liegenden Knorpelzipfeln, endet. Der Vomer reicht als Knochenspange bis fast an die caudale Abschlusswand der Cupula nasi posterior.

Bis in das 120 mm-Stadium sind alle Strukturen dieser Region vollständig verknöchert, es kann nicht mehr zwischen Processus parasaptalis posterior, Lamina transversalis posterior und Vomer unterschieden werden. Rostral ist der Übergang des Vomer in die Lamina transversalis anterior durch Lateralfügel gekennzeichnet. Die Lateralfügel verbinden sich im unteren Drittel des Recessus maxillaris mit der Lamina verticalis, so dass die schräg caudad abfallende Verlaufsrichtung der Lamina transversalis posterior beibehalten wird. Caudal bleibt die Verschmelzung des Vomer mit der Lamina transversalis posterior erhalten, so dass der ventral noch chondrale Anteil des Nasenseptum in Ersatzknochen eingebettet liegt. Die Lamina transversalis posterior synossifiziert mit dem Frontale, an dem es unter Verkürzung am Caudalende der Cupula nasi posterior endet.

Eliomys: 30 mm-Stadium - In der um das Nasenseptum liegenden Knochenspange des Vomers liegen der Processus parasptalis posterior und ein im dorsalen Abschnitt zusätzliches Stück Blasenknorpel eingebettet: der Processus rostralis der Lamina transversalis posterior. Der Processus rostralis vergrößert sich caudad und bildet durch die Verbindung mit dem Processus paraseptalis posterior eine Cartilago paraseptalis communis. Der Vomer weist in diesem Bereich laterale Flügel auf, die sich mit der Lamina horizontalis der Pariesseitenwand verbinden und so den rostralen Abschnitt des Nasenboden bilden. Dadurch kommt der Recessus maxillaris ventral des eigentlichen Abschlusses der Nasenkapsel durch die Lamina transversalis posterior zu liegen. Caudal nimmt der Recessus maxillaris schnell an Grösse ab, so dass dieser Niveauunterschied abnimmt. Die knorpelige Lamina transversalis posterior geht rostral direkt in den Vomer über und sendet medial den Processus rostralis aus. Das Ethmoturbinale II sitzt ihr auf, das Ethmoturbinale III liegt am Umschlagpunkt in die Cupula nasi posterior. Der Vomer reicht ventral des Septum caudal und endet am Übergang der knorpeligen Lamina transversalis posterior in das Planum antorbitale.

Im 42 mm-Stadium sind am Vomer laterale Fortsätze ausgebildet, die dorsal des ebenfalls im Vomer eingebetteten Processus paraseptalis posterior liegen. Diese Flügel verbinden sich weit rostral mit der knorpeligen Lamina horizontalis, latero-ventral davon liegt als tiefster Punkt der Nasenkapsel der Recessus maxillaris. Der Processus paraseptalis posterior liegt somit dorsal des so entstandenen Abschlusses der Nasenkapsel und verstreicht im Vomer, wobei nicht zu erkennen ist, ob Resorptionsvorgänge oder Synossifikation die Hauptrolle spielen. Die Lamina transversalis posterior ist rostral nicht vom Vomer zu trennen und teilweise verknöchert. Sie ist schräg medio-dorsal orientiert und bildet erst caudal des Recessus maxillaris den ventral Abschluss der Nasenkapsel, sie trennt den Ductus nasopharyngeus vom Naseninnenraum. Lateral knickt sie leicht ventral ab, so dass sie vor dem Übergang in das Planum antorbitale dem Processus alveolaris des Maxillare aufsitzt.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium ist die Lamina transversalis posterior noch als einfache Knorpellamelle ausgebildet. Sie wird caudal des Recessus maxillaris durch Medialumschlag des Planum antorbitale gebildet, und verbindet sich mit dem im Vomer liegenden Processus paraseptalis. Caudal geht sie in die Cupula nasi posterior über, ohne sich mit Septum nasi oder Vomer zu verbinden.

Im 26 mm-Stadium ist der Processus posterior des Paraseptalknorpels innerhalb des Vomers bohnenförmig vergrößert, wobei der dorsale, blasenknorpelige Anteil lateral des Septum nasi liegt. Weiter caudal bleibt dieser dorsale Anteil bestehen, während der ventrale Anteil resorbiert wird. Die schon weit rostral existierenden lateralen Knochenflügel des Vomers

verbinden sich caudal des Recessus maxillaris mit der knorpeligen Cupulaseitenwand, so dass der Vomer auch hier die rostrale Verlängerung der Lamina transversalis posterior darstellt. Das innerhalb des Vomer persistierende Stück Blasenknorpel tritt mit der durch Medialumschlag gebildeten Lamina transversalis posterior in Verbindung und bildet so eine Cartilago paraseptalis communis. Vomer und Lamina transversalis posterior gehen dabei direkt ineinander über. Der Vomer bleibt als dünne Knochenlamelle zwischen Septum nasi und Lamina transversalis posterior bestehen, wird jedoch beim Übergang der Nasenscheidewand in die Rückwand der Cupula nasi posterior verdrängt.

Diskussion: Die Lamina transversalis posterior entsteht aus der lateralen Ausdehnung des Recessus ethmoturbinalis und dem gleichzeitigen Zurückbleiben des Ventralrandes des Planum antorbitale (KUHN 1971). Die ursprüngliche Verbindung der Lamina transversalis posterior mit der Cartilago paraseptalis über eine Processus paraseptalis posterior (KUHN 1971) tritt bei den meisten Rodentia frühontogenetisch auf, wird in der weiteren Entwicklung jedoch meist reduziert.

Eine Cartilago paraseptalis communis und deren Reduktion im Laufe der Ontogenese wird von MESS (1997) und FRAHNERT (1998) in den Grundplan der Glires und Rodentia gestellt. Die in frühen Entwicklungsstadien existierende Cartilago paraseptalis communis der Gliridae über einen Processus paraseptalis posterior muss demnach als plesiomorphes Grundplanmerkmal gewertet werden. *Aplodontia*, *Castor* und frühe Entwicklungsstadien von *Sciurus* (FRAHNERT 1998) weisen ebenfalls eine Cartilago paraseptalis communis auf; sowie *Arvicola*, *Xerus* (FAWCETT 1917, 1923), *Ctenomys* (MESS 1994), *Myocastor* (BECK 1997), *Bathyergus*, *Georychus*, *Pedetes* und *Anomalous* (SCHRENCK 1989; MESS 1997). *Rattus* und *Mus* (RUF 1999) besitzen ebenfalls einen Processus paraseptalis posterior, der jedoch in keinem Stadium Anschluss an die Lamina transversalis posterior erhält; bei den Muroidea scheint der Processus paraseptalis posterior insgesamt stark reduziert zu sein (RUF 1999).

Ein weiteres Grundplanmerkmal der Glires stellt der Übergang des Vomer in die Lamina transversalis posterior dar, wobei diese teilweise oder ganz verknöchern kann (MESS 1997). Diese Verbindung tritt meist erst spätontogenetisch auf (*Sciurus*, *Castor*, *Aplodontia* (keine Synnossifikation): FRAHNERT 1998; *Rattus*, *Mus*: RUF 1999). Auch bei den Gliridae gehen in den älteren Ontogenesestadien Lamina transversalis posterior und Vomer fließend ineinander über.

Bei den beschriebenen Stadien bildet der Vomer auf Höhe des Recessus maxillaris laterale Flügel aus, die sich mit der Lamina horizontalis verbinden und so die Lamina transversalis posterior rostral verlängern. Bei den Gliridae reicht in den älteren Entwicklungsstadien von *Eliomys* und *Glis*, bei *Muscardinus* nur andeutungsweise, der Recessus maxillaris weit caudal und kommt dadurch ventral des Rostralrandes der Lamina transversalis posterior zu liegen. Diese Lageverhältnisse sind auf das caudale Auswachsen des Recessus maxillaris zurückzuführen, da sich dieser Merkmalskomplex stets im Laufe der Ontogenese herausbildet. Eine Rostralverlängerung der Lamina transversalis posterior ist unwahrscheinlich, da diese ihre relative Position innerhalb der Nasenkapsel beibehält und der rostrale Ventralabschluss der Nasenkapsel durch den Vomer gebildet wird. Ein weiteres postnatales Auswachsen des Recessus maxillaris kann zumindest bei *Graphiurus* nicht ausgeschlossen werden, während der Merkmalszustand bei *Muscardinus* als autapomorph anzusehen ist.

FRAHNERT (1998) beschreibt bei *Aplodontia* ebenfalls eine Rostralverlagerung der Lamina transversalis posterior auf Höhe des Caudalendes des Recessus maxillaris. Bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) reicht die Lamina transversalis posterior sogar bis in die Pars lateralis der Nasenkapsel hinein. RUF (1999) hat bei *Rattus* vergleichbare Wachstumsvorgänge beobachtet, so dass der Recessus maxillaris ebenfalls ventral des Rostralrandes der Lamina transversalis posterior zu liegen kommt; bei den Muroidea scheint die Lamina transversalis posterior insgesamt relativ lang zu sein (RUF 1999). Untersuchungen an Hystricognathi

(SCHRENK 1989, MESS 1997) gehen auf die Lageverhältnisse von Lamina transversalis posterior und Recessus maxillaris nicht näher ein, auch aufgrund der Abbildungen kann keine eindeutige Aussage gemacht werden. Eigen Beobachtungen an *Myocastor* (BECK 1997) zeigen jedoch, dass die Lamina transversalis posterior caudal des Recessus maxillaris den Nasenboden abschliesst.

Eine vom Septum nasi getrennte Lamina transversalis posterior ist laut ZELLER (1983) als Grundplanmerkmal der Glires anzusehen. Dieser Merkmalszustand ist bei allen Rodentia ausgebildet, mit Ausnahme von *Cavia* (RAJTOVA 1972), *Hydrochaeris* (MESS 1994), *Hystrix* (STROBEL 1997), *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) und *Glis*, die alle in diesem Merkmal einen konvergent entstandenen, autapomorphen Entwicklungszustand aufweisen.

Tabelle 13: Lamina transversalis posterior

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Proc. rostralis	+ juvenil	+ juvenil	+ juvenil	+	+	+ juvenil	+ juvenil	(+)	(+)
rostral an Vomer	+	+	+	+	(+)	+	+	+	+
Rec. maxillaris	(ventral L.t.p.)	ventral L.t.p.	ventral L.t.p.	rostral L.t.p.	(ventral L.t.p.)	rostral L.t.p.	rostral L.t.p.	ventral L.t.p.	ventral L.t.p.

2.1.14 Crista semicircularis

Durch die Rostralverschiebung der Cartilago paraseptalis ragt die Cartilago parietotectalis in den Naseninnenraum hinein und begrenzt als Crista semicircularis den rostral liegenden Recessus frontalis von medial (TERRY 1917; DE BEER 1937; KUHN 1971; ZELLER 1989). Der Verlauf der Crista semicircularis ist an der Aussenseite der Nasenkapsel durch den Sulcus horizontalis angedeutet (VOIT 1909).

Abb.: 13

Muscardinus: In allen drei Stadien ist die Crista semicircularis gleich gestaltet. Sie stellt eine einfache Knorpellamelle dar, die nahezu senkrecht ventral weist und nur mässig konvex gebogen ist. Die Crista semicircularis bildet den medialen Abschluss des Recessus frontalis und des Recessus frontoturbinalis. Sie verkürzt sich caudad zunehmend, wobei ihre Basis an der Lamina cribrosa breiter ist als das Ventralende; sie wird vom N. ethmoidalis anterior durchbohrt. Lateral des Foramen epiphaniale verstreicht sie innerhalb der Lamina cribrosa. Am 20,5 mm-Stadium kann im oberen Drittel eine Verbreiterung der Knorpelstruktur ausgemacht werden, die jedoch nicht weiter auswächst; im 26 mm-Stadium ist diese Verbreiterung caudal des "Septum frontomaxillare" zu einer proturierenden Kante ausgezogen, die nicht in einem Turbinale endet. Die Crista semicircularis reicht insgesamt nicht sehr weit caudal und endet stets rostral der Lamina horizontalis.

Glis: Bei *Glis* beginnt an der Aussenseite des Paries der Sulcus horizontalis am Foramen epiphaniale und zieht rostral, im Inneren entspricht dies dem Verlauf der medial des Recessus frontalis liegenden Crista semicircularis. Rostral bildet die Crista semicircularis

eine einfache Knorpellamelle, die ventral in den Naseninnenraum ragt und an ihrer Basis an der Lamina cribrosa verbreitert ist. Caudal endet die Crista semicircularis in zwei Teilen: der ventrale Teil verstreicht als kurzer Processus uncinatus im Paries, während der dorsale Anteil sich zu einer laterad in der Lamina cribrosa endenden Knorpellamelle verkürzt. An diesem dorsalen Abschnitt ist eine Verbreiterung im Knorpel zu erkennen, die dem späteren Epiriturbinale entspricht. Ihre Basis wird vom Ramus internus des N. ethmoidalis durchbohrt; sie endet auf Höhe des Foramen epiphaniale.

Während im 65-Stadium die Situation nahezu unverändert ist, hat sich das Bild im 120 mm-Stadium wesentlich geändert. Der Recessus frontalis ist rostral im Praemaxillare eingebettet, wobei die mediale Abschlusswand des Praemaxillare von einer zusätzlichen Knochenlamelle überlagert wird, die dorsad in die Basis des Nasoturbinale übergeht und als Crista semicircularis den Recessus frontalis medial abschirmt. Die Crista semicircularis präsentiert sich als extrem dünne Knochenlamelle, die den Recessus lateralis (Recessus frontalis plus Recessus frontoturbinalis) medial begrenzt, und dorsal des Incisivus das Laterale des Nasale erreicht. Caudal liegt die Crista semicircularis zwischen Frontale und Maxillare, wobei sie mit keinem der Deckknochen verschmolzen ist. Am ventralen Ende ist die Crista medial eingeknickt, während an ihrem oberen Drittel ein in den Recessus lateralis hineinreichendes Epiriturbinale aufritt, das sich dorsal des Frontoturbinale I hakenförmig vergrößert. Die Crista semicircularis löst sich ventral vom Maxillare, wobei ein Processus uncinatus erhalten bleibt. Der dorsale Anteil samt Epiriturbinale verkürzt sich caudal und geht ventral des N. ethmoidalis (Foramen epiphaniale) in die Lamina cribrosa über, die in diesem Bereich verbreitert ist. Die Crista semicircularis reicht weit caudal und liegt zwischen den Ästen der Pars anterior des Ethmoturbinale I.

Eliomys: Die Pars lateralis des Paries kommt im 30 mm-Stadium ein kurzes Stück neben die Pars anterior zu liegen und überragt diese rostral. Durch die Lage des Recessus frontalis lateral des Paraseptalraumes bildet das Paries nasi die mediale Abschlusswand des Recessus frontalis und des rostralen Recessus frontoturbinalis. Bei der Öffnung des Recessus frontoturbinalis bildet die Crista semicircularis die mediale Begrenzung. Sie ragt ventral und sitzt direkt dem Maxillare auf, so dass der Recessus frontoturbinalis rostral durch Paries nasi und Crista semicircularis vollständig vom Paraseptalraum abgegrenzt wird. Weiter caudal verkürzt sich die Crista semicircularis, wobei ihre Basis wie gewohnt durch den Nervus ethmoidalis anterior durchbohrt wird, bevor sie lateral des Foramen epiphaniale in der Lamina cribrosa verstreicht.

Die älteren Tiere entsprechen diesem Aufbau, zeichnen sich jedoch durch zunehmende Verknöcherung aus. Im 45 mm-Stadium ist die Crista als schmaler Knochenstab ausgebildet, der in seinem oberen Drittel ein medial weisendes Epiriturbinale aufweist, das sich hakenförmig eindreht.

Graphiurus: Auch bei diesem Tier liegt die Crista semicircularis medial des Recessus frontoturbinalis; sie schließt ihn rostral vom übrigen Naseninnenraum ab. Im 14 mm-Stadium ist die Crista semicircularis nicht sehr prominent und ragt nur mässig ventral. Sie ist schwach gebogen und weist eine verbreiterte Basis auf.

Als Veränderung vom 14 mm- zum 26 m-Stadium kann das caudale Auswachsen des lateral des Foramen epiphaniale gelegenen Anteils der Crista semicircularis beobachtet werden, wobei auch hier der Ramus internus die Basis durchbricht und aus der Nasenkapsel austritt. Die Crista semicircularis verkürzt sich caudal und verstreicht schnell in der Lamina cribrosa. Sie ist eine insgesamt nicht sehr ausgeprägte Struktur, die kein Epiriturbinale aufweist.

Diskussion: Als Grundplanmerkmal der Glires ist eine Crista semicircularis auch bei den Nagetieren ausgebildet (MESS 1997). Eine prominente Crista ist sowohl bei den Gliridae, als auch bei den Muroidea (RUF 1999), *Anomalurus* (SCHRENK 1989), *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) vorhanden.

Die Crista semicircularis verläuft meist dorso-ventral, ist bei *Sciurus* jedoch lateral orientiert und endet in einem Processus uncinatus. Auffällig ist die extrem weit caudal reichende Crista semicircularis von *Glis*, *Castor* und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998), die bis an die Lamina horizontalis heranreicht, was als Autapomorphie aufgefasst werden muss. Bei *Lemmus* (SCHRENK 1989) hingegen ist die Crista weniger deutlich ausgeprägt und wesentlich verkürzt.

In der Ontogenese kann die Vergrößerung des Recessus frontalis zusammen mit dem Auswachsen der Crista semicircularis verfolgt werden; unter diesem Aspekt muss auch die noch nicht sehr prominente Crista semicircularis von *Graphiurus* betrachtet werden. FRAHNERT (1998) stellt die Grössenzunahme dieser Strukturen ebenfalls in den Grundplan der Rodentia.

Bei *Muscardinus* nur bedingt, bei *Eliomys* und *Glis* jedoch deutlich, tritt an der Crista semicircularis ein Epiriturbinale auf, das weder bei MESS noch bei FRAHNERT erwähnt wird. Dieses Epiriturbinale tritt deutlich ausgeprägt nur bei adulten Tieren auf, was wohl das Fehlen der Struktur bei *Graphiurus* sowie die mangelnden Angaben in der Literatur erklärt. RUF (1999) beschreibt bei *Rattus* ein Septum frontomaxillare, das caudal in einer Kante an der Crista semicircularis ausläuft, und die gleichen Lageverhältnisse aufweist wie das bei den Gliriden auftretende Epiriturbinale, womit ähnliche Verhältnissen wie bei *Muscardinus* vorliegen. Bei *Petromyscus* und *Acomys* konnte in älteren Tieren ebenfalls ein Epiriturbinale beobachtet werden (RUF 1999; eig. Beob.), während bei *Sigmodon* in einem 42 mm-Stadium keine vergleichbare Struktur auftritt. Da dies bislang nur in älteren Muriden und den Gliriden beobachtet wurde, soll dies als Indiz näherer verwandtschaftlicher Beziehungen beider Gruppen gedeutet werden

Tabelle 14: Crista semicircularis

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Crista semicirc.	+ gross	+ gross	+ gross	+	+ gross	+ gross	+ gross	+ gross	+ gross
Crista weit caudal	-	+	(+)	(+)	+	+	-	-	-
Epi-turbinale	(+)	+	+	-	-	-	-	+	?

2.1.15 Recessus lateralis und Frontoturbinalia

Der Recessus lateralis (VOIT 1909) beherbergt rostral den Recessus frontalis, der weiter caudal gelegene Abschnitt wird als Recessus frontoturbinalis bezeichnet; in ihm sind die Frontoturbinalia enthalten. Die Frontoturbinalia stellen eine Autapomorphie der Theria dar (KUHN 1971; STARCK 1979, ZELLER 1983/89). Eine genaue Beschreibung der unterschiedlichen Nomenklaturen von VOIT (1909) und REINBACH (1952) erfolgt u.a. bei SCHRENK (1989) und MESS (1994).

Abb.: 13, 15

Muscardinus: 20,5 mm-Stadium: Der Recessus frontalis wird medial von der Crista semicircularis, dorsal durch das Tectum nasi und lateral von der Pars lateralis des Paries begrenzt, ohne dass an der Aussenseite der Nasenkapsel eine deutliche Prominentia superior gebildet wird. Am medialen Übergang des Recessus in den paraseptalen Raum entsteht ein grosses ungeteiltes Lumen, das die gesamte Nasenkapsel ausfüllt. Der Recessus frontalis, in dem keine Turbinalia enthalten sind, geht rostral fließend in den Recessus frontoturbinalis über, der von den gleichen Strukturen eingefasst wird, wie der Recessus frontalis. Weiter caudal erscheint im Recessus frontoturbinalis das nur schwach ausgebildete Frontoturbinale I, das zusammen mit der Lamina horizontalis einen gemeinsamen Ansatz an der Parieswand aufweist. Die Lamina horizontalis ist mit der Pars anterior des Ethmoturbinale I verbunden, so dass der Recessus frontoturbinalis ventral von der Lamina horizontalis, und medial von der Lamina verticalis abgeschlossen wird. Am ventro-lateralen Übergangsbereich der Lamina horizontalis in die Parieswand liegt das ebenfalls nur wenig ausgebildete Frontoturbinale II. Es ist im Bindegewebe vormodelliert und wird nur auf kurzer Strecke durch Knorpel gestützt. Es verstreicht lateral im Paries, ohne die Lamina cribrosa zu erreichen. Der Recessus frontoturbinalis endet caudo-dorsal mit der Verschmälerung der Nasenkapsel durch die Lateralverlagerung der Crista semicircularis.

In den älteren Tieren (25 mm- und 26 mm-Stadium) wird der Recessus lateralis latero-dorsal vom Frontale und ventral vom Maxillare eingefasst. Lamina horizontalis und Crista semicircularis bilden verknöchert den ventralen, bzw. medialen Abschluss. Rostral liegt der Recessus frontalis völlig im Frontale einebettet, so dass der Recessus durch das Frontale kompartimentiert wird. Diese vertikal liegende Knochenlamelle verstreicht seitlich in der Crista semicircularis, bzw. dem Maxillare, und soll daher nicht als Septum frontomaxillare bezeichnet werden, insbesondere da keine chondrale Vormodulation existiert.

Beide auftretenden Turbinalia sind verknöchert. Das Frontoturbinale I liegt an der Grenze Frontale zu Maxillare, ohne zu synossifizieren. Zusammen mit der Lamina horizontalis hat es einen gemeinsamen Ansatz, so dass beide zusammen einen bindegewebig angefüllten Raum einfassen, dessen ventraler Anteil die Lamina horizontalis bildet, während der dorsale Abschnitt als Frontoturbinale I dorso-lateral zieht. Es bildet einen ventral gerichteten Haken und endet knorpeliger an der Lamina cribrosa. Das Frontoturbinale II geht direkt aus der Lamina horizontalis hervor und erstreckt sich bis an die Crista semicircularis. Als gebogene Knochenlamelle verstreicht es dorsal in der Lamina cribrosa.

Glis: Bei *Glis* wird der mediale Abschluss des Recessus frontalis und des rostralen Recessus frontoturbinalis in beiden Stadien durch die Crista semicircularis gebildet, lateral liegt der Paries, dorsal das Tectum nasi. Weiter caudal tritt eine mediale Verbreiterung in der Pariesseitenwand in Erscheinung, die sich in zwei Ausbuchtungen spaltet: die dorsale Komponente bildet das Frontoturbinale I, während der ventrale Anteil zur Lamina horizontalis auswächst, die weiter caudal den Recessus frontoturbinalis ventral abschliesst. Das Frontoturbinale I und die Lamina horizontalis haben keinen gemeinsamen Ansatz; an der Basis der Lamina horizontalis sitzt das Frontoturbinale II, beide Turbinalia sind nicht sehr prominent ausgebildet. Das Frontoturbinale I ist an seinem Ventralende verbreitert und zieht dorso-lateral in die Lamina cribrosa, während das Frontoturbinale II wesentlich kleiner einen nahezu geraden Knorpelstab darstellt, der in der Parieswand verstreicht. Der Recessus frontoturbinalis endet bedingt durch die zunehmenden Platzansprüche des Ethmoturbinale I an der Lamina cribrosa.

Im 120 mm-Stadium liegt der Recessus frontalis rostral im Praemaxillare eingebettet, wird medial jedoch durch die Crista semicircularis begrenzt; der Recessus lateralis füllt insgesamt den Raum dorsal des Incisivus aus. An der Grenze Nasale zu Frontale tritt die sich hakenförmig vergrößernde Lamina horizontalis auf, während das dorso-medial eingedrehte Frontoturbinale I direkt am Frontale inseriert; das Frontoturbinale II liegt am Fuss der Lamina

horizontalis. In diesem Bereich liegt an der Crista semicircularis ein medial weisendes Epiturbinale. Mit der Ablösung der Crista vom Maxillare setzt das Ethmoturbinale mit der Pars anterior an der Lamina horizontalis an, so dass der Recessus frontoturbinalis von Lamina horizontalis, Crista semicircularis und Ethmoturbinale I begrenzt wird. Beide Frontoturbinalia sind T-förmig verzweigt, ohne jedoch weitere Epiturbinalia aufzuweisen. Mit der caudalen Verjüngung der Nasenkapsel verkleinern sich die Turbinalia zu einfachen Knochenlamellen, und der Recessus lateralis füllt als länglich schmaler Raum den Bereich lateral des Ethmoturbinale aus. Das Frontoturbinale I endet an der Basis des Ethmoturbinale I in der Lamina cribrosa, während das Frontoturbinale II t sich medial des Frontale verkleinert, bevor es in der Lamina cribrosa verstreicht.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium beginnend, kann über das 40 mm-, bis letztlich zum 42 mm-Stadium das Auswachsen des Recessus frontalis beobachtet werden. Er erstreckt sich im 42 mm-Stadium rostral bis neben die Pars anterior des Paries. Der Recessus frontalis liegt lateral und ventral direkt dem Maxillare auf, dorsal und medial hingegen wird er von der knorpeligen Parieswand begrenzt; ansonsten ist der Paries in diesem Bereich grossflächig reduziert. Caudo-dorsal des Recessus frontalis bleibt ein Pariesrest erhalten, von dem aus sich die Crista semicircularis ventral erstreckt, so dass sie dem Maxillare aufsitzt und den medialen Abschluss des Recessus frontoturbinalis bildet, der an den Recessus frontalis anschliesst. An der Innenseite des Frontale, das den Recessus frontoturbinalis von lateral begrenzt, liegt ein weiterer knorpeliger Rest des Paries, dessen dorsale Vorwölbung zum medial verknöcherten und verzweigten Frontoturbinale I auswächst, während die Lamina horizontalis aus dem weiter ventral liegenden Knorpelrest entsteht; sie ist ebenfalls verknöchert und bildet den Boden des Recessus. An der Basis der Lamina horizontalis sitzt das knorpelige Frontoturbinale II. Der caudale Abschluss des Recessus frontoturbinalis erfolgt mit dem Ansatz der Pars anterior des Ethmoturbinale I an der Lamina cribrosa.

Graphiurus: Im noch recht unreifen 14 mm-Stadium wird der Recessus frontalis lateral durch das Paries und medial von der Crista semicircularis eingefasst, das Dach bildet das Tectum nasi. Der rostrale Abschnitt des Recessus frontoturbinalis wird medial ebenfalls durch die Crista semicircularis begrenzt. An der Innenseite der Parieswand erscheint eine rechteckige Verbreiterung, deren dorsale Ausbuchtung, dem Frontoturbinale I entspricht, während die ventrale Vorwölbung durch die Verbindung mit dem Ethmoturbinale I den ventralen Abschluss in Form der Lamina horizontalis bildet. Caudal zieht das mit der Lamina horizontalis verbundene Ethmoturbinale I dorso-lateral, so dass der Recessus frontoturbinalis caudo-medial von der Lamina verticalis abgeschlossen wird.

Erst im 26 mm-Stadium wächst die dorsale Vorwölbung zum Frontoturbinale I aus, wobei ein leichter Dorsalumschlag gebildet wird. An der Basis der Lamina horizontalis liegt als kleine Vorwölbung das knorpelige Frontoturbinale II. Das ältere Tier unterscheidet sich nicht wesentlich von dem schon beschriebenen 14 mm-Stadium. Bei beiden Tiere ist dieser Teil des Naseninnenraums recht einfach gestaltet.

Diskussion: Der Recessus frontoturbinalis weist allgemein folgende Abgrenzungen auf: das Dach bildet rostral das Tectum nasi, caudal die Lamina cribrosa, die Seitenwand die Prominentia superior der Pars lateralis des Paries, den Boden die Lamina horizontalis und die mediale Abgrenzung die Lamina verticalis der Pars obtecta. Rostral geht der Recessus frontoturbinalis in den nicht durch Turbinalia unterteilten Recessus frontalis über, rostro-ventral kommuniziert er mit dem Recessus maxillaris, caudal mit dem Recessus ethmoturbinalis. Im Laufe der Ontogenese werden Tectum und Paries nasi reduziert, während Paries conchalis und Lamina cribrosa verknöchern (SCHRENK 1989, MESS 1994). Oftmals werden beide Recessus als VOIT'scher Recessus lateralis superior angesprochen, da beide fließend ineinander übergehen und nicht durch ein Septum frontoturbinale

getrennt werden. MESS (1998) korreliert einen gut ausgebildeten Recessus frontoturbinalis mit einem ebenfalls gut entwickelten Recessus frontalis. Die Gliridae geben diesen Merkmalszustand wieder.

Bei Nagetieren werden im Allgemeinen zwei Frontoturbinalia ausgebildet (SCHRENK 1989); die Gliridae verhalten sich in diesem Merkmal plesiomorph. Das gleiche kann für *Aplodontia*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Rhodomys* (ELOFF 1951b), *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Phodopus* (HAUCK 1987) und *Tatera* (KADAM 1972/73) gesagt werden. Bei *Rattus* (eig. Beob.; RUF 1999), *Mus* (FRICK 1986), *Xerus* (STRUTHERS 1923), *Otomys* (ELIOFF 1948), *Apodemus*, *Jaculus* (SCHRENK 1989) und *Castor* (FRAHNERT 1998) ist als abgeleiteter Merkmalszustand nur ein Frontoturbinale ausgebildet. RUF (1999) sieht daher im Grundplan der Muridae zwei Frontoturbinalia, während bei den Murinae nur ein Frontoturbinale ausgebildet wird.

Der Ansatz des Frontoturbinale I erfolgt bei den Gliridae von der Seitenwand aus, wo auch die Lamina horizontalis entspringt, während das Frontoturbinale II seinen Ursprung direkt an der Lamina horizontalis hat. Laut MESS (1998) entspricht dieser Merkmalszustand dem Grundplan der Glires. *Anomalurus* (SCHRENK 1989) und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) weisen den gleichen Ansatz der Frontoturbinalia auf, während bei *Castor* das einzelne Turbinale erst weit caudal in Erscheinung tritt, jedoch ebenfalls mit der Basis der Lamina horizontalis verbunden ist. Bei *Aplodontia* (FRAHNERT 1989) sitzt das Frontoturbinale I nicht an der Lamina horizontalis, sondern bleibt von der Pars oblecta getrennt. Das Frontoturbinale II geht, wenn vorhanden, stets aus der Lamina horizontalis hervor.

Bei den Gliridae sind die Frontoturbinalia wenig prominent ausgebildet; eine Verzweigung der Turbinalia tritt erst in älteren Ontogenesestadien auf. Weitere postnatale Differenzierung sind jedoch nicht auszuschliessen, bei *Apodemus*, *Bathyergus*, *Georchus*, *Anomalurus* (SCHRENK 1989), *Rattus* (RUF 1999), *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Octodon* und *Chinchilla* (MESS 1997) verzweigen sich die vorhandenen Frontoturbinalia ebenfalls spätontogenetisch.

Tabelle 15: Frontoturbinalia

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Frontoturbinalia	2	2	2	2	2	1	2	1	1

2.1.16 Recessus glandularis et maxillaris

Der ventral der Lamina horizontalis gelegene Teil der Pars lateralis wird als Recessus maxillaris bezeichnet (REINBACH 1952) und entspricht dem Recessus lateralis von VOIT 1909. Im Recessus maxillaris ist der caudale Teil der Glandula nasi lateralis situiert, die sich nach rostral bis in den Recessus glandularis der Pars anterior (Paries) erstreckt.

Abb.: 13, 14, 15, 16

Muscardinus: Lateral des Maxilloturbinale liegt der Recessus glandularis, der lateral durch das Paries, und dorsal durch das Nasoturbinale begrenzt wird. Medial kommuniziert der Recessus mit dem Paraseptalraum. Caudodorsal der Crista semicircularis steht der Recessus glandularis mit dem Recessus frontoturbinalis in Verbindung; an der Aussenseite des Paries nasi ist dadurch keine Unterscheidung von Prominentia superior und Prominentia

inferior möglich. Durch die Verbindung der Lamina horizontalis mit der Pars anterior des Ethmoturbinale I wird der Recessus maxillaris dorsal vollständig abgeschlossen und es entsteht ein mit Drüsengewebe angefülltes Lumen. Durch die Verbindung der Lamina horizontalis mit dem Paries wird an der Aussenseite eine Einbuchtung erkennbar, die die Prominentiae superior et inferior voneinander abgrenzt. Mit dem Erscheinen der Lamina transversalis posterior verstreicht der Recessus caudal in der verbreiterten Seitenwand der Cupula nasi posterior.

In Stadium II & III liegt der rostrale Anteil der Glandula nasi lateralis direkt dem Deckknochen der Incisivenalveole auf. Die ventrale Begrenzung stellt das verknöcherte Maxilloturbinale dar, dorsal bildet das ebenfalls verknöcherte Nasoturbinale den Abschluss. Caudal trennt die schräg dorso-ventral verlaufende Lamina horizontalis den Recessus frontoturbinalis vom Recessus maxillaris. Der Recessus maxillaris wird durch das Absinken der Lamina horizontalis verkleinert und kommt latero-ventral der Lamina transversalis posterior zu liegen, wo er endet.

Glis: Der Recessus glandularis geht mit Drüsengewebe gefüllt homokontinuierlich in den Recessus maxillaris über. Die Lamina horizontalis grenzt den mit dem Recessus frontoturbinalis kommunizierenden Recessus glandularis ab und bildet so das Dach des mit Lumen versehenen Recessus maxillaris. Die Abgrenzungen beider Recessus bildet lateral der Paries, rostro-dorsal das noch knorpelige Nasoturbinale, und rostro-ventral das Maxilloturbinale. An der Aussenseite bildet die Ansatzfurche der Lamina horizontalis die Trennlinie zwischen den Prominentiae superior et inferior. Der Recessus maxillaris kommt durch Wachstumsvorgänge ventral der Lamina transversalis posterior zu liegen, wodurch die Seitenwand der Cupula nasi posterior tiefer liegt als die Lamina horizontalis selbst. Seitenwände und Boden bilden Pars lateralis und Lamina verticalis, das Dach wird durch die Lamina horizontalis gebildet. Der Recessus maxillaris endet mit Drüsengewebe angefüllt caudo-lateral der Lamina transversalis posterior, und wird durch die Basis des Ethmoturbinale II eingegrenzt.

Im Stadium II ist der Recessus maxillaris gleichartig gestaltet, das Drüsengewebe liegt jedoch nun direkt den Deckknochen auf und sowohl Lamina horizontalis, als auch sämtliche Turbinalia sind verknöchert.

Der Recessus glandularis liegt im 120 mm-Stadium zwischen Maxilloturbinale und Nasoturbinale eng an die Incisivenalveole gedrückt. Der Incisivus reicht bis in den Recessus glandularis hinein, so dass die Alveole caudad von Drüsengewebe umgeben ist. Die Pars oblecta grenzt den Recessus dorsal (Lamina horizontalis) und medial (Lamina verticalis) ab, latero-ventral liegt das Maxillare. Caudal des Schneidezahns ist der Recessus maxillaris weitlumig mit Drüsengewebe angefüllt.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium geht der Recessus glandularis direkt in den Recessus maxillaris über, wobei er von Paries, Maxillo- und Nasoturbinale eingerahmt wird. Caudal der Crista semicircularis kommunizieren Recessus glandularis et frontoturbinalis über den grossen paraseptalen Raum. Die Lamina horizontalis gliedert weiter caudal den mit Lumen versehenen Recessus maxillaris ab, der an der Aussenseite die Prominentia inferior hervorruft. Die Lamina verticalis, die der Ansatzstelle des Ethmoturbinale I entspricht, schliesst den Recessus maxillaris von medial ab; caudal endet der Recessus mit dem Erscheinen des Ethmoturbinale II. Durch das caudale Auswachsen des Recessus maxillaris kommt er im Bereich des Ethmoturbinale II ventral der Lamina transversalis posterior zu liegen, so dass der rostrale Anteil der Lamina transversalis posterior über dem Niveau des Recessus maxillaris liegt.

In der aufsteigenden Reihe der Entwicklungsstadien kann zunehmend die Reduktion der knorpeligen Elemente beobachtet werden. Im fast geburtsreifen 45 mm-Stadium liegt die

nun mächtig entwickelte Glandula nasi lateralis direkt dem Maxillare auf. Weiter caudal bildet das Dach des Recessus maxillaris die noch knorpelige Lamina horizontalis, die laterale Seitenwand bildet die ebenfalls noch verknorpelte Cupula nasi posterior. Im hinteren Abschnitt liegt der Recessus ventral der Lamina transversalis posterior, wodurch diese schräg medial gerichtet ist und das knorpelige Ethmoturbinale III dorsal des Recessus maxillaris ansetzt. Durch die Loslösung des Ethmoturbinale II von der Lamina transversalis posterior wird der Recessus maxillaris latero-dorsal der Lamina positioniert; lateral wird er durch das Maxillare begrenzt. Der Recessus maxillaris endet caudal zwischen Maxillare und Lamina transversalis posterior.

Graphiurus: 14 mm-Stadium - Der Recessus glandularis befindet sich per Definition zwischen Nasoturbinale und Maxilloturbinale in der ventralen Parieswand. Beim Übergang des Recessus glandularis in den Recessus maxillaris liegt Drüsengewebe vor. Der Processus uncinatus trennt hier den Recessus maxillaris vom Recessus frontoturbinalis ab, so dass beide Recessus nicht direkt ineinander übergehen. Durch das Auswachsen der Lamina horizontalis wird der Recessus maxillaris dorsal abgeschlossen, in diesem Bereich ist an der Aussenseite des Paries auch die Prominentia superior von der Prominentia inferior zu unterscheiden. Nach caudal verstreicht der Recessus maxillaris, zusammen mit dem an der Lamina horizontalis ansetzenden Ethmoturbinale II, in der Seitenwand der Cupula nasi posterior. Der Recessus maxillaris endet rostral der Lamina transversalis posterior. Alle Strukturen liegen chondral vor; sowohl Paries nasi, als auch Cupula nasi posterior sind vollknorpelig gestaltet; ebenso wie die im Nasenbinnenraum enthaltenen Elemente.

Im 26 mm-Stadium sind die Strukturen insgesamt gleich gestaltet, der caudale Bereich der Nasenkapsel ist immer noch vollständig verknorpelt. Es kann jedoch die Vermehrung von Drüsengewebe im Recessus maxillaris, zusammen mit dem rostralen Auswachsen der Glandula nasi lateralis, beobachtet werden.

Diskussion: Der Recessus maxillaris ist an der Aussenseite des Paries durch die Prominentia inferior gekennzeichnet; er steht in kontinuierlicher Verbindung mit dem rostralen Recessus glandularis. In beiden Recessus liegt die Glandula nasi lateralis, deren Sekret der Befeuchtung des Nasenspiegels und der Nasenschleimhaut dient. Die Gliridae weisen wie alle Rodentia einen Recessus maxillaris et glandularis auf, der ein Grundplanmerkmal der Glires darstellt (SCHRENK 1989; MESS 1997). Bei *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Castor* (FRAHNERT 1998), *Georychus* und *Bathyergus* (SCHRENK 1989) ist der Recessus maxillaris nur klein.

Recessus glandularis et Recessus maxillaris werden bei den Schläfern medial durch das Maxilloturbinale begrenzt. Diese Merkmalprägung ist ebenfalls bei *Rattus* (RUF 1999), *Mus* (FRICK 1986), *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Tatera* (KADAM 1972/ 73) und *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) zu finden.

FRAHNERT (1998) beschreibt bei *Aplodontia* und *Castor* den Recessus maxillaris als caudal über die Lamina transversalis posterior hinausragend. Damit liegen ähnliche Verhältnisse wie bei *Glis*, *Eliomys*, und ansatzweise auch *Muscardinus*, vor. Bei *Eliomys* und *Glis* ist das caudale Auswachsen des Recessus maxillaris zu beobachten, so dass der Recessus erst im älteren Tier deutlich lateral der Lamina transversalis posterior positioniert ist. Bei *Graphiurus* kann damit das auftreten dieses Merkmals in der Ontogenese nicht ausgeschlossen werden. Bei *Rattus* und *Mus* liegt der Recessus ventral der Lamina transversalis posterior, während er bei *Sigmodon hispidus* und *Acomys* (neonat) (RUF 1999) stets rostral der Lamina positioniert ist.

Tabelle 16: Recessus maxillaris

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Rec. maxillaris	(ventral L.t.p.)	ventral L.t.p.	ventral L.t.p.	rostral L.t.p.	(ventral L.t.p.)	rostral L.t.p.	rostral L.t.p.	ventral L.t.p.	ventral L.t.p.

2.1.17 Recessus ethmoturbinalis und Ethmoturbinalia

Der subcerebral gelegene Recessus ethmoturbinalis entsteht durch das caudale Auswachsen des Antorbitalraumes; er ist in der Pars posterior der Nasenkapsel positioniert (GAUPP 1906a; REINBACH 1952; STARCK 1982). Im Grundplan der Mammalia sind drei Ethmoturbinalia im Recessus ethmoturbinalis enthalten, die ihren Ursprung an der Lamina horizontalis et verticalis des Paries conchalis haben (ZELLER 1989).

Abb.: 17, 18

Muscardinus: 20,5 mm-Stadium - Die Cupula nasi posterior umschliesst mit der Lamina transversalis posterior den Recessus ethmoturbinalis. Im ihm ist das Ethmoturbinale I situiert, dessen Pars anterior als dreieckige Knorpelplatte medial der Crista semicircularis in den Paraspetalraum ragt. Am Fuss der Pars anterior, die in Verbindung mit der Lamina horizontalis steht, entspringt die Pars posterior des Ethmoturbinale I. Caudo-medial liegt der Lamina horizontalis das als einfacher Knorpelstab ausgebildete Ethmoturbinale II auf. Zwischen beide Turbinalia erstreckt sich ein aus der Cupulaseitenwand hervorgehendes Interturbinale, das keinen Kontakt zur Lamina cribrosa besitzt. Am Caudalende des Recessus maxillaris liegt am Umschlagpunkt des Planum antorbitale in die Lamina transversalis posterior das bindegewebig vormodellierte Ethmoturbinale III, das weiter caudal durch einen dorsal ragenden Knorpelstab gestützt wird. Die Ethmoturbinalia verstreichen mit dem Recessus ethmoturbinalis an der Rückwand der Cupula nasi posterior.

Im 26 mm-Stadium ist die Pars anterior des Ethmoturbinale I verknöchert und die Pars posterior rostral ausgewachsen, so dass sie über die Ansatzstelle der Pars anterior hinausragt und dorsal bis an die Lamina horizontalis reicht. Der gemeinsame Ansatz beider Anteile ist aufgebläht und mit Bindegewebe angefüllt, dieser Teil entspricht der Lamina verticalis der Pars oblecta des Paries conchae. Das Interturbinale ist über das Ethmoturbinale II hinaus ausgewachsen, so dass es caudal in der verknöcherten Lamina cribrosa endet. Das Ethmoturbinale II ist am freien Ende der Lamina horizontalis situiert, während das Ethmoturbinale III weiter medial verlagert ist und damit direkt der verknöcherten Lamina transversalis posterior aufliegt.

Das 25 mm-Stadium ist in diesem Bereich vollständig verknöchert. Die Turbinalia sitzen ossifiziert und dorsad verbreitert direkt den Deckknochen auf. Die Cupula nasi posterior ist grösstenteils resorbiert, während die Lamina transversalis posterior verknöchert ist. Gestalt und Ausdehnung der Turbinalia ist unverändert

Glis: In der Pars posterior des Naseninnenraumes existieren keine wesentlichen Unterschiede zwischen 42 mm- und 65 mm-Stadium.

Das Ethmoturbinale I liegt mit der Pars anterior am Caudalende der Crista semicircularis und verbindet sich über einen sehr breiten Ansatzbereich mit der Lamina horizontalis. Die Pars anterior ist mit Bindegewebe angefülltem Lumen versehen, das sich medial öffnet, so dass

die Lamina horizontalis in diesem Bereich verbreitert ist. Von dieser Verbreiterung aus spaltet sich die Pars posterior als parallel verlaufende Lamelle dorsal von der Lamina horizontalis ab, während die Pars anterior in der Lamina cribrosa verstreicht.

Das Ethmoturbinale II erscheint als einfacher Knorpelstab am Medialende der Lamina horizontalis; zwischen Pars posterior des Ethmoturbinale I und Ethmoturbinale II liegt ein Interturbinale, das nach caudal in der Seitenwand der Cupula nasi posterior verstreicht. Caudal des Interturbinale liegt am Fuss des Ethmoturbinale II ein Epiriturbinale, das noch vor dem Übergang in des Ethmoturbinale II in der Lamina cribrosa endet. An der Umbiegestelle der Cupulaseitenwand in die Lamina transversalis posterior erscheint weit caudal das Ethmoturbinale III, das ebenfalls in der Lamina cribrosa verstreicht.

Der Recessus ethmoturbinalis wird auch hier von Cupula nasi posterior, Lamina transversalis posterior und Pars obtecta begrenzt. Im 65 mm-Stadium sind die Strukturen weitgehend resorbiert; der hintere Abschnitt der Nasenkapsel wird durch Maxillare und Frontale begrenzt; die Lamina transversalis posterior ist verknöchert.

Im 120 mm-Stadium ist das Ethmoturbinale I wesentlich weiter ausgewachsen. Die Pars anterior ragt weit rostral und liegt mit einem medialen Ast zwischen Crista semicircularis und Septum nasi, während ein lateraler Ast mit der Lamina horizontalis verschmolzen ist, und die Crista semicircularis so zwischen beiden Ästen eingekeilt wird. Ventral erfolgt der Anschluss an die Lamina verticalis, mit der die Pars posterior des Ethmoturbinale I verbunden ist, beide weisen einen gemeinsamen Ansatz mit der Pars anterior an der Lamina horizontalis auf. Die Pars anterior endet caudal in der Lamina cribrosa. Die Lamina verticalis dient als Basis für das Interturbinale, das am Frontale endet, und als Ursprung für das mit einem Epiriturbinale versehene Ethmoturbinale II, das ebenfalls an der Lamina cribrosa endet. Lateral des Recessus maxillaris liegt das medial orientierte Ethmoturbinale III, das sich caudal an die Basis der Lamina transversalis posterior verlagert, wo es mit einem Epiriturbinale versehen in der Lamina cribrosa verstreicht. Der Recessus ethmoturbinalis ist vollständig von Deckknochen umgeben (Frontale/Maxillare).

Eliomys: In der Ontogenesereihe kann das rostrale Auswachsen der Pars anterior des Ethmoturbinale I beobachtet werden: Es verknöchert und reicht rostral bis an die Crista semicircularis heran, wo es an der ebenfalls ossifizierten Lamina horizontalis ansetzt. Weiter caudal sind Ethmoturbinale I und Lamina horizontalis noch knorpelig gestaltet, die Verknöcherung geht von rostral nach caudal vonstatten. Das Interturbinale liegt rostral des am freien Ende der Lamina horizontalis liegenden Ethmoturbinale II, es verstreicht caudal in der Cupulaseitenwand. An der Lateralseite des Ethmoturbinale II ist ab dem 30 mm-Stadium ein senkrecht stehendes Epiriturbinale erkennbar; das Ethmoturbinale II endet in der Lamina cribrosa. Das Ethmoturbinale III hat im 30 mm-Stadium den Ansatz an der Umbiegestelle des Planum antorbitale in die Lamina transversalis posterior beibehalten, und verstreicht caudal in der Lamina cribrosa. Im 42 mm-Stadium kommt es durch das rostrale Auswachsen der Lamina transversalis posterior dorsal des Recessus maxillaris, am Fuss des Ethmoturbinale II, zu liegen. Durch die Ablösung des medial weisenden Ethmoturbinale III von der Lamina transversalis posterior bildet diese caudal den Nasenboden, während das Turbinale breiter wird und sich dorsal aufrichtet, so dass es am Caudalende der Nasenkapsel in der Lamina cribrosa verstreicht.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium erstreckt sich die Pars anterior des Ethmoturbinale I nur bis auf Höhe des Processus uncinatus, reicht im 26 mm-Stadium jedoch bis an die Crista semicircularis heran. Im jüngeren Tier verbindet sich die Pars anterior länglich-oval mit der Lamina horizontalis und verstreicht dorso-lateral im Bindegewebe, da die Lamina cribrosa in diesem Bereich noch nicht ausgebildet ist. Am Medialende der Lamina horizontalis liegt eine Schleimhautfalte, die erst weiter caudal knorpelig gestützt wird und dem Ethmoturbinale II entspricht; die Pars posterior des Ethmoturbinale I ist noch nicht ausgebildet. Das

2.1.18 Cartilago paraseptalis und JACOBSONSches Organ

Die Cartilago paraseptalis ist als Element des Solum nasi eine Plesiomorphie der Theria (KUHN 1971; ZELLER 1983), deren rostrale Verbindung mit dem JACOBSONSchen Organ jedoch als Autapomorphie der Mammalia angesehen wird (GAUPP 1906a; TOEPLITZ 1920; KUHN 1971; ZELLER 1983, 1989). Der „outer bar“ (BROOM 1896) der Cartilago paraseptalis ist ein Überrest der Seitenwand und bildet den Ringschluss über dem Ductus vomeronasalis (MATTHES 1922; STARCK 1941). REINBACH (1952) nannte diese Struktur Fibula reuniens. Erstreckt sich der knorpelige Nasenboden durchgehend von der Lamina transversalis anterior bis an die Lamina transversalis posterior, liegt eine Cartilago paraseptalis communis vor.

Abb.: 11, 12, 13, 14, 15, 16

Muscardinus: Der mit dem Septum nasi verbundene Processus posterior der Lamina transversalis anterior geht direkt in den Processus paraseptalis anterior über, der parallel zum Septumunterrand verläuft. Die Loslösung von der Nasenscheidewand erfolgt erst, als ausreichender Schutz durch das Praemaxillare gewährleistet wird. Der gesamte Komplex von Nasenseptum und Nasenboden sitzt stempelartig der Glandula nasi infraseptalis auf und wird so indirekt durch das Praemaxillare gestützt. Der am Septum nasi anheftende Abschnitt wird als Processus posterior der Lamina transversalis anterior gewertet, der frei und parallel zur Nasenscheidewand verlaufende Anteil soll als Processus paraseptalis anterior betrachtet werden.

Der Ductus vomeronasalis senkt sich aus dem Cavum nasi in die Halbschale des Processus paraseptalis anterior ein. Durch Auswachsen der medialen Lamelle der Cartilago paraseptalis ist die Öffnung des JACOBSONSchen Organs damit lateral orientiert. Durch die Verbindung von medialer und lateraler Lamelle des Paraseptalknorpels entsteht die Fibula reuniens, die durch erneute latero-dorsale Öffnung den Durchtritt für den Nervus vomeronasalis bildet. Caudal des Ductus nasopalatinus liegt der Paraseptalknorpel im Processus palatinus medialis des Praemaxillare eingebettet, der auf Höhe der Pars anterior des Ethmoturbinale I endet, so dass eine Lücke zum Processus palatinus des Maxillare entsteht. Caudal wird die Knorpelschale des JACOBSONSchen Organs zuerst durch das Maxillare, dann durch den Vomer gestützt. Im Vomer liegt der Processus rostralis der Lamina transversalis posterior, der Anschluss an die mediale Lamelle der Cartilago paraseptalis erhält und diese dorsal verlängert. Das JACOBSONSche Organ endet in diesem Bereich; durch die Verbindung von Paraseptalknorpel und Lamina transversalis posterior wird ein durchgehender knorpeliger Nasenboden in Form einer Cartilago paraseptalis communis gebildet.

Im 25 mm- und 26 mm-Stadium bleibt die Verbindung des Processus paraseptalis anterior mit der Lamina transversalis posterior und dem Septum nasi dorsad bestehen; die Öffnung des JACOBSONSchen Organs ist lateral orientiert.

Im 25 mm-Stadium umwächst die dünne Knochenlamelle des Processus palatinus medialis das JACOBSONSche Organ, so dass nur dorsal ein Stück des Paraseptalknorpels bestehen bleibt. Dadurch tritt keine Fibula reuniens auf, der Paraseptalknorpel wird rostral des Ringschlusses resorbiert; dorsal bleibt das Praemaxillare für den Durchtritt des N. vomeronasalis geöffnet. Der Paraseptalknorpel ist auf ganzer Strecke fast vollständig aufgelöst. Am Caudalende des Praemaxillare übernimmt das Maxillare die Stützfunktion. Das um das Nasenseptum liegende Vomer nimmt ebenfalls an Größe zu und stellt die Verbindung zur Lamina transversalis posterior her.

Im 26 mm-Stadium hingegen bleibt eine durchgehende Cartilago paraseptalis communis erhalten, die in der Gestaltung dem 20,5 mm-Stadium entspricht. Sie liegt in den Deckknochen eingebettet und endet in einem Processus posterior, der in die Lamina transversalis posterior übergeht. Die Unterschiede in der Gestaltung der Cartilago

paraseptalis beruht auf der Variabilität der einzelnen Tiere. Trotz der Existenz einer *Cartilago parasapetalis communis* im 26 mm-Stadium, muss bei *Muscardinus* eine postnatale Reduktion der Struktur angenommen werden.

Glis: Durch den fortgeschrittenen Zustand beider untersuchten Stadien unterscheiden sie sich in der Gestaltung dieses Strukturkomplexes kaum; im folgenden werden 42 mm- und 65 mm-Stadium daher gemeinsam beschrieben.

Caudal der *Glandula nasi infraseptalis* löst sich der *Processus paraseptalis anterior* vom *Septum nasi* und der *Ductus vomeronasalis* schiebt sich von dorsal in die entstandene Dorsalwölbung der *Cartilago paraseptalis*. Der *Processus* wächst lateral aus und verbreitert sich, so dass die Kontaktzone zum *Praemaxillare* vergrößert wird. Der laterale Anteil des *Paraseptalknorpels* wird resorbiert, während die verbreiterte mediale Lamelle weiter ventral auswächst. Der dorsale Abschnitt der medialen Lamelle löst sich und schlägt seitlich um, so dass eine Verbindung zur lateralen Lamelle entsteht. Es wird jedoch keine *Fibula reuniens* im eigentlichen Sinne gebildet, da kein vollständiger Ringschluss der Seitenwand zu beobachten ist. Die Öffnung des *JACOBSON'schen Organs* ist dadurch lateral eingedreht, so dass der weite Durchtritt des *N. vomeronasalis* dorsal orientiert ist.

Caudal des *Ductus nasopalatinus* wird die *Cartilago paraseptalis* vom *Processus palatinus medialis* des *Praemaxillare* unterlagert, der Anschluss an den *Processus palatinus* des *Maxillare* erhält. Auf Höhe des *Ethmoturbinale I (Pars anterior)* erscheint dorsal der medialen Lamelle der *Vomer* in Form zweier Knochenlamellen, die sich medial vereinigen und ventral auswachsen, so dass sie den *Processus palatinus* des *Maxillare* verdrängen. Caudal des *JACOBSON'schen Organs* verbindet sich der längliche *Processus paraseptalis posterior* mit einem lateral des *Vomer* liegenden *Sekundärknorpel*, dem *Processus rostralis* der *Lamina transversalis posterior*. Die *Cartilago paraseptalis* endet als *Processus posterior* im *Vomer*.

120 mm-Stadium - Aus dem *Processus posterior* der *Lamina transversalis anterior* hervorgehend löst sich der knorpelige *Processus paraseptalis anterior* vom *Septumunterrand* ab und bildet eine flache Knorpelschale, in die sich der *Nasenboden* einsetzt. Die mediale Lamelle der *Cartilago paraseptalis* schmiegt sich in einer Knochenmulde des *Praemaxillare* an den Unterrand der *Nasenscheidewand*, wobei im Bereich der Abschnürung des *JACOBSON'schen Organs* der dorsale Abschnitt verbreitert ist. Von dort aus erstreckt sich ein dünner Knorpelstreif ventral, der jedoch keinen vollständigen Ringschluss im Sinne einer *Fibula reuniens* bildet. Die laterale Lamelle ist in diesem Abschnitt unregelmässig und sehr dünn. Sie engt die Öffnung für den *N. vomeronasalis* stark ein ohne einen durchgehenden Verbund mit der medialen Lamelle einzugehen. Caudal der *Fibula reuniens* ist der *Paraseptalknorpel* U-förmig und liegt zwischen *Septum nasi* und *Praemaxillare* eingezwängt. Im Bereich des medialen Eindringens des *Vomer* zwischen beide Knorpelschalen sind *Resorptionerscheinungen* zu beobachten, die mit dem ventralen Auswachsen des *Vomer* zunehmen. Der *Processus palatini medialis* umgreift den *Paraseptalknorpel* lateral, so dass dieser in einer Knochenröhre aus *Praemaxillare/Maxillare* und *Vomer* eingebettet liegt. Am Caudalende des *Foramen incisivum* ist die *Cartilago paraseptalis* vollständig resorbiert. Das *JACOBSON'sche Organ* ist vom *Vomer* umgeben und endet auf halber Höhe des *Recessus maxillaris*.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist der *Processus posterior* der *Lamina transversalis anterior* mit der *Nasenscheidewand* verbunden, bevor er direkt in den *Processus paraseptalis anterior* übergeht. Durch das Auswachsen der medialen Lamelle wird der Ringschluss des *Paraseptalknorpels* gewährleistet, so dass eine vollständige *Fibula reuniens* zustande kommt. Die ventrale Stütze der *Cartilago paraseptalis* bilden wie gewohnt die *Processus palatini* von *Praemaxillare* und *Maxillare*. Der *Vomer* liegt in Form zweier einzelner Knochenplättchen der medialen Lamelle von dorsal auf. Weiter caudal bildet der *Vomer* eine

Knochenspange um den Septumunterrand, die zwischen die Knorpelschalen beider Seiten einwächst und die Cartilago paraseptalis auch ventral abstützt. Im hinteren Abschnitt der Nasenkapsel verbreitert sich der Vomer lateral des Septum nasi flügelartig. Innerhalb dieser Verbreiterung tritt Sekundärknorpel auf, der dorsal des Processus paraseptalis posterior liegt und sich mit diesem ventrad verbindet. Der ventrale Anteil dieses Verbundes wird reduziert, während der dorsale, noch blasenknorpelige Anteil lateral zieht, und sich mit der Lamina transversalis posterior verbindet.

Sowohl im 42 mm-, als auch im 45 mm-Stadium liegen die Processus paraseptales anteriores zwischen den Praemaxillaria beider Seiten eingepfercht, wodurch die Processus steil dorsal weisen und den dorsal aufliegenden Ductus vomeronasalis auch lateral umfassen, bevor die Fibula reuniens den Ringschluss des Paraseptalknorpel bildet.

Den caudalen Abschluss des Nasenbodens bildet der Processus paraseptalis posterior; die Verbindung zur Lamina transversalis posterior wird über das dazwischen geschaltete Vomer gebildet. Im 42 mm-Stadium ist innerhalb des Vomer noch ein Stück Sekundärknorpels erkennbar, das sich mit dem Processus paraseptalis posterior verbindet, jedoch keinen Kontakt zur Lamina transversalis posterior erhält. Im 45 mm-Stadium ist im Vomer nur noch der knorpelige Processus paraseptalis posterior sichtbar. Inwieweit die Verbindung zur Lamina transversalis posterior durch den Vomer hergestellt wird und Synossifikationsvorgänge stattfinden, kann nicht entschieden werden.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium gehen Processus posterior der Lamina transversalis anterior und Processus paraseptalis anterior ineinander über, wobei der rostrale Abschnitt mit dem Septum nasi verbunden ist. Der Ductus vomeronasalis senkt sich dorso-lateral in den Processus ein, so dass die Öffnung des JACOBSONschen Organs lateral liegt. Von der verbreiterten medialen Lamelle der Cartilago paraseptalis löst sich ein Knorpelstück ab, das sich mit der lateralen Lamelle verbindet, ohne eine Fibula reuniens im eigentlichen Sinne zu bilden. Die Öffnung für den N. vomeronasalis ist sehr breit, so dass die Cartilago paraseptalis nur eine weite Halbschale darstellt. Im hinteren Bereich der Nasenkapsel erscheint der Vomer als Knochenspange um die Nasenscheidewand, die medial und ventral zwischen die Paraseptalknorpel ragt. Caudal des im Paraseptalknorpel beherbergten JACOBSONschen Organs sitzt der Processus paraseptalis posterior dem Dorsalende des Vomer aus, wo der Kontakt zur die Lamina transversalis posterior hergestellt wird.

Im 26 m -Stadium wird die Verbindung des Processus paraseptalis anterior mit der Nasenscheidewand gelöst, als die ventrale Abstützung durch das Praemaxillare gewährleistet wird. Die Öffnung des JACOBSONschen Organs ist weiterhin ventral orientiert; durch das Auswachsen der medialen Lamelle wird eine Fibula reuniens ausgebildet. Ventral wird der Paraseptalknorpel von Maxillare und Praemaxillare unterlagert, rostro-caudal liegt der Vomer als zwei schmale Knochenlamellen den medialen Lamellen auf, bevor er medial zwischen die Paraseptalknorpel auswächst. Am Caudalende des JACOBSONschen Organs tritt dorsal des Processus paraseptalis posterior im Vomer Sekundärknorpel auf, der sich mit dem Processus anterior der Lamina transversalis posterior verbindet.

Diskussion: Dem JACOBSONschen Organ werden durch einen als vasomotorische Pumpe fungierenden Venenkomplex Duftstoffe zugeführt; der Ductus nasopalatinus dient deren Zuleitung (KNAPPE 1964; ENGEL 1975; BAILEY 1987; STARCK 1982, 1995). Durch die funktionsbedingten Lageverhältnisse öffnet sich bei den Rodentia das JACOBSON'sche Organ direkt in das Cavum nasi, was insbesondere durch die Caudalverlagerung der Incisivenalveole hervorgerufen wird; dies stellt ein plesiomorphes Merkmal der Rodentia dar (SCHRENK 1989; MESS 1997). WÖHRMANN-REPENNING (1980, 1981, 1984, 1993) hat sich am eingehendsten mit Bau und Funktion des Vormeronasalorgans und des Ductus nasopalatinus der Nager auseinander gesetzt, allerdings ohne systematische Zielsetzungen.

Die Cartilago paraseptalis dient als Rest der ursprünglichen Medialwand der Nasenkapsel nicht nur dem Schutz des JACOBSONSchen Organs, sondern auch als Stütze des primären Gaumens. Die Öffnung des JACOBSONSchen Organs in der Cartilago paraseptalis ist bei den Gliridae dem Grundplan der Rodentia folgend lateral orientiert (MESS 1997); ebenso: *Rattus*: YOUSSEF 1966, *Sciurus*, *Castor*: FRAHNERT 1998.

Die Ausbildung einer Fibula reuniens stellt ebenfalls ein Grundplanmerkmal der Glires dar (MESS 1997), in dem sich die Gliridae plesiomorph zeigen. Bei *Eliomys*, *Glis* und *Graphiurus* wird der Ringschluss durch die mediale Lamelle erst in älteren Ontogenesestadien vollbracht; er fehlt auch den frühen Stadien von *Sciurus* (FRAHNERT 1997), *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) und *Galea* (da SILVA NETO 1996).

Eine Cartilago paraseptalis communis ist ein für Säugetiere primitives Merkmal (SCHRENK 1989) und tritt bei den meisten Nagetieren nur frühontogenetisch auf, sie wird spätontogenetisch resorbiert (*Castor*, *Sciurus* (erst ab 30 mm SSL): FRAHNERT 1998; *Xerus*, *Arvicola*: FAWCETT 1923/ 1917; *Myocastor*: BECK 1997; *Ctenomys*, *Bathyergus*, *Georychus*, *Pedetes*: MESS 1997/ SCHRENK 1989). Die Schläfer zeigen in frühen Ontogenesestadien ebenfalls eine Cartilago paraseptalis communis, die bei *Muscardinus*, *Glis* und *Eliomys* wieder aufgelöst wird. Durch das Eindringen des Vomer in diese Region wird in fortgeschrittenen Ontogenesestadien der Processus paraseptalis posterior meist resorbiert und die Verbindung zur Lamina transversalis posterior gelöst (FAWCETT 1919; TOEPLITZ 1920; KUHN 1971). Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass der bei *Graphiurus* beobachtete durchgehende Nasenboden spätontogenetisch (neonat) wieder resorbiert wird. Bezüglich des Grundplanes der Rodentia verhalten sich die Bilche damit plesiomorph, da sie eine Cartilago paraseptalis anterior konservieren.

Aplodontia (FRAHNERT 1998) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) weisen neonat eine Cartilago paraseptalis communis auf, während bei *Rattus* (RUF 1999) und *Mus* (FRICK 1986) nur eine Cartilago paraseptalis anterior existiert.

Bei allen untersuchten Stadien der Schläfer steht der Processus paraseptalis posterior in Verbindung mit der Lamina transversalis posterior. Dieser Kontakt wird in den jüngeren Stadien durch die Verbindung des ventral im Vomer gelegenen Processus paraseptalis posterior mit dem weiter dorsal im Vomer positionierten Processus rostralis der Lamina transversalis posterior gewährleistet. Ob in den älteren Tieren die knöcherne Verbindung durch Resorption oder durch Ersatzverknöcherung der knorpeligen Anteile vollzogen wird, kann anhand der hier vorliegenden Stadien nicht geklärt werden. FRAHNERT (1998) beschreibt bei *Sciurus*, *Castor* und *Aplodontia* einen aus Sekundärknorpel bestehenden Anteil des Processus paraseptalis posterior, der von ventral nach lateral zieht, und somit den Kontakt zur Lamina transversalis posterior bildet. In den älteren Stadien ist ebenfalls nicht festzustellen ob der Processus verknöchert oder resorbiert wird. Bei *Rattus* (RUF 1999) tritt nur ein kurzer Processus paraseptalis posterior auf, der nie in Kontakt mit der Lamina transversalis posterior tritt, und schnell wieder resorbiert wird. Ein Processus paraseptalis posterior fehlt *Mus* (FRICK 1986), *Apodemus* (SCHRENK 1989), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) und *Tatera* (KADAM 1972, 1973), wie er innerhalb der Muroidea typischerweise insgesamt nur stark reduziert angelegt wird (RUF 1999).

Tabelle 18: Cartilago paraseptalis

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Cartilago para. anterior	+	+	+	+	Cart. para. comm.	+	+	+	+
Öffnung Organo Jacobson	lateral	lateral	lateral	lateral	lateral	lateral	lateral	lateral	lateral
Fibula reuniens	(+)	(+)	+	+ spätont.	+ spätont.	+ spätont.	+ spätont.	+ spätont.	+ spätont.
Proc. para. posterior	+ juvenil	+ juvenil	+ juvenil	+	+ juvenil	+ juvenil	+ juvenil	(+) sehr kurz	-

2.1.19 Ductus nasopalatinus und Knorpel des Munddaches

Die isoliert in der Papilla palatina liegende Cartilago papillae palatinae verschliesst durch Zungendruck den Ductus nasopalatinus (ESTES 1972; MAIER 1980). Die Cartilago papillae palatinae liegt caudal des Ductus nasopalatinus und stellt ein plesiomorphes Merkmal der Eutheria dar (STURM 1937, STARCK 1941; 1967; KUHN 1971); die den Ductus nasopalatinus lateral stützende Cartilago ductus nasopalatini wird als Autapomorphie der Eutheria gewertet (TERRY 1917; STURM 1937; STARCK 1962; ZELLER 1983;1989).

Abb.: 12, 13, 14

Muscardinus: Während im 20,5 mm-Stadium keine Knorpelstrukturen innerhalb der Papilla palatina auszumachen sind, tritt ab dem 25 mm-Stadium im Munddach ein ungleichmässig geformter Knorpel auf, der senkrecht zwischen den Ductus nasopalatini liegt. Diese Cartilago papillae palatinae tritt im letzten Drittel der schräg ventro-caudal verlaufenden Ductus nasopalatini auf und erstreckt sich bis an das Munddach.

Glis: Während in dem schon recht reifen 42 mm-Stadium von *Glis* keine Knorpel im Munddaches auftreten, ist im 65 mm-Stadium eine Cartilago papillae palatinae medial zwischen den Ductus palatinus ausgebildet. Die längliche Knorpellamelle liegt im letzten Drittel horizontal zwischen den beiden Verbindungsgängen und endet an der Öffnung der Ductus nasopalatini in die Mundhöhle.

Am Caudalende des Ductus nasopalatinus treten noch zwei weitere Knorpel in der Papilla palatina auf, die sich dorsal der beiden Ductus befinden und diese als dreieckiges Dach begrenzen. Beide Knorpel liegen weit caudal und sind nur über eine kurze Strecke ausgebildet; sie verstreichen ohne ventrad auszuwachsen oder die Ductus zu umgreifen. Diese zusätzlichen Knorpel sollen als "Cartilago ductus nasopalatini" bezeichnet werden.

120 mm-Stadium - Rostral der Öffnung des Ductus nasaopalatinus in die Mundhöhle liegt medial zwischen den Ductus ein längliches Knorpelstück: die Cartilago papillae palatinae füllt die gesamte Papilla palatinia aus. Im hinteren Drittel liegen dorsal der Ductus nasopalatini

zwei über den Ductus angeordnete kappenartige Knorpelstücke, die caudal zusammen mit der Cartilago papillae palatinae im Bindegewebe verstreichen.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist kein Knorpel zwischen den beiden Ductus nasopalatini ausgebildet. Im 42 mm-Stadium tritt jedoch eine längliche Cartilago papillae palatinae zwischen den beiden Ductus auf, die sich im 45 mm-Stadium zu einem breitflächigen Dreieck vergrößert.

Graphiurus: In beiden Stadien werden die Ductus nasopalatini nicht von Knorpeln begleitet. Das Auftreten einer Cartilago papillae palatinae in älteren Entwicklungsstadien ist jedoch zu vermuten.

Diskussion: Der Ductus nasopalatinus erstreckt sich bei den Rodentia im Nasenboden von dorso-rostral nach ventro-caudal und mündet in die Mundhöhle. Als plesiomorphes Merkmal der Eutheria ist medial zwischen den beiden Ductus bei fast allen Rodentia eine Cartilago papillae palatinae ausgebildet. Sie tritt nicht nur bei den Schläfern, sondern auch bei den Hystricognathi (MESS 1997), *Sciurus*, *Castor* (FRAHNERT 1998), *Rattus*, *Mus* (WÖHRMANN-REPENNING 1981b/1984), *Otomys*, *Rhabdomys* (ELOFF 1948/1951), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Apodemus*, *Lemmus* und *Jaculus* (SCHRENK 1989) auf. Da die Cartilago papillae palatinae eine spätontogenetische Bildung ist, kann nicht ausgeschlossen werden, dass dieser Knorpel postembryonal auch bei anderen Nagetieren auftritt, so wie es FRAHNERT (1998) bei *Aplodontia* annimmt, und wie es für *Graphiurus* zu vermuten ist.

MESS (1997) homologisiert die bei den Rodentia weit caudal auftretende Cartilagine mit den im Grundplan der Eutheria auftretenden Cartilagine ductus nasopalatini trotz der unterschiedlicher Lageverhältnisse; Sie stellt dieses Merkmal damit in den Grundplan der Rodentia. Bei den Gliridae sind zusätzliche Verknorpelungen der Papilla palatina nur in einem fast geburtsreifen Stadium von *Glis* zu beobachten. Konträr zu den Beschreibungen der Cartilagine ductus nasopalatini von MESS (1997) an den Hystricognathi, liegen diese jedoch nicht lateral der Ductus, noch umgreifen sie diese oder finden Kontakt zur Cartilago papillae palatinae (ebenso *Sciurus*: FRAHNERT 1998). Da dieser Knorpel nur bei *Glis* beobachtet wurde, kann er nicht weiterführend bewertet werden. Laut RUF (1999) fehlt eine Cartilago ductus nasopalatini allen untersuchten Muroidea auch in älteren Ontogenesestadien, ebenso wie er den anderen Gliridae fehlt.

Tabelle 19: Knorpel des Munddaches

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Cartilago papillae palatinae	+	+	+	(-)	(-)	+	+	+	+
"Cartilago ductus nasopalatini"	-	+	-	-	-	-	+	-	-

2.1.20 Foramen epiphaniale und Nervus ethmoidalis anterior

Das zwischen den Cartilagine parietotectalis et paranasalis gelegene Foramen epiphaniale dient dem Durchtritt des Ramus externus des Nervus ethmoidalis anterior, der ein Ast des N. nasociliaris darstellt (GAUPP 1906b; TERRY 1917; DE BEER 1937; ZELLER 1983). Das Foramen markiert die Trennung zwischen Pars anterior des Paries von der Pars lateralis und die des Tectum vom Paries nasi.

Abb.: 13, 15

Muscardinus: Der Nervus ethmoidalis zieht im 20,5 mm-Stadium aus der Orbita durch den dorsalen Teil der Fissura orbitonasalis. Er liegt lateral der Bulbi olfactorii und damit extradural. Durch das Foramen cribroethmoidale der Lamina cribrosa gelangt er letztlich in die Nasenkapsel. Entlang der Ansatzstelle der Crista semicircularis verfolgt der Nerv seinen Weg weiter rostral, durchstösst deren Basis und gelangt über das Foramen epiphaniale an die Aussenfläche der Nasenkapsel, wo er noch eine Strecke innerhalb des nur sehr seichten Sulcus horizontalis weiter rostral zu verfolgen ist.

Für den Durchtritt aus der Orbita in den Recessus supracribrosus ist im 25 und 26 mm-Stadium ein Foramen ethmoidalis anterior im Processus orbitalis des Frontale ausgebildet. Von dort zieht der Nerv an der Lateralseite über die Lamina cribrosa hinweg, die bis auf den Limbus paracribrosus vollständig verknöchert ist. Nach dem Durchtritt durch das Foramen cribroethmoidale verläuft der Nerv lateral der ebenfalls verknöcherten Crista semicircularis. Am Foramen epiphaniale ist zum Übergang auf das Nasendach medial noch ein knorpeliger Rest des Tectum nasi bis an das Septum nasi heran erhalten, den lateralen Abschluss bildet die ossifizierte Basis der Crista semicircularis.

Glis: Im 42 und 65 mm-Stadium ist für den Durchtritt des N. ethmoidalis in den Recessus supracribrosus auch bei *Glis* ein Foramen ethmoidale anterior im Frontale ausgebildet. Nach der Überquerung der Lamina cribrosa gelangt der Nerv jedoch nicht direkt durch das Foramen cribroethmoidale in den Naseninnenraum, sondern zieht lateral von diesem durch eine zusätzliche Öffnung im Limbus paracribrosus. Nach dem medialen Verlauf entlang der Crista semicircularis durchbricht der N. ethmoidalis deren Basis, gelangt auf die Lateralseite, und tritt durch das stets vom Tectum nasi umschlossene Foramen epiphaniale an die Oberfläche der Nasenkapsel. Der Sulcus horizontalis ist nicht als Einsenkung im Tectum nasi erkennbar. Der Nerv zieht jedoch lateral über das Tectum hinweg und gelangt in der tiefen Abgrenzungsfurche des Tectum nasi zu dem im Inneren verlaufenden Recessus frontalis weiter rostral.

Beim adulten Siebenschläfer hat sich der Verlauf des Ethmoidalnerven nicht verändert. Die Basis der Crista semicircularis liegt direkt den Deckknochen an, so dass kein Foramen epiphaniale mehr im Tectum ausgebildet ist. Der Nerv zieht ventral der Deckknochen rostral.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium von *Eliomys* ist im Frontale ein Foramen ethmoidalis anterior zu erkennen, nach dessen Durchtritt der Nervus ethmoidalis lateral der Bulbi olfactorii und medial des Limbus paracribrosus rostral verläuft. Nach der Durchquerung des weiten Foramen cribroethmoidale verläuft er medial der Crista semicircularis, wo er um das Nasendach zu durchbrechen durch das Foramen epiphaniale an die Aussenfläche der Nasenkapsel gelangt. Der Sulcus horizontalis ist als Einbuchtung des Tectum nasi dorsal der Crista semicircularis zu erkennen und wenig deutlich.

Ab dem 45 mm-Stadium sind alle mit dem Verlauf des Nerven assoziierten Strukturen verknöchert, nur noch am Foramen epiphaniale wird die mediale Begrenzung durch einen knorpeligen Rest des Tectum nasi sichtbar, den lateralen Abschluss bildet die ossifizierte Crista semicircularis. Der grundsätzliche Verlauf des Nerv bleibt jedoch unverändert.

Graphiurus: Der N. ethmoidalis anterior gelangt im jüngeren Tier durch die Fissura orbitonasalis aus der Orbita in den Recessus supracribrosus; das Frontale ist in diesem Bereich noch nicht ausgebildet. Nach seinem Verlauf lateral des Limbus paracribrosus zieht er durch die noch sehr undifferenzierte Lamina cribrosa; dadurch ist noch kein eigenständiges Foramen cribroethmoidale zu erkennen. Der Nerv taucht aus dem Bindegewebe unter das Nasendach und zieht medial der Basis der Crista semicircularis rostral. Er durchbricht die Basis der Crista semicircularis durch das Foramen epiphaniale; ein Sulcus horizontalis ist jedoch nicht im Tectum nasi erkennbar.

Im 26 mm-Stadium ist im Processus orbitalis des Frontale ein Foramen epiphaniale anterius ausgebildet, und der Nerv zieht weit dorsal am Limbus paracribrosus über die nun ausdifferenzierte Lamina cribrosa hinweg rostral. Durch das nun ausgebildete Foramen cribroethmoidale gelangt er in die Nasenkapsel und zieht medial der Crista semicircularis durch das Foramen epiphaniale auf die Tectumaussenseite.

Diskussion: Der Verlauf des Nervus ethmoidalis anterior, wie er hier bei den Gliridae beschrieben wurde, entspricht laut MESS (1997) dem Grundplan der Glires und somit auch der Rodentia. Der Nerv zieht dabei aus der Orbita durch die Fissura orbitonasalis in die Schädelhöhle, um unter der Dura mater die Lamina cribrosa zu überqueren, die er durch das Foramen epiphaniale wieder verlässt. In älteren Tieren kann der Durchtritt in die Schädelhöhle durch das Foramen epiphaniale anterius des Frontale stattfinden und das Foramen epiphaniale ist knöchern umschlossen. Frühontogenetische Untersuchungen zeigen, dass das Foramen epiphaniale durch das Umwachsen des Tectum nasi durch die Pars lateralis des Parietals entsteht (SCHRENK 1989).

2.2 REGIO ORBITOTEMPORALIS

Die Regio orbitotemporalis bildet den Verbindungsbereich zwischen Nasen- und Ohrkapsel. Die dort auftretenden Skelettelemente lassen sich sowohl dem primären Cavum cranii, als auch dem Cavum epiptericum der Säugetiere zuordnen. Die Bestandteile sind im Bodenbereich Septum interorbitale und Lamina trabecularis et hypophyseos; lateral die Pilae prä- und postopticae, sowie in der Seitenwand Commissura orbitonasalis, Ala orbitalis und Commissura parieto-orbitalis. Die dem Ansatz der Augenmuskulatur dienende Ala hypochiasmatica wird meist in die mediale Begrenzung des Foramen opticum integriert; der Processus alaris verbindet die caudale Schädelbasis und die Ala temporalis, während die Commissura alicochlearis das Foramen caroticum von lateral begrenzt.

2.2.1 Lamina trabecularis und Septum interorbitale

Der von FAWCETT (1921) als „central stem“ definierte Bereich der Schädelbasis wird aus der rostralen Lamina trabecularis (NORDENBOOS 1905, MATTHES 1923) und der caudal gelegenen Lamina hypophyseos (TERRY 1917) gebildet. Die Lamina trabecularis (NORDENBOOS 1905) entspricht dem aus dem Septum nasi hervorgehenden rostralen Abschnitt des Cavum cranii, der in direktem Kontakt mit den Radices anteriores pilae präopticae steht. Im Bereich der Pila postoptica geht die Trabekelplatte in die Polplatte (MATTHES 1922) über; verknöchert wird dieser Abschnitt als Praesphenoid der Eutheria angesprochen. Die Lamina hypophyseos erstreckt sich von der Pila postoptica bis an die Crista transversa; sie stellt caudal der Processus alares über die Commissurae basicochleares die Verbindung zur Ohrkapsel her. Im verknöcherten Zustand wird der Abschnitt medial der Processus alares als Basisphenoid bezeichnet.

Abb.: 19, 20, 21, 22, 23, 24

Muscardinus: Im 20,5 mm-Stadium geht die Lamina trabecularis direkt aus dem Septum nasi hervor; ein Septum interorbitale per Definition ist nicht ausgebildet. Sie erstreckt sich als hochovale Knorpelplatte caudal, wo sie zuerst zwischen den Processus posterior der Cupula nasi posterior, dann zwischen den Radices anterior pilae praeopticae eingebettet liegt. Das an die Fissura orbitonasalis angeschlossene Foramen suprasedptale liegt zwischen der Wurzel der Pila praeoptica, dem rostralen Anteil der Ala hypochiasmatica und der Trabekelplatte, so dass diese Strukturen voneinander getrennt vorliegen. Im weiteren Verlauf liegt das Foramen opticum zwischen Pila praeoptica und der ebenfalls mit der Trabekelplatte verbundenen Pila postoptica. Die Medialgrenze des Foramen opticum, und damit die Lateralgrenze der Lamina trabecularis, bildet die mit Augenmuskeln versehene Ala hypochiasmatica. Dorsad ist keine Fovea hypochiasmatica ausgebildet.

An der Pila postoptica findet der Übergang der Trabekelplatte in die Polplatte statt. Caudal der Pila postoptica liegt die mit ersten Knochenbälkchen versehene Lamina hypophyseos. Dorsal ist eine schwache Fovea hypophyseos, samt einem als medialen Einschnitt erkennbarer Canalis hypophyseos ausgebildet. Medial des teilweise noch unverknöcherten Pterygoids liegt das länglich breite Basisphenoid, das über die Processus alares lateral Anschluss an die noch knorpelige Ala temporalis erhält. Caudal der Ala temporalis erfolgt über die Commissura basicochlearis die Verbindung zur Ohrkapsel und der Übergang in die chondrale Parachordalplatte.

Im älteren Stadium (25 mm) sind die meisten Strukturen der Schädelbasis ossifiziert. Am rostralen Übergang aus dem Septum nasi bleibt die Lamina trabecularis knorpelig zwischen der ossifizierten Rückwand der Cupula nasi posterior und der verknöcherten Pila praeoptica erhalten. Das Foramen suprasedptale trennt auch hier die Pila praeoptica und den rostralen Anteil der Ala hypochiasmatica von der Trabekelplatte ab. Die Trabekelplatte verknöchert im Ansatzbereich der ebenfalls ossifizierten Pila postoptica zum Praesphenoid. Caudal der Pila postopticae bleibt ein Teil der Lamina hypophyseos knorpelig erhalten, bevor sie ersatzverknöchert als breit rechteckiges Basisphenoid vorliegt. Processus pterygoideus und Processus alaris verbinden die Schädelbasis mit dem Pterygoid, bzw. Alisphenoid, der Anschluss an die Ohrkapsel erfolgt über die Commissura basicochlearis anterior.

Glis: 42 mm-Stadium - Vom Septum ragt die Lamina trabecularis rechteckig-oval zwischen die Processus posteriores der Cupula nasi posterior, und geht homokontinuierlich in die Radices anteriores der Pila praeopticae über. Durch die Verbindung der Lamina trabecularis mit der Ala hypochiasmatica ist diese länglich oval gestaltet. In diesem Bereich wird die Lamina trabecularis lateral durch das Palatinum umschlossen und beginnt von ventral zu verknöchern.

Am Übergangsbereich in die knorpeligen Pila postopticae liegt eine seichte Fovea hypochiasmatica vor. Caudal der Pila postoptica erscheint die Lamina hypophyseos als dorsad aufgewölbte, breite Knorpelplatte. Sie ist ventral mit dem Pterygoid verbunden und geht lateral in die knöchernen Processus alares über. Als Basisphenoid steht die Polplatte mit den chondralen Commissurae basicochleares in Kontakt; es erfolgt der Anschluss an die Parachordalplatte.

120 mm-Stadium - An die durch das Frontale umschlossene Rückwand der Cupula nasi posterior schliesst das breitflächige Praesphenoid an, das aus dem ossifizierten Nasenseptum hervorgeht und durch die ausladende Pila praeoptica den gesamten ventro-lateralen Bereich der Schädelbasis umfasst. Das Palatinum schliesst ventral an das Praesphenoid an, das als Ansatz für die ausgeprägte Augenmuskulatur dient. Im Foramen opticum präsentiert sich das Praesphenoid hoch-oval, ist durch die fehlende Wurzel der Pila praeoptica jedoch weniger ausladend dimensioniert. Im hinteren Drittel des Foramen

opticum liegen ventral zwei laterale Knochenzapfen, die als Ala hypophysmatica stark mit Augenmuskulatur behaftet sind. Durch die Abflachung des Praesphenoid im Foramen opticum liegt die Ala hypochiasmatica nun lateral und findet im vorderen Winkel Kontakt zur Pila postoptica, wo auch der Übergang in das Basisphenoid stattfindet.

Das Basisphenoid bildet als länglich breite Knochenplatte die Schädelbasis, die ventral durch das Palatinum gestützt wird und in den Processus alaris übergeht. Der caudale Anschluss an die Pars cochlearis capsula auditiva erfolgt durch die Commissura alicochlearis.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist im Bereich der Cupula nasi posterior ein Foramen suprasedale ausgebildet, so dass kein direkter Kontakt zu der hochoval gestalteten Lamina trabecularis besteht. Die von der Pila praeoptica ausgehende Ala hypochiasmatica ist mit der seitlich verbreiterten Lamina trabecularis verbunden; die Ala hypochiasmatica bildet somit die Medialgrenze des Foramen opticum und verstreicht rostral der Pila postoptica in der Trabekelplatte. Die Lamina trabecularis sitzt ventral dem Palatinum auf und wird auch lateral von diesem umgriffen, wobei sie sich stark abrundet. Beim Übergang in die Lamina hypophysseos wird der „central stem“ breit oval und verknöchert zum Basisphenoid, das die ventrale Verbindung zur Oticalregion herstellt.

In den fast geburtsreifen Stadien (42 und 45 mm) liegt die Lamina trabecularis länglich oval zwischen den knorpeligen Processus posteriores der Cupula nasi posterior, wobei sie ventral durch das Maxillare und lateral durch den Processus orbitalis des Frontale umschlossen wird. Die als Orbitosphenoid verknöchert vorliegende Pila praeoptica verbindet sich caudal mit der ebenfalls ossifizierten Ala hypochiasmatica und dem Praesphenoid. An der Radix pilae postopticae trennt ein chondral erhaltenes Teilstück der Lamina hypophysseos das Praesphenoid vom Basisphenoid, das sich bis an die Ohrkapsel erstreckt.

Graphiurus: 14 mm-Stadium - Vom Nasenseptum aus ragt die hochovale Lamina trabecularis zwischen den Cupulae nasi posteriores caudad. Das Foramen suprasedale trennt sowohl die Radix anterior pilae praeopticae, als auch die weiter caudal auftretende Ala hypochiasmatica von der Lamina trabecularis. Während die Radices vollständig von der Trabekelplatte getrennt sind, ist die mit den Muskelfasern der Mm. recti versehene Ala hypochiasmatica nur rostral abgegliedert. Caudal geht die Ala hypochiasmatica in die Trabekelplatte über, wodurch der Übergangsbereich in die Pila postopticae ebenfalls verbreitert wird. Dorsal ist eine seichte Fovea hypochiasmatica erkennbar.

Caudal der Pila postoptica ist die Lamina hypophysseos vollständig abgerundet und findet über die Processus alares Anschluss an die Ala temporalis. In diesem Bereich ist die Polplatte durch den dorsalen Canalis hypophysseos deutlich zweigeteilt. Das Pterygoid liegt ventral der Lamina hypophysseos knorpelig im Bindegewebe vor, caudad erfolgt die Anbindung an die chondrale Commissura basicochlearis.

26 mm-Stadium - Auch im älteren Tier bleiben Radix anterior und Ala hypochiasmatica durch das Foramen suprasedale von der Trabekelplatte getrennt. Diese liegt als abgerundeter Knorpelstab vor, der beim Übergang in die von der Pila praeoptica ausgehenden Ala hypochiasmatica lateral verbreitert ist und dem Palatinum direkt aufsitzt. Caudal der Pila postoptica tritt die Lamina hypophysseos mit dem nun ossifiziert vorliegenden Processus pterygoideus in Kontakt, und ist über die Processus alares mit der teilweise verknöcherten Ala temporalis verbunden, so dass ein zusammenhängender Komplex vorliegt. Im rostralen Abschnitt der Fovea hypophysseos ist im verknöcherten Basisphenoid weiterhin die durch den Canalis hypophysseos hervorgerufene Einkerbung zu erkennen; die Knochenplatte ist jedoch durchgehend und nicht mehr zweigeteilt. Im Bereich der Verbindung mit der Commissura basicochlearis anterior liegt die knorpelige Parachordalplatte.

Diskussion: Der rostrale Teil der Lamina trabecularis wird als Septum interorbitale bezeichnet, wenn dieser frei im Chondrocranium liegt und deren Höhe die Breite deutlich übertrifft (MESS 1997). In der Evolution der Mammalia wurden wenigstens Teile des Septum interorbitale durch das Auswachsen des Recessus ethmoturbinalis in die Nasenkapsel integriert (FISCHER 1901; GAUPP 1906); eine genaue Ausführung gibt SCHRENK (1989). Steht die Nasenkapsel von Beginn an in Verbindung mit der Pila praeoptica, tritt in keinem Stadium ein Interorbitalseptum auf, wie etwa bei *Pedetes* (SCHRENK 1989). Bei *Ctenodactylus* hat SCHRENK (op.cit) ein sekundär entstandenes Septum interorbitale festgestellt, das durch Rückbildung der Cupula posterior ursprüngliches Septum nasi wieder exponiert worden ist. Allerdings gilt diese Feststellung nur bei Betrachtung des Chondrocranium, da in Wirklichkeit das Septum interorbitale durch die verhöhten Processus alveolares des Maxillare verdeckt wird. Bei Primaten kommt es ebenfalls häufiger zur sekundären Ausbildung eines Septum interorbitale (Maier 1983; 2000).

Bei den Gliridae liegt nach dieser Definition kein Septum interorbitale vor; es sind insbesondere die Processus ascendentes des Palatinum, welche hinter der Cupula posterior den vordersten, vertikale gestellten Teil der Lamina trabecularis verdecken. Auch die verbreiterten Pila praeoptici tragen zur seitlichen Abdeckung bei. Am ehesten wäre noch bei *Graphiurus* von einem geringfügig ausgebildeten Septum interorbitale zu sprechen.

YOUSSEF (1966) bezeichnet bei *Rattus* den zwischen Cupula nasi posterior und Radix anterior pila praeopticae frühontogenetisch auftretenden frei liegenden Teil der Lamina trabecularis als kurzes Septum interorbitale (contra: RUF 1999), ebenso wie bei *Anomalurus*, *Jacclus*: SCHRENK (1989), *Arvicola*: FAWCETT (1917), *Tatera*: KADAM (1972/73), *Xerus*: FAWCETT (1923), *Erethizon*: STRUTHERS (1927), *Otomys*: ELOFF (1948) und *Mesocricetus*: RAJTOVA (1972a) ein Septum interorbitale vorhanden sein soll. Bei allen Muroidea hingegen ist eine quere ovale Knorpelplatte als Lamina trabecularis zu finden (RUF 1999), die in vergleichbarer Form bei den Schläfern vorkommt.

Durch das nur vereinzelte Auftreten und den ungleichwertigen Bildungsmodus des Septum interorbitale nimmt MESS (1998) an, dass im Grundplan der Glires kein Septum interorbitale enthalten ist; die hier erhaltenen Ergebnisse unterstützen dieses Postulat, womit die Gliridae den plesiomorphen Merkmalszustand der Rodentia präsentieren. STARCK (1960/69), SCHLIEMANN (1966) und SCHRENK (1989) sehen die Existenz des Interorbitalseptum ohnehin konstruktiv bedingt und damit nicht als phylogenetisch relevant an.

Die Lamina hypophyseos erstreckt sich bei den Gliridae von der Trabekelplatte bis an die Parachordalplatte, wo keine deutliche Crista transversa als Grenzstruktur auftritt. Sie ist über die Processus alares mit der Ala temporalis verbunden und wird ersatzverknöchert zum Teil des Basisphenoid. Derart gestaltet stellt die Lamina hypophyseos ein plesiomorphes Merkmal der Glires dar (SCHRENK 1989; MESS 1998). Die Crista transversa ist bei den Rodentia allgemein nur schwach ausgebildet (SCHRENK 1989), Ausnahmen dazu stellen *Castor* (KARGER 1988) und *Erethizon* (STRUTHERS 1927).

Eine Fossa hypophyseos ist bei den Schläfern nur schwach, die Hypophyse selbst liegt weiter caudal zwischen den Ohrkapseln, verlagert sich jedoch mit Abklingen der Kyphose in älteren Ontogenesestadien rostral vor die Parachordalplatte. Ein Canalis hypophyseos als Verbindung zwischen Adenohypophyse und Hypophyse kann in der Parachordalplatte ausgebildet sein. Dieses Merkmal ist innerhalb der Nager äusserst unterschiedlich. Während bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) auch in jüngeren Stadien kein Canalis hypophyseos erkennbar ist, ist er bei *Cavia* (DIERBACH 1985) bis in postnatale Phasen erhalten.

2.2.2 Ala hypochiasmatica

Die Ala hypochiasmatica (VOIT 1909) stellt an der Trabekelplatte die mediale Begrenzung des Foramen opticum dar und dient dem Ansatz der geraden Augenmuskulatur.

Abb.: 20, 21

Muscardinus: Im 20,5 mm-Stadium erstreckt sich das Foramen suprasedale bis an das Foramen opticum, so dass die Radix der Pila praeopticae stets von der Trabekelplatte getrennt bleibt. In diesem Bereich stellt die Medialgrenze des Foramen opticum ein aus der Pila praeoptica hervorgehendes, und parallel zur Trabekelplatte verlaufendes Knorpelstück dar, das erst mit der Dorsalwendung des Sehnervs Anschluss an die Lamina trabecularis erhält und so die Ala hypochiasmatica bildet. Sie stellt einen ventral weisenden Fortsatz dar, der mit Augenmuskeln versehen die Lamina trabecularis lateral verbreitert. Caudal verkleinert sich die Ala hypochiasmatica zu schwachen Ausbuchtungen im Dorsalbereich der Trabekelplatte, an die die Pila postoptica ansetzt. In diesem Bereich sind keine Augenmuskeln mehr vorhanden.

Im älteren 25 mm-Stadium sind alle Strukturen der Region verknöchert. Der medio-rostrale Abschnitt des Orbitosphenoid, d.h. die Wurzel der Pila praeoptica, geht homokontinuierlich in die Ala hypochiasmatica über, die sich bis in das Foramen opticum hinein erstreckt, wo sie parallel zur Trabekelplatte liegt. Die Ala hypochiasmatica liegt in Form breiter Lateralfügel am Praesphenoid und dient als Ursprungsort für die ausgeprägten Muskelzüge der Mm. recti. Sie zieht caudal und geht direkt in die Pila postoptica über.

Glis: Im 42 mm-Stadium bleibt der mediale Anteil der Radix anterior als laterale Verbreiterung der Trabekelplatte erhalten und reicht in Form der Ala hypochiasmatica caudal das Foramen opticum. Die Ala hypochiasmatica dient dort der Anheftung der Mm. recti. Rostral der Pila postoptica verstreicht die Ala hypochiasmatica vollständig in der Lamina trabecularis, die an die Pila postoptica anschliesst und die Medialgrenze des Foramen opticum bildet.

120 mm-Stadium - Beim adulten Siebenschläfer wechselt der Ansatz der Augenmuskulatur von den seitlichen Fortsätzen der Pila praeoptica auf Knochenzapfen dorsal der Palatini. Die Ala hypochiasmatica liegt als lateral ragende Muskelansatzstelle an der Ventralseite des Praesphenoid. Sie erscheint im hinteren Drittel des Foramen opticum und zieht von dort in den vorderen Winkel der Pila postoptica. Durch die Abflachung des Praesphenoid im diesem Bereich kommt die Ala hypochiasmatica an der Lateralseite des Praesphenoid zu liegen und verbreitert dieses seitlich.

Eliomys: Im 30 m -Stadium tritt zwischen Trabekelplatte und Radix anterior pilae praeopticae ein Foramen suprasedale auf. Rostral bildet die von der Pila praeoptica ausgehende Ala hypochiasmatica die Medialgrenze des Foramen opticum, die jedoch rostral der Pila postoptica vollständig in der Lamina trabecularis verstreicht, wobei sie stets mit Augenmuskeln assoziiert ist.

Ab dem 42 mm-Stadium sind alle Strukturen zum Orbitosphenoid verknöchert, während die Trabekelplatte noch chondral vorliegt. Im rostralen Bereich des Foramen opticum erstreckt sich die Ala hypochiasmatica in Form eines breiten und prominenten Knochenvorsprungs caudal. Caudal verknöchert die Lamina trabecularis zum Praesphenoid, so dass beide Strukturen synossifizieren. Die Ala hypochiasmatica wird hier auf dorsale Vorsprünge an der Lateralkante des Praesphenoid reduziert, die sich mit der Pila postoptica verbinden.

Im 45 mm-Stadium liegt die Trabekelplatte ebenfalls verknöchert vor; Praesphenoid und Orbitosphenoid sind synossifiziert. In der rostralen Kante zwischen beiden Ersatzknochen

liegt die weiterhin mit Augenmuskeln assoziierte Ala hypochiasmatica, die nicht mehr so prominent gestaltet ist und caudal schnell und vollständig im Praesphenoid verstreicht. Die Pila postoptica setzt hier an der Ventralseite des Praesphenoid an.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium liegen sämtliche Strukturen chondral vor. Die Wurzel der Pila praeoptica wird durch das Foramen suprasedale von der Trabekelplatte isoliert. Der medial verbreiterte Abschnitt der Pila praeoptica zieht caudal in das Foramen opticum hinein, wo die mit Muskeln assoziierte Ala hypochiasmatica Kontakt zur Lamina trabecularis findet. Vor Erreichen der Pila postoptica geht die Ala hypochiasmatica in die stark abgerundete Lamina trabecularis über.

Im 26 mm-Stadium liegt die Ala hypochiasmatica aufgrund des Foramen suprasedale rostral frei im Foramen opticum. Der Muskelansatz findet erst beim Übergang in die Trabekelplatte statt, wobei die Ala hypochiasmatica auf laterale Vorsprünge reduziert wird, die an der Pila postoptica in der Lamina trabecularis verstreichen.

Diskussion: Die Ala hypochiasmatica ist bei den Mammalia bezüglich Lage und Ausdehnung eine stark variable Struktur, weist in frühen Ontogenesestadien jedoch stets einen Bezug zu den geraden Augenmuskeln auf (STARCK 1941). Sie steht mit den unterschiedlichsten, das Foramen opticum umgebenden Knorpel-elemente in Verbindung, und wird später meist in diese integriert. Laut STARCK (1941) stellt sie daher kein selbständig morphologisches Element dar.

Unter den Nagern wird eine Ala hypochiasmatica meist im Winkel zwischen Lamina trabecularis und Pila postoptica angelegt und früh in die caudo-mediale Begrenzung des Foramen opticum mit einbezogen (SCHRENK 1989); so auch bei *Cavia* (RAJTOVA 1972a), *Echymys*, *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Ctenodactylus*, *Pedetes*, *Jaculus* (SCHRENK 1989), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Lemmus*, *Mus* (FRICK 1986), *Phodopus* (HAUCK 1987) und *Tatera* (KADAM 1972/73). Bei der Ratte zieht sich die Ala von der Pila praeoptica ausgehend entlang der Medialseite des Foramen opticum und erreicht im Winkel zur Pila postoptica ihre grösste laterale Ausdehnung, wo sie mit Muskeln assoziiert ist (eig. Beob.). Bei *Apodemus* (SCHRENK 1989), *Sciurus*, *Arvicola* und *Xerus* (FAWCETT 1917/23) geht die Ala hypochiasmatica von der Trabekelplatte aus; bei *Sciurus* und *Xerus* ragt sie weit rostral und unterlagert teilweise von medial das Foramen opticum, wobei sie auch noch in älteren Stadien gut abgrenzbar ist. Bei den frühen Stadien der Gliridae ragt die Ala hypochiasmatica von der Pila praeoptica ausgehend weit in das Foramen opticum hinein, und bildet dessen mediale Begrenzung. In älteren Stadien verknöchert sie und kann als eigenständiges Element abgegrenzt werden. Beim adulten *Glis* verändert sie ihre Lage von der Pila praeoptica in den Winkel rostral der Pila postoptica; womit der Grundplan der Rodentia nachvollzogen wird. SCHRENK (1989) zweifelt die phylogenetische Signifikanz dieser Struktur an, die sich auch durch fehlenden Angaben in der Literatur einer phylogenetischen Auswertung entzieht.

Tabelle 20: Ala hypochiasmatica

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
an For. opticum	+ durch- gehend	+ caudal	+ rostral	+ rostral	?	?	+ caudal	+ durch- gehend	+ caudal
Ursprung	Pila präoptica	Pila postoptica	Pila präoptica	Pila präoptica	?	?	Trabekel- platte	Pila präoptica	Pila postoptica

2.2.3 Pila praeoptica und Pila postoptica

Die Pilae prae- und postopticae stellen die rostrale, bzw. caudale Begrenzung des Foramen opticum dar; sie verbinden die Orbitalflügel mit der Trabekelplatte. Ossifiziert bilden sie zusammen mit Lamina trabecularis und Ala orbitalis das Orbitosphenoid. Bei den Eutheria kann die wesentlich breitere Pila postoptica zu einer ausladenden Knorpelplatte expandieren, dem Planum suprasedale (REINBACH 1952; KUHN 1971; MAIER 1983).

Abb.: 20, 21

Muscardinus: Die Pilae praeopticae des 20,5 mm-Stadium stehen mit breiter Basis homokontinuierlich mit der Commissura orbitonasalis in Verbindung. Sie reichen rostral bis an die Cupula nasi posterior, von der sie jedoch stets durch einen schmalen Bindegewebsstreif getrennt sind und nicht in direktem Kontakt stehen. Zusammen mit der sich verschmälernenden Cupula nasi posterior nähern sich die Pilae praeopticae der Lamina trabecularis an, wo das Foramen suprasedale sowohl die Radix anterior pilae praeopticae, als auch den rostralen Anteil der Ala hypochiasmatica von der Trabekelplatte trennt. Die Pila praeoptica ist breitflächig mit der Commissura orbitonasalis und der Ala orbitalis verbunden, so dass lateral eine breite Knorpelplatte entsteht, die die gesamte Schädelseitenwand einfasst. Diese ausgedehnte Knorpelfläche kann als Planum suprasedale bezeichnet werden. Die Verlaufsrichtung der Pila praeoptica von der Trabekelplatte ist schräg dorso-lateral zum Planum suprasedale hin orientiert.

Die Pila postoptica zieht von der Ala orbitalis aus medial zur Lamina trabecularis, so dass sie ventral des Chiasma opticum Anschluss an diese findet. Sie stellt als caudale Begrenzung des Foramen opticum einen runden Knorpelstab dar, der ventral durch das Palatinum gestützt wird. Durch die schräg dorsal gerichtete Verlaufsrichtung der Pila postoptica wird das Chiasma opticum umgriffen, so dass eine seichte Fovea chiasmatica zustande kommt. Medial des Ganglion semilunare verstreicht die Pila postoptica caudal in der Lamina hypophyseos.

Im älteren Tier reicht die nun verknöcherte Pila praeoptica bis an die Cupula nasi posterior heran, wo sie mit dem Processus orbitalis des Frontale in Kontakt steht. Das Foramen suprasedale bleibt erhalten und trennt weiterhin die von der Pila praeoptica aus verknöchernende Ala hypochiasmatica vom „central stem“. In diesem Stadium ist die Pila praeoptica weniger prominent und auffällig gestaltet als im 20,5 mm-Stadium, sie zieht als einfacher Knochenstab lateral, wo sie in das Orbitosphenoid übergeht.

Als ein Teil des Orbitosphenoid ist auch die Pila postoptica vollständig ossifiziert. Sie zieht als schmaler Knochenstab medial und verbindet sich mit dem von der Ala hypochiasmatica gebildeten Fortsatz, so dass sie caudal Anschluss an das Praesphenoid findet.

Glis: 42 und 65 mm-Stadium - Von der Commissura orbitonasalis zieht die Pila praeoptica grossflächig verbreitert dorso-lateral. Medial bleibt sie durch einen schmalen Bindegewebsstreif vom Processus posterior der Cupula nasi posterior getrennt, so dass sie erst caudal des Processus Anschluss an die Lamina trabecularis findet. In Form einer breit ausladende Knorpelfläche reicht die Pila praeoptica lateral und schliesst an die Ala orbitalis an. Von ihrem Medialende aus erstreckt sich die Ala hypochiasmatica parallel zur Trabekelplatte caudal.

Die Pila postoptica ist auch hier schmaler als die Pila praeoptica und zieht als einfacher Knochenstab vom Orbitosphenoid aus medial. Im Verbindungsbereich mit dem Praesphenoid liegt sie wieder chondral vor und sitzt ventral dem Palatinum auf. Durch die dorsad gerichtete Schrägstellung der Pila praeoptica wird eine Fovea hypochiasmatica angedeutet; sie verstreicht medial des Ganglion semilunare im Praesphenoid.

Beim adulten Siebenschläfer sind alle Strukturen zum breitflächigen Orbitosphenoid synossifiziert, das an Frontale und das Palatinum stösst und die Basis für die Stränge der Augenmuskulatur bildet. Caudal der breiten Knochenbrücke der Pila praeoptica liegt das Foramen opticum, das lateral durch die ehemalige Ala temporalis und caudal durch die schmale Pila postoptica begrenzt wird. Die Pila postoptica zieht aus der verknöcherten und breit lateral ragenden Ala hypochiasmatica caudal, wo sie an Breitenabmessungen zu nimmt. Das Orbitosphenoid endet zwischen Praesphenoid und Alisphenoid.

Eliomys: Die Pila postoptica des 30 mm-Stadium bildet die Caudalgrenze des Foramen opticum. Sie zieht von der Ala orbitalis aus als gleichmässig breiter Knorpelstab medial, wobei sie fließend in die Lamina trabecularis übergeht und von lateral zu verknöchern beginnt. Dorsal der Verbindung mit der Trabekelplatte liegt das Chiasma opticum, an dessen Caudalende die Pila in der Lamina hypophyseos verstreicht. Lateral der Pila postoptica tritt das Ganglion semilunare in Erscheinung, ventral liegt sie dem Palatinum auf. In der weiterführenden Ontogenesereihe kann die zunehmende Verknöcherung dieser Schädelregion verfolgt werden.

Im 30 mm-Stadium treten die noch knorpeligen Elemente Radix anterior pilae praeopticae, Cupula nasi posterior und Trabekelplatte miteinander in Kontakt, das Foramen suprasedale liegt caudal dieser Verbindung. Die Pila praeoptica bildet mit Anschluss an die Commissura orbitonasalis eine breite Knorpelfläche, die sich lateral bis auf halbe Höhe des Telencephalon erstreckt, wo die Ala orbitalis die Knorpelumfassung des Grosshirn weiterführt. An der Basis gliedert sich die caudal weisende Ala hypochiasmatica ab. Ventral wird das Planum suprasedale durch das Palatinum gestützt.

Ab dem 42 mm-Stadium liegt in der Schädelseitenwand das Orbitosphenoid; so dass die verknöcherte Pila praeoptica in Verbindung mit den Frontale steht (Processus orbitalis). Die Pila praeoptica verbindet sich medial mit der knorpelig persistierenden Lamina trabecularis, ventral der Verbindungsstelle liegt der caudal ausgewachsene Processus posterior der Cupula nasi posterior. Von der Pila praeoptica ausgehend gliedert sich die ossifizierte Ala hypochiasmatica ab, die den Medialrand des Foramen opticum bildet.

Ab dem 42 mm-Stadium liegt die Pila postoptica vollständig verknöchert vor, sie behält dabei Verlaufsrichtung und Gestalt bei, so dass sie innerhalb des Orbitosphenoid die caudale Grenze des Foramen opticum bildet.

Graphiurus: Aus der extrem breiten Commissura orbitonasalis geht die nicht minder breite Pila praeoptica hervor, so dass die gesamte Schädelbasis einer flachen Knorpelschale ähnelt, die nahezu die gesamte Ventralseite des Grosshirns umgreift. Rostral wird die Commissura orbitonasalis durch die Cupula nasi posterior von der Lamina trabecularis getrennt, während weiter caudal das Foramen suprasedale zwischen Radix anterior pilae

praeopticae und Trabekelplatte liegt. Von der Pila praeoptica ausgehend gliedert sich caudal die Ala hypochiasmatica ab.

Die Pila postoptica verbindet im 14 mm-Stadium als schmaler Knorpelstab Ala orbitalis und Lamina trabecularis. In ihrem medial gerichteten Verlauf liegt sie zuerst ventral des Sehnerven, dann ventral des Chiasma opticum, wobei sie ihrerseits durch das Palatinum unterlagert wird. Weiter caudal geht die Pila postoptica homokontinuierlich in die Lamina hypophyseos über.

Im 26 mm-Stadium liegt latero-rostral das weiterhin breitflächige Planum suprasedptale, das sich aus der rostralen Commissura orbitonasalis und der caudal anschliessenden Pila praeoptica zusammensetzt. Das Foramen suprasedptale trennt weiterhin Pila praeoptica und Lamina trabecularis voneinander. Lateral des Foramen opticum geht die Pila praeoptica in die Ala orbitalis über, während die Medialgrenze durch die Ala hypochiasmatica erbracht wird.

Den caudalen Abschluss des Foramen opticum stellt die als längliche Knorpelplatte gestaltete Pila postoptica dar. Sie verbindet Ala orbitalis und Lamina trabecularis, wobei sie sich zu einem schmalen Stab abrundet. Caudal verstreicht die medial des Ganglion semilunare positionierte Pila postoptica in der Lamina hypophyseos.

Diskussion: Die mediale Verbreiterung der Pila praeoptica zur anterior pilae praeopticae bei den Theria wird durch die verschiedenartigen Raumbedürfnisse Radix von Nasenkapsel und Orbitae hervorgerufen (FAWCETT 1918; KUHN 1971). Die Radix anterior pilae praeopticae kann auf die verschiedenartigste Weise mit der Cupula nasi posterior in Verbindung treten, wodurch die Versteifung des Übergangsbereiches der Regio ethmoidalis in die Regio orbitonasalis gewährleistet, und gleichzeitig die Fissura orbitonasalis verkürzt und verschmälert wird. Der Kontakt der Radix anterior pilae praeoptica zur Cupula nasi posterior ist bei den meisten älteren Stadien der Nagetiere ausgebildet (SCHRENK 1989), und gleichermassen bei den Gliridae zu beobachten, wobei der Processus posterior der Cupula nasi posterior ventral des Planum suprasedptale frei noch ein Stück weit caudal reicht.; vgl. auch *Rattus* (YOUSSEF 1966), *Pedetes* (SCHRENK 1989) und *Mus* (FRICK 1986). Diese Verbindung –vollständig oder unvollständig- wird von MESS (1998) in den Grundplan der Glires gestellt.

Ist die Radix anterior pilae praeopticae stark verbreitert und breitflächig mit Commissura orbitonasalis und Ala orbitalis derart verbunden, dass sich die einzelnen Elemente nicht mehr voneinander unterscheiden lassen, wird dies als Planum suprasedptale bezeichnet (REINBACH 1952; MAIER 1983). Bei den Schläfern ist die auffällig breite Verbindung der Elemente der Schädelseitenwand zu beobachten, die insbesondere in jungen Stadien deutlich hervortritt. Die Radix pilae praeopticae stellt dabei eine in dorso-ventraler Richtung ausgedehnte Knorpel- bzw. Knochenplatte dar. Die Verbindung mit der Cupula nasi posterior findet trotz der breitflächigen Ausdehnung des Planum suprasedptale erst in älteren Ontogenesestadien statt. Bei *Tatera* (KADAM 1972/73), *Rattus* (nicht so breit wie bei den Myoxidae; eig. Beob.) und *Mus* (FRICK 1986) erfolgt die Verschmelzung der Strukturen zum Planum suprasedptale erst in späteren Stadien, bei *Jaculus* (SCHRENK 1989) tritt kein Planum suprasedptale auf. Ragt das Planum suprasedptale weit lateral, wird von der Fissura orbitonasalis ein Foramen suprasedptale abgetrennt, das sich bei den Gliridae, *Pedetes*, *Arvicola*, *Xerus* (FAWCETT 1917, 1923) und *Castor* (SCHRENK 1989) lateral des Septum befindet, bei *Sciurus* (SCHRENK 1989), *Echimys*, *Bathyergus*, *Rhodomys* (ELOFF 1951a), *Rattus* (eig. Beob.) und *Mus* (FRICK 1986) hingegen latero-caudal der Cupula nasi posterior.

Bei allen Rodentia sind Pilae prae- und postopticae durchgehend mit der Trabekelplatte verbunden, nur bei *Arvicola* (FAWCETT 1917) und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) wird die Pila postoptica durch einen Bindegewebstreif von der Trabekelplatte getrennt.

Die Pila postoptica ist eine äusserst variable Struktur, die möglicherweise eine Autapomorphie der Theria darstellt (MAIER 1987) und in der Regel schmaler als die Pila praeoptica gestaltet ist. Sie entsteht bei den Rodentia zeitlich nach der Pila praeoptica (SCHRENK 1989). Auch bei den Gliridae ist die Pila postoptica deutlich schmaler als die Pila praeoptica ausgebildet; nur *Castor* (SCHRENK 1989; Frahnert, 1997) weist eine breite Pila postoptica und ein kleines Foramen opticum auf. Pila praeoptica, Pila postoptica und Ala orbitalis verknöchern zum Orbitosphenoid (STARCK 1976, 1995, KUHN 1971).

Tabelle 21: Pilae prae-und postoptica

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Foramen supra-septale	+ lateral Septum	+ lateral Septum	+ lateral Septum	+ lateral Septum	?	+ lateral Septum	+ Cup.nasi post.	+ Cup.nasi post.	+ Cup.nasi post.
Planum suprasep.	+	+	+	+	?	?	?	+	+
an Cup.nasi post.	+	+	+	+	?	?	?	+	+

2.2.4 Foramen opticum

Das Foramen opticum wird rostral durch die Pila praeoptica, caudal durch die Pila postoptica, lateral durch die Ala orbitalis und medial durch die Trabekelplatte, bzw. die Ala hypochiasmatica begrenzt. Es dient dem Durchtritt des Sehnerven aus dem Cavum cranii.

Abb.: 20, 21

Muscardinus: Die Begrenzung des Foramen opticum des 20,5 mm-Stadium erfolgt rostro-lateral durch den Übergang der Pila praeoptica in die Ala orbitalis. Die vom Nervus opticus unterlagerte Ala hypochiasmatica bildet rostral die mediale Grenze, mit der Dorsalwendung des Sehnervs wird die Ala hypochiasmatica als mediale Begrenzung durch die Trabekelplatte abgelöst. Den Caudalrand bildet die Pila postoptica. Von ihrer Wurzel ragt dabei ein rostraler Fortsatz in das Foramen opticum hinein, der sich mit der Ala orbitalis verbindet. Das Foramen opticum wird nicht nur von den Fasern des Sehnervs ausgefüllt, sondern rostral von gerader Augenmuskulatur, sowie caudal von den Nervenbahnen des Ganglion semilunare.

Im 25 mm-Stadium liegt die Schädelseitenwand durchgängig verknöchert als Orbitosphenoid vor, die mit der Cupula nasi posterior in Kontakt steht. Die geraden Augenmuskeln haben an Masse deutlich zugenommen und ziehen zusammen mit dem Sehnerv medial und caudo-dorsal. Dorsal des Nervus opticus liegt im Orbitosphenoid die Durchtrittsöffnung für den Sehnerv. Der Innendurchmesser des Foramen opticum hat sich im Vergleich zum 20,5 mm-Stadium relativ vergrössert. In der Öffnung des Foramen opticum liegt lateral des Sehnerv der rostrale Anteil des Ganglion semilunare. Mit der Dorsalwendung des Sehnervs auf die Oberseite des Basisphenoid sind ventral des Nerven laterale Fortsätze des Orbitosphenoid erkennbar, die den Ansatzbereich der Pila postoptica kennzeichnen, die als sehr dünne Knochenlamelle den caudalen Abschluss bildet.

Glis: Das Foramen opticum wird bei *Glis* aus folgenden chondral vorliegenden Strukturen gebildet: rostral Pila praeoptica, lateral Ala orbitalis, medio-rostral Ala hypochiasmatica und

medial Lamina trabecularis. Die recht weite Öffnung liegt innerhalb einer breit ausgedehnten Knorpelfläche und wird durch den Sehnerv und Augenmuskeln ausgefüllt. Medial verstreicht die Ala hypochiasmatica in der Lamina trabecularis und löst diese als Grenze ab. In der Medialkante der Ala orbitalis treten erste Knochenbälkchen auf, die sich verdichten, und als vollständig ossifizierte und nur sehr schmale Pila postoptica medial am Basisphenoid ansetzen. Die rostro-medial in das Foramen opticum hineinragende Wurzel der Pila postoptica bleibt chondral erhalten und stützt den Sehnerv von ventral.

Im 120 mm-Stadium liegt das Foramen opticum im Orbitosphenoid, das rostral vom Sehnerv durchbrochen wird, während ventro-caudal die Muskelstränge der Augenmuskulatur dominieren. Im hinteren Drittel wird das Foramen opticum von der Ala hypochiasmatica unterlagert, die den Sehnerv stützt, und durch den Übergang in die Pila postoptica die caudale Begrenzung des Foramen opticum bildet. Durch den caudalen Abschluss kommen auch einige Muskelzüge dorsal des Orbitosphenoid zu liegen.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium liegen alle Strukturen chondral vor: rostral die extrem breite Radix anterior pilae praeopticae, lateral die ebenfalls breitflächige Ala orbitalis, an deren Medialkante das Auftreten von Blasenknorpel die Verknöcherungstendenz der Region anzeigt, medio-rostral die Ala hypochiasmatica, medio-caudal die Lamina trabecularis und caudal die nur wenig prominente Pila postoptica. Die Pila postoptica zieht als extrem dünner Knorpelstab von der Ala orbitalis medial, so dass sie ventral des Sehnerv und medio-dorsal des rostral ausgewachsenen Ganglion semilunare durch das Bindegewebe zieht. Sie inseriert am unteren Drittel der Lamina trabecularis und schliesst caudal das Foramen opticum ab, so dass der Sehnerv dorsal zu liegen kommt. Der Sehnerv zieht zusammen mit den Mm. recti medial, während letztere sich an der Ala hypochiasmatica anheften, wendet sich der N. opticus dorsal. Die Ossifizierung dieser Region beginnt damit proximal und schreitet distal fort, sowie von caudal nach rostral.

Alle älteren Stadien sind vollständig verknöchert; die Mm. recti haben eine deutliche Grössenzunahme erfahren. Pila praeoptica, Ala orbitalis und Pila postoptica sind zum Orbitosphenoid synossifiziert und bilden so die Abgrenzung des relativ vergrößerten Foramen opticum. Die Medialkante wird durch die mit der Ala hypochiasmatica zum Basisphenoid verknöcherten Lamina trabecularis gebildet. Die Pila postoptica stellt im 45 mm-Stadium einen extrem schmalen Knochenstab dar, der zwischen Ganglion semilunare und Sehnerv am Basisphenoid ansetzt.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium wird der Nervus opticus von Pila praeoptica, Ala orbitalis, Ala hypochiasmatica, bzw. Lamina trabecularis und Pila postoptica eingefasst. Die latero-rostralen Knorpel-elemente sind prominenter als die caudalen Abgrenzungen. Die Pila postoptica sendet von ihrer Wurzel an der Trabekelplatte einen rostralen Fortsatz aus, der medial nicht mit der Lamina trabecularis in Verbindung steht, aber ventral des Sehnerv liegt, so dass der Fortsatz direkt dem Palatinum aufliegt, bevor er sich latero-dorsal zur Ala orbitalis hin wendet.

26 mm-Stadium - Die Radix anterior pilae praeoptica ist als Rostralgrenze des Foramen opticum nicht mit der Lamina trabecularis verbunden, sie bleibt durch das Foramen suprasedale von dieser getrennt. Das Foramen opticum wird damit rostral nicht vollständig abgeschossen und steht mit der Fissura orbitonasalis in Kontakt. Das Foramen opticum hat eine relative Grössenzunahme erfahren, der Sehnerv ist mit deutlich ausgeprägter gerader Augenmuskulatur assoziiert. Die immer noch knorpelig vorliegenden Strukturen haben sich im Vergleich zum 14 mm-Stadium nicht wesentlich verändert. Allein an der blasenknorpeligen Struktur des Knorpels der Pila postoptica lässt sich die einsetzende Verknöcherung lokalisieren, die an der Ala orbitalis durch erste Knochenbälkchen deutlich wird. Der rostral in das Foramen opticum ragende Fortsatz der Pila postoptica bleibt erhalten und liegt direkt dem Palatinum auf.

Diskussion: Das Foramen opticum wird durch die oben beschriebenen Strukturen begrenzt, die in älteren Ontogenesestadien ossifizieren und das Orbitosphenoid bilden. Der Nervus opticus verlässt am Foramen opticum das Cavum cranii und füllt nur einen kleinen Teil der Öffnung aus, der verbleibende Raum wird von den geraden Augenmuskeln unterlagert. SCHRENK (1989) zeigt einen Vergleich der relativen Grössenverhältnisse des Foramen opticum zur Trabekelplatte auf. *Anomalurus*, *Apodemus*, *Mesocricetus*, *Tatera*; *Phodopus*, *Jaculus*, *Rattus* und *Mus* weisen demnach weitlumige Foramina auf, die den abgeleiteten Merkmalszustand repräsentieren (SCHRENK 1989; MESS 1997), während bei *Xerus*; *Lemmus*, *Otomys*, *Sciurus* und *Castor* als primitiver Zustand die Foramina eher klein sind (SCHRENK 1989; MESS 1997). Die Gliridae weisen im Verhältnis gesehen eher grosse Foramina opticae auf. MESS (1998) sieht contra SCHRENK aufgrund der hohen Variabilität dieser Struktur die Grösse nicht als phylogenetisch-systematisch relevantes Merkmal an, weshalb sie im Glires-Konzept keine Lesrichtung angibt. Trotz der Korrelation weiter Foramina bei den Gliridae und Muridae soll aufgrund fehlender Interpretationsmöglichkeiten dem zugestimmt werden.

Tabelle 22: Foramen opticum

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Foramen opticum	+ weit	+ weit	+ weit	+ rostral offen	+	+ eng	+ eng	+ weit	+ weit

2.2.5 Commissura orbitonasalis, Ala orbitalis und Commissura orbitoparietalis

Die primäre Schädelseitenwand der Eutheria wird in Commissura orbitonasalis, Ala orbitalis, Commissura parieto-orbitalis und Lamina parietalis untergliedert (KUHN 1971; ZELLER 1983). Diese Elemente werden auf Bestandteile der Cartilago sphenethmoidalis und der Taenia marginalis der Sauropsida zurückgeführt (KUHN 1971). Die Commissura orbitonasalis (VOIT 1909) setzt sich nach caudal in die Ala orbitalis fort (NORDENBOOS 1905; FAWCETT 1910; TERY 1917; FRICK 1954), die ihrerseits Anschluss an die Commissura parieto-orbitalis findet (KUHN 1971). Die Commissura parieto-orbitalis geht caudal in die Lamina parietalis der Ohrkapsel über.

Abb.: 18

Muscardinus: Vom Tectum nasi aus ragt die Commissura orbitonasalis im 20,5 mm-Stadium steil dorsal. Sie stellt einen schmalen, dünnen Knorpelstreif dar, der rostral im Limbus paracribrosus wurzelt und die unteren zwei Drittel des Telencephalon umfasst; die runde und recht kleine Fissura orbitonasalis trennt die Commissura orbitonasalis von der Cupula nasi posterior. Caudal geht die Commissura orbitonasalis in die ebenfalls ausgedehnte Pila praeoptica über, die direkt mit der Ala orbitalis in Kontakt steht. Das dadurch entstehende fortlaufende Knorpelband der primären Schädelseitenwand umgreift von ventral vollständig die Gehirnbasis und wird durch die fließenden Übergänge und breiten Strukturen nur ungenügend in seine morphologischen Einzelteile unterteilt. Nach caudal erfolgt der Übergang der Ala orbitalis in die Commissura parieto-orbitalis, die in Form einer dünnen und dorso-ventral orientierten Lamelle medial von Frontale und Squamosum latero-caudal zieht. Der Anschluss an die Ohrkapsel wird primär durch den breiten und prominenten Übergang der Commissura parieto-orbitalis in das Tegmen tympani vollzogen. Die Verbindung zur Lamina parietalis hingegen ist nur dorsal ausgebildet und geringfügig ausgeprägt.

Im 25 mm-Stadium ist die Schädelseitenwand vollständig ersatzverknöchert und wird nun von Frontale, Orbitosphenoid, Alisphenoid und Squamosum gebildet. Die vormals einzelnen Knorpelteile sind vollständig resorbiert; nur direkt am Limbus paracribrosus der Cupula nasi posterior ist noch ein kleines Knorpelstück vorhanden, das als Puffer zwischen Frontale und Lamina cribrosa fungiert.

Glis: Vom Limbus paracribrosus aus erstreckt sich die Commissura orbitonasalis konkav gebogen als breiter Knorpelstab steil dorsal, wobei das Dorsalende aus Blasenknorpel besteht. Die längliche Fissura orbitonasalis trennt die Commissura orbitonasalis von ihrem Ursprung, wobei sie sich verlängert und lateral neigt, so dass ihr Dorsalende distal zeigt, während das Medialende proximal gerichtet ist. Durch den Übergang in die Radix anterior pilae praeopticae verringert sich ihre laterale Ausdehnung. Der weitere caudale Verlauf der Orbitalflügel erfolgt breitflächig, wobei die Ala orbitalis über die Verbindung mit der Commissura orbitonasalis hinaus dorsal der Radix einen rostralen Fortsatz entsendet. Die gesamte Schädelbasis liegt innerhalb dieser Knorpelhalbschale eingebettet. Die Ala orbitalis zweigt aus ihrem verknöcherten Medialende die Pila postoptica ab, so dass die Basis der Commissura parieto-orbitalis zuerst sehr breit ist und erst weiter caudal schmaler wird, wobei sie der Reihe nach medial von Frontale, Parietale, Squamosum und Alisphenoid liegt; beim Übergang in die Lamina parietalis verbreitert sich die Commissura parieto-orbitalis wieder.

Beim Adultus ist die gesamte chondrale Schädelseitenwand resorbiert und der Abschluss des Schädels erfolgt durch die Deckknochen Frontale, Parietale, Orbitosphenoid, Alisphenoid und Squamosum.

Eliomys: Im frühesten Stadium von Eliomys (30 mm) sind die Distalenden der schlanken Commissura orbitonasalis schräg lateral orientiert. Sie wird durch die Fissura orbitonasalis von der Nasenkapsel getrennt; diese Lücke wird vom Processus orbitalis des Frontale ausgefüllt. Die Commissura orbitonasalis verlängert sich unter weiterer Ventralsenkung, so dass sie nahezu waagrecht liegt. Commissura orbitonasalis, Radix anterior pilae praeopticae und die Orbitalflügel verbinden sich zu einer durchgehenden Knorpelplatte, die die Schädelbasis umgreift. Erst mit der ventralen Abzweigung der Pila postoptica und dem dorsalen Ansetzen der Commissura parieto-orbitalis verringern sich die Ausmaße der primären Schädelseitenwand. Die Einfassung des Gehirns erfolgt dorsal durch Frontale und Parietale, ventral durch Alisphenoid und Squamosum. Caudad verschmälert sich die Commissura parieto-orbitalis, bevor sie Anschluss an die Lamina parietalis der Ohrkapsel erhält.

Im 42 mm- und 45 mm-Stadium ist der Limbus paracribrosus noch knorpelig erhalten, alle anderen Strukturen der Cupula nasi posterior sind verknöchert. Am Limbus paracribrosus inseriert keine Commissura orbitonasalis mehr; die Schädelseitenwand wird vollständig durch Deckknochen geschlossen: dorsal liegen die Processus orbitales des Frontale; bzw. Parietale, ventral bilden Orbitosphenoid, Alisphenoid und Squamosum den Abschluss.

Graphiurus: 14 mm-Stadium - Die Commissura orbitonasalis erstreckt sich vom Limbus paracribrosus aus nahezu senkrecht dorsal. Sie ist breit gestaltet und wird erst mit weiterem dorsalen Auswachsen schlanker und länger, wobei sie sich konkav krümmt und gleichzeitig seitlich lateral abdreht. Die längliche Fissura orbitonasalis liegt zwischen der Kommissur und der Nasenkapsel, dorsal steht die Commissura orbitonasalis konstant in Kontakt mit dem Frontale. Der caudale Übergang in die Radix anterior pilae praeopticae, bzw. die Orbitalflügel erfolgt homokontinuierlich, wobei die Strukturen nicht voneinander abzugrenzen sind. Diese Knorpelplatte kommt dorsal der Orbitae zu liegen und umfasst das Gehirn von ventral. Medial gliedert sich die Pila postoptica ab, während dorsal die nach wie vor sehr breite Commissura parieto-orbitalis weiter caudal zieht; sie liegt dorso-lateral des

Squamosum. Die Commissura parieto-orbitalis verkleinert sich auf einen kurzen Knorpelstab, der medial noch vorknorpeliges Gewebe enthält, und durch die Grosshirnhälften lateral abgedrängt wird. Sie verbindet sich weit caudal, ungefähr auf halber Länge der Ohrkapsel, mit der Lamina parietalis.

26 mm-Stadium - Rostral ist die Commissura orbitonasalis nun vollständig vom Frontale umgeben, die Fissura orbitonasalis hat sich verbreitert. Auch in diesem Stadium bildet die Verbindung der Commissura orbitonasalis mit der Pila praeoptica und der Ala orbitalis die ventrale Schädelbegrenzung, die dorsal mit dem Frontale in Kontakt steht. In diesem Bereich sind erste Resorptionserscheinungen der Knorpelstrukturen erkennbar; der Knorpel ist stellenweise unregelmässig und ausgedünnt, bzw. durchbrochen. Die Orbitalflügel sind medial blasenknorpelig und deuten die beginnende Ossifizierung an, sie werden vom vollständig ausgebildeten Alisphenoid unterlagert. Der blasenknorpelige Anteil reicht als Pila postoptica medial. Die Commissura parieto-orbitalis zieht in unveränderter Breite caudal, wobei sie lateral des Squamosum, und dorsal einer Lamelle des Parietale sowie einem Rest des Frontale aufliegt, so dass sie die zwischen den Deckknochen befindliche Lücke ausfüllt. Weiter caudal wird diese Öffnung in der Schädelseitenwand durch das Squamosum geschlossen. Trotz der vollständig vorhandenen Deckknochen bleibt die längliche Kommissur dorsal der Deckknochen erhalten; derartig gestaltet findet sie Anschluss an die Lamina parietalis der Ohrkapsel, ohne Reduktionserscheinungen erkennen zu lassen.

Diskussion: Die Commissura orbitonasalis verbindet die Nasenkapsel mit den Orbitalflügeln. Sie beginnt latero-caudal am Limbus paracribrosus und stützt das Telencephalon lateral. Als Bildungsmodus gibt KUHN (1971) das Auswachsen je eines Fortsatzes sowohl von der Nasenkapsel, als auch von der Ala orbitalis an, während bei *Tatera* (KADAM 1972/73) die Bildung ausschliesslich von den Orbitalflügeln aus beobachtet wurde. Bei den Hystricognathi tritt eine Commissura orbitonasalis nur frühontogenetisch, und nur bei folgenden Tieren auf: *Aconaemys*, *Spalacopus* (MESS 1997), *Erethizon* (STRUTHERS 1927) und *Myocastor* (BECK 1997). Alle anderen hystricognathen Nagetiere weisen einen kurzen Processus orbitonasalis auf. FRICK (1986) konnte bei einer neugeborenen Maus ebenfalls keine Commissura orbitonasalis mehr beobachten. Bei allen anderen untersuchten Rodentia stellt dieses Knorpel-element gewöhnlicherweise die Verbindung zwischen Nasenkapsel und Ala orbitalis her.

Eine breite und prominente Kommissur tritt innerhalb der Gliridae auf; sie umfasst die gesamte Schädelseitenwand und wird im Zuge der Ausbildung der Deckknochen reduziert. Bei *Graphiurus* hingegen persistiert die Kommissur ventral der ausgebildeten Deckknochen. Auch bei *Sciurus*, *Castor* (SCHRENK 1989), *Xerus* (FAWCETT 1923), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Mus* (FRICK 1986), *Rattus* (eig. Beob.) *Lemmus*, *Jaculus*, *Bathyergus*, *Georychus* (SCHRENK 1989), *Otomys* (ELOFF 1948) und *Apodemus* (MESS 1998) ist frühontogenetisch eine prominente Commissura orbitonasalis zu finden. Eine schmale Commissura orbitonasalis wurde bislang bei *Cavia* (RAJTOVA 1972b), *Echimys* und *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) beschrieben. Demnach ist die Commissura orbitonasalis als plesiomorphes Merkmal in ihrer Gestaltung breit und dominant.

Auch die Ala orbitalis stellt einen Abschnitt der primären Schädelseitenwand dar (DE BEER 1937); sie wird isoliert angelegt. In breiter, weit lateral ragender Form bildet sie ein Grundplanmerkmal der Glires (MESS 1998); womit die Gliridae den primitiven Merkmalszustand konservieren. Breite Orbitalflügel sind bei *Anomalurus*, *Pedetes*, *Jaculus* (SCHRENK 1989), *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Tatera* (KADAM 1972/73), *Arvicola* (FAWCETT 1921), *Otomys* (ELOFF 1948), *Lemmus*, *Rhabdomys*, *Apodemus* (MESS 1997), *Mus* (FRICK 1986), *Rattus* (eig. Beob.; RUF 1999), *Xerus* (FAWCETT 1923), *Sciurus* und *Castor* (SCHRENK 1989) vertreten. Als abgeleitet muss demnach die bei den Hystricognathi nur wenig ausladende Ala orbitalis betrachtet werden (ausser: *Erethizon*: STRUTHERS 1927; *Hystrix*: STROBEL 1997).

Der caudale Anteil der primären Schädelseitenwand wird durch die Commissura parieto-orbitalis repräsentiert. Die Reduktion dieser Knorpelspange wird stark durch die Ausbildung der Deckknochen und die Entwicklungshöhe des Cranium beeinflusst. Die Resorption der Strukturen als ontogenetischer Prozess besitzt keine phylogenetische Relevanz.

Die Commissura parieto-orbitalis verbindet die Ala orbitalis mit der caudal gelegenen Lamina parietalis. Laut KUHN (1971) ist eine vollständige Schädelseitenwand als Primitivmerkmal zu werten. Während bei den Monotremata und Marsupialia noch ein durchlaufendes breites Knorpelband ausgebildet ist, treten bei den Eutheria die einzelnen Elemente durch Reduktion hervor.

Die Ausbildung der Commissura parieto-orbitalis stellt ein Grundplanmerkmal der Rodentia dar (SCHRENK 1989) und ist nicht nur bei den Gliridae zu finden, wo sie die gesamte Schädelseitenwand auffällig breit gestaltet, sondern auch bei *Rattus* (eig. Beob.; RUF 1999), *Pedetes* (nur Jungtier), *Jaculus*, *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Xerus* (FAWCETT 1923); extrem breit bei *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b), *Sciurus* und *Castor* (SCHRENK 1989. Bei *Mus* (FRICK 1986) ist eine Commissura orbitoparietalis nur in jüngeren Entwicklungsstadien entwickelt. Sie fehlt *Anomalurus* (SCHRENK 1989) und allen untersuchten Hystricognathi (MESS 1997).

Tabelle 23: Schädelseitenwand

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Comm. orbitonas.	breit	breit	breit	breit	?	breit	breit	breit	breit
Ala orbitalis	breit	breit	breit	breit	?	breit	breit	breit	breit
Comm. parieto.	schmal	breit	breit	breit	?	+	+	+	(+)

2.2.6 Ala temporalis und Alisphenoid

Die Ala temporalis entspricht nach GAUPP (1900) dem progredienten Abschnitt des Säugerschädels, und wird von BROOM (1908/09), FUCHS (1911; 1915), GREGORY (1913) und MAIER (1987, 1988, 1993) als Processus ascendens palatoquadrati des Chondrocranium der Reptilia gewertet. Damit ist das Alisphenoid der Säuger dem Epipterygoid der Reptilia homologisierbar. Die Ala temporalis ossifiziert vom Entwicklungsstand abhängig durch Ersatz- und Zuwachsknochenbildung zum Alisphenoid.

Abb.: 21, 22

Muscardinus: 20,5 mm-Stadium - Das lateral des Ganglion trigeminale liegende Alisphenoid entsendet bis auf Höhe der Pila postoptica einen rostralen Knochenfortsatz aus. Lateral wird es durch das Squamosum überlappt, dorsal steht es in Kontakt mit der Commissura orbitoparietalis. Medial und ventral des Ganglion semilunare liegt das Alisphenoid chondral als Ala temporalis vor. Die Ala temporalis liegt in der Ebene des Boden des Cavum cranii und steht medio-ventral mit dem Palatinum in Verbindung. Die

Schädelseitenwand des 20,5 mm-Stadium wird damit primär durch das Alisphenoid repräsentiert.

Lateral wird das Alisphenoid von den Nerven V_2 und V_3 durchbrochen, die der Innervation des Masseter dienen. Auf gleicher Höhe ist weiter ventral der Canalis alisphenoideus erkennbar, der von der Aorta maxillaris interna durchzogen wird. Caudal des Alisphenoidkanals endet die Verknöcherungszone des Alisphenoid am Squamosum. Die Ala temporalis dehnt sich weiter lateral aus und weist einen ventral orientierten Knorpelfortsatz auf, der mit dem Pterygoid in Kontakt steht: der Processus pterygoideus. Gleichzeitig steht sie über den ossifizierten Processus alaris mit dem Basisphenoid in Kontakt. Die Ala temporalis liegt als schmale, aber breite Knorpellamelle ventral des Ganglion trigeminale, und ragt caudal, wo sie in ihrer ganzen Breite in die Commissura alicochlearis übergeht.

Im 25 mm-Stadium liegen sekundäre Schädelseitenwand und -boden vollständig verknöchert als Alisphenoid vor. Als dünne Knochenlamelle füllt es am Schädel die gesamte Fläche zwischen Squamosum und dem Caudalende des Maxillare aus. Das Alisphenoid wird dabei medial durch das Palatinum und lateral durch das Squamosum überlagert; in ihm sind neben dem Foramen ovale noch weiter vereinzelt Öffnungen für Nervenbahnen ausgebildet. Zu Basisphenoid und Pterygoid können keine Knochengrenzen ausgemacht werden. Squamosum und die ventral des Alisphenoid liegende knöcherne Ohrkapsel erfahren eine vermehrte Grössenzunahme und schliessen das Alisphenoid caudal ab.

Glis: Das Alisphenoid liegt als schmale Knochenlamelle ventral des Orbitalflügels, wo es sich lateral bis an das Orbitosphenoid und medial bis an das Parietale erstreckt. Es wird zunehmend durch das Squamosum überlappt und schliesst ventro-medial den Übergangsbereich des Maxillare in das Palatinum ab; diese Kontaktzone liegt knorpelig vor. Lateral der Knorpelzone verläuft der Canalis alisphenoideus, wo das Alisphenoid von Nerven durchbrochen wird. Das Alisphenoid verkürzt sich auf eine einfache Knochenplatte mit medial verdickten Enden, die das aufliegende Squamosum umschliessen. Die medial des Foramen ovale situierte Ala temporalis sendet den knorpeligen Processus pterygoideus aus, der die Verbindung zum Pterygoid herstellt. Die Ala temporalis erstreckt sich lateral bis auf Höhe des Ganglion semilunare; der ossifizierte Processus alaris reicht dorsal des Processus pterygoideus an die Lamina hypophyseos und verbreitert sich. Die laterale Begrenzung des Foramen ovale bildet weiterhin das Alisphenoid, die durch die knorpelige Ala temporalis abgeschlossene Medialseite beginnt lateral zu verknöchern. Das Alisphenoid endet in einer medial des Squamosum gelegenen Knochenlamelle; so dass das Foramen ovale caudal nicht abgeschlossen wird. Die Ala temporalis verkleinert sich caudal und geht breitflächig in die Commissura alicochlearis über.

120 mm-Stadium - Das knöcherne Alisphenoid liegt zwischen Orbitosphenoid und Frontale eingekeilt, wo es sich medial ausdehnt und so den latero-ventralen Abschluss der Schädelbasis bildet. Die Kontaktzone mit Frontale und Parietale wird durch das Alisphenoid überlappt; medial schliesst das Orbitosphenoid an. Das Alisphenoid erreicht das Palatinum und bildet lateral des Ganglion trigeminale den Boden des Cavum epiptericum. Canalis alisphenoideus und das Foramen ovale bleiben erhalten; vom Palatinum aus erfolgt der Übergang in das Pterygoid durch den Processus pterygoideus. Der Processus alaris bildet den ausladenden Anschluss an das Basisphenoid, caudal endet das Alisphenoid im Bereich der Capsula auditiva.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium liegt das Alisphenoid ventral des Orbitalflügels als ventro-medial gebogene Knochenlamelle vor, die sich vergrössert und in Verbindung mit Palatinum, Squamosum und Commissura parieto-orbitalis steht. Medial liegt das Knorpelgewebe der Ala temporalis, die den von einem Gefäss durchbrochene Alisphenoidkanal begrenzt und weiter lateral von zwei Nervenstränge (V_2 und V_3) durchbohrt wird. Caudal des Canalis alisphenoideus vergrössert sich die Ala temporalis, bis sie den medial des Foramen ovale

liegenden Bereich vollständig ausfüllt. Das Foramen ovale wird lateral durch das Alisphenoid begrenzt, das die Verbindung zum Squamosum gewährleistet. Von der Ala temporalis aus erfolgt über den chondralen Processus pterygoideus die Verbindung zum Pterygoid; über den verknöcherten Processus alaris wird der Kontakt zum Basisphenoid hergestellt. Die Ala temporalis schliesst caudal das Foramen ovale ab, und liegt somit ventral des Ganglion trigeminale, während das Alisphenoid lateral des Ganglion situiert ist, wo es caudad endet. Der Processus alaris tritt hier deutlich ossifiziert und prominent hervor, während die Ala temporalis einen schmalen Knorpelstab darstellt, der in seiner ganzen Breite Kontakt zur Commissura alicochlearis aufnimmt.

Bis zum geburtsreifen 45 mm-Stadium sind alle Element der Schädelseitenwand verknöchert; das Alisphenoid liegt auf Höhe des Foramen opticum lateral des Orbitosphenoid und schliesst die Schädelseitenwand durch Verbindung mit Palatinum und Squamosum ab, wobei es von mehreren Nervensträngen durchbrochen wird. Im Alisphenoidkanal verläuft die Arteria maxillaris interna; weiter caudal erscheint das von Nerven durchzogene Foramen ovale. An seiner Medialseite ist das Squamosum in das Alisphenoid eingefalzt. Am Caudalende des Palatinum tritt das Alisphenoid in Kontakt zum Pterygoid, weiter caudal liegt ventral des Alisphenoid die Bulla tympani. Der verknöcherte Processus alaris verbindet als weiterhin prominente Struktur Ali- und Basisphenoid, auf gleicher Ebene ist auch das Pterygoid an die Schädelbasis angebunden. Durch vermehrtes Wachstum verdrängt die Ohrkapsel das Alisphenoid, so dass das Foramen ovale caudal nicht abgeschlossen wird und daher eine Incisura ovalis vorliegt.

Graphiurus: Erst auf Höhe des Caudalende des Palatinum tritt im 14 mm-Stadium eine schräg dorso-medial orientierte Bindegewebsverdichtung auf, die latero-ventral des Ganglion trigeminale als Ala temporalis knorpelig auftritt. Die Ala temporalis ist schwach abgerundet und kippt ventral ab. Der ventral weisende Processus pterygoideus ist nur in seinem Ansatz erkennbar, und findet keinen Anschluss an das Pterygoid, das völlig isoliert im Bindegewebe liegt. Caudal des Processus pterygoideus tritt an der Ala temporalis der Processus alaris mit der Lamina hypophyseos in Kontakt. Am caudal des Processus alaris situierten Foramen caroticum geht die Ala temporalis in die Commissura alicochlearis über.

Im 26 mm-Stadium erscheint das Alisphenoid am Übergangsbereich des Maxillare in das Palatinum in Form zweier rostral gerichteter Fortsätze. Beide Teilstücke verbinden sich zu einer leicht schräg stehenden, fast senkrechten Knochenlamelle, die den Orbitalflügel ventral unterlagert. Caudal der Ala orbitalis wird das Alisphenoid in seiner Ausprägung kräftiger und bildet die Seitenwand des Cavum cranii; es wird dabei dorsolateral von der Commissura orbitoparietalis unter- und vom Squamosum überlagert. Der Canalis alisphenoideus verläuft rostral zwischen Alisphenoid und Palatinum, erst weiter caudal wird die Arteria maxillaris interna durch die Ala temporalis medial umschlossen, die den Kontakt zum Palatinum herstellt. Von der Ala temporalis ausgehend verbindet sich der chondrale Processus pterygoideus mit dem Pterygoid. Medial des Foramen ovale ist die knorpelige Ala temporalis, lateral das ossifizierte Alisphenoid positioniert, das rostral des Foramen ovale von weiteren Nervensträngen durchbohrt wird. Der Processus alaris gewährleistet die Verbindung zur Schädelbasis und wird caudal prominenter. Die Ala temporalis dehnt sich lateral bis an das Squamosum aus und schliesst das Foramen ovale caudal ab. Am Caudalende des Squamosum findet der Übergang in die Commissura alicochlearis statt.

Diskussion: Ala temporalis bzw. Alisphenoid liegen innerhalb der Regio orbitotemporalis am Boden des nun als sekundäre Wand des Cavum cranii auftretenden Cavum epiptericum (GAUPP 1902). Das Cavum epiptericum beherbergt das intracranielle, jedoch extradurale Ganglion trigeminale. Bei allen Nagetieren liegt die Ala temporalis zwischen den Nerven V_2 und V_3 , durch die Incisura ovalis wird zuerst der Durchtritt der Nervus mandibularis vollzogen. Im Alisphenoid tritt das Foramen ovale auf, dessen Grösse durch das Ganglion trigeminale (Nervus mandibularis) determiniert wird.

SCHRENK (1989) sieht in einer grossen Ala temporalis, unabhängig von ihrer Beziehung zum Trigemiusnerven, ein für Säuger plesiomorphes Merkmal. Sie ist bei allen Rodentia verhältnismässig klein gestaltet, und liegt stark reduziert bei *Cavia* (DIERBACH 1985) und *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989) vor, während bei *Xerus* (FAWCETT 1923), *Castor* und *Bathyergus* (SCHRENK 1989) eine ungewöhnlich enge Beziehung zwischen Ala temporalis und Ala orbitalis existiert. Bei den Gliridae reicht die Ala temporalis, bzw. das Alisphenoid ebenfalls rostral bis an die Orbitalflügel heran. Besonders auffällig ist dies bei *Graphiurus*, wo die Ala orbitalis durch das Alisphenoid ventral abgestützt wird. Auch bei *Rattus* und *Mus* unterlagert das Alisphenoid den Caudalrand der Ala orbitalis (eig. Beob.).

Ein innerhalb des Alisphenoid verlaufender Canalis alisphenoideus repräsentiert den für Nagetiere primitiven Zustand (SCHRENK 1989). Er tritt ausser bei den Gliridae auch bei *Xerus*, *Arvicola* (FAWCETT 1917/1923), *Sciurus*, *Castor*, *Echimys*, *Bathyergus*, *Georychus*, *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Cavia*, *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972a/b), *Otomys*, *Rhodomys* (ELOFF 1948/1951a), *Mus* (FRICK 1986), *Rattus* (YOUSSEF 1966), *Phodopus* (HAUCK 1987) und *Tatera* (KADAM 1972/73) auf, während er bei *Ctenodactylus*, *Pedetes*, *Anomalurus*, *Apodemus* und *Jaculus* (SCHRENK 1989) nicht vorhanden ist.

Als ebenfalls primitiv für die Nagetiere wird die Anlagerung des Pterygoid an den Processus pterygoideus und den Processus alaris (SCHRENK 1989) gesehen. Dieser Merkmalsausprägung entsprechen laut SCHRENK (1989) alle sciuromorphen Nager, die Cricetidae und Muroidea, sowie *Xerus* (FAWCETT 1917), *Sciurus*, *Castor*, *Echimys*, *Pedetes* und *Anomalurus*. Auch bei den Gliridae ist dieser Merkmalskomplex vertreten. Bei *Cavia* (RAJTOVA 1972a), *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Bathyergus*, *Georychus* und *Jaculus* (SCHRENK 1989) hingegen liegt das Pterygoid weiter medial, so dass kein Processus pterygoideus an der Ala temporalis auftritt.

Tabelle 24: Alisphenoid

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
an Ala orbitalis	+	+	+	++	?	+	?	+	+
Canalis alisphen.	+	+	+	+	?	+	+	+	+
Proc. pterygoid.	+	+	+	+	?	+	+	+	+

2.2.7 Processus basitrabecularis und Processus alaris

Der aus den Trabeculae cranii bzw. den Polknorpeln gebildete Processus basitrabecularis verknöchert als Processus alaris (DE BEER 1937). Er entspricht dem Processus basiptyergoideus der basalen Tetrapoda und der Reptilia (FISCHER 1901; VOIT 1909; FUCHS 1915; MATTHES 1923; STARCK 1967; KUHN 1971; MAIER 1993); er stellt die Verbindung von Basisphenoid zu Ala temporalis bzw. Alisphenoid her.

Abb.: 23

Muscardinus: Der Processus alaris liegt schon im 20, 5 mm-Stadium verknöchert vor und verbindet als dünne, aber lange Knochenlamelle die Ala temporalis mit der Lamina hypophyseos und dem Basisphenoid. Processus alaris und Processus pterygoideus treten auf fast gleicher Höhe an der Ala temporalis auf und verbinden diese mit der Schädelbasis. Das Foramen caroticum trennt am Übergang der Ala temporalis in die Commissura alicochlearis den Processus alaris vom Basisphenoid ab, wodurch er caudal begrenzt wird.

Im 25 mm-Stadium bietet sich das gleiche Bild wie im jüngeren Tier: die gesamte Schädelseitenwand ist verknöchert und der Processus alaris ist mit dem Alisphenoid synossifiziert. Im Übergangsbereich zum Basisphenoid können keine Knochengrenzen lokalisiert werden, so dass ein Teil der Knochenbrücke zwischen Alisphenoid und Basisphenoid als Processus alaris angesprochen werden muss, dieser jedoch nicht eindeutig von den umgebenden Knochenstrukturen abgegrenzt werden kann.

Glis: Bei *Glis* steht die Ala temporalis auf gleicher Ebene sowohl mit dem Pterygoid, als auch mit dem Basisphenoid in Kontakt. Der Processus alaris ist rostral noch schmal gestaltet und in Kontakt mit der Lamina hypophyseos. Beim Übergang der Lamina hypophyseos in die anschliessende ersatzverknöcherte Zone wird der Processus alaris robuster, so dass eine prominente und deutlich verdickte Knochenbrücke zwischen Ala temporalis und Basisphenoid auftritt. Am Caudalende des Processus alaris, rostral des Foramen caroticum, übertrifft der stets verknöcherte Processus alaris die Ala temporalis in seinen Breitenabmessungen.

Beim 120 mm-Stadium bildet der Processus alaris rostral eine zuerst schmale Knochenbrücke zwischen Basisphenoid und Alisphenoid. Caudal bildet er die prominente Rostralgrenze des Foramen caroticum, hier über den Processus pterygoideus die Anbindung an das Pterygoid.

Eliomys Der Processus alaris bildet im 30 mm-Stadium eine schmale, jedoch breite Knochenbrücke zwischen Ala temporalis und Basisphenoid, so dass eine prominente knöcherne Verbindung zwischen Ala temporalis und Basisphenoid entsteht. Weiter caudal wird der Processus zunehmend mächtiger in seiner Breitenausdehnung, so dass er in seinen Grössenabmessungen die lateral anschliessende Ala temporalis übertrifft, bevor er am Foramen caroticum endet.

Im 45 mm-Stadium bleibt der Processus alaris als mächtige Knochenverbindung zwischen Alisphenoid und Basisphenoid erkennbar, es können jedoch bedingt durch die Synossifikation keine einzelnen Knochenelemente mehr angesprochen werden. Caudal findet das Alisphenoid direkt Anschluss an die Bulla tympani.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium verbindet der Processus alaris caudal des Processus pterygoideus die Lamina hypophyseos mit der Ala temporalis. Die Verbindung der Knorpelstrukturen erfolgt auf einem Niveau, so dass Lamina hypophyseos, Processus alaris und Ala temporalis fließend ineinander übergehen und eine durchgehende Knorpelschale ventral der Grosshirnhälften darstellen. Die Lamina hypophyseos ist dabei nur geringfügig breiter als die laterad weisende Ala temporalis. Der Processus alaris endet am Foramen caroticum.

Durch Wachstumsvorgänge der Ala temporalis haben sich Processus pterygoideus und Processus alaris im 26 mm-Stadium angenähert, der Processus pterygoideus bleibt jedoch rostral des Processus alaris positioniert. Der Processus alaris ist ossifiziert und stellt caudal

des Processus pterygoideus einen deutlich verbreiterten Knochenbalken dar. Der Processus bleibt prominent bis zu seinem Abschluss durch das Foramen caroticum.

Diskussion: Der Processus alaris variiert in seiner Form von schmal spangenförmig (*Cavia*: DIERBACH 1985; *Ctenodactylus*: SCHRENK 1989; *Mesocricetus*: RAJTOVA 1972b; *Arvicola*: FAWCETT 1917) bis breit plattenförmig (*Xerus*: FAWCETT 1923; *Sciurus*, *Bathyergus*, *Georychus*, *Apodemus*: SCHRENK 1989; *Mus*: FRICK 1986; *Rattus*: eig. Beob.). Seine Grösse beeinflusst laut SCHRENK (1989) das Foramen caroticum und ist mit der Breite des „central stem“ korreliert.

Bei den Schläfern ist der Processus alaris eine stets prominente Knochenbrücke, die caudal ihre grösste Abmessungen aufweist und eine breite Platte zwischen Ala temporalis und Basisphenoid darstellt. Meist treten Processus pterygoideus und Processus alaris in der gleichen Ebene an der Ala temporalis auf; allein bei *Graphiurus* liegt der Processus pterygoideus rostral des Processus alaris.

Inwieweit die Grösse des Processus alaris das Foramen caroticum beeinflusst kann nicht nachvollzogen werden, da kontra SCHRENK trotz breiter Abmessungen des Processus bei den Gliridae ein ausgeprägtes Foramen caroticum zu beobachten ist.

Tabelle 25: Processus alaris

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Proc. alaris	breit	breit	breit	breit ++	?	?	breit	breit	breit

2.2.8 Commissura alicochlearis und Foramen caroticum

Die Commissura alicochlearis verbindet medial die Pars cochlearis der Ohrkapsel mit dem Processus alaris, wobei sie das Foramen caroticum lateral überbrückt; sie steht meist mit dem lateralen Anteil der Commissura basicochlearis in Kontakt. Nach Ansicht von GAUPP (1908), TOEPLITZ (1920) und KUHN (1971) stellt die Commissura alicochlearis ein Teil der Lamina hypophyseos dar, während laut DE BEER (1937) diese aus den caudalen Trabekeln hervorgeht. Die Befunde an Marsupialia und verschiedenen basalen Eutheria belegen eindeutig, dass diese Commissur aus der hinteren Trabekelplatte hervorgeht (MAIER 1987, 1993).

Das Foramen caroticum dient dem Durchtritt der Arteria carotis interna und wird rostral durch den Processus alaris, lateral von der Commissura alicochlearis, medial durch die Lamina hypophyseos und caudal durch die Commissura basicochlearis anterior, bzw. die Pars cochlearis der Labyrinthkapsel begrenzt.

Abb.: 24

Muscardinus: Am Modell des 20,5 mm-Stadium lässt sich die extrem breite, am Dorsalende der Pars cochlearis ansetzende Commissura alicochlearis deutlich erkennen: sie zieht entlang der gesamten Rostralbreite der Ohrkapsel und geht homokontinuierlich in diese über. Der rostrale Anschluss an die Ala temporalis erfolgt ebenfalls auf deren ganzen Breite, so dass die Commissura alicochlearis in diesem Stadium eine dünne, jedoch extrem breite Knorpelstruktur darstellt, die auffällig in dieser Schädelregion hervortritt. Mit dem medio-

rostral ansetzenden Processus alaris steht sie nur an dessen latero-caudalen Ende in Kontakt. Der Processus alaris ist kleiner und schmaler ausgebildet und stellt im Vergleich eine dünne Knorpellamelle dar. Medial der Commissura alicochlearis liegt das Foramen caroticum, das wie in Grundplan der Mammalia postuliert, von Lamina hypophyseos, Ohrkapsel und Commissura basicochlearis eingerahmt wird. Alle Strukturen liegen chondral vor und nur das Basisphenoid, zusammen mit dem Ansatz des Processus alaris, ist ersatzverknöchert.

Im 25 mm-Stadium sind alle Elemente vollständig verknöchert: das Alisphenoid bildet Boden und Seitenwand des Cavum cranii, wobei es lateral mit dem Squamosum und medial mit dem Pterygoid in Kontakt steht. Damit sind alle vormals chondral vorliegenden Teile (Processus alaris, Processus pterygoideus, Ala temporalis, Commissura alicochlearis) synossifiziert. Es kann dabei das rostrale Auswachsen der Ohrkapsel beobachtet werden, so dass diese lateral des Pterygoid zu liegen kommt und sich unter das Alisphenoid schiebt. Das Alisphenoid wird im Zuge des Auswachsens der Ohrkapsel medial verdrängt.

Glis: Auf Höhe des Processus alaris, der die Verbindung zum Basisphenoid gewährleistet, liegt die laterad verknöchernde Ala temporalis als schmale Knorpellamelle dorsal der Tuba auditiva, wobei sie eine extrem breite medio-laterale Ausdehnung aufweist. Am Lateralende verbreitert sich die Ala temporalis ventral und geht so direkt in die Pars cochlearis capsula auditiva über. Allein anhand der strukturellen Gestaltung kann nicht entschieden werden, ob die Ala temporalis direkt in Kontakt mit der Pars cochlearis steht und eine Commissura alicochlearis somit nicht ausgebildet ist, oder ob die Commissura alicochlearis extrem verbreitert und in die Länge gezogen die Verbindung zur Ohrkapsel gewährleistet.

Das Foramen caroticum liegt medial des rostralen Abschnitts der Pars cochlearis und des caudalen Übergangsbereiches der Ala temporalis. Da per Definition der laterale Abschluss des Foramen caroticum durch die Commissura alicochlearis gebildet wird, soll dieser Abschnitt der Ala temporalis nach dem „principel of communality“ daher als Commissura alicochlearis verstanden werden. Rostral wird das Foramen caroticum wie gewöhnlich durch den Processus alaris, medial durch das Basisphenoid und caudal durch die Commissura basicochlearis abgeschlossen. Die Gestalt der Foramen ist insgesamt länglich oval und recht gross, die Aorta carotis interna ist obliteriert und nicht mehr erkennbar.

Beim 120 mm-Stadium bleibt der rostrale Abschluss des Foramen caroticum durch den prominenten Processus alaris erhalten; die laterale Grenze bildet einerseits die Pars cochlearis, die verknöchert unter dem breitflächigen Alisphenoid zu liegen kommt, andererseits die Commissura alicochlearis. Eine direkte Verbindung von Alisphenoid und Ohrkapsel kann jedoch nicht beobachtet werden, da beide Strukturen durch einen schmalen Knochenspalt voneinander getrennt bleiben; das Alisphenoid überdeckt die Pars cochlearis weiträumig. Per Definition muss der caudo-lateral des Processus alaris gelegene Abschnitt des Alisphenoid jedoch als Commissura alicochlearis bezeichnet werden. Die caudale Begrenzung des Foramen caroticum bildet nach wie vor die Commissura basicochlearis anterior.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist die Rostralgrenze des Foramen caroticum, d.h. der Processus alaris verknöchert, laterad erstreckt sich die Ala temporalis. Caudal des Processus liegt das weitlumige Foramen caroticum lateral des Basisphenoid; die Ala temporalis ist deutlich und rundet sich unter Verbreiterung ab, so dass eine längliche Commissura alicochlearis gebildet wird, die das Foramen caroticum seitlich begrenzt. Ventral der Commissura alicochlearis liegt die Tuba auditiva. Die Commissura alicochlearis verbindet sich dorso-medial mit der Pars cochlearis, so dass an der dorsalen Innenkante der Pars eine leicht ventro-medial geneigte Knorpelkante entsteht, die innerhalb des Foramen caroticum an der Innenseite weiter caudal zieht, sich verkürzt und letztlich direkt in die Commissura basicochlearis übergeht, die das Caudale des Foramen caroticum bildet. Es

entsteht damit eine durchgehende Knorpellamelle, die von der Ala temporalis ausgehend bis in die Commissura basicochlearis anterior zieht. Durch das Foramen caroticum kann der Verlauf eines Blutgefäß nicht mehr beobachtet werden.

Im 42 mm-Stadium liegen Ala temporalis und die aus ihr hervorgehende Commissura alicochlearis weiterhin chondral vor, während die umliegenden Strukturen verknöchert sind. Die Commissura alicochlearis ist deutlich weiter ausgewachsen und erstreckt sich dorsal der Tuba auditiva weit lateral, so dass sie die ganze Pars cochlearis der Ohrkapsel dorsal überspannt und über diese seitlich hinausragt. Die Commissura alicochlearis verbreitert sich ventral und geht unmittelbar in die Pars cochlearis über. An der Pars cochlearis capsula auditiva ist an der Medialseite keine caudal verlaufende Knorpellamelle mehr erkennbar; dorso-medial tritt jedoch eine medial weisende Ausbuchtung auf, die aus der runden Form der Ohrkapsel hervorsticht. Aus dieser Kante tritt die Commissura basicochlearis hervor, die das Foramen caroticum caudal abschliesst.

Im 45 mm-Stadium sind alle Strukturen verknöchert: das Alisphenoid liegt ossifiziert vor und tritt über den Processus alaris mit dem Basisphenoid in Kontakt. Ventral des Alisphenoid erscheint die weit rostral ausgewachsene Bulla tympani, ohne dass sich beide Strukturen verbinden.

Graphiurus: Ventral des Ganglion trigeminale erstreckt sich die Ala temporalis vom knorpelig vorliegenden Processus alaris aus lateral. Der Übergang in die lateral des Foramen caroticum liegenden Commissura alicochlearis erfolgt konstant breitflächig, so dass sich auch diese als eine breite, jedoch schmale Knorpellamelle darstellt, die leicht konkav eingekrümmt ist. Das Foramen caroticum ist in diesem Bereich weit; es wird von der Arteria carotis interna durchzogen. Am Übergangsbereich der ventral befindlichen Tuba auditiva in das Cavum tympani erscheint im Bindegewebe die knorpelige Rostralwand der Pars cochlearis, die fast sofort Anschluss an die Commissura alicochlearis findet, in dem sie in ihrer ganzen Breite in diese über geht. Die Breite der Commissura alicochlearis entspricht fast vollständig der Breitenausdehnung der Pars cochlearis; nur an deren medio-dorsalen Ende entsteht eine protrudierende Kante, die medial in das Foramen caroticum hineinragt; die Pars cochlearis erscheint dadurch leicht dreieckig in ihrer Gesamterscheinung. Dieser Vorsprung senkt sich ventral ab und geht so direkt in die Commissura basicochlearis anterior über, wodurch das extrem weitlumige Foramen caroticum caudal abgeschlossen wird.

Im älteren 26 mm-Stadium liegt rostral des Alisphenoid, während weiter caudal die Ala temporalis persistiert, die über den ossifizierten Processus alaris mit der Lamina hypophyseos in Kontakt steht. Die Commissura alicochlearis liegt weiterhin breitflächig vor, sie ist laterad ausgewachsen und vermehrt konkav gebogen. Das Foramen caroticum ist relativ kleiner als im 14 mm-Stadium. In ihrer Gestaltung ist die Commissura alicochlearis zweigeteilt in einen medialen Abschnitt, der verbreitert ventral des Ganglion semilunare liegt und sich über zwei ventrale Ausbuchtungen mit der Pars cochlearis verbindet. Der laterale Anteil ist wesentlich schmaler gestaltet und nach dorsal um etwa 45° abgewinkelt, so dass dieser das Ganglion trigeminale seitlich umgreift. Rechtsseitig ist bei diesem Tier die Form der Commissura alicochlearis in sofern andersartig, als dass sich diese im medialen Abschnitt in zwei verdickte Teile aufspaltet, die beide Anschluss an die Pars cochlearis der Ohrkapsel finden. Der laterale Anteil tritt weiterhin seitlich aus der Pars cochlearis hervor, und an der Medio-dorsalseite tritt ebenfalls ein Stück der Commissura alicochlearis auf, das Anschluss an die Commissura basicochlearis anterior findet. Dieser hervortretende Kante ist jedoch nicht so deutlich wie bei den anderen Tieren ausgebildet. Im Foramen caroticum kann keine A. carotis interna mehr erkannt werden.

Diskussion: Die Commissura alicochlearis reicht vom verknöcherten Processus alaris bis an die Pars cochlearis, wobei sie meist auch mit der Commissura basicochlearis anterior in

Verbindung tritt (ausser *Ctenodactylus*: SCHRENK 1989), sie gilt als primitiv für die Eutheria (SCHRENK 1989).

Bei den Gliridae entspricht der Verlauf der Commissura alicochlearis dem Grundplan der Mammalia und Rodentia. Auffällig ist jedoch die starke medio-laterale Ausdehnung der Commissura alicochlearis, womit auch die breite Verbindung sowohl mit der Ala temporalis, als auch mit der Pars cochlearis der Ohrkapsel einhergeht. Eine breite, jedoch nicht so ausgedehnte Commissura alicochlearis wie bei den Schläfern ist bei *Georychus*, *Tatera* (KADAM 1972/73) *Apodemus* (SCHRENK 1989) und *Rattus* (eig. Beob., kontra: YOUSSEF 1966) zu finden; bei *Xerus* (FAWCETT 1923), *Sciurus* und *Bathyergus* (KADAM 1972/73) ist sie derart verbreitert, dass sie ebenfalls auf ganzer Länge in den Processus alaris übergeht. Eine Commissura alicochlearis mittlerer Breite tritt bei *Arvicola* (FAWCETT 1917), *Lemmus*, *Mus* (FRICK 1986), *Phodopus* (HAUCK 1987) und *Jaculus* (SCHRENK 1989) auf, während sie eher schmal bei *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Cavia* (DIERBACH 1985 contra: RAJTOVA 1972a: als fehlend beschrieben), *Echimys*, *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Pedetes* (YOUSSEF 1966) und *Otomys* (ELOFF 1948) ist. Bei *Castor* (KARGER 1988) ist die Commissura alicochlearis nicht durchgängig, sondern nur als Processus cochlearis anterior angelegt, der sich der Ala temporalis eng anlegt.

In den Abgrenzungen des Foramen caroticum entsprechen die Schläfer dem bei anderen untersuchten Rodentia beschriebenen Zustand.

Laut SCHRENK (1989) sind Grösse und Ausbildung nicht von der durchtretenden Arteria carotis interna abhängig, sondern von den das Foramen umgebende Knorpelstrukturen, insbesondere wiederum von der Commissura alicochlearis. Bei den Bilchen ist das Foramen caroticum im allgemeine weitleumig. Bei *Mesocricetus* (RAJTOVA 1972b) ist nur eine Incisura carotica zu finden. Spätstadien ohne A. carotica weisen teilweise recht grosse Foramina auf (siehe *Ctenodactylus*: SCHRENK 1989; *Cavia*: DIERBACH 1985), während die Spätstadien von *Sciurus* (KADAM 1972, 1973) und *Castor* (KARGER 1988) trotz einer auftretenden A. carotis interna nur kleine Foramina caroticae besitzen.

Tabelle 26: Commissura alicochlearis

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
breit	+	+	+	++	?	Proc. alicoch.	+	+	-

2.3. DECKKNOCHEN

Nasale, Praemaxillare, Maxillare und Vomer bilden gemeinsam das rostrale Cranium, der Aufbau des anschliessenden Schädeldachs erfolgt durch Frontale und Parietale. Das Palatinum bildet den harten Gaumen des Osteocranium, stellt aber auch einen Teil des Processus pterygoideus, an den das Pterygoid anschliesst. Der Jochbogen wird durch die Verbindung von Lacrimale, Zygomaticum und Squamosum gebildet.

2.3.1 Nasale

Die paarig angelegten Nasalia überdecken die Pars anterior des Cavum nasi (VOIT 1909). Als Synapomorphie der Rodentia und Lagomorpha wird die Aufwölbung der Deckknochen im caudalen Bereich betrachtet (NOVACEK 1985).

Abb.: 5 - 13

Muscardinus: Am Modell des 20,5 mm-Stadium treten die Nasalia als zwei rechteckige Knochenplatten auf, die medial in den Sulcus suprasedalis eingreifen. Rostral tritt die Cupula nasi anterior zwischen ihnen hervor, lateral stehen sie mit den Maxillaria in Kontakt, während zu den Frontalia hin ein Spalt bestehen bleibt.

Auch in der Schnittserie präsentieren sich die Nasalia als nur wenig gewölbte Knochenplatten, die zusammen mit den Praemaxillaria die Nasenkapsel einschliessen. Ihr rostrales Ende liegt auf Höhe des Processus alaris superior, caudal sind ihre Medialenden verbreitert ohne deutlich in den Sulcus suprasedalis einzugreifen; sie enden auf Höhe der Crista semicircularis.

Im 26 mm-Stadium ist die Nasenkapsel wesentlich weiter rostral ausgewachsen, so dass die Nasalia caudal der Processus alares superiores als zwei rostral getrennte Knochenplatten vorliegen. Sie sind konvex aufgebogen und weisen auf Höhe der Lamina transversalis anterior eine Verbreiterung der Medial- und Lateralenden auf, die caudal weiter zunimmt.

Das Tectum nasi ist vollständig resorbiert, so dass die Nasalia in der Medianen direkt mit dem Septum nasi verbunden sind und auch die Nasoturbinalia von medio-caudal aufliegen. Zusammen mit Praemaxillare und Frontale bilden die Nasalia einen geschlossenen Deckknochenmantel um das Cavum nasi. Der rostrale Processus facialis des Frontale ragt zwischen Nasale und Praemaxillare und schliesst so die verbreiterten Nasalia zwischen sich ein, die seitlich in die Frontalia eingefalzt in je zwei Lamellen dorsal und ventral des Frontale enden.

Glis: Bei *Glis* beginnen die Nasalia als konvex gewölbte Knochenplatten weit rostral. Etwa auf Höhe des Marginoturbinale ziehen sie caudal und lateral, bis sie die Halbe Nasenkapsel, und somit nahezu das gesamte Tectum nasi umgreifen, lateral schliessen sie an das Praemaxillare an. Sowohl die Medial-, als auch die Lateralenden der Nasalia sind aufgebläht, wobei die Lateralenden auf ihrer ganzen Breite mit den Praemaxillaria in Kontakt stehen. Caudal sind die Nasalia verkürzt und werden von den schmalen Processus der Frontalia unterlagert, die die Nasalia dorsal abdrängen. Insgesamt stellen die Nasalia einfach geformte Rechtecke dar, die dem Tectum nasi dorsad aufliegen und einen Teil der vorderen Nasenkuppeln einrahmen.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium treten die paarigen Nasalia auf Höhe der Marginoturbinalia auf, sie umfassen lateral etwa Zweidrittel der Nasenkapsel. Die gleichmässig breiten und nur geringfügig konvex gebogene Knochenplatten liegen dorsal des Praemaxillare. Caudal treten zuerst die Medialenden des Nasendaches mässig verbreitert auf, die lateralen Kanten verdicken sich nur geringfügig. Die Lücke zwischen Nasale und Praemaxillare wird durch den facialis Fortsatz des Frontale geschlossen. Auf Höhe des Foramen epiphaniale enden die Nasalia durch Verzahnung mit den Frontalia.

Die deutlich konvex gekrümmten Nasalia des 42 mm-Stadium weisen verdickte Medialenden auf, die tief in den Sulcus suprasedalis eingreifen. Auf Höhe der Nasoturbinalia reichen auch die Lateralenden weit ventral, an deren Spitze der Nervus ethmoidalis anterior rostral zieht.

Caudal werden die lateralen Kanten in dem Maße verkürzt, wie die Processus facialis des Frontale rostral ragen. Die mediale Verbindungskanten weisen rostral des Übergangs in die Frontalia ihre grösste ventrale Ausdehnung auf und sind tief in den Sulcus suprasedalis eingegraben. Beidseitig wölbt sich das Tectum nasi unterhalb der Nasalia weit dorsal; die Nasalia enden am Foramen epiphaniale.

Im 45 mm-Stadium liegen die Nasalia weiter rostral; die extreme Dorsalwölbung der Nasalia wird durch das nahezu reduzierte Tectum nasi nachgezeichnet. Caudal verkürzen sich die Nasalia, das Nasoturbinale wechselt seinen Ansatz auf das Praemaxillare und die medialen Enden sitzen direkt dem Septum nasi auf. Die Lateralenden sind ventrad sehr prominent und im Kontaktbereich mit den Praemaxillaria stark verbreitert. Dorsal des Ethmoturbinale I wird das Nasale durch das Frontale abgelöst.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium zeigt eine erste Bindegewebsverdichtung die zukünftige Lage der Nasalia an, die sich vom Marginoturbinale aus seitlich bis an die Nasoturbinalia erstreckt. Caudal verstreicht das derart vormodellierte Deckknochengewebe dorsal des Tectum nasi im Bindegewebe.

Im 26 mm-Stadium liegen die Nasalia dorsal des Marginoturbinale weiterhin nur in Form verdichteten Bindegewebes vor, erst auf Höhe des Processus alaris superior treten Knochenbälkchen auf, die medial nicht miteinander in Kontakt stehen. Lateral dehnen sich die Nasalia bis über das Nasoturbinale hinaus aus. Die medialen Innenkanten sind nur mässig verbreitert und greifen kaum in den Sulcus suprasedalis ein. Insgesamt sind die Nasalia nur schwach gebogen und liegen nahezu horizontal dem Tectum nasi auf. Caudal verkürzen sich die Osis nasalis und verstreichen rostral des Foramen epiphaniale; lateral liegt der angedeutete Processus facialis des Frontale.

Diskussion: Die Nasalia bedecken die Pars anterior der Nasenkapsel (VOIT 1909) und liegen im Grundplan der Eutheria dem Tectum nasi flach auf. Als Synapomorphie der Glires wird die Verbreiterung der Nasalia und die daraus resultierende laterale Umgreifung der Nasenkapsel gewertet (NOVACEK 1985). Durch die rostro-caudal verlaufende Verschmälerung der Nasalia, und die seitliche Umgreifung des Paris nasi im rostralen Bereich folgen die Bilche dem Grundplan der Glires, siehe ebenso: Hystricognathi: MESS 1998; *Castor*, *Sciurus*, *Aplodontia*: FRAHNERT 1998; *Rattus*, *Mus*: RUF 1999.

Bei den Gliridae ist eine starke Dorsalwölbung der Nasalia zu bemerken, die mit einer Verlängerung der Medialkanten, zusammen mit deren tiefen Eingreifen in den Sulcus suprasedalis einhergeht. Insbesondere bei *Eliomys* ist dieser Merkmalskomplex stark ausgeprägt. Die auch bei anderen Muroidea auftretende Dorsalwölbung (RUF 1999) ist als auffällig Begebenheit bei *Rattus* zu beobachten (eig. Beob.), tritt bei *Mus* jedoch eher verhalten zu Tage, obwohl ein gemässigt eingreifen der Medialenden in den Sulcus suprasedalis zu beobachten ist. Bei *Phodopus* tritt der gleiche Merkmalskomplex ebenfalls auf (HAUG 1987, Abb.13). Innerhalb der Hystricognathi (MESS 1997) und Sciuromorpha (FRAHNERT 1998) ist diese Dorsalwölbung nur in geringfügigerem Ausmaß zu beobachten, so dass die Nasalis eher flach dem Tectum nasi aufliegen.

Tabelle 27: Nasalia

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Dorsalwölbung	++	++	++	+	+	+	+	++	+

2.3.2 Praemaxillare

Der Corpus ossis praemaxillaris wird bei den Rodentia vollständig von der Alveole des Nagezahns ausgefüllt, von ihm gehen der Processus facialis (s. nasalis) und die Processus palatini medialis et lateralis aus (VOIT 1909). Im Grundplan der Glires ist das rostral durch das Praemaxillare abgeschlossene Foramen incisivum caudad in den knöchernen Gaumen verlagert und vergrößert (NOVACEK 1985, 1986; NOVACEK et al. 1988).

Muscardinus: 20,5 mm–Stadium - Ventral der Lamina transversalis anterior ist das Praemaxillare als Bindegewebsverdichtung zu erkennen, die zunehmend mit Knochenbälkchen versehen sich seitlich ausdehnt und einen ventral der Nasalia isoliert rostral ragenden Processus aufweist. Am Caudalende der Lamina transversalis anterior liegt die Nasenkapsel vollständig im Praemaxillare eingebettet. Durch das Grössenwachstum der Nagezähne werden die Corpus praemaxillaris zunehmend vergrößert, wobei die seitlich aufgewölbten Aussenseite dem Ansatz mimische Muskulatur dient. Die Cartilago paraseptalis wird rostral durch den Corpus des Praemaxillare gestützt und liegt caudal des Ductus nasopalatinus im Processus palatinus medialis eingebettet. In diesem Bereich hat das Praemaxillare bedingt durch die Zahnalveole und den dorsal ragenden Processus facialis seine grösste Ausdehnung.

An der Kontaktzone der Lamina infraconchalis mit dem Corpus praemaxillaris entsteht durch die ventrale Abwinkelung eine hervortretende schmale Kante. Caudal des dl^2 liegt das Praemaxillare als latero-ventral orientierte Knochenlamelle, die in mehreren Fortsätzen in das Maxillare eingefalzt ist. Medio-ventral des Praemaxillare übernimmt das Maxillare die Stützfunktion des Ductus nasolacimalis und bildet so die Fortsetzung des Oberkiefers.

Im 25 mm-Stadium treten im Bereich des Praemaxillare erste Resorptionserscheinungen im Paries nasi auf. In der Medianebene liegen zwischen Corpus praemaxillaris und Septum nasi die Glandulae nasi infraseptales, die weiter caudal in die Processus palatinus medialis eingesenkt liegen. Die Zahnalveole ist vergrößert und füllt den gesamten Corpus praemaxillaris aus, so dass der Processus facialis relativ verkleinert ist. Das Maxilloturbinale sitzt dem Praemaxillare medial direkt auf; der Processus palatinus medialis umschliesst das gesamte JACOBSONsche Organ und übernimmt die Stützfunktion der Cartilago paraseptalis.

Die enge rostrale Beziehung des Ductus nasolacimalis mit dem Corpus praemaxillaris wird durch eine schmale Kante am Deckknochen betont. Der Ductus durchzieht das Praemaxillare und unterquert es ventral. Das Praemaxillare endet im Processus palatinus medialis.

Glis: Rostral beginnt das Praemaxillare in Form zweier Processus ventral von Nasale und Lamina transversalis anterior. Die Glandula nasi infraseptalis liegt medio-rostral zwischen den beiden ventralen Processus integriert. Der Processus posterior der Lamina transversalis anterior liegt dem Corpus praemaxillaris medial eng an, die Glandula nasi infraseptalis liegt zwischen beiden als Puffer eingekleilt. Caudal liegt die Cartilago paraseptalis in den Processus palatini medialis eingebettet, und auch die weiterhin chondrale Nasenkapsel ist trotz der Deckknochen Nasale und Praemaxillare noch vollständig erhalten. Der Ductus nasolacimalis wird durch Praemaxillare und Lamina infraconchalis abgeschirmt, wobei der eng an das Praemaxillare anschmiegte Ductus einen schwachen Sulcus im Knochen hervorruft. Der Ductus behält seinen Verlauf medial der Zahnalveole bei und durchstösst das Praemaxillare nicht, erst caudal der Alveole zieht er zwischen Praemaxillare und Maxillare lateral.

Der ausgeprägte Processus facialis endet am Recessus frontoturbinalis und wird durch das ventro-medial orientierte Maxillare abgelöst, so dass dieses medial des Corpus praemaxillaris liegt. Das Praemaxillare endet ventral des Recessus maxillaris mit den Processus palatini laterales im Maxillare verzahnt.

Eliomys 30 mm–Stadium - Der Corpus praemaxillaris erscheint mit einem rostraler Processus auf Höhe des Caudalende der Lamina transversalis anterior. Es liegt ventral des Nasale und umgreift die gesamte Nasenkapsel von lateral. Die Glandula infraseptalis liegt rostral zwischen den Processus medialis positioniert. Trotz des rostral nun vollständig ausgebildeten Deckknochenmantels sind sämtliche Knorpelstrukturen der Nasenkapsel unverändert knorpelig erhalten, Reduktionserscheinungen treten nicht auf. Medial stehen die Praemaxillaria nicht in direktem Kontakt und sind nur über einen Bindegewebsstrang miteinander verbunden. Die Zahnalveole des dl^2 reicht weit dorsal und dient mit ihrer Aussenseite dem Ansatz mimischer Muskulatur. Dort wo die Lamina infraconchalis dem Corpus praemaxillaris aufsitzt entsteht eine seichte Einbuchtung. Caudal der Zahnalveole durchbricht der Ductus nasopalatinus den Corpus praemaxillaris, dessen dorsales Ende im Bindegewebe verstreicht, ohne einen deutlichen Processus facialis auszubilden.

42 mm– und 45 mm–Stadium: Beide Stadien weisen im Wesentlichen keine Unterschiede zum 30 mm–Stadium auf. Das verknöcherten Maxilloturbinale sitzt von medio-dorsal dem Corpus praemaxillaris auf, an dem nun ein Processus facialis ausgebildet ist. Die durch die Lamina infraconchalis hervorgerufene Einbuchtung bleibt erhalten; das Maxillare gewährleistet gleichzeitig den dorsalen und lateralen Abschluss der Zahnalveole. Praemaxillare und Maxillare sind eng ineinander verzahnt; das Praemaxillare endet ventral des Recessus maxillaris.

Im 45 mm–Stadium ist der chondrale Anteil der Nasenkapsel vollständig resorbiert, die mechanische Stützfunktion wird vollständig von den Deckknochen übernommen.

Graphiurus: 14 mm–Stadium - Eine ventro-caudal der Lamina transversalis anterior auftretende Bindegewebsverdichtung markiert die Lage des Praemaxillare. Weiter caudal formen erste Knochenbälkchen eine langgezogene Knochenlamelle, in der die Zahnalveole eingebettet liegt. Der Corpus praemaxillaris ist insgesamt nicht sehr prominent und endet ventral auf Höhe des Recessus frontoturbinalis. Der Processus palatini medialis stützt aufgrund seiner geringen Abmessungen den Paraseptalknorpel nur wenig, und verstreicht im verdichteten Bindegewebe ventral des Ductus nasopharyngeus, ohne deutlich zur Ausbildung zu gelangen.

26 mm–Stadium - Das Corpus praemaxillaris reicht als schmale Knochenlamelle von ventral des Nasale bis an die Lamina transversalis anterior. Die Glandula nasi infraseptalis ist nicht nur in der Medianebene des Praemaxillare zu finden, sondern liegt dem Praemaxillare flächig auf, so dass sie sich weit auf dessen laterale Schenkel erstreckt. Mit der Ausbildung der Zahnalveole wird die Drüse medial zwischen beide Knochenhälften gedrängt.

Der Processus palatini medialis reicht als Stütze der Cartilago paraseptalis bis an den Processus palatinus medialis des Maxillare heran; dorsal erstreckt sich der Processus facialis über den Recessus frontoturbinalis hinaus. Zwischen knorpeliger Nasenkapsel und Praemaxillare unterlagert das Maxillare den Ductus nasolacimalis.

Diskussion: Die Pars alveolaris des Praemaxillare enthält die Zahnknospe des Schneidezahns, der Processus facialis liegt posterodorsal der Nasenkapsel auf und sichert die Verbindung zu Nasale, Frontale und Maxillare; er wird von NOVACEK (1985) als Synapomorphie der Glires gewertet. Ventral schliessen die Processus palatini lateralis et

medialis das Foramen incisivum ab. Der Processus palatini medialis umschliesst den Paraseptalknorpel röhrenförmig, wobei er in Kontakt zum Vomer tritt ohne mit diesem zu synossifizieren.

Der Ductus nasopalatinus verläuft bei den Rodentia schräg von dorso-rostral nach ventro-caudal durch den Gaumen in die Mundhöhle (WÖHRMANN-REPENNING 1984), weshalb das Foramen incisivum caudal verlagert ist. Das Praemaxillare bildet durch die Processus palatini die vorderen Begrenzungen des Foramen, die caudal in die gleichnamigen Processus des Maxillare übergehen. Die Processus palatini lateralis et medialis des Maxillare bilden jedoch nur die Begrenzung des hinteren Drittels des Foramen incisivum. Die in diesem Bereich auftretenden Knorpel des Munddachs wurden unter Cartilago papillae palatinae (Abschnitt 2.1.14) besprochen

Der Ductus nasolacimalis zieht aus der Orbita kommend medial (vgl. Abschnitt 2.1.11). Der Verlauf durch die Deckknochen ist dabei recht unterschiedlich: während der Tränennasengang bei *Muscardinus* seinen Weg um die Zahnalveole herum medial nimmt und ventral dieser in die Nasenhöhle zieht, gelangt er bei den anderen Gliridae zwischen Maxillare und Praemaxillare in das Cavum nasi. Bei allen Hystricognathi (MESS 1997) ist ein Canalis ductus nasolacimalis im Praemaxillare ausgebildet, während bei den Gliridae, *Xerus* (FAWCETT 1923), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Aplodontia*, *Castor*, *Sciurus* (FRAHNERT 1998), *Rattus* und *Mus* (RUF 1999) nur ein Sulcus ductus nasolacimalis vorliegt. MESS wertet den Verlauf unterhalb des Praemaxillare als eine Plesiomorphie, d.h. als Grundplanmerkmal der Glires, und sieht die Bildung eines Kanals bei den Hystricognathi daher als abgeleitet an.

2.3.3 Maxillare

Das zahntragende Maxillare (GAUPP 1908; ZELLER 1983) setzt sich aus Corpus maxillae, Processus frontalis, Processus palatinus, Processus alveolaris und Processus zygomaticus zusammen (VOIT 1909). Bei den Rodentia und Lagomorpha wird der für den Durchtritt des N. infraorbitalis (KUHN 1971) gebildete Infraorbitalkanal auf das an der dorsalen Jochbogenwurzel situierte Foramen infraorbitale verkürzt (NOVACEK 1985, 1986; NOVACEK et al. 1988). Bei zahlreichen Nagern wird der Infraorbitalkanal durch den eindringenden und durchtretenden M. masseter medialis erweitert (vgl. unten). In Verbindung mit der Kaumuskulatur hat dieser Infraorbitalbereich bei der Klassifikation der Nagetiere eine ganz wesentliche Rolle gespielt (TULLBERG 1899).

***Muscardinus*:** Im 20,5 mm-Stadium ist noch kein geschlossenes Deckknochenmuster ausgebildet. Das Maxillare beginnt rostral als schmale Knochenlamelle zwischen Paries und Praemaxillare, wo es den Ductus nasolacimalis lateral bedeckt. Dorsal fehlt noch die Verbindung zum Nasale, da der Corpus maxillae an der Prominentia superior endet. Die Processus palatini laterales von Praemaxillare und Maxillare sind ventral ineinander verzahnt, während die deckknöcherne mediale Begrenzung des Foramen incisivum noch unvollständig ist. Der Processus palatinus des Maxillare tritt erst weiter caudal auf und stößt an den dorsal aufsitzenden Vomer. Caudal des Nagezahns durchzieht der Canalis ductus nasolacimalis das Maxillare und tritt ventral des Foramen infraorbitale an die Oberfläche des Deckknochens. Vom Corpus maxillae ausgehend bildet der Processus infraorbitalis einen Teil des Jochbogens. In der Orbita ist das Maxillare eine einfache, ventral liegende Platte, die bis weit nach caudal durch den Processus orbitalis die Augenhöhle auskleidet, ohne mit dem Frontale in Kontakt zu stehen. Auf Höhe der Cupula nasi posterior schliesst das Maxillare an das Palatinum an, das es seitlich umgreift. Die weiter caudal auftretenden Zahnknospen zeigen den weiteren Wachstumsbereich des Maxillare an.

Die Lagebeziehungen der Kaumuskeln zum Maxillare werden in einem eigenen Abschnitt besprochen (s. unten).

25 mm–Stadium - Das Corpus maxillae liegt der Zahnalveole des Praemaxillare direkt auf und schliesst die Lücke zwischen Praemaxillare und Frontale; hier grenzt das Drüsengewebe des Recessus frontoturbinis direkt an den Deckknochen. Das Caudalende des Incisivus wird durch das Maxillare abgeschlossen, der Ductus nasolacimalis umgreift die Zahnalveole ventral und der Canalis ductus nasolacimalis umfasst die ganze Zahnalveole; im Os maxillaris bleibt dorsal des Ductus die Fenestrierung bestehen.

Dorso-lateral ragt der Processus infraorbitalis als ein Teil des Jochbogens seitlich; der Processus orbitalis schliesst mit dem Frontale die Orbita vollständig ab, und die kurzen Processus palatini mediales umgreifen das Foramen incisivum von caudal. Auf Höhe des Caudalendes des Foramen incisivum liegen die Knospen der Backenzähne in der Pars alveolaris; dorsal wird die Incisura palatina anterior vom dazugehörigen Nerven durchzogen. Die Pars alveolaris endet ventral am Palatinum.

Glis: Rostral sind Praemaxillare und Maxillare ineinander verfalzt, das Corpus maxillae steht in Kontakt mit dem Frontale, schliesst über dem Processus orbitalis jedoch nicht an dieses an. Der Ductus nasolacimalis wird rostral zunehmend vom Maxillare eingefasst, bis er das Maxillare ventral des Incisivus im Canalis ductus nasolacimalis durchtritt. Auch bei *Glis* verläuft ein Teilabschnitt des Tränennasengang frei im Bindegewebe ohne vom Maxillare überdeckt zu sein.

Am Caudalende des Foramen incisivum gehen die Processus palatini laterales et mediales von Praemaxillare und Maxillare ineinander über, wobei zwischen beiden Knorpelreste erhalten bleiben, vermutlich Sekundärknorpel, die als Puffer dienen. An der nahezu vollständig chondral erhaltenen Nasenkapsel sind erste Resorptionsvorgänge erkennbar, und auch das Drüsengewebe des Recessus maxillaris liegt dem Os maxillare scheinbar direkt an. Zwischen den Processus orbitales von Frontale und Maxillare kann der Verlauf des Nervus infraorbitalis beobachtet werden. Im Gaumendach endet das Maxillare lateral am Palatinum, das rostral in der Medianen vorstösst, so dass der zahntragende Abschnitt des Maxillare seitlich am Palatinum inseriert.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium schiebt sich rostro-lateral am Recessus frontoturbinis das Maxillare über den Ductus nasolacimalis hinweg, ohne in Kontakt mit anderen Deckknochen zu treten; nur im ventralen Bereich liegt es dem Praemaxillare an. Unterhalb des Foramen infraorbitale ist dabei über dem Ductus nasolacimalis eine breite Lücke im Corpus maxillae erkennbar. Die Processus palatini mediales von Praemaxillare und Maxillare gehen fließend ineinander über, und der Processus zygomaticus zieht zum rostralen Anteil des Jochbogens aus. Der recht kurze Processus orbitalis erscheint weit caudal in der Augenhöhle, wo er auf den medial ziehenden N. infraorbitalis stösst. Sowohl der Processus facialis, als auch der Processus orbitalis bleiben vom Frontale getrennt und es wird nur der caudale Abschnitt der Orbita vollständig von Deckknochen ausgekleidet. Die Corpus maxillae beider Seiten enden lateral am Palatinum an.

Auch im 42 mm-Stadium bleibt eine weite Lücke zwischen den Processus orbitales von Maxillare und Frontale bestehen. Die Parieswand ist jetzt jedoch grösstenteils resorbiert, so dass das Drüsengewebe des Recessus frontoturbinis dem Corpus maxillae direkt aufliegt; am Nasengrund liegt das Drüsengewebe des Recessus maxillaris. Das Maxilloturbinale sitzt medial dem Maxillare direkt auf, und auch die Crista semicircularis und die Lamina transversalis posterior stehen im Kontakt zum Maxillare. Die Molaren haben sich rostral bis in den Bereich des Processus zygomaticus vorgeschoben.

Die Aussparung im Deckknochen dorsal des Ductus nasolacimalis bleibt durch alle Ontogenesestadien hindurch erhalten; in den 42 mm- und 45 mm-Stadien wird der Ductus durch einen Bindegewebstreifen abgedeckt. Es bleibt ein chondraler Puffer zwischen den Processus palatini von Praemaxillare und Maxillare erhalten. Im 42 mm-Stadium ist die

chondrale Begrenzung der Nasenkapsel noch teilweise vorhanden, während sie im 45 mm-Stadium vollständig resorbiert ist.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium ist dorsal des Ductus nasolacrimalis vollständig isoliert eine blastematöse Bindegewebsverdichtung zu erkennen, welche die zukünftige Lage des Maxillare andeutet. Um den Tränennasengang herum erscheinen weiter caudal erste Knochenbälkchen, die sich jedoch rein auf den ventralen Bereich der Bindegewebsverdickung beschränken. An der Öffnung des Ductus nasolacrimalis in die Orbita ist die Fenestrierung dorsal des Ductus zu erkennen. Ein Foramen infraorbitalis ist nicht ausgebildet, und auch nicht bindegewebig dargestellt. Ventral des Recessus maxillaris liegt der Corpus maxillae ossifiziert vor, an ihm sind weder ein Processus palatinus medialis, noch der Processus orbitalis zu erkennen, während der Processus zygomaticus ausgebildet ist. Das Maxillare verstreicht caudal, so dass die Zahnknospen der Molaren dorsal frei im Bindegewebe der Mundhöhle liegen.

Im 26 mm-Stadium zeigt sich das Maxillare caudal der Alveole des dl^2 als schräg stehende Knochenlamelle, die den Ductus nasolacrimalis umgreift, dorsal jedoch keinen Kontakt zum Frontale besitzt. Die Fenestrierung im Maxillare dorsal des Ductus ist nun deutlich ausgebildet. Das Foramen incisivum wird caudal auf Höhe des nun knöchern dargestellten Foramen infraorbitale begrenzt. An der Medialnaht sind die Processus palatini von Praemaxillare und Maxillare knorpelig verbunden; der Processus orbitalis findet in der Orbita auf kurzer Strecke Kontakt zum Frontale. Die Zahnalveole des PM^3 liegt caudal des Processus zygomaticus, medial der Zahnalveole liegt der Processus rostralis des Palatinum, an dem das Maxillare anheftet und verstreicht.

Diskussion: Das Maxillare besteht aus dem Corpus maxillae, der dem Paries nasi eng anliegt. Von ihm aus erstreckt sich der rostro-dorsal gerichtete Processus frontalis, sowie die das Foramen infraorbitalis latero-dorsal begrenzende Pars infraorbitalis. Der Processus palatinus begrenzt das Foramen incisivum medio-caudal, während der Processus zygomaticus die ventrale Wurzel des Jochbogens bildet. Die Pars alveolaris umfasst mit einer lateralen und einer medialen Lamelle die Zahnanlagen von PM^4 bis M^3 .

Bei den Adulti fast aller Rodentia und Lagomorpha verläuft der Ductus nasolacrimalis unter Praemaxillare und Maxillare (MESS 1998), so wie es auch bei den Schläfern zu beobachten ist. Über den Tränennasengang ist bei den Gliridae im Maxillare jedoch eine deutliche Fenestrierung zu beobachten, wie schon bei der Deskription des Ductus nasolacrimalis dargestellt wurde. Dieser Merkmalszustand tritt noch bei einigen Hystricognathi (MESS 1998) auf; vgl. Kapitel 2.1.11.

Das Foramen infraorbitale dient dem Durchtritt des N. infraorbitale samt Gefäss. Abhängig von der Ausprägung der Kaumusculatur wird die Fenestrierung in unterschiedlichem Ausmasse von der Pars anterior des M. masseter medialis durchzogen. Nach BRANDT (1855) werden die Rodentia anhand dieser Merkmalsverteilung in protrogomorphe (*Aplodontia*), sciurumorphe (*Sciurus*, *Castor*), hystricomorphe (Hystricognathi) und myomorphe (Muroidea) Nagetiere eingeteilt. Die typische Myomorphie kennzeichnet sich durch eine mit der Pars profundus des M. masseter lateralis assoziierte Infraorbitalplatte sowie dem Durchtritt des M. masseter medialis pars anterior durch das Foramen aus. Bei den hystricomorphen Nagetieren wird das Foramen infraorbitale nicht nur durch das Maxillare dargestellt, wie bei den myomorphen und sciuromorphen Nagern, sondern teilweise zusätzlich durch Lacrimale und Zygomaticus verstärkt (SCHRENK 1989). Näheres zu dieser Problematik wird in Abschnitt 2.4 ausgeführt.

Bei allen Tieren kann auch der Verbund mit mimischer Muskulatur beobachtet werden, die von rostral in das Foramen infraorbitale hineinreicht. Diese Muskelpartie zieht aus der vorderen Ethmoidalregion, zusammen mit dem Intraorbitalnerven, in das Foramen

infraorbitale, und liegt im rostralen Bereich der ventralen Jochbogenwurzel an. Eng mit dem Infraorbitalnerv assoziiert endet dieser Muskelstrang stets auf Höhe der Kompartimentierung des N. infraorbitalis, Maier et al. (im Druck) haben dieses Bündel der mimischen Muskulatur als M. dilatator naso homologisiert.

Tabelle 28: Maxillare

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Fenestrier- ung	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Mimische Musk.	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Knochen- rinne	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Ansatz medialer Masseter	rostral Foramen	rostral Foramen	in Foramen	rostral Foramen	+	-	-	weit rostral Foramen	weit rostral Foramen
Ansatz lateral Masseter	Dorsale Wurzel	Dorsale Wurzel	Dorsale Wurzel	ventral Joch- bogen	ventral Joch- bogen	ventral Joch- bogen	ventral Joch- bogen	ventrale Wurzel	ventrale Wurzel

2.3.4 Foramen infraorbitale und M. masseter medialis

In diesem Abschnitt wird die Morphogenese des Infraorbitalforamens vor allem in Beziehung zur Kaumuskulatur näher beschrieben. Wie bereits eingangs geschildert kommt der Morphologie dieses Strukturkomplexes für die Großsystematik der Nager traditionell eine besondere Bedeutung zu. Aus Gründen der systematischen Erörterung der Befunde ist in diesem Kapitel die Reihenfolge der Taxa etwas modifiziert; auch sind die Abbildungen zu diesem Abschnitt im Hinblick auf eine bereits eingereichte Publikation (MAIER, KLINGLER und RUF, im Druck) in einem abweichenden Stil gehalten.

Graphiurus: In Abb. 25 sind zwei Querschnitte durch das sehr junge Foetalstadium von *Graphiurus* sp. (SSL 14 mm) gezeigt; die Deckknochen des Jochbogens sind teilweise noch in blastematösem Zustand, lassen sich jedoch eindeutig identifizieren. Abb. 27A zeigt den rostralsten Ursprung des M. masseter medialis (mmm). Er liegt am dorsolateralen Rand des Foramen infraorbitale. Der Muskel endet in Höhe des Ductus nasolacimalis. Der M. masseter lateralis ist bei diesem ‚hystricomorphen‘ Gliriden-Taxon erst weiter aboral getroffen (Abb. 27B; mml), da hier offenkundig die rostrale, d.h. ‚myomorphe‘ Expansion dieses Muskelteils noch nicht erfolgt ist; sein Ursprung erscheint auf Querschnitt 8-4-4, wo er am Ventralrand des Processus zygomaticus des Maxillare zu erkennen ist. Bei MAIER et al. (im Druck; Fig.1) ist durch eine Modellrekonstruktion dokumentiert, dass in diesem Ontogenese-Stadium die äussere Öffnungsebene des Foramen infraorbitale noch sehr schräg liegt und rostrocaudal ausgerichtet ist.

Im älteren Stadium von *Graphiurus* sp. (Abb. 26: SSL 26 mm) ist das Foramen infraorbitale insgesamt steiler gestellt und mehr in eine transversale Ebene gerückt. Der rostrale Ursprung des M. masseter medialis ist nach rostral expandiert und reicht nun vor dem F. infraorbitale auf den Proc. ascendens des Maxillare. Das Auswachsen wird auch dadurch dokumentiert, dass der Anfangsteil nunmehr deutlich vor dem absteigenden Ductus nasolacimalis gelegen ist (vgl. MAIER et al., im Druck). Der M. masseter lateralis liegt jetzt auf der breiten Ventralseite der vorderen Jochbogenwurzel.

Eliomys: *Eliomys quercinus* wird durch zwei foetale Stadien repräsentiert. Beim jüngeren Stadium (Abb. 27 A; SSL 30 mm) liegt das rostrale Ende des M. masseter medialis ebenfalls an der dorsolateralen Kante des Foramen infraorbitale. Da bei den Glirinae der M. masseter lateralis nach rostral in eine ‚myomorpe‘ Position verschoben ist, wird er auf diesem Querschnitt bereits voll getroffen.

Im älteren Stadium (Abb. 27B; SSL 42) ist die Lage des rostralen Ursprungs des M. masseter medialis nur unwesentlich verändert: Er liegt immer noch am dorsolateralen Rand des Foramen infraorbitale, er hat sich jedoch etwas nach medial verbreitert; dabei liegt der Muskelstreifen in ein deutlich ausgeprägtes bindegewebiges Septum eingelagert, das den D.nasolacimalis vom Bündel des N. infraorbitalis trennt. Ob bei älteren Stadien von *Eliomys* der M. masseter medialis sich ebenfalls auf die Seitenwand des Rostrum ausdehnt, kann hier mangels geeigneten Untersuchungsmaterials nicht entschieden werden. Jedoch war TULLBERG (1899) an der Kaumusculatur adulter Gartenschläfer kein Unterschied zu den übrigen Glirinen aufgefallen.

Glis: Von *Glis glis* stand uns lediglich ein vergleichsweise fortgeschrittenes Foetalstadium zur Verfügung (Abb.28A; SSL42 mm). Bei diesem Exemplar liegt der rostralste Ursprung des M. masseter medialis vor dem Foramen infraorbitale am Processus ascendens des Maxillare; er findet sich auf dem Querschnitt nahezu auf gleicher Höhe wie der Ursprung des M.masseter lateralis. Es kann die Prognose gewagt werden, dass jüngere Ontogenese-Stadien von *Glis* den Ursprung des M.masseter medialis wohl ebenfalls auf den Rand des F. infraorbitale begrenzt zeigen würden.

Aus Mangel an anderen Stadien wurde noch ein adultes Tier von *Glis glis* histologisch aufgearbeitet (Abb. 28B). Bei diesem Exemplar zeigt sich die weite rostrale Ausdehnung des M. masseter medialis auf die Seitenwand des Rostrum deutlich. Vom M. masseter lateralis ist er hier durch eine kräftige Platte mimischer Muskulatur getrennt; dieser Muskel, der bei den Gliriden innerhalb des Foramen infraorbitale entspringt, wird hier vorläufig als M. dilatator nasi homologisiert (vgl. MAIER et al., im Druck).

Muscardinus: Die Befunde an *Muscardinus avellanarius*, der durch zwei Foetalstadien repräsentiert ist, fügt sich nahtlos in das bisher dargelegte Konzept ein: Beim jüngeren Stadium (Abb. 29A; SSL 20,5 mm) liegt der rostrale Ursprung des M. masseter medialis wiederum am dorsolateralen Rand des Foramen infraorbitale, während beim etwas älteren Stadium (Abb. 29B; SSL 26 mm) bereits der Proc. ascendens des Maxillare erreicht ist.

Diskussion: Die präsentierten Befunde über die ontogenetische Entwicklung der vorderen Kaumusculatur weichen signifikant von den Befunden bei den Myomorpha und Caviomorpha ab. Verschiedene Hystricomorpha und Caviomorpha sind in den vergangenen Jahren vergleichend-ontogenetisch untersucht worden (SCHRENK 1989; NETO 1996; MESS 1996) und bei allen hat der M. masseter medialis von den frühesten

Stadien an einen weit rostral gelegenen Ursprung in der Nähe der Intermaxillar-Naht besessen. Für die vorliegende Untersuchung wurden folgende Gattungen aus dem Bereich der Myomorpha im Hinblick auf den diskutierten Merkmalskomplex näher untersucht: Dipodoidea (*Jaculus*) und Muroidea (*Peromyscus*, *Sigmodon*, *Mesocricetus*, *Mus*, *Rattus*, *Meriones*, *Lemmus*, *Rhabdomys*, *Lemmus*). Bei allen entwickelt sich der *M. masseter medialis* ebenfalls a priori am aufsteigenden Teil des Maxillare und z.T. auch bereits am Proc. nasalis des Praemaxillare.

Die vorgelegten Befunde besagen somit, dass die Gliridae einen ganz eigenen ontogenetischen Modus in der Ausbildung des *M. masseter medialis* aufweisen, der eindeutig von dem der übrigen hystricomorphen, hystricognathen und myomorphen Nager abweicht. Dieser Sachverhalt stützt somit die von der Paläontologie und der Molekulargenetik vorgetragene Hypothese, dass die Gliroidea mit den Myomorpha und Hystricomorpha nicht näher verwandt sind, und dass Hystricomorphie (Graphiurinae) bzw. Myomorphie (Glirinae) bei ihnen konvergent entstanden sind. Daher wird die These von VIANEY-LIAUD (1985) befürwortet, nach der die Gliridae eine ‚Pseudo-Myomorphie‘ aufweisen. Wenn auch die dargelegte Autapomorphie nichts über die speziellen Verwandtschaftsbeziehungen der Gliroidea besagt, so steht sie aber auch nicht zur These in Widerspruch, dass es sich um direkte Abkömmlinge der basalen, protrogomorphen Stammgruppe der Nagetiere handelt.

Die hochgradige Übereinstimmung in der ontogenetischen Ausbildung des *M. masseter medialis* spricht weiterhin für eine Monophylie von Graphiurinae und Glirinae, die sich in der Ausbildung des *M. masseter lateralis* gravierend unterscheiden, und deren engere Beziehungen in letzter Zeit bezweifelt worden waren. Die Ontogenie des *M. masseter lateralis* bei *Graphiurus* unterstützt die Annahme, dass dessen Hystricomorphie plesiomorph und nicht sekundär rückgebildet ist; indirekt spricht dieser Sachverhalt ebenfalls für die unabhängige Entstehung einer ‚Pseudo-Myomorphie‘ innerhalb der Gliridae.

In der vorliegenden Arbeit wurde das Stammbaumschema der Glirinae von Storch (1995) als Arbeitshypothese verwendet; dieses Schema basiert auf einer Reihe von morphologischen Merkmalskomplexen. Von Koenigswald (1993) vertrat nun die Auffassung, dass im Hinblick auf die Komplexität des Schmelzmusters *Graphiurus* mit *Muscardinus* und *Selevinia* die Kategorie 3 repräsentiert; er war der Auffassung, dass dieser Differenzierungstyp schwerlich mehrfach konvergent entstanden sein könne. Ganz offenkundig sprechen sowohl unsere eigenen wie auch eine Vielzahl anderer Befunde jedoch für eine engere Verwandtschaft von *Graphiurus* mit einer Teilgruppe der Glirinae.

2.3.5 Frontale

Das Os frontale überdeckt Teile des Cavum nasi und des rostralen Cavum cranii. Am Corpus lassen sich der in die Orbita hineinragende Processus orbitalis, und der dem Schädeldach aufliegende Processus frontalis unterscheiden. Beide Processus werden durch eine lateral vorspringende Knochenleiste getrennt, den Margo supraorbitalis (VOIT 1909).

***Muscardinus*:** Im 20,5 mm-Stadium liegt der Processus frontalis dorsal des Foramen epiphaniale isoliert im Bindegewebe. Lateral erreicht er den Ursprung der Frontoturbinalia im Innenraum der knorpelig umrahmten Prominentia superior. Ventral wird das Frontale durch den Limbus paracribrosus gestützt; an der Lateralseite erweitert sich der Corpus zur Margo supraorbitalis, so dass die Processus frontalis et orbitalis voneinander getrennt werden. Der Processus orbitalis kleidet das obere Drittel der Augenhöhle aus, und findet Kontakt zum ventralen Processus orbitalis des Maxillare, da er weit ventral ragt und lateral nahezu die gesamte Seitenwand der Cupula nasi posterior umfasst.

Die Commissura orbitonasalis wurzelt am Limbus paracribrosus und ist seitlich eng in das Frontale hinein modelliert, caudal der Cupula nasi posterior ist das Frontale erweitert und füllt die Fissura orbitonasalis vollständig aus; hier durchzieht der N. ethmoidalis das Frontale im Foramen ethmoidalis anterius. Der verbreiterte Processus orbitalis stützt sich im Winkel von Cupula nasi posterior und Commissura orbitonasalis auf und geht caudal in den Corpus über. Weiter caudal wird die Margo supraorbitalis in der durch das Frontale nachvollzogenen Schädelrundung aufgelöst, und das Frontale endet in zwei caudalen Ausläufern lateral der Commissura orbitonasalis, bzw. Ala orbitalis, wobei das Parietale die Kontaktzone von Frontale und Commissura orbitonasalis überbrückt.

Im 25 mm - Stadium füllt das Frontale die Aussparung zwischen Nasale und Praemaxillare aus, der Processus frontalis steht lateral mit dem Maxillare in Verbindung; der Recessus frontoturbinalis liegt rostral im Frontale eingebettet. An der Grenze Frontale/Maxillare liegt das Frontoturbinale I, ohne mit einem der Deckknochen zu synossifizieren. Sowohl die verknöcherten Strukturen Frontoturbinale II und Lamina horizontalis, als auch die chondrale Crista semicircularis sitzen dem Corpus von medial auf, und der dorsale Abschnitt des Recessus maxillaris liegt im Frontale eingebettet. In diesem Bereich ragt die knorpelige Spina mesethmoidalis vom Limbus praecribrosus aus dorsal und stützt die Frontalia medial ab; der weiterhin knorpelige Limbus paracribrosus unterlagert laterad das Frontale.

Die Orbita wird durch die Processus orbitales von Frontale und Maxillare ausgekleidet; rostral bleibt im Bereich des N. infraorbitalis eine Lücke im Deckknochenmantel bestehen.

Die Cupula nasi posterior ist mit ihrem gesamten Drüsengewebe vom Frontale umgeben, dorsal bleibt das Foramen epiphaniale anterius erhalten. Die Lamina cribrosa ist mit den Deckknochen synossifiziert und der M. obliquus superior hat seine Ansatz vom Planum antorbitale auf das Frontale gewechselt.

Das Frontale fasst in diesem Bereich die Bulbi olfactorii vollständig ein, lateral liegt das Squamosum auf, ventral steht es über den Processus orbitalis mit dem Palatinum in Verbindung. Am Caudalende der Cupula nasi posterior schliesst das Frontale seitlich an das Orbitosphenoid und das Parietale an, an dem das Frontale medial stumpf endet.

Glis: Zwischen Nasale und Praemaxillare schiebt sich der Processus frontalis des Frontale medial, bis er dorsal der knorpeligen Nasenkapsel das Foramen epiphaniale abdeckt und lateral das Maxillare erreicht. An ihren medianen Berührungsflächen sind die Frontalia verbreitert und werden von der chondralen Spina mesethmoidalis getragen. Diese T-Träger Konstruktion wird durch die sich caudal anschliessenden Bulbi abgelöst und die Frontalia beider Seiten liegen lateral dem Limbus paracribrosus auf. An der Schädelseitenwand sind die Frontalia zur Margo supraorbitalis verdickt, von dieser aus ragt der Processus orbitalis ventral bis an das Maxillare. Der Processus orbitalis umschliesst die chondrale Cupula nasi posterior bis auf halbe Höhe; wobei die zur Commissura orbitonasalis hin liegende Einkerbung breitflächig durch das Frontale ausgefüllt wird. Der N. ethmoidalis anterior nimmt durch das Foramen epiphaniale anterius seinen Weg medial; die dorsal wurzelnde Commissura orbitonasalis ist in das Frontale eingepasst.

Im caudalen Abschnitt der Augenhöhle hat sich die Margo supraorbitalis der Wölbung des Schädels angepasst und verläuft in einem stark abgerundeten Bogen. Der Corpus frontalis ist bis an die dorsale Spitze der Pila praeoptica heran verkürzt, und der Processus orbitalis ist auf ein im Winkel zwischen Cupula nasi posterior und Commissura orbitonasalis situiertes Knochenstück reduziert, an dem der M. obliquus superior anheftet. Die Ala orbitalis ist mit einem rostralen Processus im Frontale verankert; von medio-ventral endet das Frontale auf Höhe des Foramen opticum mit stumpfen Enden am Parietale.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium liegt das Frontale in der Bindegewebelücke zwischen Nasale und Praemaxillare dorsal des Recessus frontoturbinalis; lateral grenzt es an das Maxillare und auf Höhe der Lamina horizontalis an das Lacrimale. An ihrer Medialkante sind die Processus frontalis verdickt, werden jedoch nicht von der knorpeligen Spina mesethmoidalis erreicht. Der von der Margo supraorbitalis ventral verlaufende Processus orbitalis findet rostral keinen Anschluss an das Maxillare, dieser kommt erst weiter caudal zustande. Die Margo wird medial durch den Limbus paracribrosus getragen, sie bildet einen rechten Winkel der caudal mit einer lateral ragenden Kante die Orbita überdacht. Die Fissura orbitonasalis wird durch den Processus orbitalis ausgefüllt, der ein Foramen ethmoidalis anterius aufweist und verkürzt den Kontakt zum Maxillare verliert, so dass er isoliert vom Corpus frontalis vorliegt. Der Processus ist mit dem M. obliquus superior verbunden und endet lateral an der Cupula nasi posterior. Ein rostraler Processus der Orbitalflügel schmiegt sich in das Frontale, wodurch eine Knochenlücke zur Pila praeoptica entsteht. Ventral stösst das Frontale an das Squamosum; die Kontaktzone wird von dorsal durch das Parietale überdacht. Unter Grössenzunahme verdrängt das Parietale zunehmend das Frontale, und übernimmt dessen Schutzfunktion.

In den älteren Ontogenesestadien erscheint das Frontale caudal der Prominentia superior zwischen Nasale und Praemaxillare. Das Rostrum ist vollständig von Deckknochen eingefasst, im 42 mm-Stadium ist das Tectum nasi teilweise noch erhalten. Die knorpeligen Frontoturbinalia sitzen dem Frontale direkt auf und treten erst im 45 mm-Stadium ossifiziert auf. An der Grenze zum Nasale treten die Frontalia in Kontakt zur Crista semicircularis und stossen ventral an das Lacrimale. Medial stützen sich die Frontalia direkt auf Limbus paracribrosus auf, und werden erst weiter caudal durch die zuerst zwischen die Deckknochen ragende Spina mesethmoidalis getragen. Im 45 mm-Stadium sitzen sie dem dorsal verknöcherten Septum nasi auf, die Spina mesethmoidalis ist ebenfalls ossifiziert, jedoch nicht mehr so prominent gestaltet wie in den vorherigen Stadien.

Während im 42 mm-Stadium das Frontale nur den Dorsalrand der Orbita erreicht, und diese durch die Seitenwand der Cupula nasi posterior abgeschlossen wird, wird die Augenhöhle im 45 mm-Stadium durch Ersatzknochen dargestellt. Dorsal des Limbus paracribrosus verbreitert sich das Frontale und knickt in rechtem Winkel senkrecht ab, so dass der Margo supraorbitalis von der Oberaugendrüse unterlagert über der Orbita liegt.

Graphiurus: In dem noch jungen 14 mm-Stadium ist dorsal des Foramen epiphaniale das Bindegewebe distinkt verdichtet, wodurch die Lage des Os frontalis gekennzeichnet wird. Lateral der Bulbi olfactorii sind erste Knochenstrukturen erkennbar, die sich medial ausweiten, bis sie ventral der Pariesseitewand aufliegen. Im Winkel zwischen Bulbus olfactorius und Paries nasi verbreitern sich die Knochenstrukturen, so dass sie ventral bis an die Lamina horizontalis heran reichen; eine seitliche Aufwölbung deutet in diesem Bereich die Margo suprasedalis an. Die Commissura orbitonasalis liegt dem Frontale medial auf, ohne dass der Processus orbitonasalis die Fissura orbitonasalis vollkommen ausfüllt. Weiter caudal reicht das Frontale nur bis an das Dorsalende der Commissura orbitonasalis; dorsal ist die Bindegewebsverdichtung des Squamosum erkennbar. Caudal sind Bindegewebe und Knochenbälkchen dicht ineinander verschlungen; so dass Caudalende und der Übergang in das Parietale nicht nachvollzogen werden können.

Im 26 mm-Stadium liegen dorsal des Foramen epiphaniale isoliert die paarigen Knochenlamellen des Frontale, die keinen Kontakt zu anderen Deckknochen aufweisen. Die Frontalia liegen lateral nur den Limbi paracribrosus auf, medial werden sie nicht direkt durch die Spina mesethmoidalis getragen. Lateral ist die Margo supraorbitalis ausgebildet, der Processus orbitalis reicht ventral bis an das Maxillare heran und weist ein Foramen epiphaniale anterius auf. Die Fissura orbitonasalis wird durch das Frontale ausgefüllt; die gleichnamige Kommissur ist dorsal in das Frontale eingepasst.

Lateral erstreckt sich das Frontale bis an den Dorsalrand der Radix anterior pilae praeopticae dem Planum antorbitale an; der M. obliquus superior inseriert direkt am Planum

antorbitale. Dorsal und lateral wird das Frontale durch das Parietale, bzw. das Squamosum überdeckt. Es endet medial im Bindegewebe, ohne mit dem Parietale verzahnt zu sein.

Diskussion: Die Pars frontalis liegt am Osteocranium zwischen Nasale und Parietale. Das Frontale wird dabei ventral von den Limbi paracribrosus und medial durch die Spina mesethmoidalis getragen; nur bei *Muscardinus* fehlt als zentraler Träger die Spina mesethmoidalis. Die anderen Gliridae, die meisten Hystricognathi (MESS 1998), *Ctenodactylus*, *Lemmus* (SCHRENK 1989), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Tatera* (KADAKM 1972/73) und *Otomys* (ELOFF 1948) besitzen jedoch diesen vom Tectum aus dorsal ragenden Knorpelzapfen, der später verknöchert.

Der Processus orbitalis des Frontale ragt von der Margo infraorbitalis aus ventral und kleidet zusammen mit dem Processus orbitalis des Maxillare die Augenhöhle aus. Er liegt der Cupula nasi posterior laterad an und dient dem Ansatz der schrägen Augenmuskulatur. Der Processus orbitalis wird ventral im Foramen ethmoidalis anterius vom gleichnamigen Nerv durchbohrt. Dieses Foramen wurde bislang an den Adulti aller untersuchten Hystricognathi (MESS 1998), *Ctenodactylus* und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) beschrieben und ist auch bei den Gliridae zu finden. Als Grundplanmerkmal der Rodentia (FRAHNERT 1998) tritt es auch bei *Rattus*, *Mus* (RUF 1999), *Castor*, *Sciurus*, und *Aplodontia* (FRAHNERT 1998) auf.

Tabelle 29: Frontale

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Spina meseth.	-	+	+	+	(+)	+	(+)	-	(+)
For. ethm. ant.	+	+	+	+	+	+	+	+	+

2.3.6 Lacrimale

Das Lacrimale grenzt die Orbita rostro-medial ab (ZELLER 1983), wobei am Corpus lacrimalis ein Processus zygomaticus abgegliedert werden kann (SCHRENK 1989). Am Foramen lacrimale öffnet sich der Ductus nasolacimalis in die Orbita (DE BEER 1937), dieses Foramen wird jedoch keineswegs immer vollständig vom Lacrimale umrahmt.

Muscardinus: Im 20, 5 mm-Stadium ist das Lacrimale noch nicht ausgebildet, erst im 25 mm-Stadium liegt es als rundes Knochenstück dorsal des Processus infraorbitalis des Maxillare. Es verbreitert sich flächig und liegt dem Ductus nasolacimalis medial auf. Das Lacrimale liegt damit auf Höhe der Lamina horizontalis zwischen Maxillare und Frontale. Das insgesamt schwach entwickelte Tränenbein schirmt als schmale Lamelle den Tränennasengang zur Orbita hin ab.

Glis: Dorsal des Processus infraorbitalis umfasst das kreisförmige Tränenbein den Ductus nasolacimalis dorso-medial. Der Ductus wird lateral durch das Maxillare abgeschirmt, ventral hingegen liegt er in der Fenestrierung des Maxillare frei exponiert. Das Lacrimale bildet ein schmales Foramen lacrimale um den weitlumigen Tränennasengang. Der Ductus

wird halbkreisförmig umschlossen, wobei eine wesentlich kleinere laterale Lamelle rostral auf dem Processus infraorbitalis des Maxillare zu liegen kommt und diesen verstärkt. Die mediale Lamelle des Lacrimale bleibt ventral des Frontale situiert, wo sie caudal der Öffnung des Ductus in die Orbita endet.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium tritt das Tränenbein als flaches Knochenplättchen zwischen Frontale und Maxillare auf. Es wölbt sich dorsal über den Tränennasengang, befindet sich bei dessen Öffnung in die Orbita jedoch nur noch medial des Ductus, wo es endet.

Ab dem 42 mm-Stadium füllt das Lacrimale die Lücke zwischen Frontale und Maxillare vollständig aus. Es hat sich verbreitert und sitzt dem Maxillare als massives Knochenstück auf. Durch die Grössenzunahme verlängert sich der Durchtritt des Ductus in die Orbita, so dass ein "Öffnungskanal" entsteht. Das Lacrimale verstreicht ventral des Frontale auf Höhe der Lamina horizontalis.

Graphiurus: Das Lacrimale ist im 14 mm-Stadium noch nicht zur Ausbildung gelangt, und auch im 26 mm ist es als ein nur extrem kleines Knochenplättchen zu erkennen. Es befindet sich im Bindegewebe dorsal des Ductus nasolacimalis zwischen Frontale und Orbita, wobei es wenig Bezug zum Tränennasengang zeigt. Das Tränenbein ist ventral schwach konvex eingekrümmt und nur über eine kurze Strecke ausgebildet.

Diskussion: Das Lacrimale tritt ontogenetisch spät auf, und ist auch bei den Gliridae erst bei den geburtsreifen Stadien ausgebildet. Es wird in den Corpus ossis lacimalis aufgegliedert, der das Foramen lacrimale enthält, und den lateral weisenden Processus zygomaticus, der zusammen mit dem Corpus den dorso-rostralen Winkel der Orbita umschliesst. Das Lacrimale der Eutheria wird aufgrund seiner Lagebeziehung zum Ductus nasolacimalis zur Homologisierung des Lacrimale der Sauropsida herangezogen (GREGORY 1920; DE BEER 1937). Ist das Lacrimale in seinen Ausmaßen stark reduziert, entspricht der verbleibende Teil der Pars orbitalis (ZELLER 1983).

Das Lacrimale umfasst den Ductus nasolacimalis bei den Bilchen nur dorso-medial, so dass das Foramen lacrimale von Lacrimale und Maxillare gebildet wird. Bei *Graphiurus* ist das Lacrimale nur dorsal des Tränennasenganges ausgebildet, es muss jedoch aufgrund von Wachstumsvorgänge ein weiteres mediales Auswachsen angenommen werden. Bei *Muscardinus* und *Glis* ist das Lacrimale auf den rostro-dorsalen Winkel der Augenhöhle beschränkt; bei ersterem öffnet sich der Ductus nasolacimalis im Gegensatz zu den anderen Vertretern der Gliridae, die eine singuläre grosse Mündung besitzen, in mehrfach aufgespaltene Caniculi lacrimales in die Orbita. Der Ductus nasolacimalis mündet bei den Schläfern, wie im Grundplan der Rodentis postuliert, stets zwischen Lacrimale und Maxillare; bei *Eliomys* dehnt sich das Foramen zu einem kurzen Kanal aus. Einige untersuchte Hystricognathi und Sciurognathi (MESS 1997) weisen an den Adultcranien ein Foramen lacrimale innerhalb des Os lacimalis auf. Bei den Muroidea soll im allgemeine der Tränennasengang zwischen Maxillare und Lacrimale in die Orbita münden (RUF 1999).

Eine grosse Pars facialis, zusammen mit einer deutlichen Pars orbitalis des Lacrimale, ist sowohl im Grundplan der Eutheria (ZELLER 1983) vertreten, als auch als Plesiomorphie der Glires zu werten (FRAHNERT 1998). Die Gliridae mit dem extrem reduzierten Corpus ossis lacimalis, der keine Pars facialis aufweist, sind demnach als abgeleitet zu betrachten. Eine konvergente Entwicklung ist bei *Sciurus* und *Oryctolagus* (FRAHNERT 1998) zu beobachten. Bei den Hystricognathi (MESS 1997) reicht das Lacrimale bis auf den Jochbogen. Bei den Muroidea *Rattus* und *Mus* ist die längliche Pars orbitalis deutlich und umgreift den Ductus nasolacimalis von dorsal, wobei sie sich ein Stück unter das Frontale schiebt, wenn auch kein Processus zygomaticus zu beobachten ist. Ein sehr kurzer, jedoch

fast vernachlässigbar kleiner Processus zygomaticus ist am Corpus lacrimalis von *Eliomys* und *Glis* zu erkennen.

Tabelle 30: Lacrimale

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Pars facialis	-	-	-	-	+	+	(+)	-	-

2.3.7 Vomer

Der Vomer wird ontogenetisch aus zwei unabhängigen Verknöcherungszentren gebildet, die beim Adulti zu einem singulärer Deckknochen verschmelzen (FAWCETT 1911; KUHN 1971; ZELLER 1983). Bei den Eutheria tendiert der Vomer dazu in die Cartilago paraseptalis posterior einzuwachsen (KUHN 1971), als auch mit dem Processus paraseptalis posterior zu verschmelzen (ZUCKERKANDL 1908; FAWCETT 1919; TOEPLITZ 1920; DE BEER 1937; KUHN 1971; ZELLER 1983, 1989).

Muscardinus: Der Vomer beginnt im 20,5 mm-Stadium in Form zweier rostraler Fortsätze dorsal der Cartilago paraseptalis, die im weiteren Verlauf vereinigt das Ventralende der Nasenscheidewand becherförmig umgreifen, bis zwischen die Paraseptalknorpel ragen und diese ventral umschliessen. Mit seinem stempelartig verbreiterten ventralen Abschnitt liegt der Vomer den Processus palatini des Maxillare auf, und umfasst dorsal der Lamina transversalis posterior den Processus posterior der Cartilago paraseptalis. Durch die Communicatio internasalis liegt der Vomer nur noch als Halbschale um das Septum nasi, und endet in Form zweier getrennter Knochenlamellen medial der Lamina transversalis posterior ventral am Septum nasi.

Im 25 mm-Stadium reicht der Vomer rostral bis in den Bereich der Processus palatini mediales des Praemaxillare, ohne mit diesen zu synossifizieren. Es umgreift das JACOBSONSche Organ vollständig, wobei es dorsal der Processus palatini von Praemaxillare und Maxillare caudal zieht. An deren Caudalende verbreitert sich der ventrale Kiel des Vomer zunehmend, bis dieser ventrale Fuss durch die Communicatio internasalis abgelöst wird. Dorsal der Processus palatini bleibt im Bereich der Communicatio auf kurzer Strecke ein Caudalfortsatz bestehen. Der Verbindungsbereich des Vomer mit der Lamina transversalis posterior wird rostral der Synossifikationszone durch zwei laterale Flügel gekennzeichnet; der Vomer endet in der ventro-caudalen caudalen Rinne der Cupula nasi posterior am Septum nasi.

Glis: Zwei Knochenlamellen dorsal des Paraseptalknorpels bilden das Rostralende des Vomer, die sich ventral um das Septum nasi verlängern und zusammen schliessen. Die Cartilago paraseptalis liegt in ihrer ganzen Länge medial im Vomer eingebettet, dessen verbreiteter Ventrikiel sich auf den Processus palatini des Maxillare aufstützt. Der Processus posterior des Paraseptalknorpel ist im Vomer integriert, und liegt medial zweier weiterer Knorpelzentren, mit denen er verschmilzt. Durch die derartige Verbindung mit der Lamina transversalis posterior entsteht eine durchgehende Cartilago paraseptalis communis. Der Vomer bildet durch flügelartige Lateralausziehungen die rostrale Verlängerung der Lamina transversalis anterior; durch deren Übergang in das Nasenseptum wird der Vomer caudal der Communicatio internasalis auf eine Knochenschale ventral des Nasenseptum begrenzt. Er endet an der Rückwand der Cupula nasi posterior in Form zweier posteriorer Processus lateral am Septum nasi.

Eliomys: Die Processus rostralis des Vomer liegen medial der Cartilago paraseptalis, die nach der V-förmigen Vereinigung als Kiel zwischen die Paraseptalknorpel ragen und diese caudal vollständig umschliessen. Die Halbschale des Vomer sitzt dem Processus palatini medialis des Praemaxillare auf und schliesst an den Processus palatini des Maxillare an. Am Caudalende des Paraseptalknorpels bildet der Vomer eine breite Ventralplatte, die sich rechteckig verbreitert. Hier tritt innerhalb der zusätzlichen flügelartigen Lateralausziehungen des Vomer Blasenknorpel auf, der Anschluss an den Processus cartilago paraseptalis posterior findet, und den Kontakt zur Lamina horizontalis herstellt; beide Strukturen synossifizieren in diesem Bereich. Die Lamina transversalis posterior ist hier eng um das Nasenseptum geschmiegt, so dass der Vomer auf eine Knochenschale in der Rückwand der Nasenkapsel verringert wird, wo er endet.

Im 42 mm-Stadium liegt die Cartilago paraseptalis weiterhin im Vomer eingebettet; der Processus posterior ist im Vomer eingeschlossen und beginnt mit diesem zu verknöchern. Auch die Lamina transversalis posterior ist lateral mit dem Vomer synossifiziert. Da die Lamina transversalis posterior direkt dem Septum nasi anliegt, bildet der Vomer eine ventrale Halbschale, die lateral des Palatinum endet.

Auch im 45 mm-Stadium ist der anteriore Anteil des Paraseptalknorpels noch erhalten. Der Processus cartilago paraseptalis posterior ist mit dem Vomer synossifiziert und bildet mit diesem und der Lamina transversalis posterior eine zusammenhängende Knochenstruktur. Der Vomer stellt in diesem Stadium eine prominente Knochenlamelle ventral des Septum nasi dar.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium ist um den Paraseptalknorpel das Verknöcherungszentrum des Vomer als verdichtetes Bindegewebe zu erkennen. Medial der beiden inneren Lamellen der Cartilago paraseptalis treten zuerst nur einige wenige Knochenbälkchen auf, die jedoch vermehrt den gesamten Medialbereich ausfüllen und die Cartilago paraseptalis mittig einfassen. Caudal des JACOBSONSchen Organs liegt der Vomer in Form zweier getrennter Schenkel vor, an deren Lateralkante der Processus posterior des Paraseptalknorpel liegt. Durch den Processus posterior wird die Verbindung zur Lamina transversalis posterior gewährleistet und ein durchgehender Nasenboden in Form einer Cartilago paraseptalis communis realisiert. Der Vomer endet im Winkel Planum antorbitale zu Septum nasi.

Im 26 mm-Stadium ist der Vomer weiter rostral ausgewachsen und bildet dorsal der Cartilago paraseptalis zwei Schenkel, die sich V-förmig zusammen schliessen und auch ventral zwischen die Paraseptalknorpel ragen. Der Ventrialkiel des Vomer sitzt dem Maxillare auf und ist verbreitert, ohne jedoch wie bei den anderen Gliriden breit stempelartig aufzusitzen. Es weist in der Medianen eine Einkerbung auf, so dass die Lateralkanten dorsal aufgebogen scheinen. Caudal rundet sich der ventrale Kiel zapfenförmig ab.

Der Processus cartilago paraseptalis posterior liegt als Indikator von Ossifikationsvorgängen blasenknorpelig innerhalb des Vomer, wo er in Kontakt zur Lamina transversalis posterior steht. Am Planum infraorbitale endet der Vomer in zwei getrennten caudalen Ausläufern, die lateral des Palatinum liegen. Er reicht caudal der Cupula nasi posterior bis in den Winkel der Lamina trabecularis, und damit wesentlich weiter caudal als bei den anderen Gliridae.

Diskussion: Der Vomer verläuft parallel der Septumunterkante bis in den Bereich der Pars perpendicularis des Palatinum; wobei es die Lücke zwischen Septum nasi und Lamina transversalis posterior ausfüllt und mit letzterer synossifiziert. Rostral steht der Vomer mit dem Processus palatini medialis des Praemaxillare und dem Processus palatini des Maxillare in Verbindung. Somit bildet es das zur Abstützung notwendige Verbindungselement zwischen Nasenscheidewand und dem knöchernen Gaumen. Es

beherbergt in späteren Entwicklungsstadien nach Resorption der Cartilago paraseptalis das JACOBSONSche Organ.

Die durch Synossifikation gebildete homokontinuierliche Verbindung des Vomer zur Lamina transversalis posterior der älteren Ontogenesestadien findet sich als eine Plesiomorphie der Glires nicht nur bei den Gliridae, sondern ist auch bei den Hystricognathi (eine Übersicht gibt MESS 1997), *Otomys*, *Rhabdomys* (ELOFF 1948/1951), *Phodopus* (HAUCK 1987), *Rattus*, *Mus* (RUF 1999), *Tatera* (KADAM 1972/73), *Jaculus* (SCHRENK 1989), *Sciurus* und *Castor* (FRAHNERT 1998) vertreten.

Der Vomer bildet bei den Gliridae einen prominenten Knochen mit grosser rostro-caudaler Reichweite. Er umschliesst die Cartilago paraseptalis auch ventral und sitzt rostral der Communicatio internasalis dem Maxillare mit einem deutlichen Ventral Kiel auf. Bei *Rattus* umgreift der Vomer ebenfalls ventral die Cartilago paraseptalis, bildet jedoch keinen vergleichbaren verbreiterten Ventral Kiel aus. Bei *Castor*, *Sciurus* und *Aplodontia* reicht der Ventral Kiel nur medial zwischen die Cartilagine paraseptales und kommt laut FRAHNERT (1998) "...nun in Kontakt mit dem Processus palatini medialis des Praemaxillare und nach dessen caudalen Ende mit dem Processus palatini des Maxillare." (S.125). Bei den Hystricognathi ist der Vomer im allgemeinen weniger deutlich ausgebildet. Er erscheint weit caudal und reicht nur medial zwischen die Paraseptalknorpel.

Tabelle 31: Vomer

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
breiter Ventral-kiel	+	+	+	+	-	-	-	(+)	(+)

2.3.8 Palatinum

Die Ossa palatini beider Seiten bilden den sekundären Gaumen der Säugetiere; sie setzen sich aus den zwischen Maxillare (Pars alveolaris) und Pterygoid situierten Corpus palatini und der dorsad ausgerichteten Pars perpendicularis zusammen, die zur Trabekelplatte hin weist. Die Palatini begrenzen den Ductus nasopharyngeus und enthalten die Foramina palatina, die als Durchtritt für die Nn. palatini des Ganglion pterygopalatinum dienen.

Muscardinus: Medio-dorsal der Zahnalveole des Maxillare beginnt im 20,5 mm-Stadium das Palatinum in Form zweier rostraler Schenkel, die im weiteren Verlauf den Ductus nasopharyngeus vollständig umschliessen, so dass das Maxillare laterad mit dem Palatinum verzahnt ist. Der Corpus ähnelt hier im Querschnitt einem Dreieck, die Pars perpendicularis ragt ventral unter die Cupula nasi posterior. Caudal der Molaren liegt in der zwischen Maxillare und Palatinum verlaufenden Incisura palatina posterior der N. palatinus posterior. An ihrer Ventralseite weisen die palatini zusätzlich paarige Fortsätze auf. Die Corpus beider Seiten sind medial nicht miteinander verbunden, wodurch das Palatinum auf zwei dreieckige Knochenstücke lateral des Ductus nasopharyngeus begrenzt wird, die sich bis sie an die Ala temporalis ausdehnen; dorsal erreicht das Palatinum nicht die Lamina hypophyseos. An der Ventralseite des Palatinum liegt das schnell an Grösse zunehmende Pterygoid, das an Stelle des Palatinum die Fossa pterygoidea nun medial abgrenzt.

Als Veränderung vom 20,5 mm- zum 25 mm-Stadium hat sich der Processus perpendicularis medial der Lamina transversalis posterior bis an die ventrale Kante der Cupula nasi posterior

ausgeweitet, wo er in Kontakt zum Processus orbitalis des Frontale steht. Die Pars perpendicularis umschliesst von ventral die Lamina trabecularis, so dass sie stets unterhalb von Radix anterior pilae praeopticae und Ala hypochiasmatica liegt, und in Kontakt mit dem Orbitosphenoid steht. Der Corpus palatinus bildet zwei Knochendreiecke lateral des Ductus nasopharyngeus, die breitflächig mit dem Maxillare verzahnt sind; caudal des Maxillare grenzt er in Form länglicher Knochenplatten an das Alisphenoid. Ventro-medial liegen im Palatinum zwei Knochenzapfen des Pterygoid eingepropft, so dass es als schmale Knochenlamelle ventral des Alisphenoid und dorsal der Flügelfortsätze des Pterygoid endet.

Glis: Das Palatinum tritt rostral mit je zwei Fortsätzen auf: ein Processus ragt zwischen Ductus nasopharyngeus und Maxillare, ein weiterer liegt lateral des Vomer an der Cupula nasi posterior. Während der Ductus nasopharyngeus so von beiden Seiten eingefasst wird, unterlagert der dorsale Processus perpendicularis halbschalenförmig den Processus posterior der Cupula nasi posterior. Die Pars perpendicularis liegt caudal beidseitig der Lamina trabecularis und schliesst diese schraubzwingenartig ein. Am Übergang in das Praesphenoid ist diese Stützvorrichtung wesentlich weniger dominant und liegt ventral der Pila postoptica. Die Corpus palatini beider Seiten sind caudal der Cupula nasi posterior medial miteinander verbunden; lateral ist am basal verbreiterten sekundären Gaumen das Maxillare verankert. An der medialen Verbindungszone der Palatina tritt als Puffer Sekundärknorpel auf; dorsal durchbricht die Incisura palatina posterior den Deckknochen. An der Ventralseite des Corpus sind zwei weitere Fortsätze vorzufinden, die knorpelig vorliegen. Die mediale Verbindung beider Seiten wird gelöst, ohne dass das Palatinum die dorsale Reichweite verringert, so dass es sich lateral bis an das Alisphenoid erstreckt. Das Palatinum rundet sich zu zwei an den Ventralseiten noch chondralen Knochenstücken ab, die lateral des Ductus nasopharyngeus liegen, und dorsal durch das Pterygoid überdacht werden; es endet zwischen Alisphenoid und Pterygoid eingekeilt.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium ist das Palatinum eine fast senkrecht stehende Knochenlamelle, die medial an die Cupula nasi posterior stösst und lateral mit dem Maxillare verbunden ist. Die Pars perpendicularis ist als Halbschale um den Processus posterior der Cupula nasi posterior plaziert und stösst medial an die Lamina trabecularis. Weiter caudal stützt die Pars perpendicularis die Wurzel der Pila praeoptica und die Ala hypochiasmatica von ventral. Der Corpus palatinum wird zunehmend massiver, die Medialkanten treffen chondral aufeinander; die Incisura palatina posterior beherbergt den gleichnamigen Nerv.

Die schon bei *Muscardinus* beschriebenen ventralen Fortsätze mit der schräg lateralen Verlaufsrichtung sind ebenfalls zu beobachten. Durch die laterale Verbindung mit dem Alisphenoid wird die Stützfunktion der Lamina trabecularis durch das Palatinum zunehmend verringert, trotzdem bleibt die Lagebeziehung ventral der Pila posterior erhalten; die Corpus beider Seiten sind in diesem Abschnitt medial getrennt. Die Palatina stellen im Querschnitt insgesamt zwei knöcherne Dreiecke dar, die dorso-lateral an das Pterygoid stossen und lateral an das Alisphenoid.

42 mm- und 45 mm-Stadium zeigen insgesamt wenige Unterschiede zum 30 mm-Stadium: das Palatinum ist weiter rostral ausgewachsen; der Processus perpendicularis umgreift sowohl den Processus posterior, als auch die gesamte Cupula nasi posterior. Er dringt dabei weit dorsal vor und liegt lateral des Septum nasi. Der Corpus zieht ventral des Orbitosphenoid caudal; die ventralen Medialfortsätze bleiben erhalten; der Anschluss an das Pterygoid erfolgt wie beschrieben.

Graphiuru 14 mm–Stadium - Lateral des Ductus nasopharyngeus liegen zwei mit Knochenbälkchen versehene Verknöcherungszentren im Bindegewebe, die bis ventral der Cupula nasi posterior reichen und den Ductus nasopharyngeus lateral umfassen. Das so

angedeutete Palatinum verbreitert sich in diesem Bereich keulenförmig, und stellt im Ganzen eine schräg stehende Knochenplatte mit konvergierenden Dorsalenden dar. Caudal ist der Corpus auf zwei im Bindegewebe verstreichende Knochenstücke reduziert, ohne Kontakt mit andern Deckknochen aufzuweisen.

Im 26 mm-Stadium liegt das Palatinum mit zwei rostralen Fortsätzen von dorsal dem Maxillare auf, die ventral des Ductus nasopharyngeus das Gaumendach bilden. Der caudale Anteil der Pars alveolaris heftet lateral des Maxillare an. Der Processus perpendicularis reicht nur wenig dorsal und erreicht knapp die Ventralkante der Cupula nasi posterior. Weiter caudal wird die Cupula ventral durch das Palatinum unterlagert und stösst an den Vomer. Die Pars perpendicularis liegt breit und prominent zwischen Processus posterior und Lamina trabecularis eingeklemmt. Der Corpus palatinum stellt in diesem Bereich eine breite Knochenplatte dar, die weiter caudal der Ala hypochiasmatica aufliegt, wobei die Lamina trabecularis umschlossen wird. Ventral der Pila postoptica liegt als runder Knorpelscheibe das Pterygoid, das sich bis an das Alisphenoid ausweitet und so das Palatinum verdrängt.

Diskussion: Das Palatinum wird in die Pars horizontalis und die Pars perpendicularis unterteilt. Die Pars horizontalis liegt dem Maxillare von dorsal auf, und bildet weiter caudal den harten Gaumen. Dorso-lateral unterlagert das Palatinum zusammen mit dem Alisphenoid das Cavum epiptericum. Die Pars perpendicularis umgreift den Ductus nasopharyngeus von lateral und stützt gleichzeitig die Cupula nasi posterior von ventral; sie bildet die Verbindung zum Orbitosphenoid.

Der bei den Gliridae beschriebene Verlauf der Incisura palatini posterior und des gleichnamigen Nerv kann auch bei *Phodopus* (HAUCK 1987), *Ctenodactylus* (SCHRENK 1989), *Octodon* (MESS 1997) und *Sciurus* (FRAHNERT 1998) beobachtet werden.

2.3.9 Pterygoid

Das Pterygoid ist schon frühontogenetisch mit dem Processus pterygoideus der Ala temporalis verbunden. Seine Lage wird bei den Rodentia durch die Beziehung zu Processus pterygoideus, Processus alaris und der Trabekelplatte charakterisiert. Bei den Mammalia ist dieser Deckknochen zumeist als kleine, mediale Lamelle am Proc. pterygoideus des Alisphenoid angelagert, wo er als Hypomochlion für den M. tensor veli palatini dient. Der apikale Teil dieses Hamulus pterygoideus ist sehr häufig in elastischen Sekundärknorpel umgewandelt.

Muscardinus: Beim 20,5 mm–Stadium ist das Pterygoid rostral vom Palatinum eingeschlossen, vergrößert sich schnell und bildet die mediale Grenze der Fossa pterygoidea. Es verbindet sich zuerst mit der Ala temporalis, bevor es über den Processus pterygoideus an die Lamina trabecularis anschliesst; der Processus alaris schliesst den Pterygoid-Ala temporalis-Komplex an die Schädelbasis an. Im Winkel zur Ala temporalis liegt der M. pterygoideus, während der M. tensor veli palatini ventral das Pterygoid umspannt. Die Flügelfortsätze konvergieren medial, bevor der knorpelige Hamulus pterygoideus rostral der Tuba auditiva nach caudal ragt; er endet als kleines Knorpelstück ventral der Commissura basicochlearis anterior.

Im 25 mm-Stadium liegt das Pterygoid im Palatinum mit zwei rostralen Spitzen verankert, und ist als abgerundetes Knochenstück mit dem Processus pterygoideus verbunden; der Verbindungsbereich von Processus alaris, Pterygoid, Ali- und Basisphenoid ist beiflächig synossifiziert. Der Bereich des Muskelansatz des M. pterygoideus hat sich ausgedehnt. Das Pterygoid weist fast senkrecht ventral, ist an seinen Spitzen jedoch noch knorpelig. Die Bulla tympanica reicht nun bis lateral des Pterygoid, das die Tuba auditiva ventral unterquert und medial der Bulla knorpelig vorliegt.

Glis: Das Pterygoid liegt eng mit dem Palatinum verzahnt rostral knorpelig vor, dehnt sich jedoch zu einem runden Knochenstück aus, das mit dem Alisphenoid synossifiziert ist; dort setzt der M. pterygoideus an. Der ossifizierte Processus pterygoideus bildet die Verbindung zur Lamina hypophyseos, auf gleicher Ebene schliesst der Processus alaris breitflächig an das Alisphenoid an. Das Pterygoid stellt eine breite Abgrenzung der Fossa pterygoidea dar, die ventral von der Sehne des M. tensor veli palatini umspannt wird. Die Tuba auditiva taucht rostral der Pars cochlearis lateral weg, so dass der Hamulus pterygoideus caudo-ventral abgeschnürt wird. Er ist tropfenförmig und endet als Knorpelspitze ventral der Commissura basicochlearis anterior im Bindegewebe.

Eliomys: Im 30 mm-Stadium liegt das Pterygoid chondral zwischen Ductus nasopharyngeus und Palatinum, wo es zu verknöchern beginnt und unter steter Grössenzunahme die Medialwand der Fossa pterygoidea darstellt. Es gewinnt caudal an Höhe, und der Anschluss an die umliegenden Strukturen Basisphenoid und Ala temporalis wird über die chondralen Processus alaris und Processus pterygoideus gewährleistet, so dass ein breiter Verbindungsbereich entsteht. Ventral bleibt der Knorpelüberzug am Pterygoid an der Sehne des M. tensor veli palatini erhalten. Medial, an der Unterseite der Ala temporalis, haftete der M. pterygoideus an; das Pterygoid endet rostral der Pars cochlearis auf Höhe des Tympanicum.

Die 42 mm- und 45 mm-Stadien sind in der Gestaltung des Pterygoid nicht wesentlich unterschiedlich. Am Caudalende des Palatinum, aus dem es verknöchert hervorgeht, ist das Pterygoid mit dem Alisphenoid synossifiziert. Es ist nun leicht konkav gewölbt und weist mit seinen Lateralenden schwach lateral. Die Ansätze der Muskeln an Alisphenoid und Pterygoid sind deutlich verbreitert. Die Bulla tympanica ist rostral ausgewachsen und befindet sich medial auf Höhe des Hamulus pterygoideus; das Caudalende des Pterygoid liegt im Bereich der Commissura basicochlearis anterior; im 45 mm-Stadium sind alle Strukturen verknöchert.

Graphiurus: Im 14 mm-Stadium tritt der runde Knorpel des Pterygoid aus der gleichen Bindegewebsverdichtung hervor, in der das Palatinum weiter rostral verstreicht. Das Knorpelstück vergrössert sich länglich und kommt so lateral des Ductus nasopharyngeus zu liegen. Es besteht kein direkter Kontakt zur Ala temporalis, die ihrerseits in Verbindung mit der Lamina hypophyseos steht. Ventral kann der sich um das Pterygoid schlingende M. tensor veli palatini erkannt werden; dorsal liegt die Tuba auditiva, die den Hamulus pterygoideus ventro-caudal abtrennt. Das Pterygoid verstreicht weit rostral der Ohrkapsel im Bindegewebe. Damit liegt das Pterygoid chondral völlig isoliert im Bindegewebe, ohne Anschluss an die umliegenden Strukturen zu erhalten.

Im 26 mm-Stadium liegt das Pterygoid als runder Knorpel medio-ventral des Palatinum. Pterygoid und Ala temporalis stehen über den Processus pterygoideus miteinander in Kontakt, in deren Übergangszone entspringt der M. pterygoideus. Das Pterygoid verknöchert und liegt als stark abgerundeter Knochen lateral des Ductus nasopharyngeus, wo es dorso-ventral expandiert, und den Processus alaris der Lamina hypophyseos erreicht. Der caudal weisende Hamulus pterygoideus wird schnell kleiner und teilweise wieder chondral, er endet als knorpelige Spitze rostral der Commissura basicochlearis anterior.

Diskussion: Das Pterygoid ist rostral mit dem Palatinum und dorso-lateral mit dem Alisphenoid verbunden. Der Hamulus pterygoideus ragt frei unter die Tuba auditiva und wird vom M. tensor veli palatini umgeben. Er bildet den caudalen Teil des Processus pterygoideus am Osteocranium und erstreckt sich bis an die Bulla tympanica. Das Pterygoid bildet zusammen mit dem Alisphenoid die Fossa pterygoidea, wo der M. pterygoideus medialis entspringt.

Bei den Gliridae wird als primitives Merkmal das Pterygoid getrennt von der Ala temporalis angelegt (SCHRENK 1989); vergleichbar ist dies bei *Anomalurus*, *Sciurus*, *Apodemus*, *Echimy*s, *Pedetes*, (SCHRENK 1989), *Castor* (KARGER 1988), *Xerus* (FAWCETT 1923), *Tatera* (KADAM 1972/73) und *Phodopus* (HAUCK 1987) zu finden. Die frühe Verschmelzung der Elemente bei *Cavia* (DIERBACH 1985), *Ctenodactylus*, *Bathyergus* und *Georychus* (SCHRENK 1989) ist demnach als abgeleitet zu werten.

Ebenso gilt die Anlagerung des Pterygoids an den Processus pterygoideus der Ala temporalis als primitiv (SCHRENK 1989), da keine Beziehung zum "central stem" besteht. Ebenso: *Xerus* (FAWCETT 1923), *Sciurus*, *Castor*, *Pedetes* und *Anomalurus* (SCHRENK 1989) sowie alle Cricetiden und Muriden (Bsp. *Rattus*, *Mus*; eig. Beob.).

Bei *Cavia* (RAJTOVA 1972a), *Erethizon* (STRUTHERS 1927), *Bathyergus*, *Georychus* und *Jacculus* (SCHRENK 1989) tritt bedingt durch die starke Eintiefung der Fossa pterygoidea kein Processus pterygoideus an der Ala temporalis auf. Das Pterygoid liegt daher weit medial und steht in Beziehung zu der Trabekelplatte.

Tabelle 32: Pterygoid

	Muscard.	Glis	Eliomys	Graph.	Aplodon.	Castor	Sciurus	Rattus	Mus
Proc. pterygoideus	+	+	+	+	?	+	+	+	+

3.0 Zusammenfassung

Die Gliridae (Schläfer, Bilche) sind eine relativ kleine, gut abgegrenzte Teilgruppe der Nagetiere; die größte Unterfamilie Glirinae ist in ihrer Verbreitung auf die Paläarktis beschränkt, während die monogenerische Unterfamilie der Graphiurinae in Afrika auftritt. Die Graphiurinae sind von der Anordnung der Kaumusculatur her als hystricomorph zu bezeichnen, während die Glirinae als myomorph charakterisiert werden. Der Merkmalskomplex der Myomorphie hat dazu geführt, dass die Gliridae traditionell mit den Dipodoidea und den Muroidea zu den Myomorpha gerechnet werden; diese Zuordnung würde jedoch implizieren, dass die Graphiurinae sekundär hystricomorph geworden wären.

In den letzten Jahren haben jedoch paläontologische und molekulare Befunde Anlass gegeben, an der Zuordnung der Gliridae zu den Myomorpha zu zweifeln. Fossile Gliriden aus dem Eozän zeigen zunächst noch eine primitive, protrogomorphe Organisation der Kaumusculatur, die Vergrößerung des Foramen infraorbitale für den M. masseter medialis sowie die Expansion des M. masseter lateralis lassen sich dann innerhalb der fossilen Gliriden beobachten. Dies hat Vianey-Liaud (1985) dazu veranlasst, die konvergent entstandene Myomorphie der Gliriden als ‚Pseudo-Myomorphie‘ zu kennzeichnen. Mit dieser Bewertung entfiel auch eines der entscheidenden Argumente für die Zuordnung der Gliridae zu den Myomorpha. Diese Zweifel wurden durch alle vorgelegten molekulargenetischen Analysen bestätigt, die den Gliriden generell einen Platz in der Nähe der basalsten Stammlinien der Rodentia, d.h. den Aplodontiden und Sciuriden zuweisen. Vieles spricht also dafür, in den Gliridae eine sehr alte und eigenständige Gruppierung innerhalb der Nager zu sehen, die unmittelbar auf die alttertiäre Stammgruppe zurückzuführen ist.

Vor diesem Hintergrund war es wünschenswert, auch die Morphologie der Gliridae einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Im Rahmen eines breiter angelegten Arbeitsprogramms wurde die vergleichende Craniogenetik der Gliridae zur empirischen Grundlage gemacht; dabei standen die Ethmoidal- und die vordere Orbitotemporalregion im Mittelpunkt der Betrachtung. Gliridae sind bisher überhaupt nicht Gegenstand vergleichend-craniogenetischer Untersuchungen gewesen, sodass sich die Arbeit auf völligem Neuland bewegen musste. Allerdings wurde in den vergangenen Jahren bei zahlreichen Nagertaxa die Ethmoidalregion bearbeitet, so dass eine Basis für vergleichende Überlegungen gegeben war. Allerdings sind die craniogenetischen Befunde sowohl innerhalb der Gliriden, als auch bei den zumeist artenreichen Vergleichsgruppen noch so lückenhaft, dass systematische Schlußfolgerungen noch kaum möglich waren.

Zunächst bestätigen die eigenen Befunde die Monophylie der Gliridae, die in den vergangenen Jahren von einigen Autoren angezweifelt worden war. Insbesondere der einheitlich ontogenetische Bildungsmodus des M. masseter medialis ist bei Graphiurinae und Glirinae identisch, sodass hier eine starke Synapomorphie vorliegt. Die ontogenetische Anlage des M. masseter lateralis bei *Graphiurus* spricht weiterhin dafür, dass die Hystricomorphie dieses Taxons eine Plesiomorphie und nicht Resultat einer sekundären Vereinfachung darstellt. Im einzelnen wird die Monophylie-Hypothese durch folgende craniologische Merkmale gestützt:

- Processus posterior der Lamina transversalis anterior auf langer Strecke mit Septumunterrand verbunden
- Rostrale Reichweite Processus rostralis des Processus alaris superior
- Caudale Komponente Processus alaris superior stark bemuskelt, fragil
- Keine Crista galli
- Fenestrierung des Maxillare dorsal des Ductus nasolacrimalis

- Pars facialis des Lacrimale reduziert
- Mimische Muskulatur bis in Foramen infraorbitale

Vor dem Hintergrund einer relativ gut abgesicherten Pseudomyomorphie der Gliroidea, durch die auch der engen phylogenetischen Verbindung mit den Myomorpha der Boden entzogen ist, stellen sich zahlreiche strukturelle Ähnlichkeiten entweder als Plesiomorphien der Rodentia insgesamt oder als Konvergenzbildungen dar. Leider bestehen trotz erheblich verbesserter Befundlage der vergleichenden Craniologie der Rodentia noch zu viele Lücken, um eine zwingende phylogenetisch-systematische Argumentation zuzulassen. Die Befundlücken beziehen sich bei dieser artenreichen Ordnung einerseits auf fehlende Repräsentanten bestimmter taxonomischer Einheiten, zum anderen jedoch darauf, dass vielfach nur einzelne und verschieden weit differenzierte Ontogenesestadien vorliegen. Die nachstehende Liste besitzt daher eher den Charakter einer Aufreihung auffälliger Merkmalszustände:

- Cupula nasi anterior gut entwickelt
- Processus lateralis ventralis gross
- Processus alaris superior gross, mit grossem caudalen Fortsatz
- Caudaler Fortsatz dient der Insertion mimischer Muskeln
- Margino- Atrioturbinalkomplex gut ausgebildet
- Incisura atrio-maxilloturbinalis vorhanden
- Processus posterior der Lamina transversalis anterior vorhanden
- Zona anularis setzt am Septumunterrand an
- Sulcus suprasedentalis tief
- Spina mesethmoidalis vorhanden
- Nasoturbinale aufgezweigt
- Prominentia superior et inferior des Paries nasi ausgebildet
- Maxilloturbinale verzweigt
- Lamina infraconchalis verzweigt
- Ductus nasolacimalis umgreift Incisivus ventro-lateral
- Öffnung des Ductus nasolacimalis zwischen Maxillare und Lacrimale
- Cupula nasi posterior gut entwickelt
- Kontakt der Cupula nasi posterior mit der Radix anterior pilae praeopticae
- Lamina transversalis posterior mit Processus rostralis
- Lamina transversalis posterior rostral in Vomer

- Lamina transversalis posterior von Septum nasi getrennt
- Crista semicircularis gut entwickelt
- Recessus frontoturbinalis mit 2 Frontoturbinalia
- Frontoturbinale II sitzt auf Lamina horizontalis
- Recessus glandularis et maxillaris gross
- Recessus ethmoturbinalis mit 3 Ethmoturbinalia
- Interturbinale zwischen Ethmoturbinale I und II
- Epiturbinalia an Ethmoturbinalia
- Foramen epiphaniale ausgebildet
- Cartilago paraseptalis anterior vorhanden
- Mündung JACOBSONSches Organ in Nasenboden
- Fibula reuniens entwickelt
- Cartilago papillae palatinae ausgebildet
- Gut entwickelte Pila prae- et postopticae
- Foramen opticum weit
- Nasale umgreift Nasenkapsel auch lateral
- Sulcus ductus nasolacimalis in Praemaxillare
- Foramen ethmoidale anterius in Frontale
- Canalis alisphenoideus
- Processus alaris breit
- Processus pterygoideus

Für die nachfolgend aufgeführten Merkmale wurde eine besondere Ähnlichkeit mit den Muroidea festgestellt; sie sollten daher entweder als Sympleiomorphien der Rodentia aufgefasst werden, oder im Hinblick auf ihren möglichen Charakter als Homoplasien noch genauer analysiert werden:

- Rostrales Epithelturbinale der Cupula nasi anterior
- Processus cupularis fehlt
- Processus rostralis des Processus alaris superior
- Lamina transversalis anterior rostral verbreitert

- Processus posterior der Lamina transversalis anterior mit Septum nasi verbunden
- Tendenz zu Septoturbinalia caudo-dorsal Lamina transversalis anterior
- Epithelturbinale caudo-dorsal Lamina transversalis anterior
- Fenestrierung caudo-dorsal Lamina transversalis anterior
- Lamina transversalis posterior dorsad an Recessus maxillare verschoben
- Epiturbinale an Crista semicircularis
- Alisphenoid bis Ala orbitalis
- Pars facialis Lacrimale klein
- Ventral Kiel am Vomer

Die vorliegende Untersuchung hat einerseits in wesentlichen Merkmalen (v.a. Pseudomyomorphie) die Trennung der Gliroidea von den Myomorpha favorisiert; andererseits konnte sie keine eindeutigen Synapomorphien mit anderen Grossgruppen der Nager aufzeigen. Da molekulargenetische Analysen besondere Nähe zu den Sciuroidea nahe legen, muss diese systematische Beziehung von morphologischer Seite noch eingehender geprüft werden.

4.0 Literaturverzeichnis

ADE, M. (1997): Zur Evolution des Rhinarium der Glires: Eine Rekonstruktion auf phylogenetischer Grundlage.- Biol. Diss. Univ. Tübingen.

BAILEY, K. (1987): Flehmen in the ringtailed Lemur (*Lemur catta*).- Behaviour 65: 309-319.

BECK, P. (1997): Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Myocastor coypus* (Rodentia).- Biol. Diplomarbeit Univ. Tübingen.

BECK, P. (1998): Craniogenese und Phylogenie der Myoxidae.- Z. f. Säugetierk. 63, (Abstrakt)

BEER, G.R. DE (1937): The development of the vertebrate skull.- Clarendon Press, Oxford.

BENTZ, S., MONTGELARD C. (1999): Systematic Position of the African Dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) Assessed from Cytochrom b and 12S rRNA Mitochondrial Genes, J. of Mammalian Evolution 6:

BORN, G. (1876): Über die Nasenhöhlen und den Tränennasengang der Amphibien.- Morph. Jb. 2: 577-646.

BORN, G. (1883): Die Plattenmodelliermethode.- Arch. Mikr. Anat. 22: 584-599.

BRANDT, J.F. (1855): Beiträge zur näheren Kenntnis der Säugetiere Rußlands; Mem. Acad. Imp. St. Petersburg 9: 1-375.

BROMAN, I. (1920): Das Organon Vomero-nasale Jacobsoni – ein Wassergeruchsorgan.- Anat. Hafte 58: 137-193.

BROMAN, I. (1921): Über die Entwicklung der konstanten größeren Nasendrüsen der Nagetiere.- Z. Anat. Entw.-gesch. 60: 439-586.

BROOM, R. (1896): On the comparativ anatomy of Jacobson´s Organ in marsupials.- Proc. Linn. Soc. N.S.W.

BUGGE, J. (1985): Systematic value of the carotid arterial pattern in rodents.- In: Evolutionary Relationships among Rodents. A multidisciplinary analysis. (eds. Luckett, W.P., Hartenberger, J.-L.). NATO ASI Series, Series A: Life Sciences vol. 92, 355-379. Plenum Press, New York.

BUTLER, P. M. (1985): Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessment of rodent phylogeny.- In: Evolutionary Relationships among Rodents. A multidisciplinary analysis. (eds. Luckett, W.P., Hartenberger, J.-L.). NATO ASI Series, Series A: Life Sciences vol. 92, 381 – 399.. Plenum Press, New York.

CARROLL, R.L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere.- Thieme Verlag, Stuttgart.

CATZEFLIS, F.M., HÄNNI C.; SOURROUILLE, DOUZERY, E. (1995): Molecular systematic of hystricognath rodents: The contribution of sciurognath mitochondrial 12s rRNA Sequences.- Mol. Phyl. Evol. 4 : 357-360.

CHALINE, J., MEIN, P. (1997): Les Rongeurs et l'Evolution.- DOIN, Paris.

- DAAMS, R., DE BRUIJN, H. (1995): A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology.- Proc. II. Conf. Dormice; *Hystrix* 6: 1-50.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, J. (1984): Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal succession in the Upper Oligocene and Miocene of the North Central Spain.- *Paléobiol. Cont. (Montpellier)* 14: 241-257.
- DAAMS, R. (1999): Family Gliridae.- In: *The Miocene land mammals of Europe* (eds. G.E. Rössner, K.Heissig), 301-318. Pfeil Verlag, München.
- DEBRY, R.W., SAGEL, R.M. (2001): Phylogeny of rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene IRBP.- *Mol.Phyl.Evol.* 19: 290-301.
- DIERBACH, A. (1985): Zur Morphogenese des Craniums von *Cavia porcellus* L. Teil I. Einführung; Systematik und beschreibender Teil.- *Morph. Jb.* 131: 441-476. – Teil II. Vergleichender Teil und Schrifttum ; *Morph. Jb.* 131: 617-642.
- ELLERMANN, J.R. (1940): The families and genera of living rodents.- London British Museum (National History) 1: 1-689.
- ELOFF, F. C. (1948): The early development of the skull of *Otomys tropicalis*.- *Ann. Trnav. Mus.* 21: 315-341.
- EMRY, R.J., THORINGTON, R.W. (1984): The tree squirrel (Sciuridae, Rodentia) as a living fossil.- In: *Living Fossils* (eds. N.Eldredge, S.M. Stanley), 25-31. Springer, New York.
- ENGEL, K. (1975): Zur Kenntnis des Organon vomeronasale. Ethologische und elektrophysiologische Untersuchung am Goldhamster (*Mesocricetus auratus*, WATERHOUSE 1893, Rodentia).- *Zool. Diss. Univ. Hamburg*.
- ESTES, R.D. (1972): The role of the vomeronasal organ in Mammalian reproduction.- *Mammalia* 36 : 315-341.
- FAWCETT, E. (1918): The primordial cranium of *Erinaceus europaeus*.- *J. Anat.* 52: 211-250.
- FISCHER, E. (1901): Das Primordialcranium von *Talpa eurpaea*.- *Anat. Hefte.* 17: 467-548.
- FRAHNERT, S. (1997): Zur Craniogenese des Eichhörnchens, *Sciurus vulgaris*, L., 1758 (Rodentia , Sciuridae) und ihrer Bedeutung für die Systematik sciurognather Rodentia unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Castor*.- *Zool. Diss. Univ. Berlin*.
- FRICK, H. (1954): Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis KAUP*.- Thieme, Stuttgart: 1-102.
- FRICK, H. (1986): Zur Entwicklung des Knorpelschädels der Albinomaus.- *Nova Acta Leop. N.F.* 58: (262): 305-317.
- FRICK, H. , HECKMANN,U. (1955): Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.- *Acta Anat.* 24: 268-314.
- FUCHS, H. (1911): Zur Entwicklung des Knorpelschädels der Albinomaus.- *Acta. Anat.* 24: 268.314.
- GAUPP, E. (1905): Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel.- *Anat. Anz.* 27: 273-310.
- GAUPP, E. (1906a): Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere.- *Verh. Anat. Ges. (Jena)* 20: 21-73.

GAUPP, E. (1906b): Die Entwicklung des Kopfskelettes; in: HERTWIG, O., (ed.) ; Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere; Bd. III , 2: 573-874. Fischer, Jena

GAUPP, E. (1908): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. - Semon Zool. Forsch.-Reisen in Australien 3 (2.Teil). 539- 788.

GRASSE, P.P. & DEKEYSER, P.L. (1955): Rodentia; in: Traité de Zoologie (GRASSE, P.P. , ed.), 17 (2), 1321-1573. Masson, Paris.

HÄNNI,C., LAUDET, V., BARRIEL, V., & CATZEFLIS, F.M. (1995): Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12s rRNA mitochondrial gene sequence.- Israel J. Zool. 41: 131-146.

HARTENBERGER, J.-L. (1985): The Order Rodentia: Major Questions on Their Evolutionary Origin; relationship and suprafamilial Systematics.- In: Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis (LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER; J.-L.. eds.), 1-33. NATO ASI Series vol. 92, Plenum Press, New York.

HARTENBERGER, J.-L. (1994): The Evolution of the Gliroidea. - In: Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification (C.K.Li, Y. Tomida, T. Setoguchi, eds.), pp 19-33, National Science Museum Monographs, Tokyo.

HENNIG, W. (1985): Phylogenetische Systematik; Parey, Berlin und Hamburg: 1-246.

HOLDEN, M. E. (1993): Family Myoxidae.- In: Mammal Species of the World, a Taxonomic and Geographic Reference (D. E. Wilson, D. M. Reeder, eds.), 763-770, Smithsonian Institution Press, Washington DC.

HUCHON,D., CATZEFLIS,F.M., DOUZERY, E.J.P. (1999): Molecular evolution of the nuclear von Willebrand Factor gene in mammals and the phylogeny of rodents.- Mol.Biol.Evol. 16: 577-589.

KARGER, S. (1988): Zur Morphogenese der Ethmoidal- und Orbitotemporalregion bei *Castor fiber*.- Med. Diss. Univ. Frankfurt (unveröffentlicht).

KLINGENER, D. (1984): Gliropid and Dipodoid rodents.- In: Orders and families of recent mammals of the world (eds. S.Anderson, J.K. Jones), 381-388. Wiley, New York.

KNAPPE, H. (1964): Zur Funktion des JACOBSONschen Organs; Zool.Garten 28: 188-194.

KOENIGSWALD, W. V. (1992): Die Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische Bedeutung; Z. Säugetierkunde 58: 92-115.

KUHN, H.-J. (1971): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*; Abh. Senckenb. naturforsch. Ges. 528: 1-192.

LANDRY (1999): A proposal for a new classification and nomenclature for the Glires (Lagomorpha and Rodentia).- Mitt.Mus.Nat.kd.Berl., Zool.Reihe 75, 283-316.

LUCKETT, W. P. (1985): Superordinal and Intraordinal Affinities of Rodents: Developmental Evidence from the Dentition and Placentation; in: LUCKETT, W. P. & HARTENBERGER, J.-L.; 1985: 227-276.

MAIER, W. (1980): Nasal structures in Old and New World Primates.- In: Evolutionary biology of the New World Monkeys and continental drift (CIOCHON, R. L. , CHIARELLI, A. B., eds.), 219-241. Plenum, New York.

- MAIER, W. (1983): Morphology of the interorbital region of *Saimiri sciureus*.- *Folia primatol.* 41, 277-303.
- MAIER, W. (1986): Functional principles of the growing skull of primates as shown by the posterior cupula of the nasal capsule.- In: *Définition et origines de l'homme* (SAKKA, M., ed.), 199-207. Édition du CNRS, Paris.
- MAIER, W. (1987): The ontogenetic development of the orbitotemporal region in the skull of *Mondelphis domestica* (Didelphidae; Marsupialia) and the problem of mammalian alisphenoid.- *Mammalia depicta* 13: 71-90.
- MAIER, W. (1993a): Cranial morphology of the therian common ancestor as suggested by the adaption of the neonate marsupials.- In: *Mammal Phylogeny, Mesozoic Differentiation; Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials* (SZALAY, F.S., NOVACEK, M.J., MCKENNA, M.C., (eds.), 165-181. Springer, New York.
- MAIER, W. (1993b): Zur evolutiven und funktionellen Morphologie des Gesichtsschädels der Primaten.- *Z. Morph. Anthrop.* 79 279-299.
- MAIER, W. (1999): On the evolutionary biology of early mammals - with methodological remarks on the interaction between ontogenetic adaptation and phylogenetic transformation.- *Zool. Anz.* 238: 55-74.
- MAIER, W. (2000): Ontogeny of the nasal capsule in cercopithecoids: a contribution to the comparative and evolutionary morphology of catarrhines.- In: *Old World Monkeys* (eds. P. F. WHITEHEAD, C.J. JOLLY). pp. 99-132. Cambridge University Press, London.
- MAIER, W., SCHRENCK, F. (1987): The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence.- *Z. Säugetierk.* 52: 156-164.
- MAIER, W., KLINGLER, P. und RUF, I. (im Druck): Ontogeny of the medial masseter muscles, pseudo-myomorphy, and systematic position of the Gliridae (Rodentia).- *J. Mamm. Evol.* (submitted)
- MATTHES, E. (1921): Neuere Arbeiten über das Primordialcranium der Säugetiere. II Teil. Arbeiten über einzelne Regionen des Craniums; *Erg. Anat. Entw. –Gesch.* 24: 117-243.
- MEAD, CH.S. (1909): The chondrocranium of an embryo pig, *Sus scrofa*. A contribution to the morphology of the mammalian skull; *Am. J. Anat.* 9: 167-210.
- MEINERTZ, T. (1944 a): Das superfizielle Facialisgebiet der Nager V. Die Dipodiden. - *Morph. Jahrb.* 89: 313-370.
- MEINERTZ, T. (1944 b): Das superfizielle Facialisgebiet der Nager VII. Die Hystricomorphen Nager.- *Z. Anat. Entw. gesch.* 113: 1-38.
- MESS, A. (1995): Zur Morphogenese der Ethmoidalregion von *Ctenomys* DE BLAINVILLE, 1826 (Rodentia: Ctenomyidae) - Ein Beitrag zur vergleichenden Systematik der Hystricomorpha; Diplomarbeit Univ. Tübingen (unveröffentlicht):
- MESS, A. (1997): Ontogenetische und phylogenetisch – systematische Studie zur Ethmoidal- und Orbitalregion der Hystricognathi (Rodentia).- *Biol. Diss. Univ. Tübingen.*
- MENG, J., WYSS, A. R., DAWSON, M. R., ZHAI, R (1994): Primitive fossil rodents from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny.- *Nature* 370: .
- NEDBAL, M. A., HONEYCUT, R.L., SCHLITTER, D. A. (1996): Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): Evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene.- *J. Mammal Evol.* 3: 201-237.

- NOORDENBOS, W. (1905): Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere.- Peter Camper ned. Bijdr. Anat. 3: 367-430.
- NOVACEK, M. J. (1985): Cranial Evidence for Rodent Affinities.- In: Evolutionary Relationships among Rodents (LUCKETT, W. P. & HARTENBERGER, J.-L., eds.), 59-158. NATO ASI- Series Vol. 92, Plenum Press, New York.
- NOVACEK, M. J. (1992): Fossils, topologies; missing data, and higher level phylogeny of eutherian mammals.- Syst. Biol. 41: 58-73.
- NOVACEK, M. J. (1993): Patterns of Diversity in the Mammalian Skull.- In: The Skull (HANKEN, J. & HALL; B. K., eds.), Vol. 2, 428-545. The University of Chicago Press, Chicago.
- NOWAK, R. M. (1991): Walker's Mammals of the World; (5 ed.), Bd. II.- The John Hopkins University Press, Baltimore.
- PARENT, J.-P. (1980): Recherche sur l'oreille moyenne des rongeurs actuels et fossiles; Anatomie, valeur systématique.- Mem. Trav. E.P.H.E: Montpellier 11: 1-286.
- PELAEZ-CAMPOMANES, P. & LOPEZ-MARTINEZ, N. (1996): Strange Eocene Rodents from Spain.- Palaeovertebrata, Montpellier 25 (2-4): 323-338, 4 fig., 1 pl.
- RAJTOVA, V. (1972a): Morphogenese des Chondrocraniums beim Meerschweinchen (*Cavia porcellus* L.).- Anat. Anz. 130: 207-221.
- RAJTOVA, V. (1972b): Über die Morphogenese des Chondrocraniums beim Goldhamster (*Mesocricetus auratus* WRTH).- Anat. Anz. 130: 207-221.
- REINBACH, W. (1952): Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasypus novemcinctus* L. (*Tatusia novemcincta* LESSON) .- I. Z. Morph. Anthrop: 44: 375-444. -- Teil II: Z. Morph. Anthrop. 45: 1-72.
- REINBACH, W.(1955): Das Cranium des Gürteltieres *Zaedyus minutus* (65 mm Sch. – St.).- Morph. Jb. 95: 79-141.
- REYES, A.; PESOLE, G.; SACCONI, C. (1998): Complete mitochondrial DNA sequence of the fat dormouse, *Glis glis*: Further evidence of rodent paraphyly.- Mol. Biol. Evol. 15: 499-505.
- ROBINSON, M., CATZEFLIS, F. M., BRIOLAY, J., MOUCHRIOUD, D. (1997): Molecular phylogeny of rodents with special emphasis on murids: evidence from nuclear gene LCAT.- Mol. Phyl. Evol. 8, 423-443.
- SABAN, R. (1971): Peauciers de la tête et du cou.- In: Traité des Zoologie (ed.P.P.GRASSE), 16/3: 480-678.
- SCHLIEMANN, H. (1987): The solum nasi of the mamalian chondrocranium with special reference to the carnivora.- Mammalis depicta 13: 91-103.
- SCHRENCK, F. (1989): Zur Schädelentwicklung von *Ctenodactylus gundi* (Mammalia: Rodentia).- Cour. Forsch.- Inst. Schenckenberg 108: 1-241.
- SILVA NETO, E. J. DA (1996): Zur Morphogenese des Cranium von *Galea musteloides* MEYEN, 1832 und *Kerodon rupestris* (WIED - NEUWIED, 1820) (Rodentia, Caviidae). Ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Caviidae.- Zool. Diss. Univ. Tübingen (unveröffentlicht).

- SIMPSON, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals.- Bull. Am. Mus. Nat. His. 85: 1-350.
- SPATZ, W. (1964): Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von *Tupaia glis* (DIARD 1820).- Morph. Jahrb. 106: 321-416.
- STADTMÜLLER, F. (1936): Cranium und Visceralskelett der Säugetiere.- In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (BOLK, L.; GÖPPERT, E.; KALLIUS, E. & LUBOSCH, W., eds.), Bd. 4: 839-1016. Urban & Schwarzenberg, Berlin.:
- STARCK, D. (1941): Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* DESM.- Morph. Jahrb. 86: 1-122.
- STARCK, D. (1960): Das Cranium eines Schimpansenfoetus (*Pan troglodytes*; BLUMENBACH 1799) von 71 mm Scheitel – Steißlänge, nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfoeten.- Morph. Jahrb. 100: 559-647.
- STARCK, D. (1967): Le crâne des Mammifères.- In: Traité de Zoologie (GRASSÉ, P. P., ed.) 16 / I: 405-459. - Masson, Paris.
- STARCK, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. Das Skelettsystem.- Springer, Berlin.
- STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 3. Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltorientierung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung. Springer, Berlin.
- STARCK, D. (1984): The nasal cavity and nasal skeleton of *Tarsius*.- In: Biology of Tarsiers (Niemitz, C., ed.), 275-920. - Fischer Stuttgart.
- STARCK, D. (1995): Lehrbuch der speziellen Zoologie (STARCK, D. (ed.), Teil 2/5: 1-1241 Säugetiere.- Fischer, Stuttgart.
- STORCH, G. (1978): Familie Gliridae Thomas, 1897 - Schläfer.- In: Handbuch der Säugetiere Europas (J.NIETHAMMER, F.KRAPP, eds.) Bd. I , Rodentia 1, 201-280. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden
- STORCH, G. (1995): Affinities among living dormouse genera.- Hystrix 6: 52-62.
- STURM, H. (1937): Die Entwicklung des präcerebralen Nasenskelets beim Schwein (*Sus scrofa*) und beim Rind (*Bos taurus*).- Z. wiss. Zool. 149: 161-220.
- SUDHAUS, W., REHFELD, K. (1992) : Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Fischer, Stuttgart.
- SZALAY, F. S. (1985): Rodent and Lagomorph morphotype adaptations, origins and relationships. In: W. P. LUCKETT, J.-L. HARTENBERGER (Eds.), Evolutionary Relationships among Rodents. A multidisciplinary analysis. Pp. 83-132. New York and London: Plenum Press.
- TERRY, R. J. (1917): The primordial cranium of the cat.- J. Morph. 29: 281-433.
- THALER, L. (1966): Les rongeurs fossiles du Bas – Languedoc dans leurs rapports avec l’histoire des faunes et la stratigraphie du tertiaire d’Europe.- Memoires du museum national d’histoire naturelle: Science de la Terre, Tome XVII.
- TOEPLITZ, CH. (1920): Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von *Didelphis marsupialis*.- Zoologica 27: 1-84.

- TULLBERG, T. (1899): Ueber das System der Nagetiere: eine phylogenetische Studie.- Nova Acta Soc. Sci. Upsala, ser. III, 18/1: 1-514.
- VACHONTOV, E. L.; POTAPOVA, E. G. (1991): On the position of dormice (Gliroidea) in the System of rodents.- Proc. Zool. Inst. 243: 127-147.
- VIANEY-LIAUD, M. (1985): Possible evolutionary relationships among Eocene and lower Oligocene rodents in Asia, Europe and North America.- In: Evolutionary relationships among Rodents: A multidisciplinary analysis (W.P. LUCKETT; J.-L. HARTENBERGER, eds.), 277-309.- Plenum Press, New York.
- VIANEY-LIAUD, M. (1994): La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'éocène supérieur en Europe occidentale, et sa descendance Oligocène.- Münchener Geowiss. Abh. (A) 26, 117-160.
- VIANEY-LIAUD, M. & JAEGER, J. J. (1996): A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia).- Palaeovertebrata 25 (2-4): 349-358.
- WAHLERT, J.H.; SAWITZKE, S.L.; HOLDEN, M.E. (1993): Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae).- Am. Mus. Novit. 3061: 1-32.
- WINGE, H. (1941): The interrelationship of the mammalian genera, Vol.2.- Reitzels Verlag Kopenhagen.
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1980): The relationship between Jacobson's organ and the oral cavity in a rodent.- Zool. Anz. 204, 391-399.
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1981): Zur embryonalen und frühen postnatalen Entwicklung des Jacobson'schen Organs in Beziehung zum Ductus nasopalatinus bei der Ratte.- Zool. Anz. 206, 203-214.
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1984): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Vomeronasalkomplex und am rostralen Gaumen verschiedener Mammalia. (Teil II).- Gegenbaurs Morph. Jahrb. 130, 609-637.
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1993): The vomeronasal Complex – a dual system for olfaction and taste.- Zool. Jb. Anat. 123, 337-345.
- ZELLER, U. (1983): zur Ontogenese und Morphologie von *Tupaia bulangeri* (Tupaiaidae, Scandentia, Mammalia).- Diss. Med. Fakultät Univ. Göttingen.
- ZELLER, U. (1984): Die Ontogenese und Morphologie der Cartilago antorbitalis (REINBACH) am Schädel von *Tupaia belangeri*; Verh. Anat. Ges. 78: 251-253.
- ZELLER, U. (1987): Morphogenesis of the mammalian skull with reference to *Tupaia*.- Mammalia depicta 13: 17-50.
- ZELLER, U. (1989): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Ornithorynchus anatinus* (Mammalia: Prototheria: Monotremata).- Abh. Schenckenb. Naturforsch. Ges. 545: 1-188.

6. Abkürzungsverzeichnisse:

atrioturb.:	atrioturbinalis
Cart. para.com:	Cartilago paraseptalis communis
Comm.alicoch.:	Commissura alicochlearis
Comm. orbitonas.:	Commissura orbitonasalis
Comm. parieto.:	Commissura parietoorbitalis
Crista semicirc.:	Crista semicircularis
Cup. nasi post.:	Cupula nasi posterior
d.h.:	das heisst
Ductus nasolac.:	Ductus nasolacrimalis
Epitturb:	Epiturbinale
Epi.turb.:	Epithelturbinale
Ethmturb.:	Ethmoturbinale
Fen.:	Fenestra
Foramen epiphan.:	Foramen epiphaniale
For. eth. ant.:	Foramen ethmoidale anterius
Graph.:	Graphiurus
inf.:	inferior
KRL:	Kopf-Rumpf-Länge
Lac.:	Lacrimale
Lam.inf./ infracon.:	Lamina infraconchalis
lat.:	lateral
L.t.a./Lamina trans. anterior:	Lamina transversalis anterior
L.t.p./ Lamina trans. posterior:	Lamina transversalis posterior
Max.:	Maxillare
Maxill.tur.:	Maxilloturbinale
Med. Lam.:	mediale Lamelle
mim. Musk.:	mimische Muskulatur

Muscard.:	Muscardinus
M. obliqu.:	Musculus obliquus
N. infraorb.:	Nervus infraorbitalis
Proc.:	Processus
Proc. atriottur.:	Processus atrioturbinialis
Proc.eth.:	Processus ethmoidalis
Proc.max.posterior:	Processus maxillaris posterior
Proc. lat.vent.:	Processus lateralis ventralis
Proc. posterior:	Processus posterior
Prom.:	Prominentia
Rec. frontotur.:	Recessus frontoturbinialis
Rec. max.:	Recessus maxillaris
Septumausdünn.:	Septumausdünnung
spätont.:	spätontogenetisch
Spina mesethm.:	Spina mesethmoidalis
Sulc.supr.sep/ Sulcus suprasept:	Sulcus supraseptalis
sup.:	superior

Addendum: Liste der Abkürzungen für die Abb. 27-31, die in dieser Arbeit eine Sonderstellung einnehmen (s. Text)

bol	- olfactory bulb
cor	- cornea
cps	- paraseptal cartilage
dnl	- nasolacrimal duct
ett I	- ethmoturbinal I
fr	- frontal
ft	- frontoturbinals I and II
I	- incisor (d12)
jug	- jugal
lac	- lacrimal

-
- lcr - cribral plate
 - mdn - dilatator nasi muscle
 - mml - lateral masseter muscle
 - mmm - medial masseter muscle
 - moi - inferior eye muscle
 - mx - maxillary
 - mxt - maxilloturbinal
 - nas - nasal
 - nio - infraorbital nerve
 - nol - olfactory nerve
 - ovn - vomeronasal organ
 - pmx - praemaxillary
 - pzyg - anterior zygomatic process
 - rfr - frontal recessus
 - rmax - maxillary recessus
 - vo - vomer

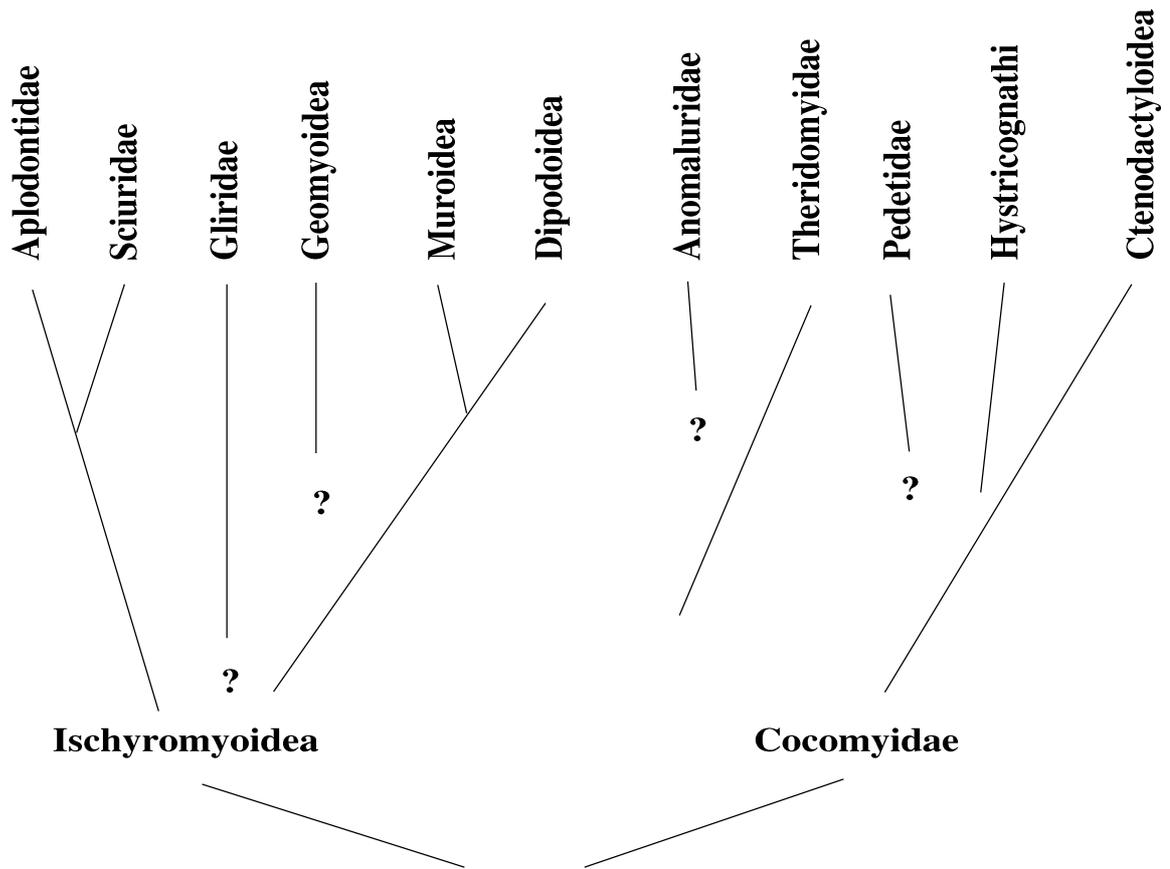


Abb. 1: Cladogramm der wichtigsten Großtaxa der Rodentia;
nach HARTENBERGER & LUCKETT 1984

Seleviniinae

Dryomyinae

Glirinae

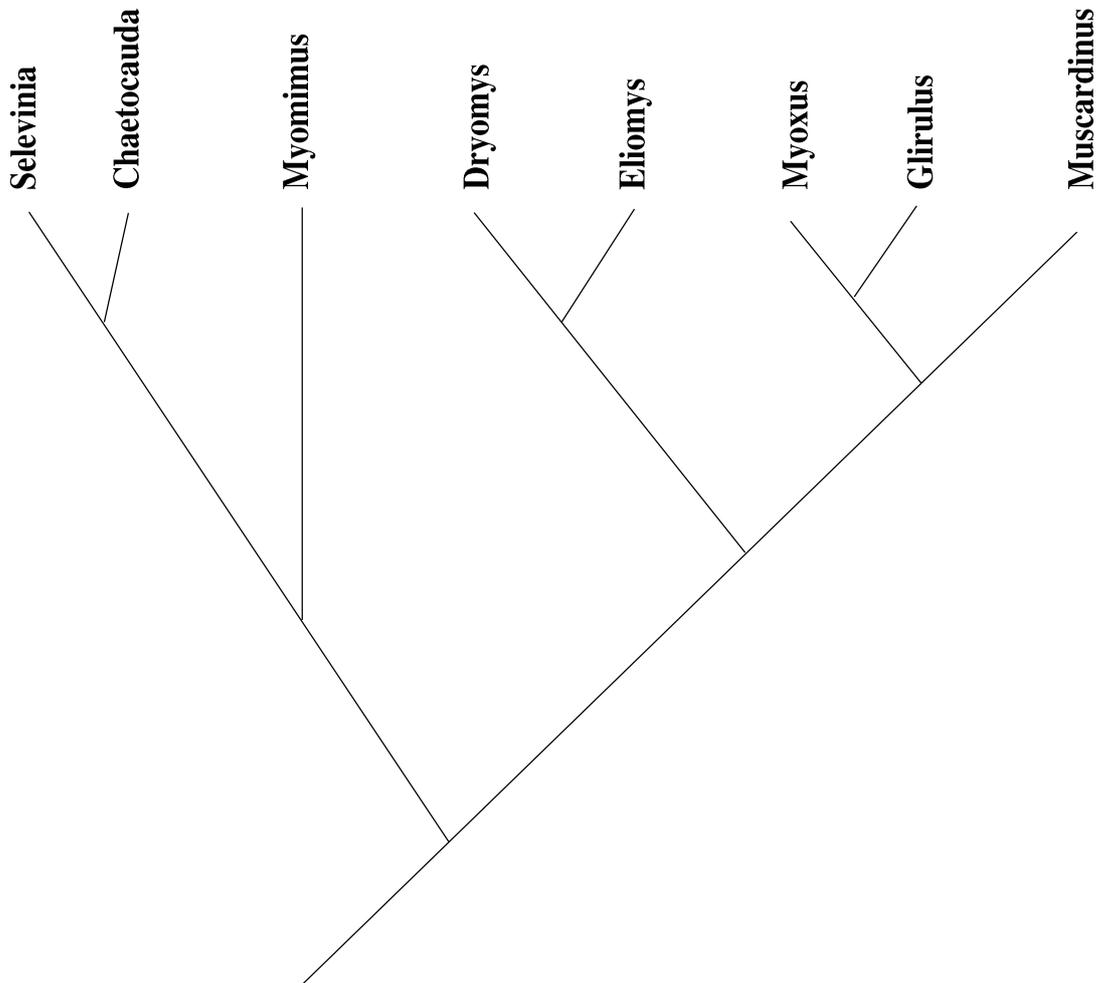
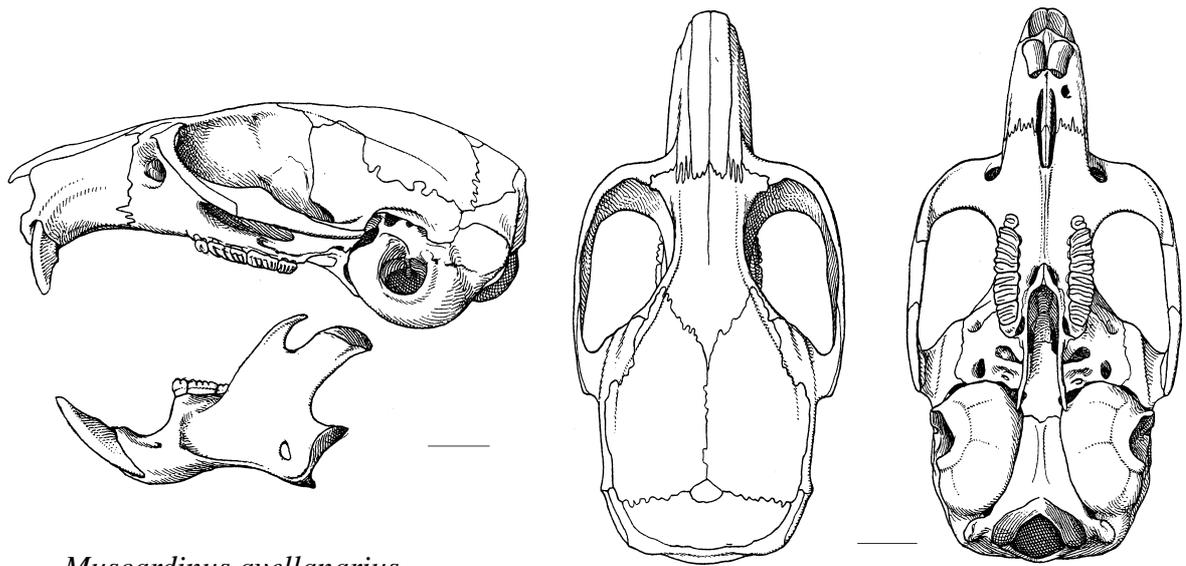
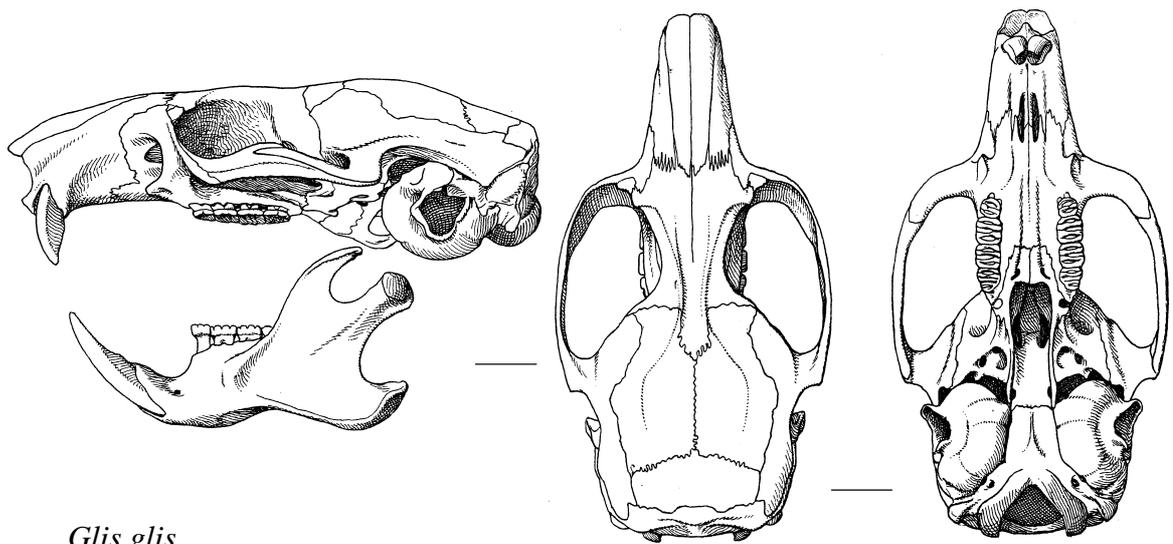


Abb. 2: Cladogramm der Gliridae nach STORCH 1994



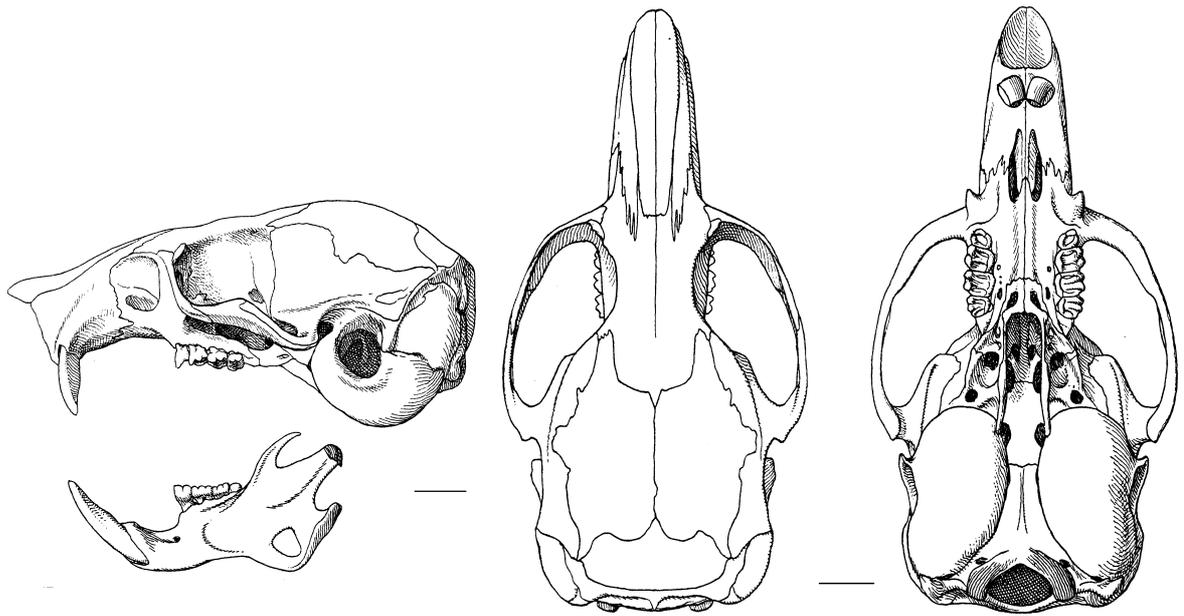
Muscardinus avellanarius



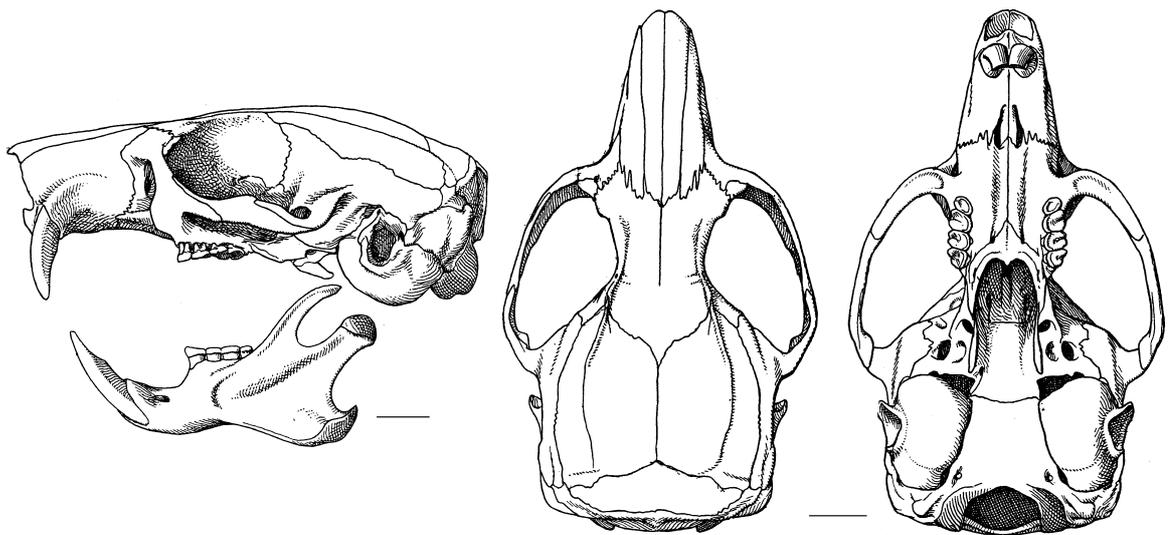
Glis glis

Abb. 3A: Schädelabbildung

Von *Muscardinus avellanarius* und *Glis glis* jeweils von lateral, dorsal und ventral;
Maßstab 1 cm.



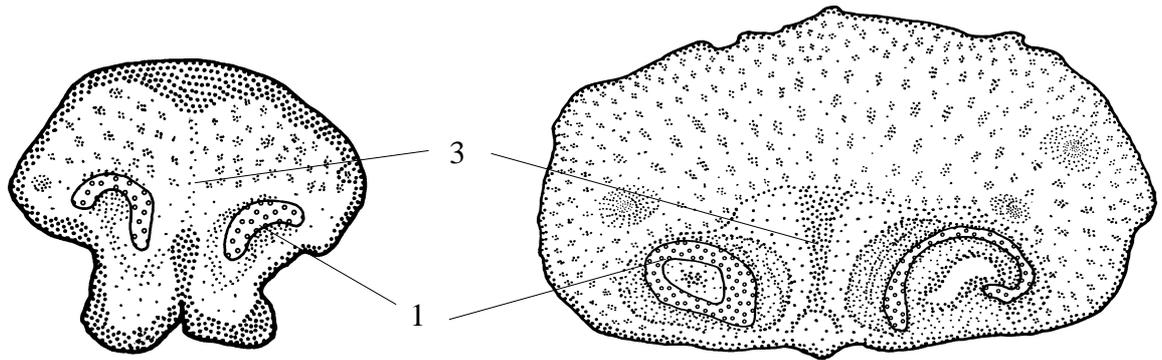
Eliomys quercinus



Graphiurus hueti hueti

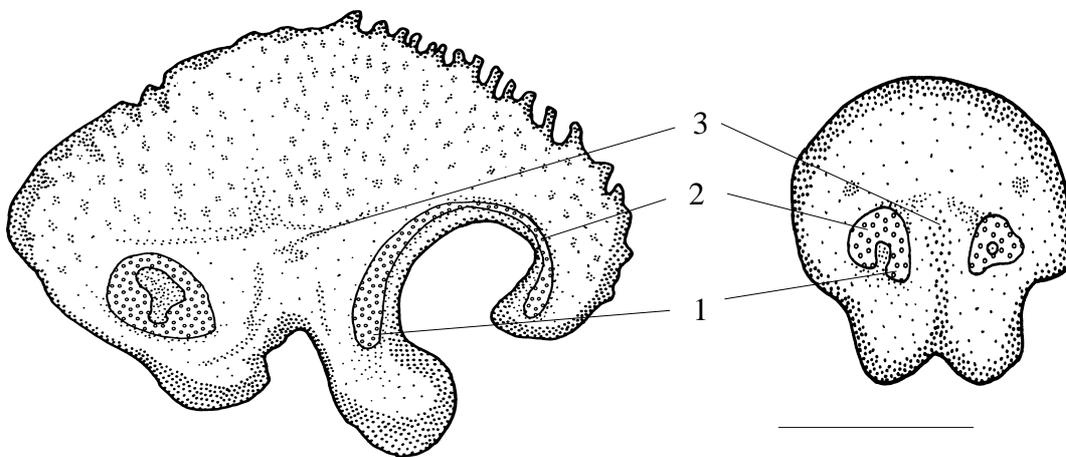
Abb. 3B: Schädelabbildung

Von *Eliomys quercinus* und *Graphiurus hueti hueti* jeweils von lateral, dorsal und ventral;
Maßstab 1 cm.



Muscardinus avellanarius,
SSL 25 mm, Schnitt 1-2-7

Eliomys quercinus,
SSL 45 mm, Schnitt 3-4-1



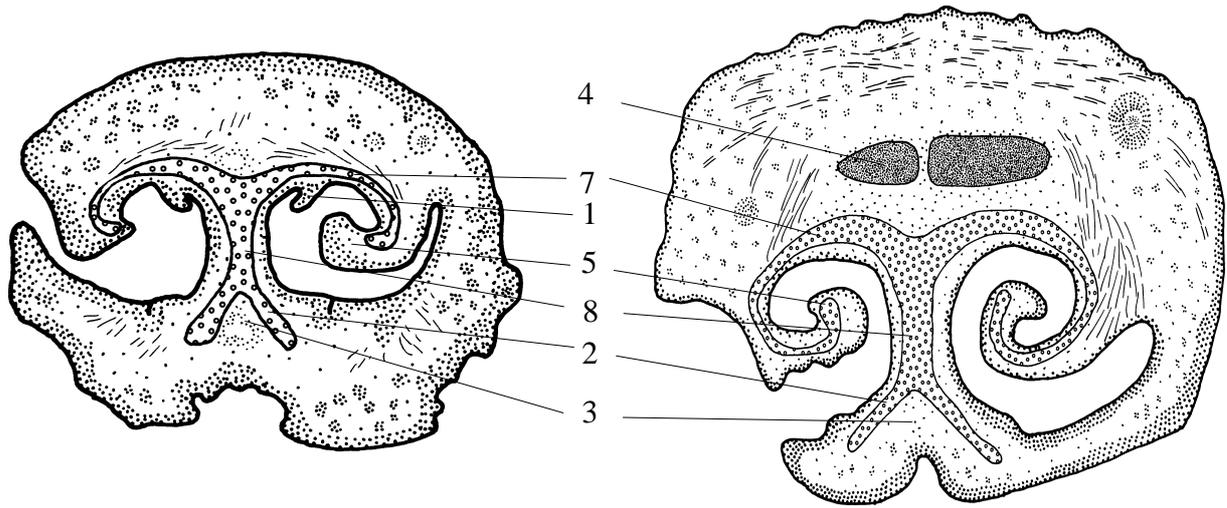
Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 2-4-4

Graphiurus spec.
SSL 14 mm, Schnitt 1-3-4

Abb. 4: Transversalschnitt durch die Cupula nasi anterior

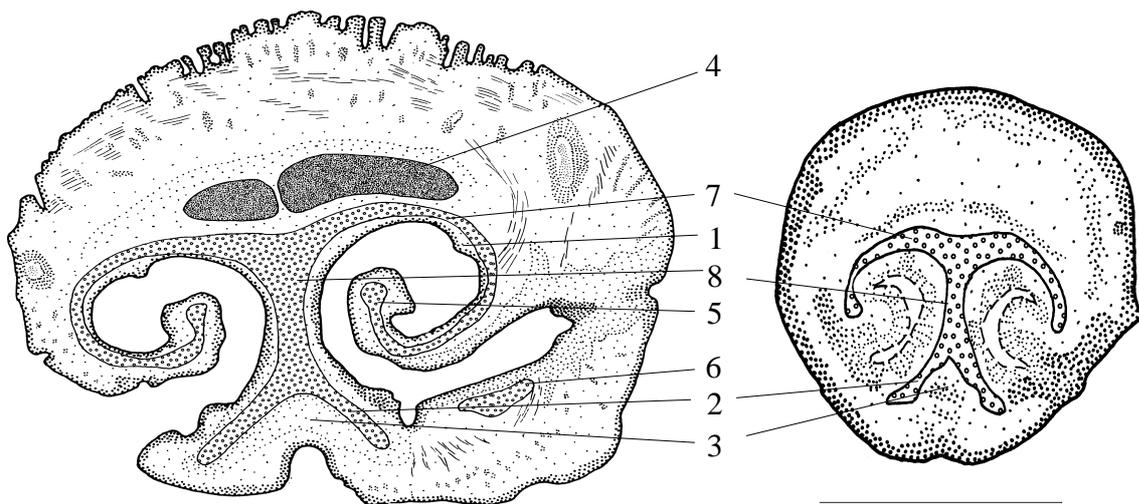
Bei den Gliridae ist die mediale Lamelle der Cartilago cupularis rostral geschlossen und die Apertura nasi externa ventro-lateral orientiert; *Muscardinus* stellt hierzu eine Ausnahme, da die mediale Lamelle rostral geöffnet ist.

- 1 - Mediale Lamelle der Cartilago cupularis
- 2 - Laterale Lamelle der Cartilago cupularis
- 3 - Area internarica



Muscardinus avellanarius
SSL 25 mm, Schnitt 3-5-7

Eliomys quercinus
SSL 45 mm, Schnitt 5-1-3



Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 4-4-3

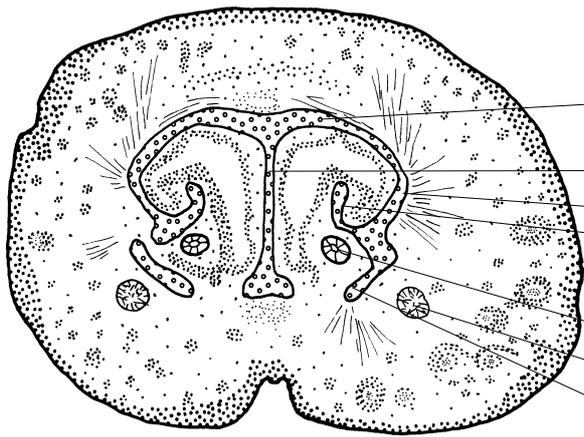
Graphiurus spec.
SSL 14 mm, Schnitt 2-2-3

Abb. 5: Transversalschnitt im Bereich des Processus lateralis ventralis

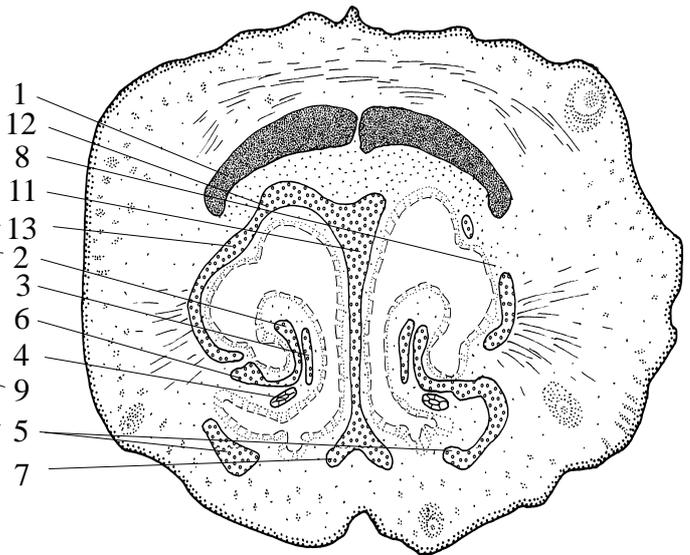
Der Processus lateralis ventralis stützt den äußeren Nasengang von ventral; das nur im rostralen Bereich der Cupula nasi anterior auftretende Schleimhautturbinale (1) tritt insbesondere bei *Muscardinus avellanarius* deutlich hervor.

- 1 - Schleimhautturbinale
- 2 - Processus lateralis ventralis
- 3 - Sulcus ventralis nasi
- 4 - Nasale

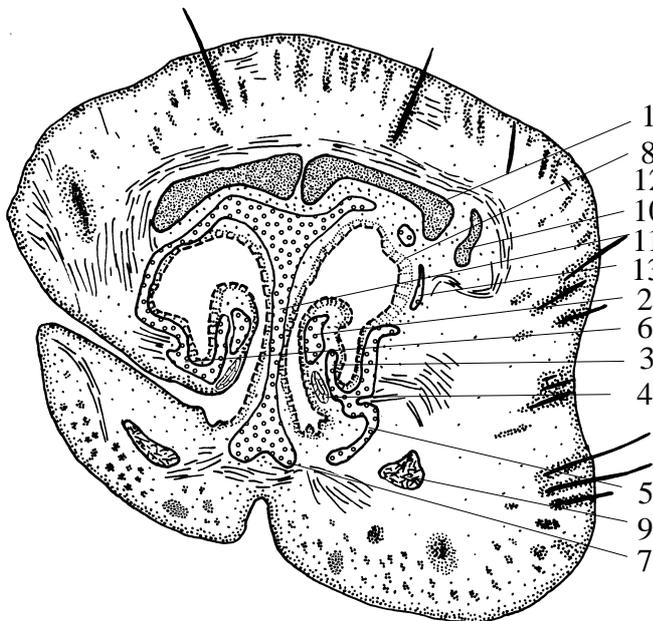
- 5 - Marginoturbinale
- 6 - Processus alaris superior
- 7 - Tectum nasi
- 8 - Septum nasi



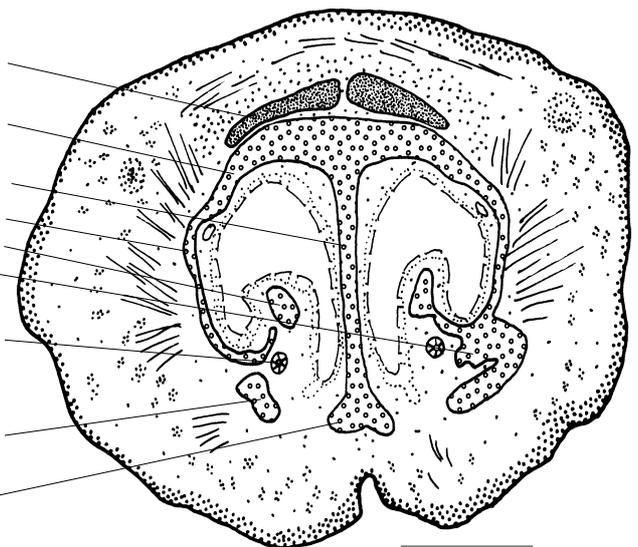
Muscardinus avellanarius
SSL 25 mm, Schnitt 4-4-1



Eliomys quercinus
SSL 45 mm, Schnitt 6-3-3



Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 7-1-2

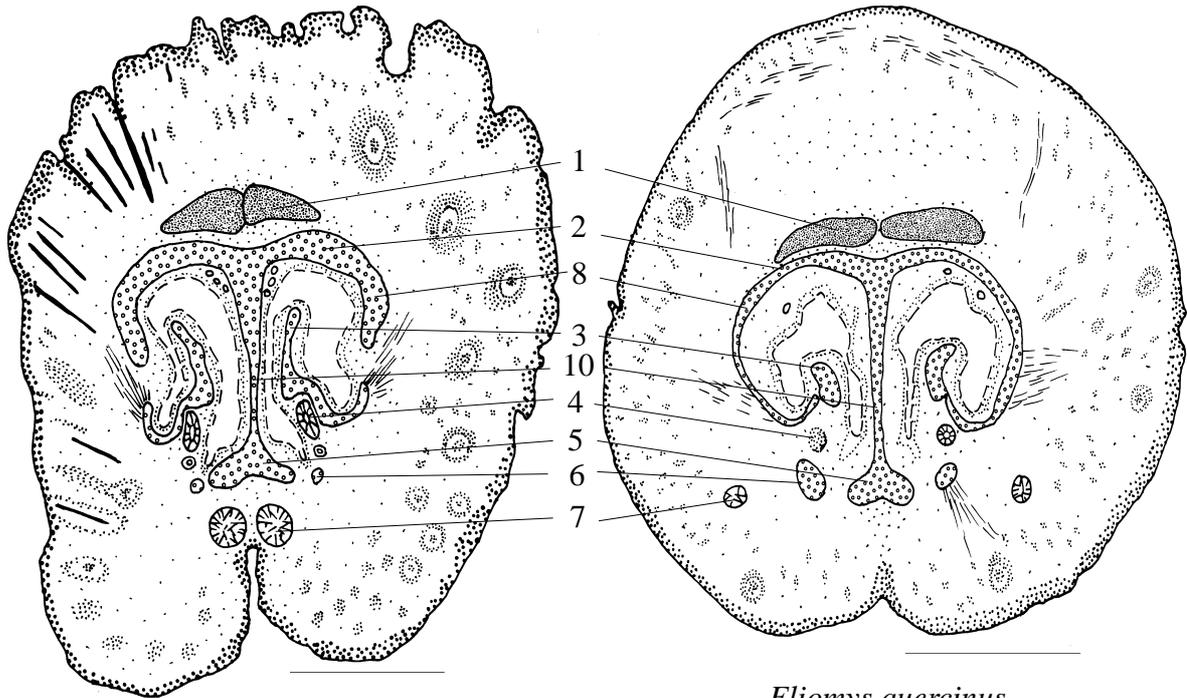


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 3-2-2

Abb. 6: Transversalschnitt im Bereich des Processus alaris superior

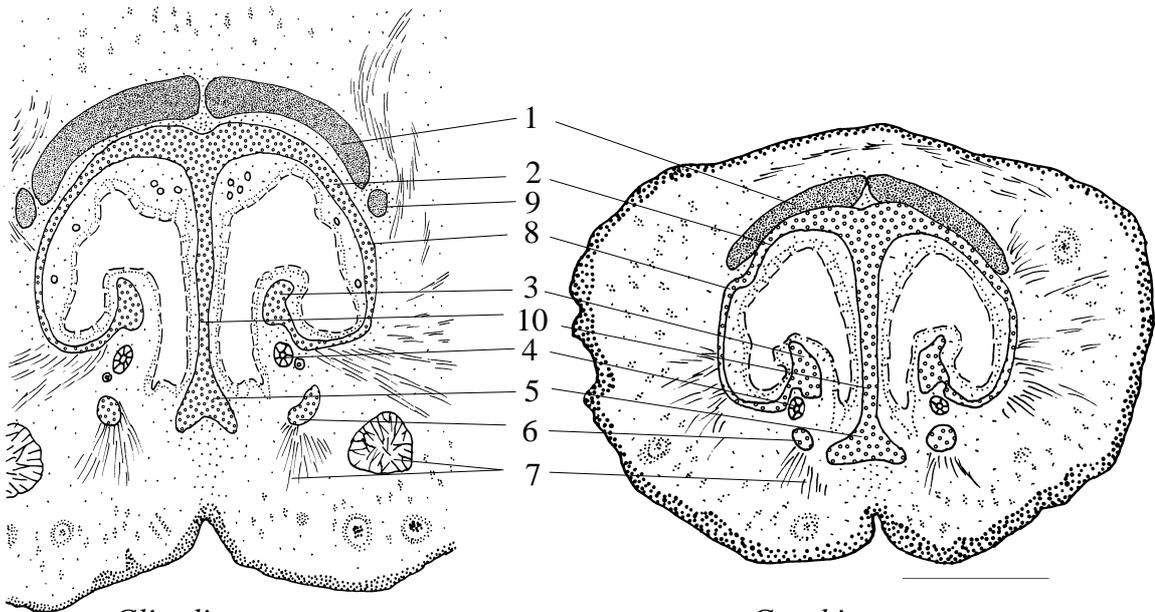
Der Processus rostralis (6) des Processus alaris superior bildet eine latero-ventral orientierte Lamelle an der Unterkante der Cupula nasi anterior. Atrioturbinale und Maxilloturbinale sind bei *Eliomys* und *Glis* durch die Incisura atrio-maxilloturbinalis voneinander getrennt.

- | | | |
|-------------------------------|-----------------------------------|------------------|
| 1 - Nasale | 6 - Processus rostralis | 11 - Septum nasi |
| 2 - Marginoturbinale | 7 - Processus lateralis ventralis | 12 - Tectum nasi |
| 3 - Atrioturbinale | 8 - Resorptionszone | 13 - Paries nasi |
| 4 - Ductus nasolacrimalis | 9 - Mimische Muskulatur | |
| 5 - Processus alaris superior | 10 - Praemaxillare | |



Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 3-4-5

Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 3-3-1



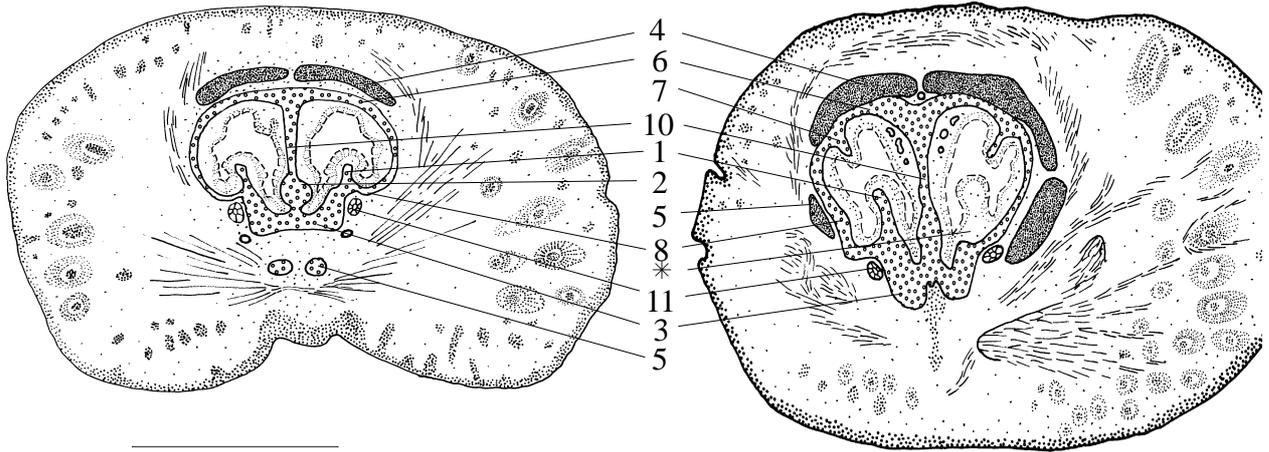
Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 6-5-4

Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 3-3-2

Abb. 7: Transversalschnitt durch die Regio rostralis

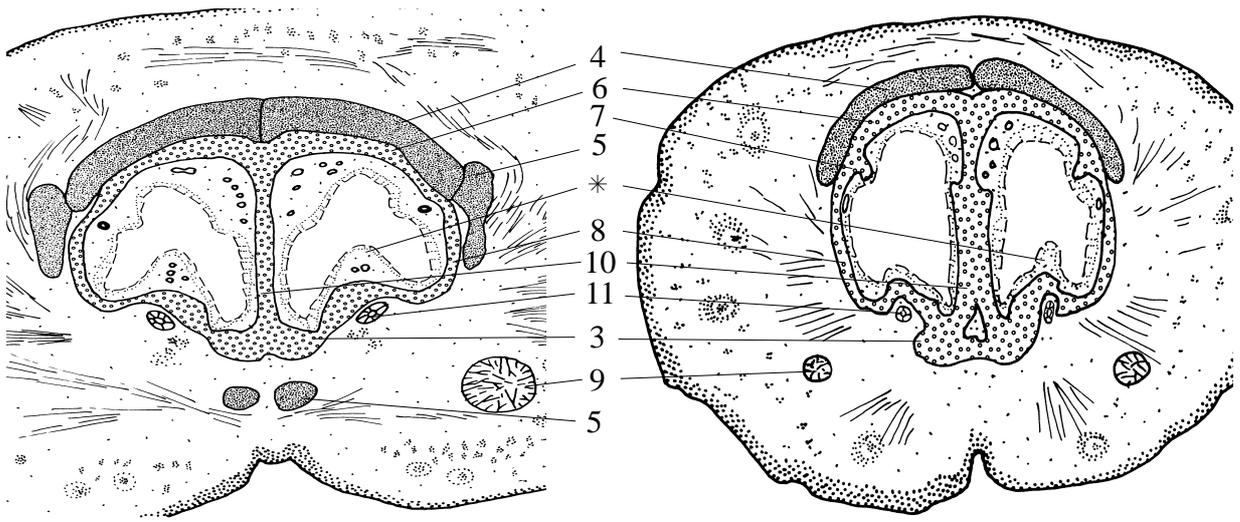
Die mit Muskulatur assoziierte caudale Komponente des Processus alaris superior (6) erstreckt sich bis rostral der Lamina transversalis anterior.

- | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------------------|
| 1 - Nasale | 6 - Processus alaris superior: caudale Komponente |
| 2 - Tectum nasi | 7 - Mimische Muskulatur |
| 3 - Margino-Atrioturbinalkomplex | 8 - Paries nasi |
| 4 - Ductus nasolacrimalis | 9 - Praemaxillare |
| 5 - Processus lateralis ventralis | 10 - Septum nasi |



Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 5-3-5

Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 3-4-3



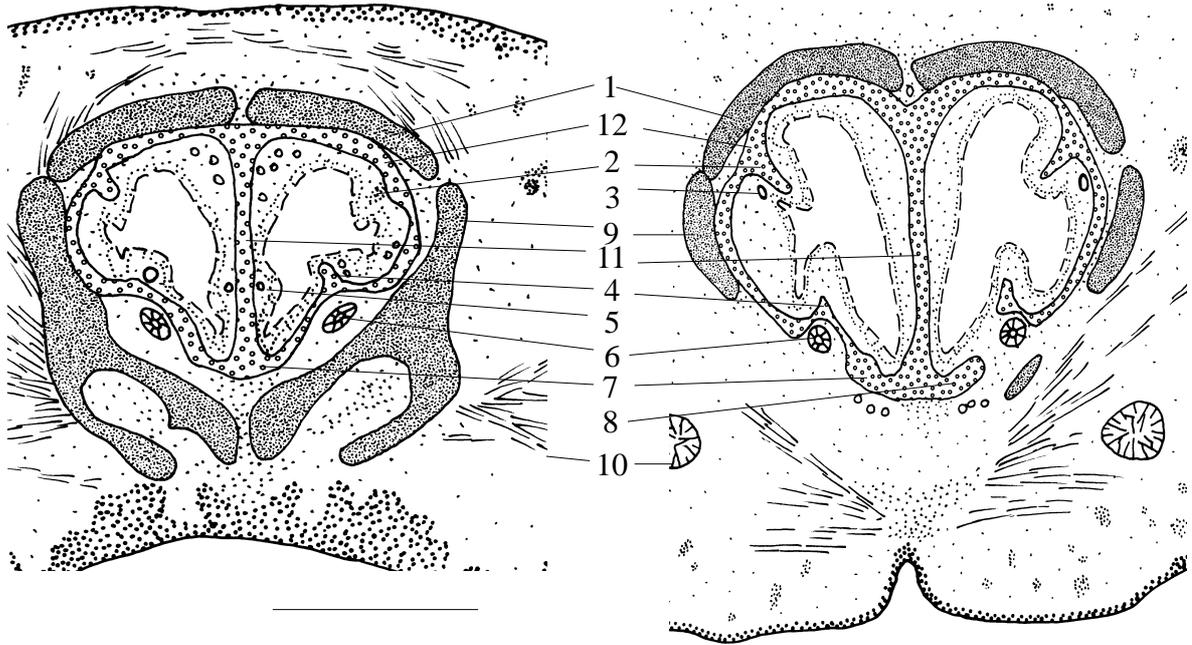
Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 7-4-3

Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 3-5-1

Abb. 8: Transversalschnitt durch die rostrale Lamina transversalis anterior

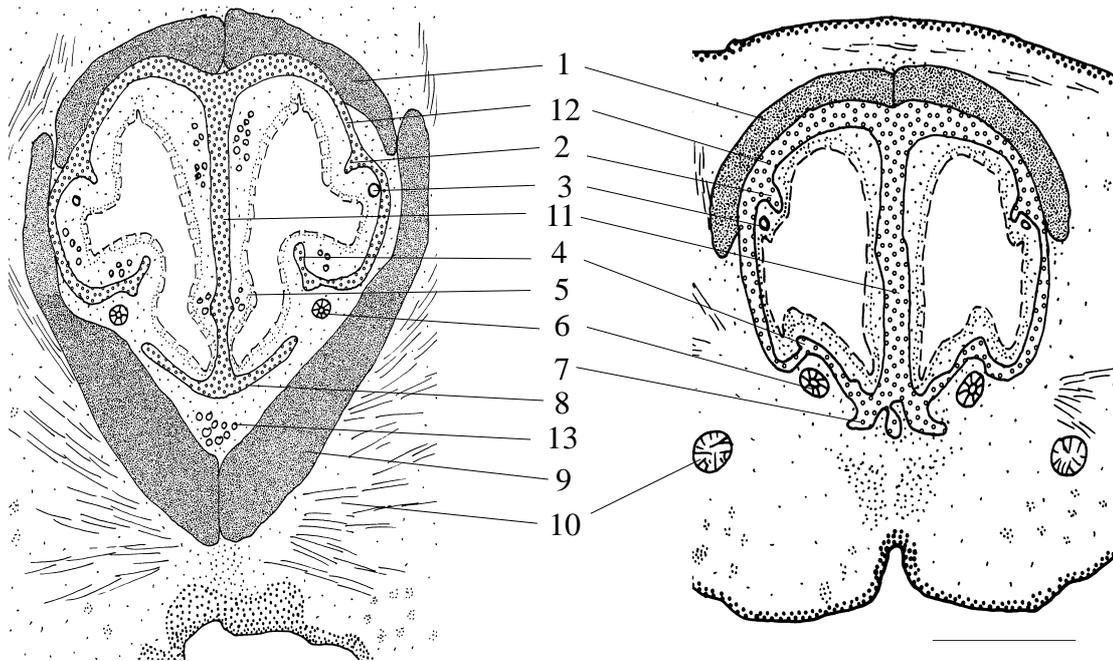
Die Lamina transversalis anterior ist rostral verbreitert; dorsal sitzt ihr die durchgehende Schleimhautfalte des Turbinalkomplexes (*) auf. Bei *Muscardinus* ist am Septum nasi das Septoturbinale zu erkennen.

- | | |
|-----------------------------------|----------------------------|
| 1 - Atrioturbinale | 7 - Nasoturbinale |
| 2 - Septoturbinale | 8 - Paries nasi |
| 3 - Lamina transversalis anterior | 9 - Mimische Muskulatur |
| 4 - Nasale | 10 - Septum nasi |
| 5 - Praemaxillare | 11 - Ductus nasolacrimalis |
| 6 - Tectum nasi | |



Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 6-2-2

Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 4-4-5



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 9-1-4

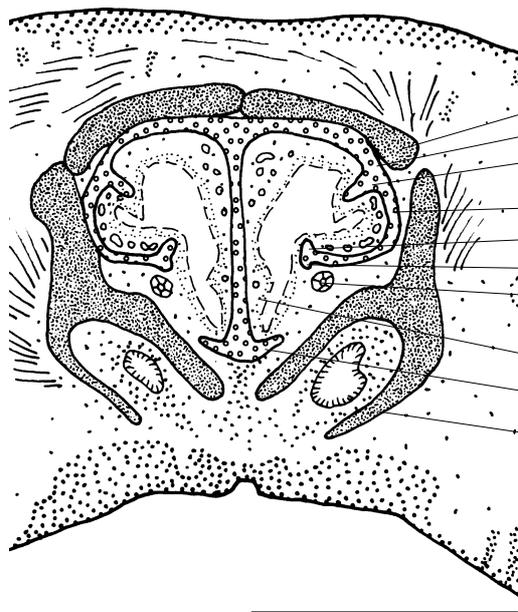
Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 3-5-6

Abb. 9: Transversalschnitt im caudalen Bereich der Lamina transversalis anterior

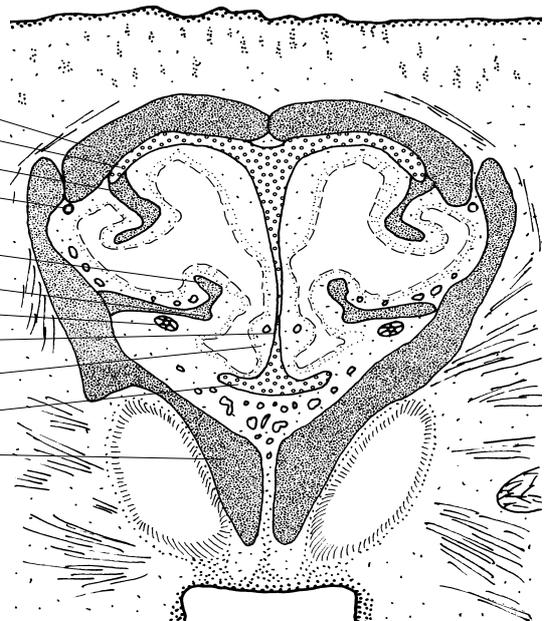
Caudal verschmälert sich die Lamina transversalis anterior und bildet am Nasenboden einen dünnen Knorpelsteg .

- 1 - Nasale
- 2 - Nasoturbinale
- 3 - Ductus glandulae nasi lateralis
- 4 - Maxilloturbinale
- 5 - Epitheliales Schleimhautturbinale
- 6 - Ductus nasolacimalis
- 7 - Lamina transversalis anterior

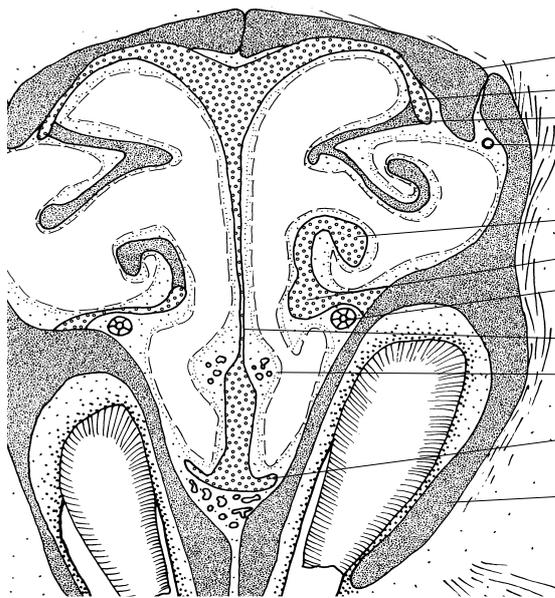
- 8 - Processus posterior
- 9 - Praemaxillare
- 10 - Mimische Muskulatur
- 11 - Septum nasi
- 12 - Paries nasi
- 13 - Glandula infraseptalis



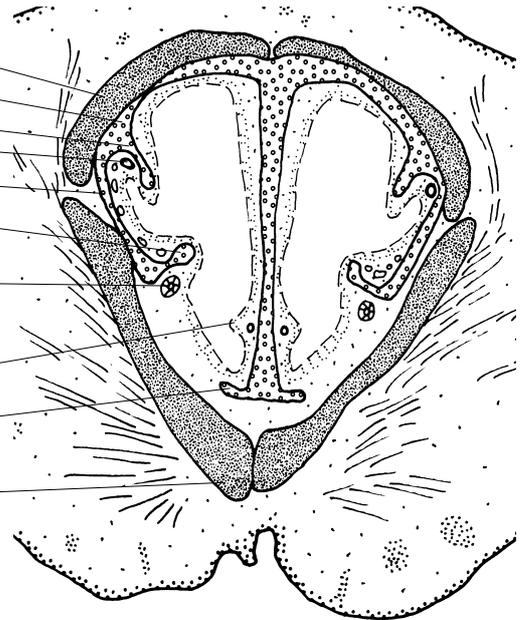
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 6-3-4



Eliomys quercinus
SSL 40 mm, Schnitt 14-2-3



Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 14-2-2

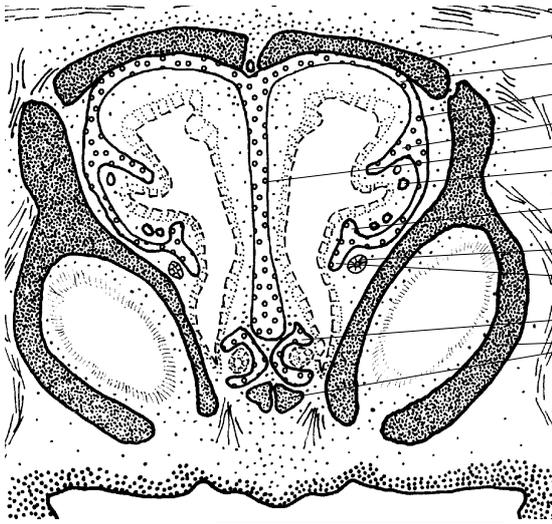


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 4-5-4

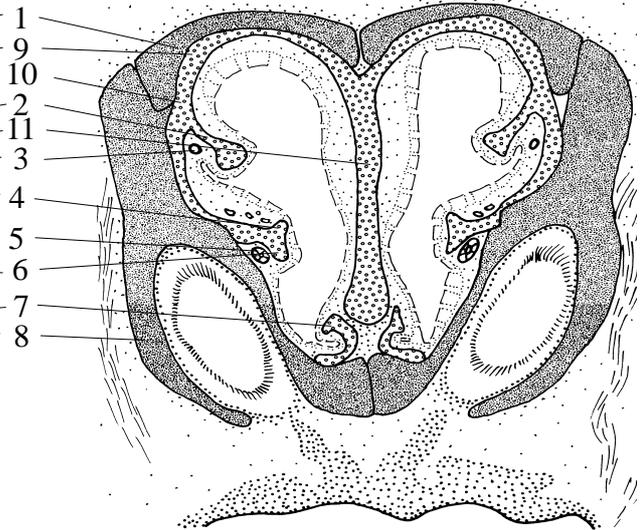
Abb. 10: Transversalschnitt im Bereich des Epithelturbinale

Die Resorptionszone des Septum nasi ist bei *Eliomys* und *Glis* zu erkennen (*), ebenso wie die weitläufige Verbindung des Processus posterior der Lamina transversalis anterior mit dem Septumunterrand.

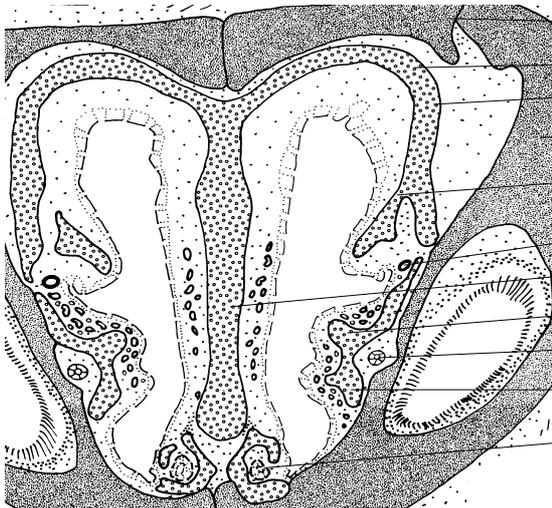
- | | |
|-------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| 1 - Nasoturbinale | 7 - Lamina transversalis anterior: Processus posterior |
| 2 - Ductus glandulae nasi lateralis | 8 - Nasale |
| 3 - Maxilloturbinale | 9 - Praemaxillare |
| 4 - Lamina infraconchalis | 10 - Tectum nasi |
| 5 - Ductus nasolacrimalis | 11 - Paries nasi |
| 6 - Epithelturbinale | |



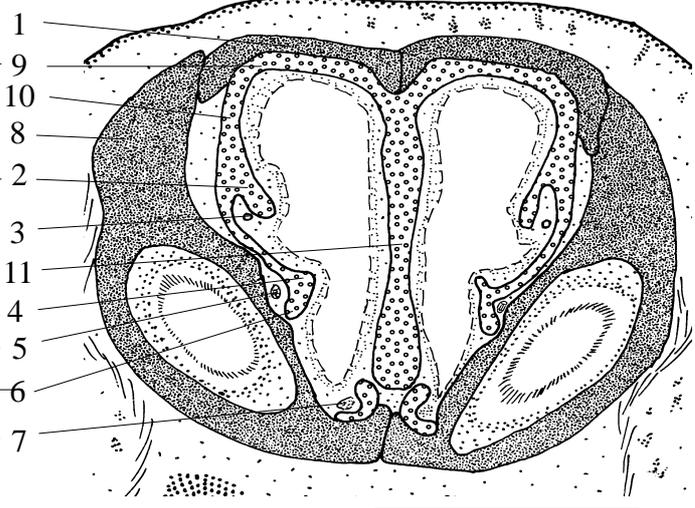
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 7-3-7



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 6-3-2



Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 15-1-3

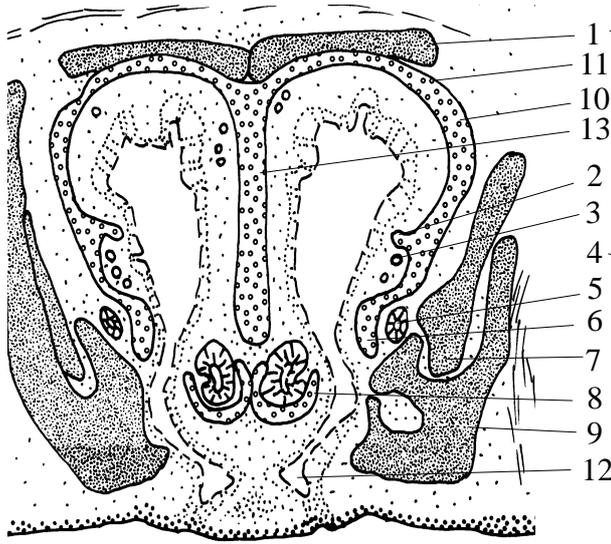


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 6-3-1

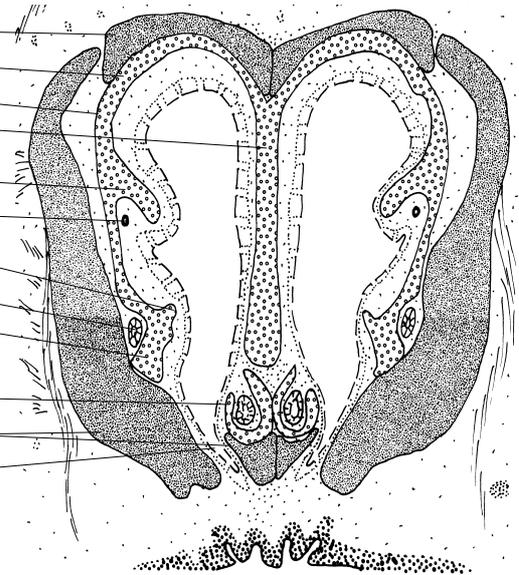
Abb. 11: Transversalschnitt durch den Mündungsbereich des JACOBSONSchen Organs

Die Mündung des JACOBSONSchen Organs, Nasoturbinale, Maxilloturbinale und Lamina infraconchalis sind abgebildet.

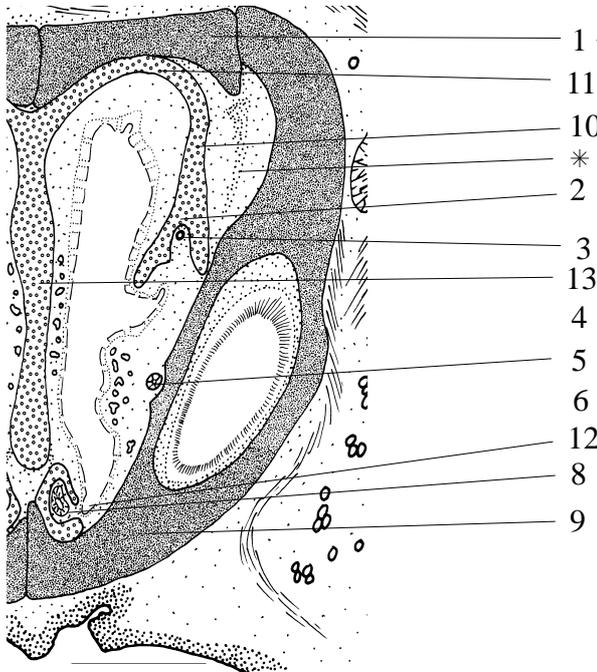
- | | |
|-------------------------------------|--------------------------------------------------|
| 1 - Nasale | 7 - Cartilago paraseptalis & JACOBSONSches Organ |
| 2 - Nasoturbinale | 8 - Praemaxillare |
| 3 - Ductus glandulae nasi lateralis | 9 - Tectum nasi |
| 4 - Maxilloturbinale | 10 - Paries nasi |
| 5 - Ductus nasolacimalis | 11 - Septum nasi |
| 6 - Lamina infraconchalis | |



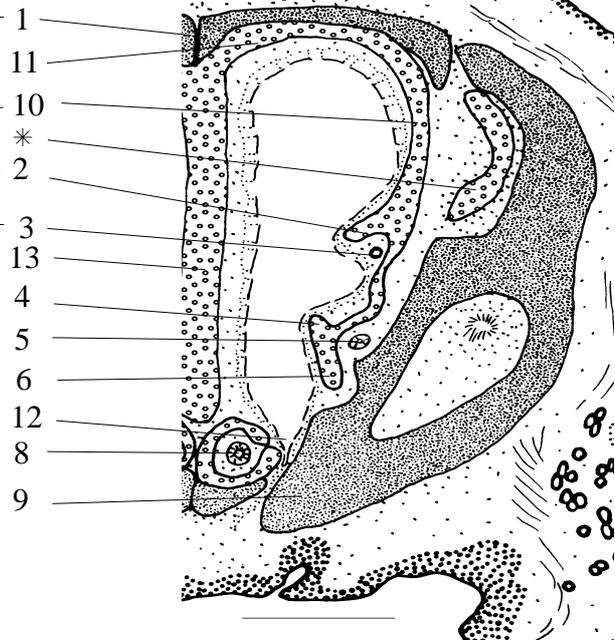
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 8-4-6



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 7-3-3



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 13-1-2

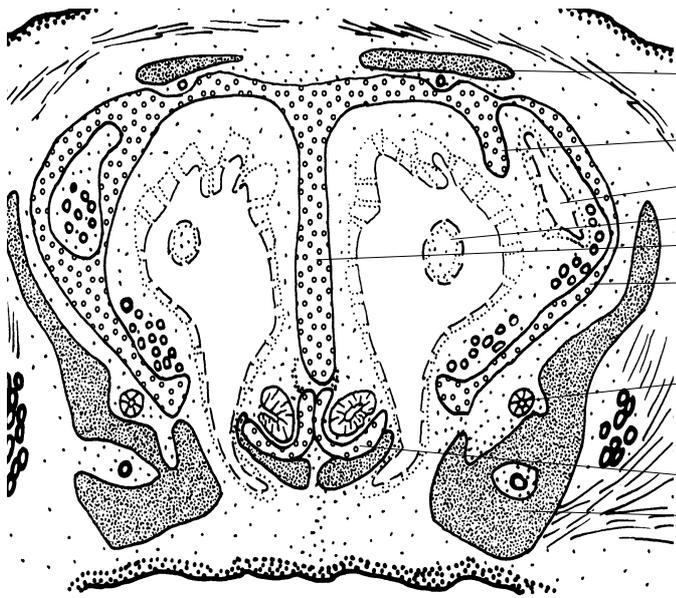


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 6-5-3

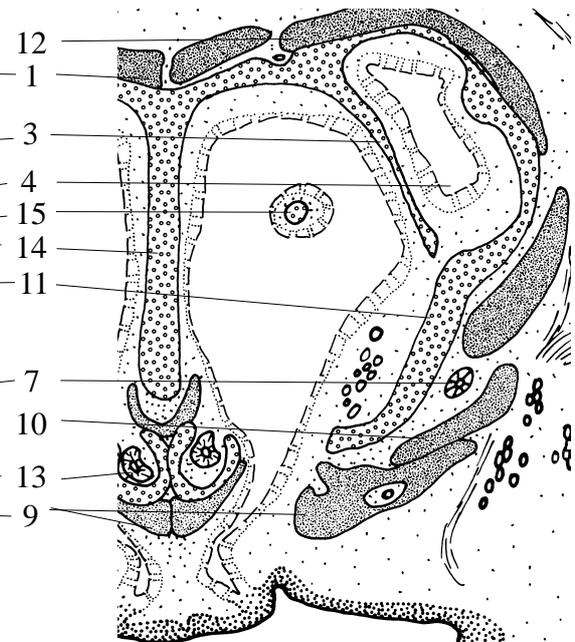
Abb. 12: Transversalschnitt durch den Ductus nasopalatinus

- 1 - Nasale
- 2 - Nasoturbinale
- 3 - Ductus glandulae nasi lateralis
- 4 - Maxilloturbinale
- 5 - Ductus nasolacrimalis
- 6 - Lamina infraconchalis
- 7 - Maxillare

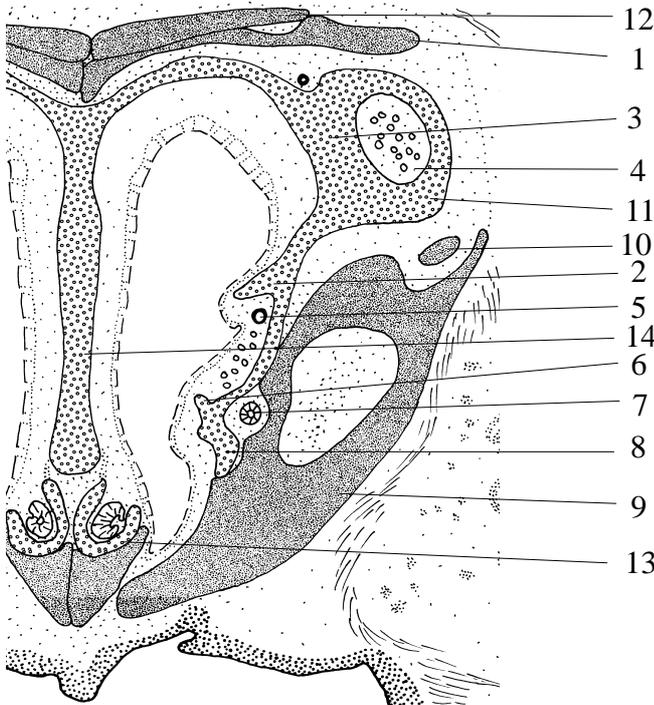
- 8 - JACOBSONsches Organ
- 9 - Praemaxillare
- 10 - Paries nasi
- 11 - Tectum nasi
- 12 - Ductus nasopalatini
- 13 - Septum nasi
- * - Paries nasi pars lateralis



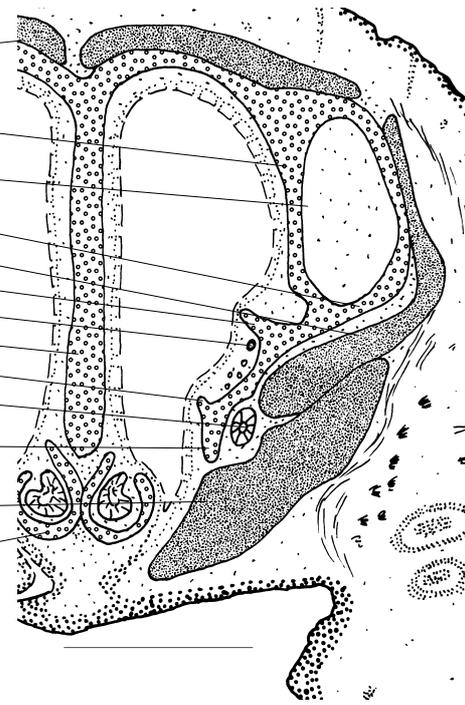
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 9-3-4



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 8-5-4



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 14-1-1

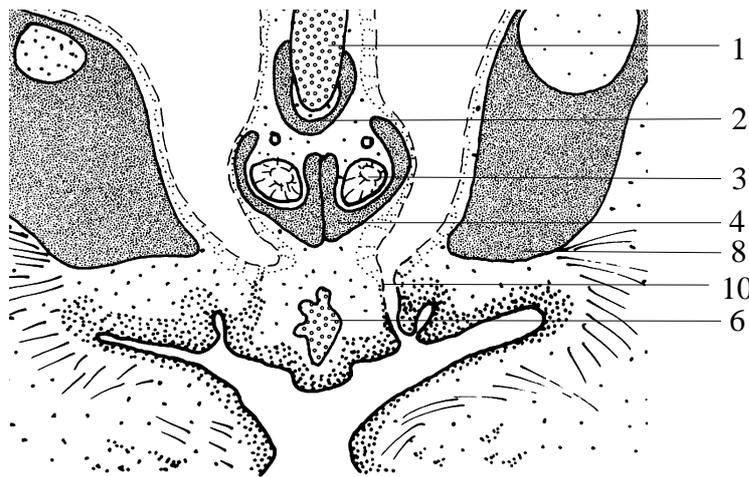


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 7-3-3

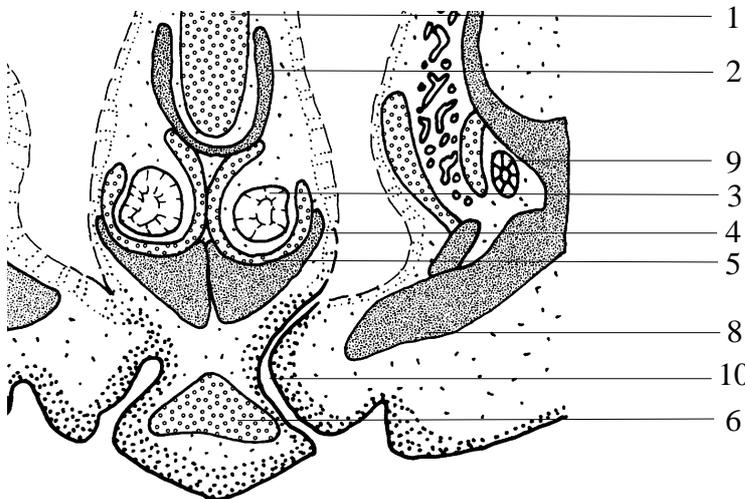
Abb. 13: Transversalschnitt im Bereich der Crista semicircularis

Die Crista semicircularis grenzt rostral den Recessus frontoturbinalis ab (vgl. *Glis*) und verstreicht caudal in der Lamina cribrosa (*Eliomys* & *Muscardinus*).

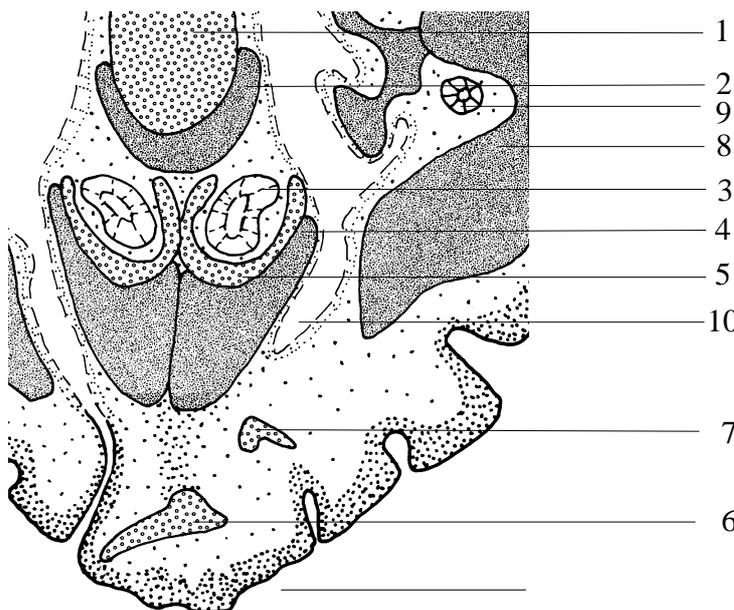
- | | | |
|-------------------------------------|---------------------------|--------------------------|
| 1 - Nasale | 6 - Maxilloturbinale | 11 - Paries nasi |
| 2 - Nasoturbinale | 7 - Ductus nasolacrimalis | 12 - Frontale |
| 3 - Crista semicircularis | 8 - Lamina infraconchalis | 13 - JACOBSONsches Organ |
| 4 - Recessus frontoturbinalis | 9 - Praemaxillare | 14 - Septum nasi |
| 5 - Ductus glandulae nasi lateralis | 10 - Maxillare | 15 - Ethmoturbinale I |



Muscardinus avellanarius
SSL 25 mm, Schnitt 10-4-3



Eliomys quercinus
SSL 42 mm, Schnitt 10-3-2

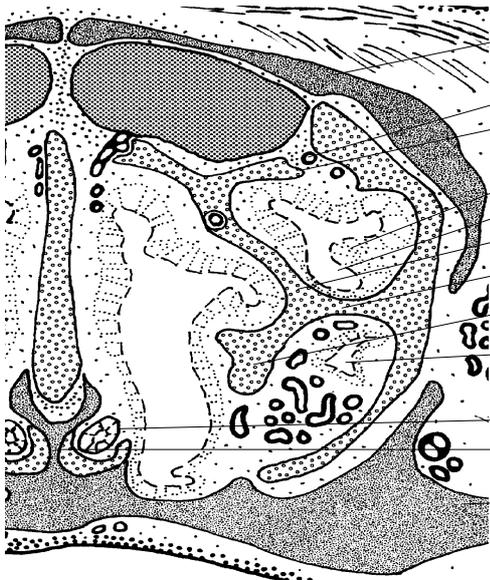


Glis glis
SSL 65 mm, Schnitt 16-1-2

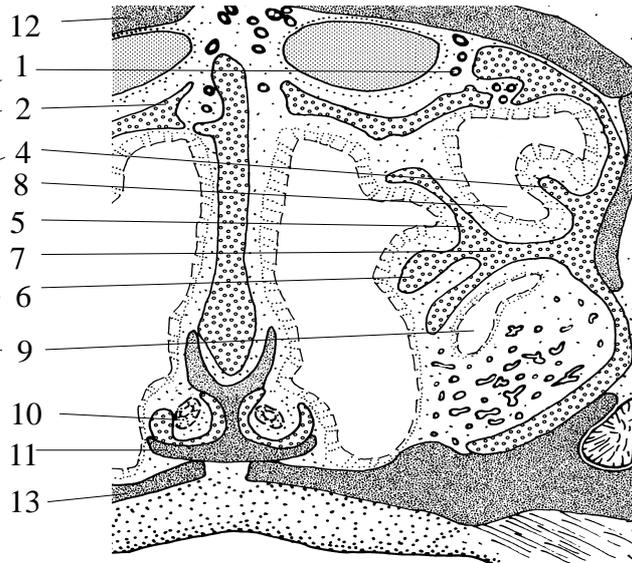
Abb. 14: Transversalschnitt im Bereich der Cartilago papillae palatinae

Bei *Graphiurus spec.* ist keine Cartilago papillae palatinae ausgebildet; *Glis glis* weist eine zusätzliche „Cartilago ductus nasopalatini“ auf.

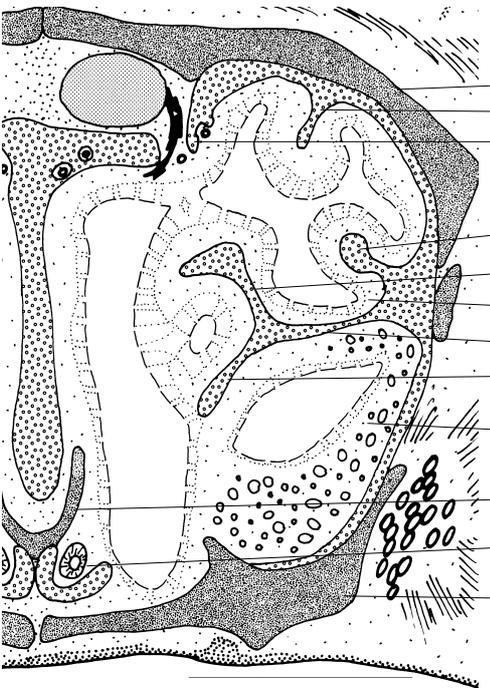
- 1 - Septum nasi
- 2 - Vomer
- 3 - JACOBSONsche Organ
- 4 - Processus palatinus medialis
- 5 - Cartilago paraseptalis
- 6 - Cartilago papillae palatinae
- 7 - „Cartilago ductus nasopalatini“
- 8 - Praemaxillare
- 9 - Ductus nasolacrimalis
- 10 - Ductus nasopalatinus



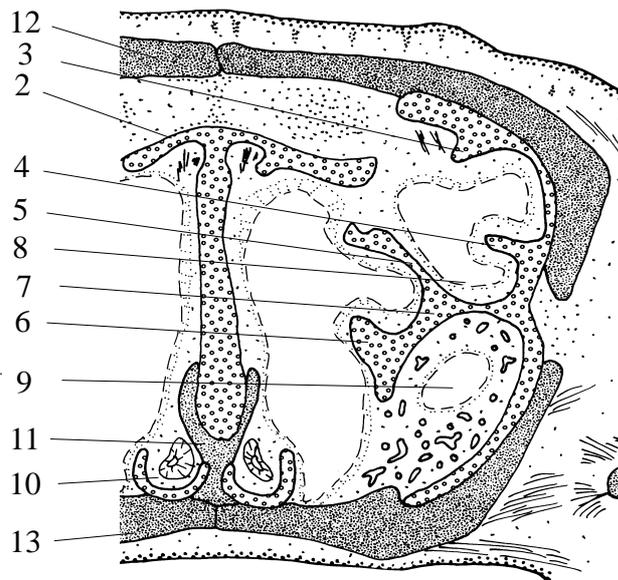
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 11-1-3



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 11-1-1



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 15-5-4

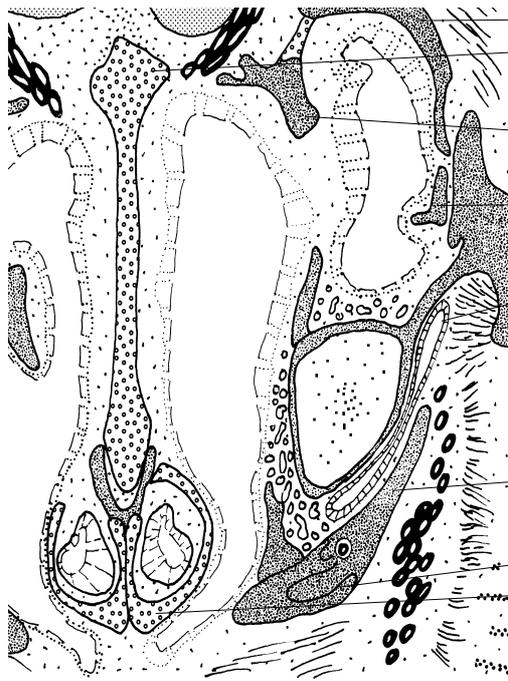


Graphiurus spec.
SSL 14 mm, Schnitt 7-3-1

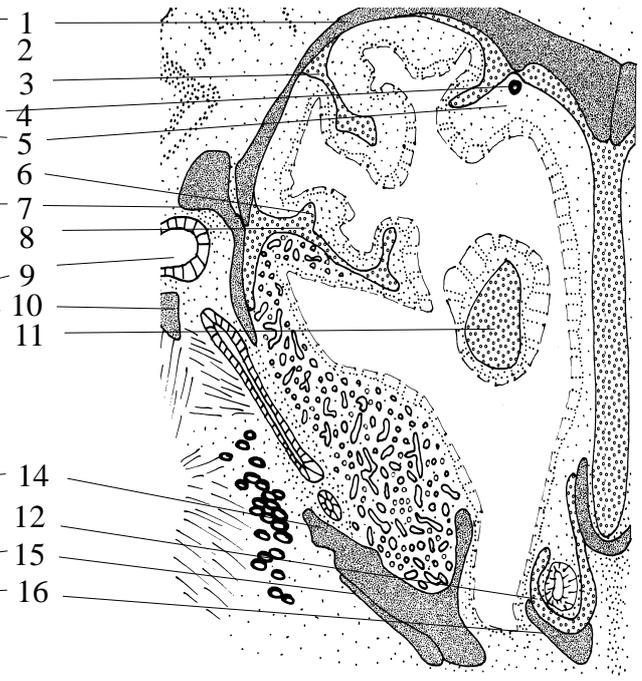
Abb. 15: Transversalschnitt durch den Recessus frontoturbinalis

Die Frontoturbinalia und die Lamina horizontalis sind abgebildet.

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| 1 - Nervus ethmoidalis anterior | 8 - Recessus frontoturbinalis |
| 2 - Lamina cribrosa | 9 - Recessus maxillaris |
| 3 - Frontoturbinale I | 10 - JACOBSONsches Organ |
| 4 - Frontoturbinale II | 11 - Vomer |
| 5 - Ethmoturbinale I pars anterior | 12 - Frontale |
| 6 - Ethmoturbinale I pars posterior | 13 - Maxillare |
| 7 - Lamina horizontalis | |



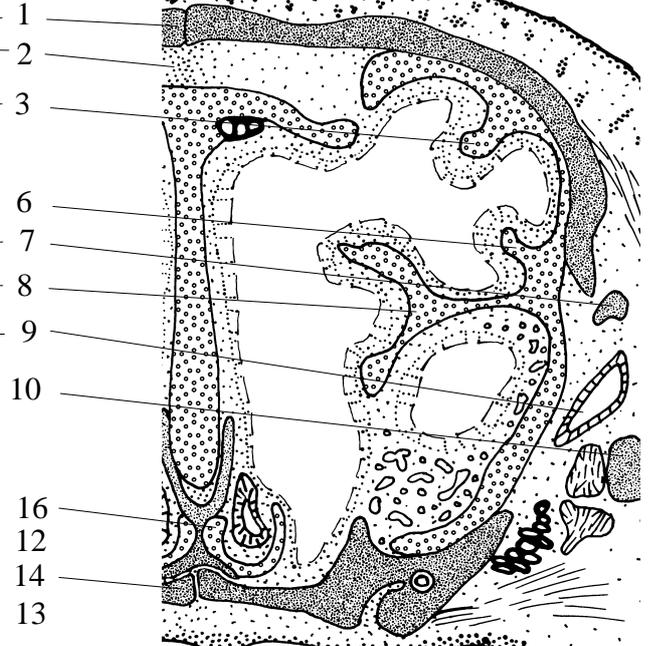
Muscardinus avellanarius
SSL 25 mm, Schnitt 10-3-2



Eliomys quercinus
SSL 42 mm, Schnitt 22-1-2



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 18-1-2



Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 9-1-4

Abb.16: Transversalschnitt in Höhe des Ductus nasolacrimalis und quer zur Lamina horizontalis

1 - Frontale

2 - Spina mesethmoidalis

3 - Frontoturbinale I

4 - N. ethmoidalis anterior

5 - Crista semicircularis

6 - Frontoturbinale II

7 - Lacrimale

8 - Lamina horizontalis

9 - Ductus nasolacrimalis

10 - Proc. orbitalis des Maxillare

11 - Ethmoturbinale I Pars anterior

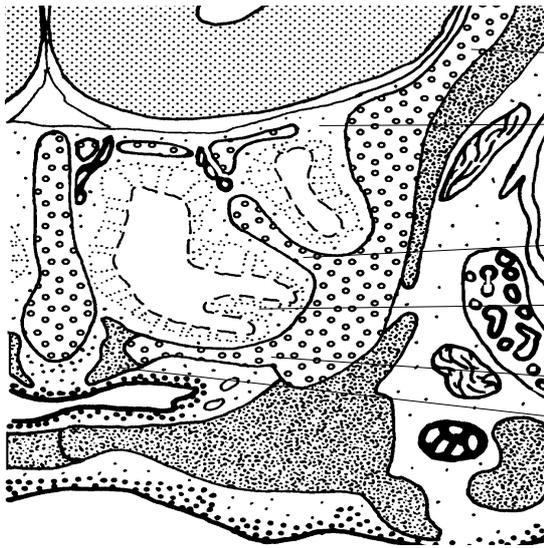
12 - Processus palatinus medialis

13 - Processus palatinus

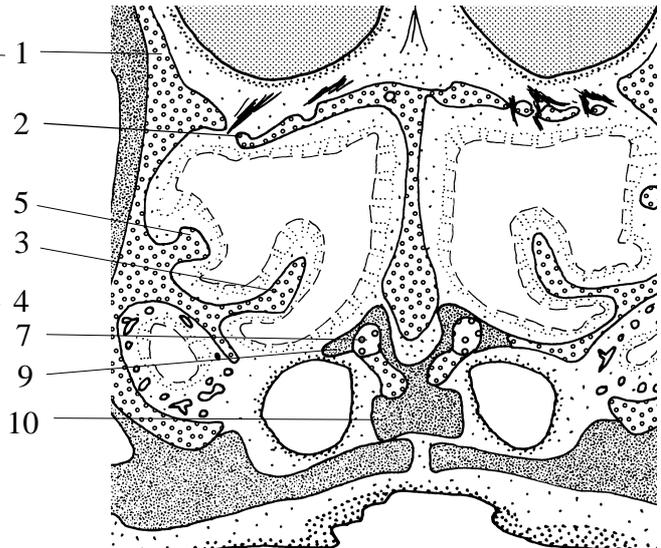
14 - Maxillare

15 - Praemaxillare

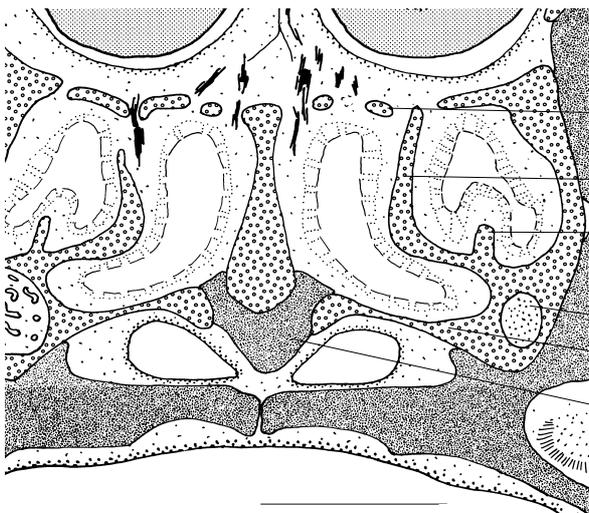
16 - Cartilago paraseptalis



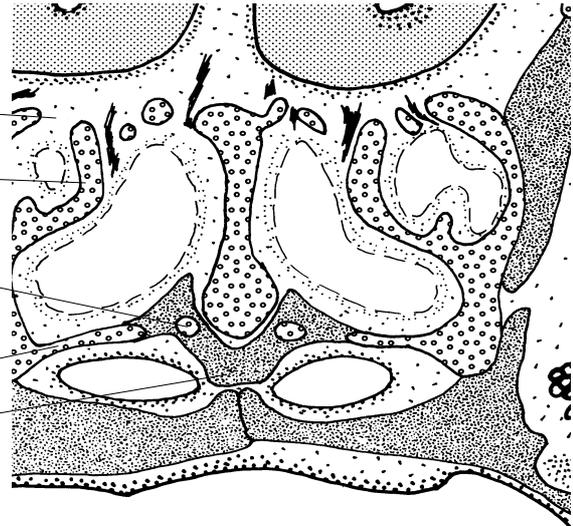
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 12-4-5



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 12-2-5



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 23-2-1



Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 11-3-3

Abb. 17: Transversalschnitt durch den Recessus ethmoturbinalis auf Höhe der Lamina transversalis posterior

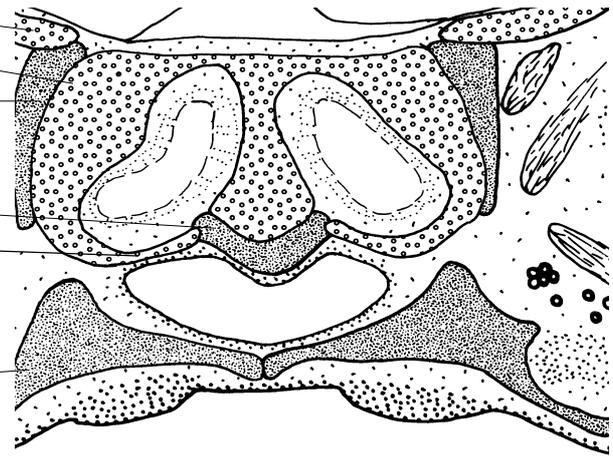
Bei *Eliomys* liegt die Lamina transversalis posterior dorsal des Recessus maxillaris.

- 1 - Processus orbitonasalis
- 2 - Lamina cribrosa
- 3 - Ethmoturbinale II
- 4 - Ethmoturbinale III
- 5 - Interturbinale

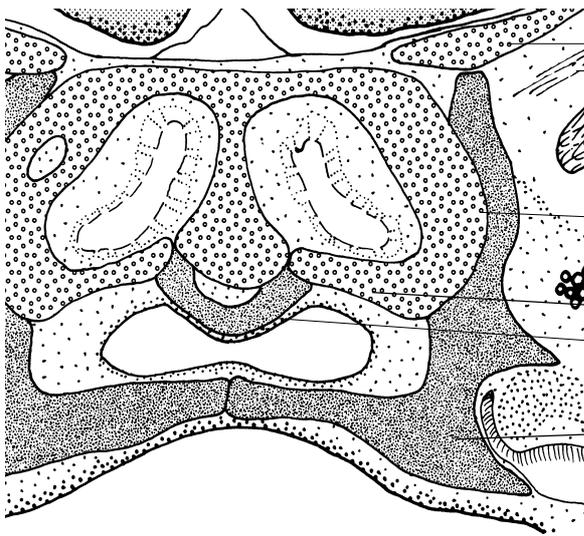
- 6 - Epiturbinale des Ethmoturbinale II
- 7 - Processus paraseptalis posterior
- 8 - Recessus maxillaris
- 9 - Lamina transversalis posterior
- 10 - Vomer



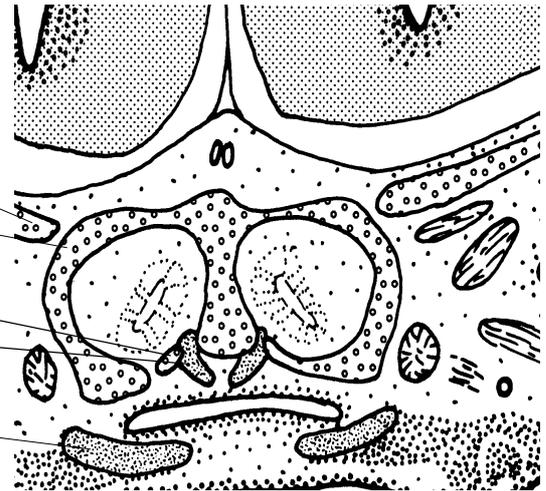
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 14-1-5



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 14-5-3



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 27-3-3



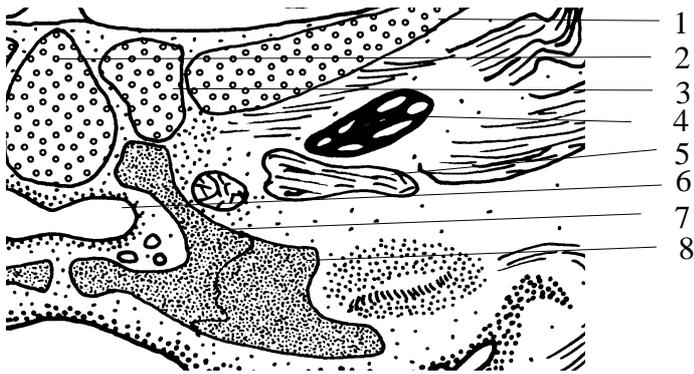
Graphiurus spec.
SSL 14 mm, Schnitt 9-5-3

Abb.18: Transversalschnitt durch die Cupula nasi posterior

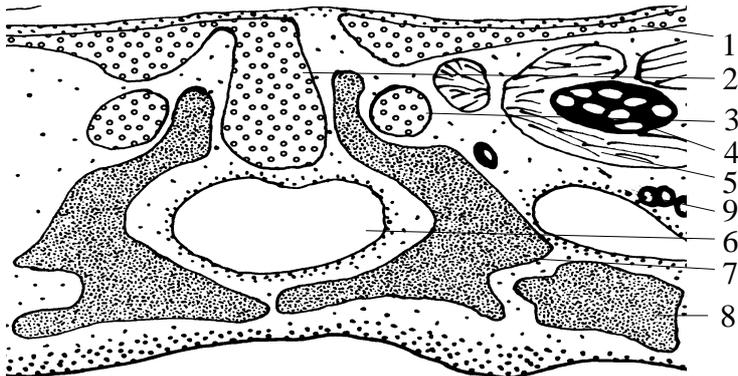
Bei *Graphiurus* ist die weit caudal reichende Ausdehnung des Vomer zu erkennen.

- 1 - Radix anterior pilae praeopticae
- 2 - Cupula nasi posterior
- 3 - Frontale
- 4 - M. obliquus superior
- 5 - Vomer

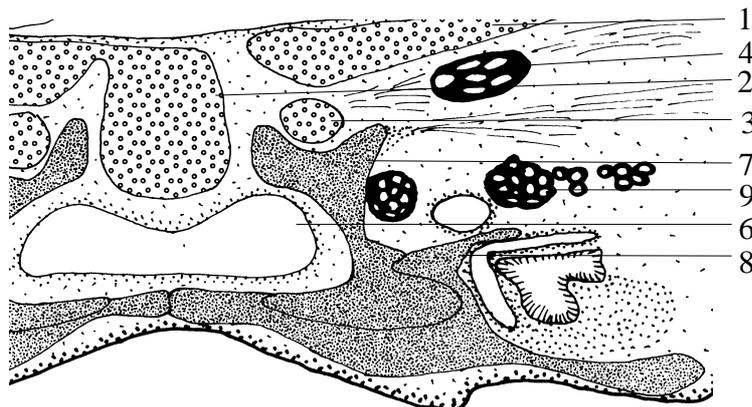
- 6 - M. rectus superior
- 7 - M. rectus inferior
- 8 - N. infraorbitalis
- 9 - Maxillare
- 10 - Lamina transversalis posterior



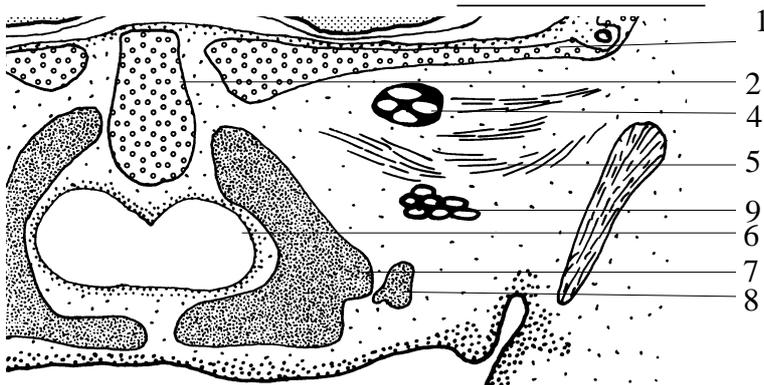
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 15-1-4



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 16-4-1



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 31-2-3

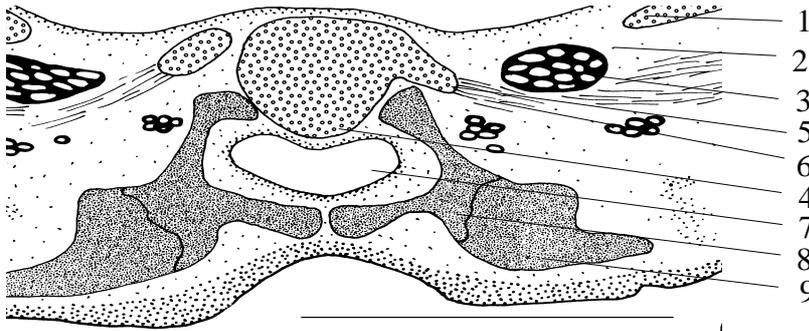


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 14-3-3

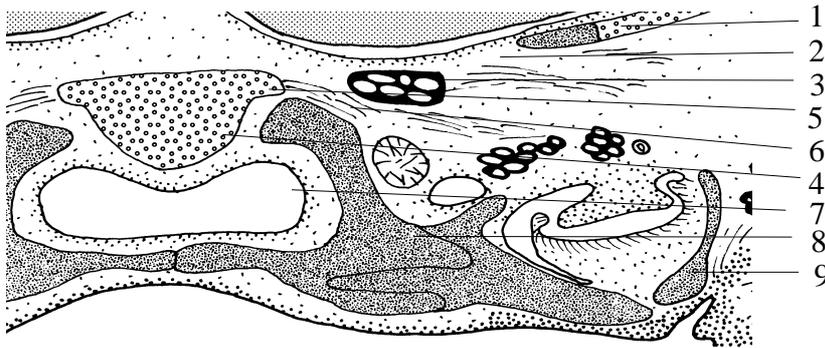
Abb.19 : Transversalschnitt im Bereich der Pila praeoptica

Die Pila praeoptica ist in älteren Stadien direkt mit der Cupula nasi posterior verbunden und geht breitflächig in diese über.

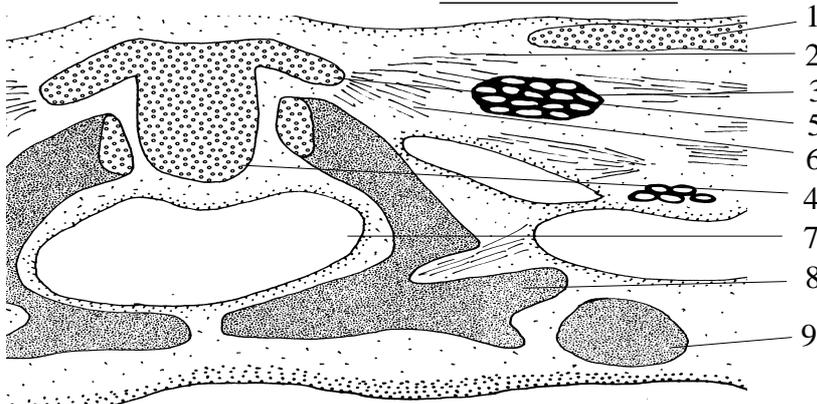
- | | | |
|--------------------------------------|---------------------------|-----------------------|
| 1 - Radix anterior pilae praeopticae | 4 - N. opticus | 7 - Palatinum |
| 2 - Lamina trabecularis | 5 - M. obliquus inferior | 8 - Maxillare |
| 3 - Cupula nasi posterior | 6 - Ductus nasopharyngeus | 9 - N. infraorbitalis |



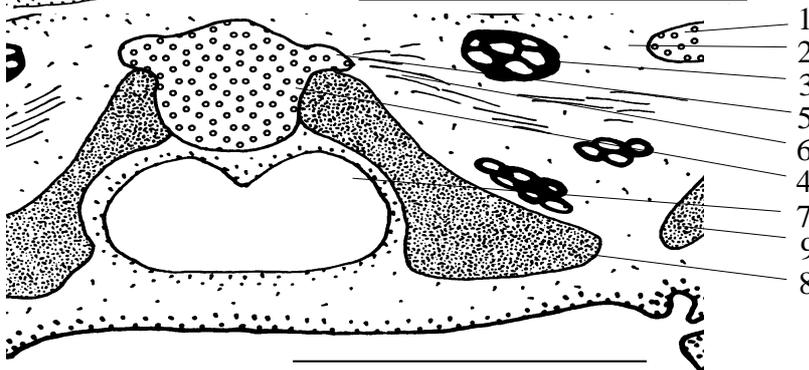
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 15-4-3



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 17-1-3



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 32-4-2



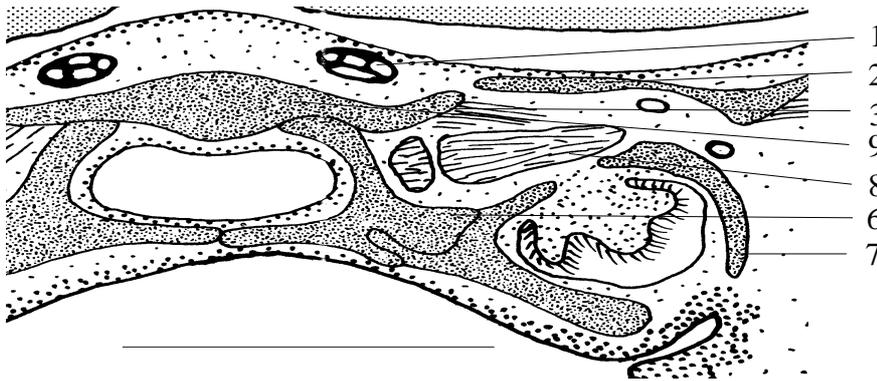
Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 15-1-2

Abb. 20: Transversalschnitt durch das Foramen opticum

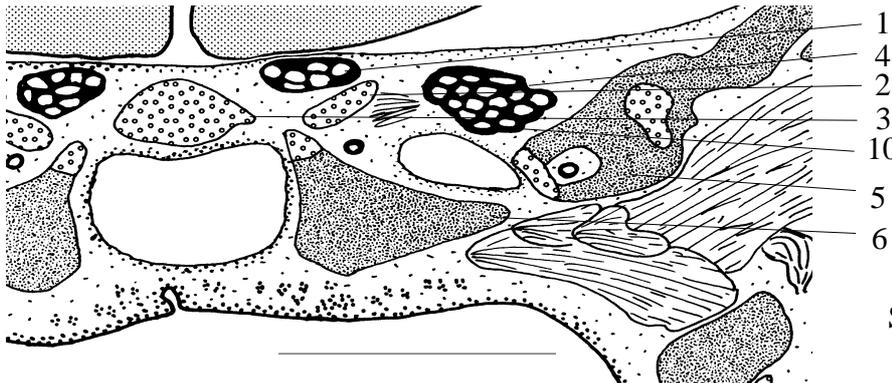
Die im rostralen Abschnitt des Foramen opticum situierte Ala hypochiasmatica ist mit Augenmuskulatur assoziierter.

- 1 - Ala orbitalis
- 2 - Foramen opticum
- 3 - N. opticus
- 4 - Lamina trabecularis
- 5 - Ala hypochiasmatica

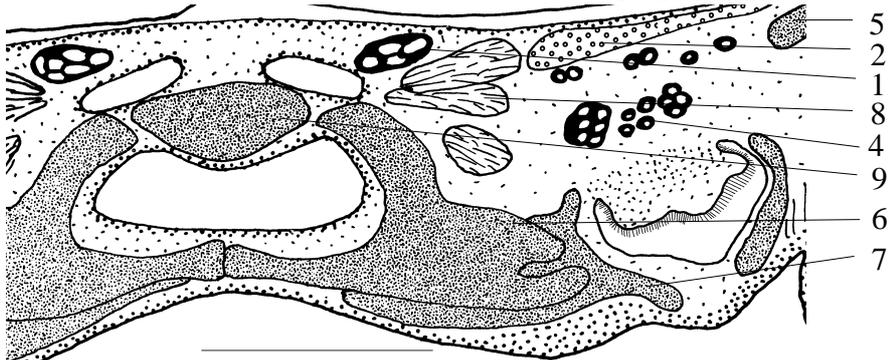
- 6 - Augenmuskulatur
- 7 - Ductus nasopharyngeus
- 8 - Palatinum
- 9 - Maxillare



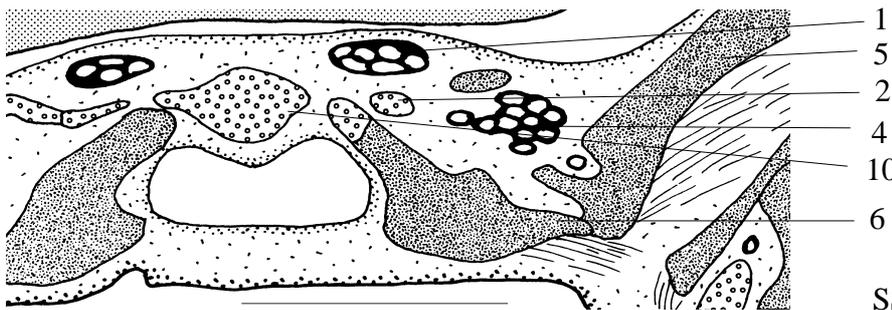
Muscardinus avellanarius
SSL 25 mm, Schnitt 19-3-2



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 18-4-3



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 34-3-2



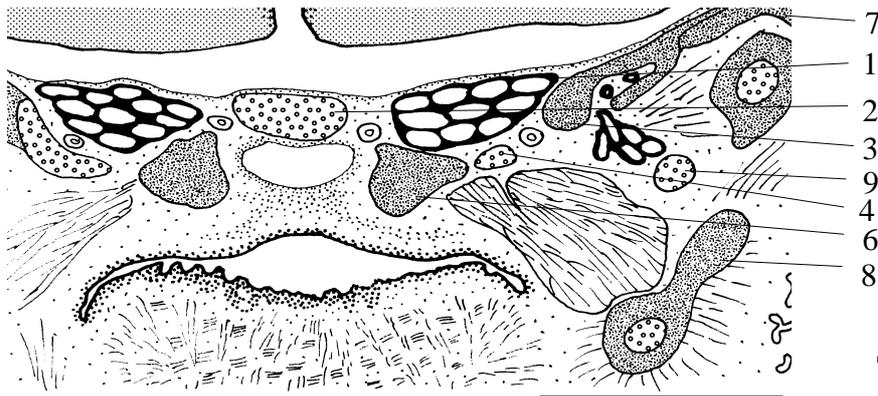
Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 15-5-5

Abb. 21: Transversalschnitt im Bereich der Pila postoptica

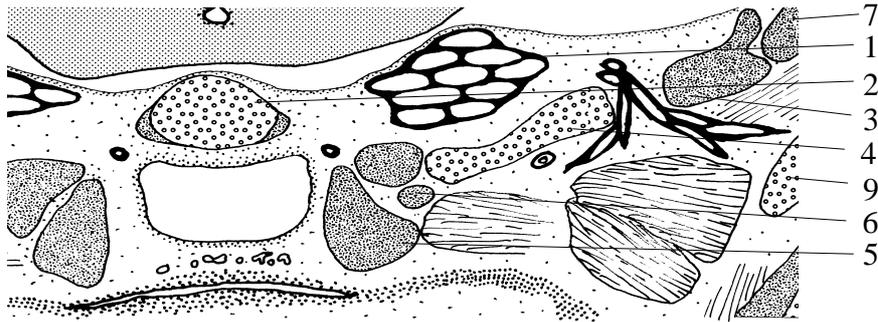
Die Pila postoptica schliesst caudolateral das Foramen opticum ab und stellt die Verbindung zur Schädelseitenwand her.

- 1 - Nervus opticus
- 2 - Pila postoptica
- 3 - Ala hypochiasmatica
- 4 - Ganglion semilunare
- 5 - Alisphenoid
- 6 - Palatinum

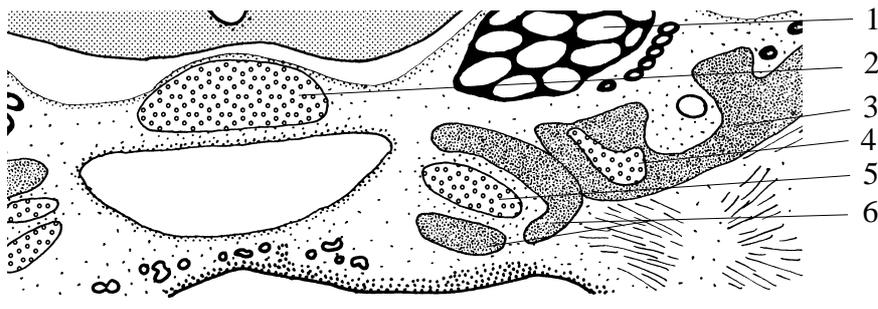
- 7 - Maxillare
- 8 - Augenmuskulatur
- 9 - Basisphenoid
- 10 - Lamina trabecularis



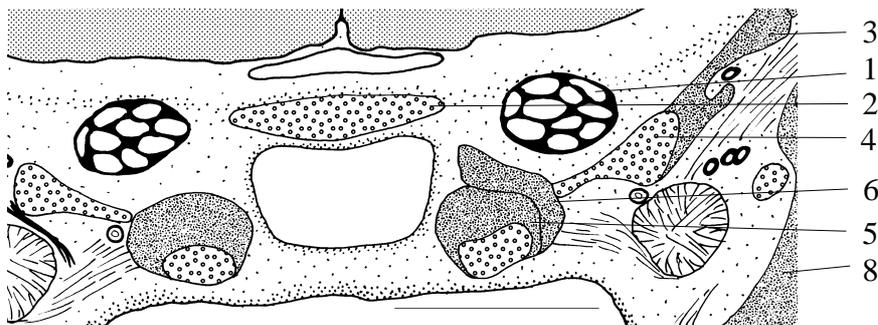
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 19-3-8



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 19-5-2



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 40-3-2



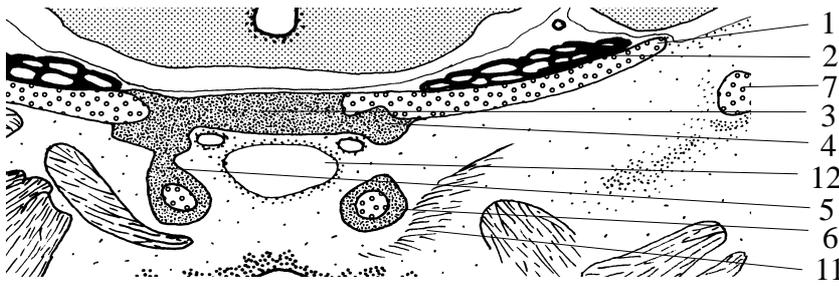
Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 16-5-2

Abb.22: Transversalschnitt im Bereich der Ala temporalis und des Alisphenoid

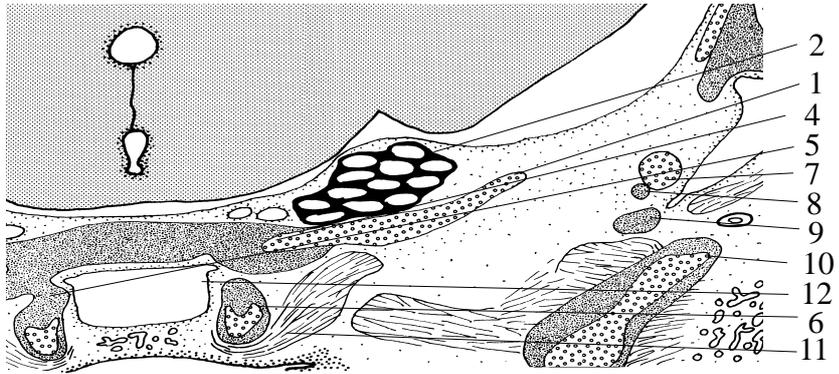
Das Alisphenoid bildet den Schädelboden und stellt die Verbindung zum Pterygoid her.

- 1 - Ganglion semilunare
- 2 - Lamina hypophyseos
- 3 - Alisphenoid
- 4 - Ala temporalis
- 5 - Pterygoid

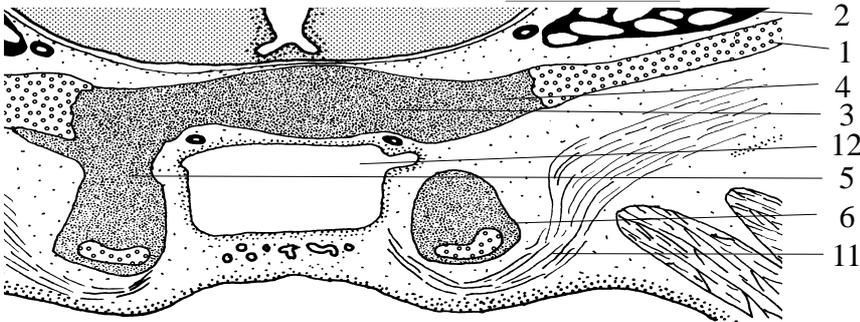
- 6 - Palatinum
- 7 - Squamosum
- 8 - Dentale
- 9 - Cartilago Meckeli



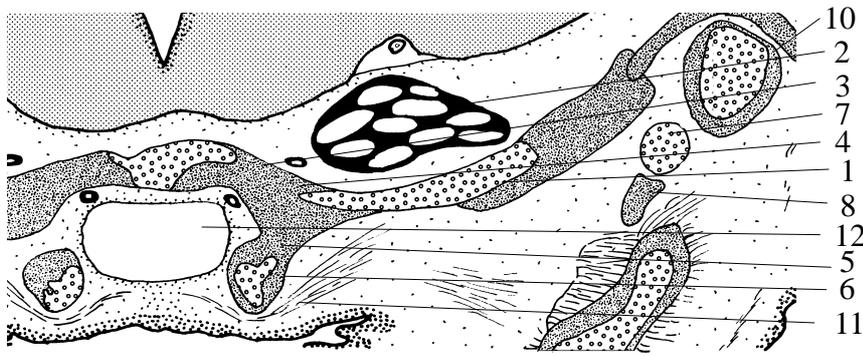
Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 20-1-3



Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 21-1-3



Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 46-2-1

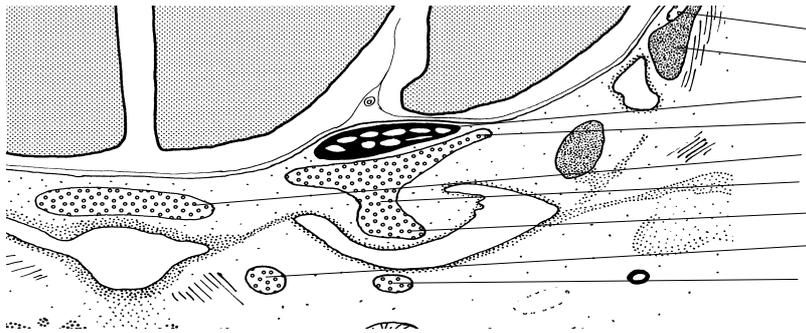


Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 18-2-4

Abb. 23: Transversalschnitt im Bereich des Processus alaris

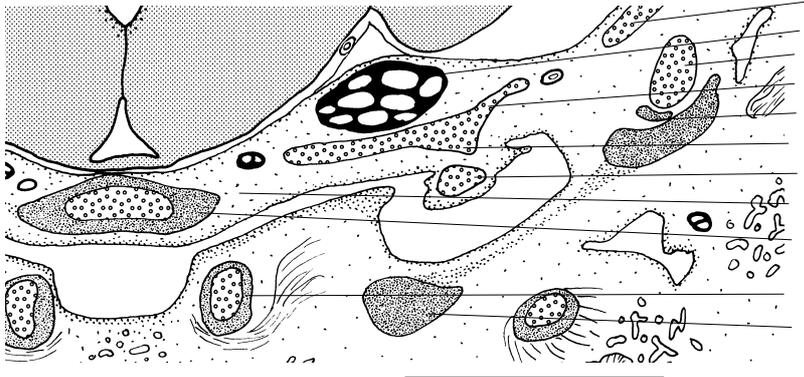
Der Processus alaris bildet die Verbindung zwischen Alisphenoid und Schädelbasis.

- | | |
|----------------------------|------------------------------|
| 1 - Ala temporalis | 7 - Cartilago Meckeli |
| 2 - Ganglion semilunare | 8 - Goniale |
| 3 - Basisphenoid | 9 - Tympanicum |
| 4 - Processus alaris | 10 - Dentale |
| 5 - Processus pterygoideus | 11 - M. tensor veli palatini |
| 6 - Pterygoid | 12 - Ductus nasopharyngeus |



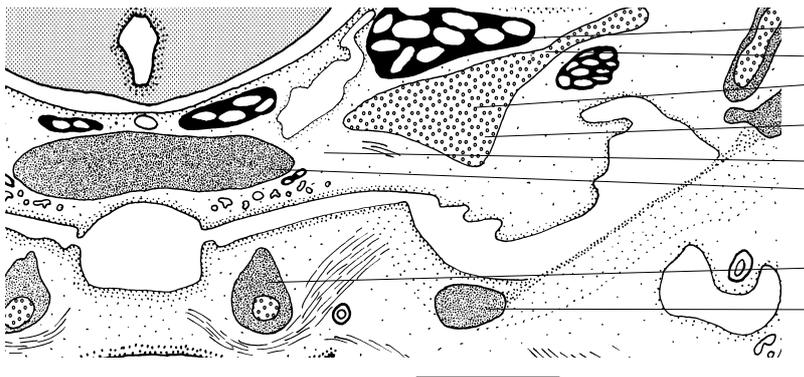
1
9
2
3
6
4
5
7
8

Muscardinus avellanarius
SSL 20,5 mm, Schnitt 20-5-3



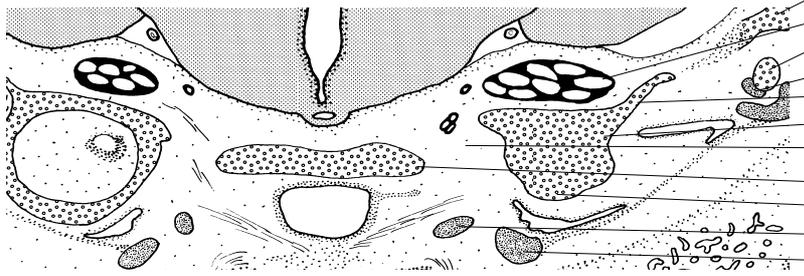
1
2
10
3
11
4
5
12
6
7
8

Eliomys quercinus
SSL 30 mm, Schnitt 21-5-4



2
3
4
5
12
6
7
8

Glis glis
SSL 43 mm, Schnitt 48-4-2



1
2
10
11
3
4
12
6
5
7
8

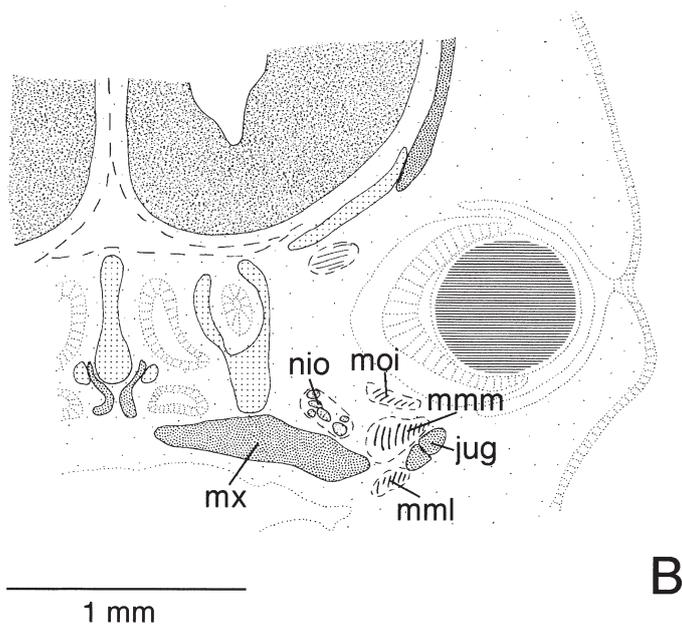
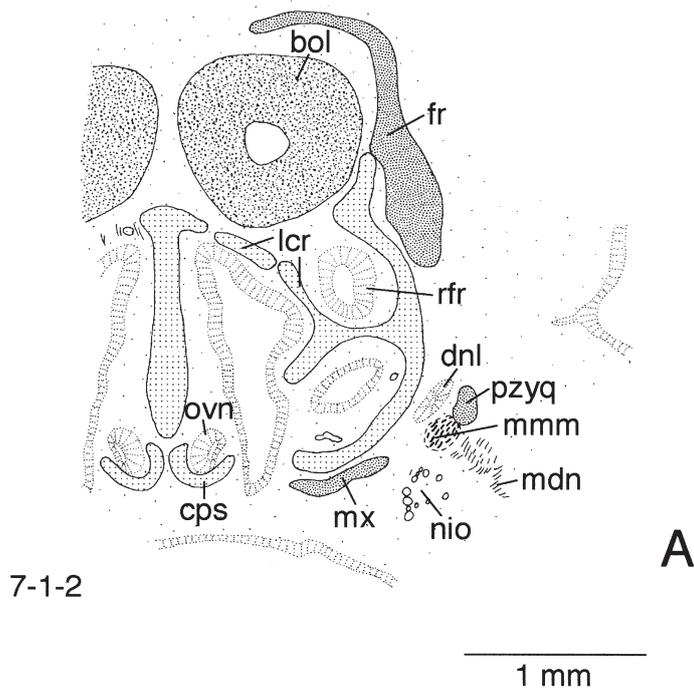
Graphiurus spec.
SSL 26 mm, Schnitt 19-5-2

Abb. 24: Transversalschnitt im Bereich der Commissura alicochlearis

Die Commissura alicochlearis stellt die Verbindung von Alisphenoid und Ohrkapsel her, bei den Gliridae ist sie als breitflächiger Steg ausgebildet.

- 1 - Commissura parieto-orbitalis
- 2 - Ganglion semilunare
- 3 - Ala temporalis
- 4 - Commissura alicochlearis
- 5 - Bulla auditiva pars cochlearis
- 6 - Basisphenoid

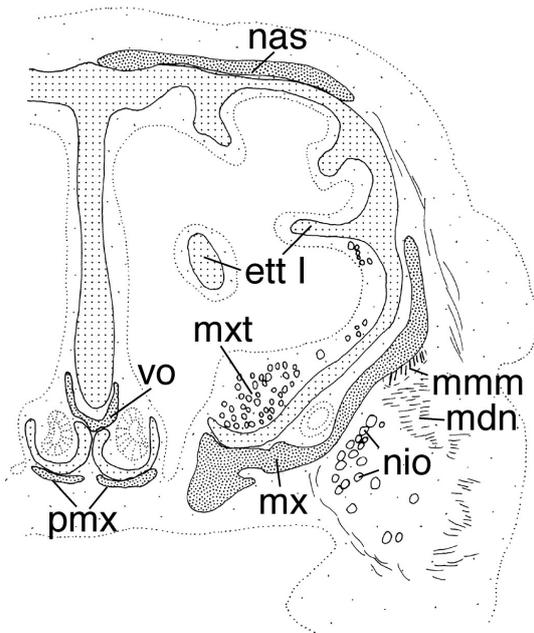
- 7 - Pterygoid
- 8 - Tympanicum
- 9 - Squamosum
- 10 - Cartilago Meckeli
- 11 - Goniale
- 12 - Fissura basicochlearis



8-4-4

Abb. 25:

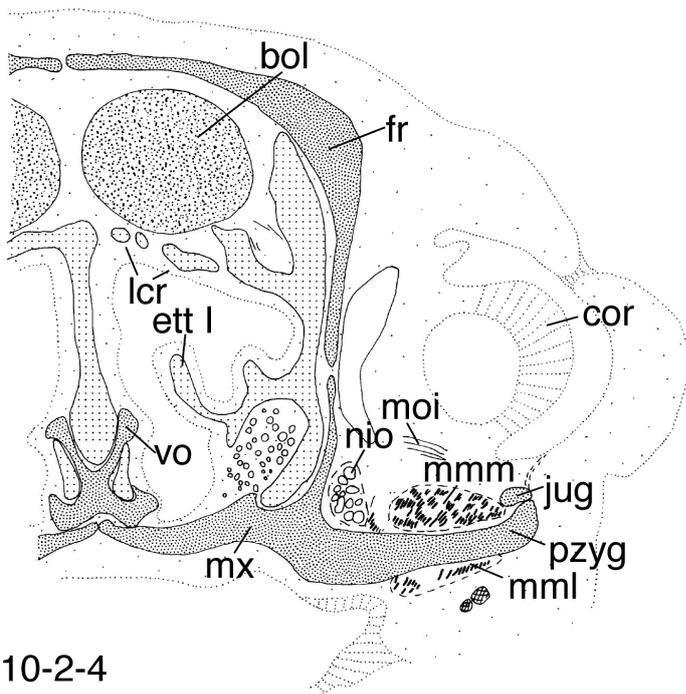
Halbschematische Querschnittszeichnung durch die Infraorbitalregion bei einem jungen Foetus von *Graphiurus spec.* (SSL 14 mm). - A. Dieser Schnitt zeigt das vordere Ende des M. masseter medialis am dorsolateralen Rand des Foramen infraorbitale. - B. Dieser Schnitt zeigt das Vorde-rende des M. masseter lateralis. (s. Abkürzungsverzeichnis.)



8-3-2

A

1 mm



10-2-4

B

1 mm

Abb. 26:

Halbschematische Querschnitte durch die Infraorbitalregion bei einem älteren Foetus von *Graphiurus murinus* (SSL 26 mm). - A. Schnitt durch das Rostralende des M. masseter medialis, der seinen Ursprung auf den Processus facialis des Maxillare verschoben hat. - B. Querschnitt durch das Vorderende des M. masseter lateralis. (s. Abbkürzungsverzeichnis.)

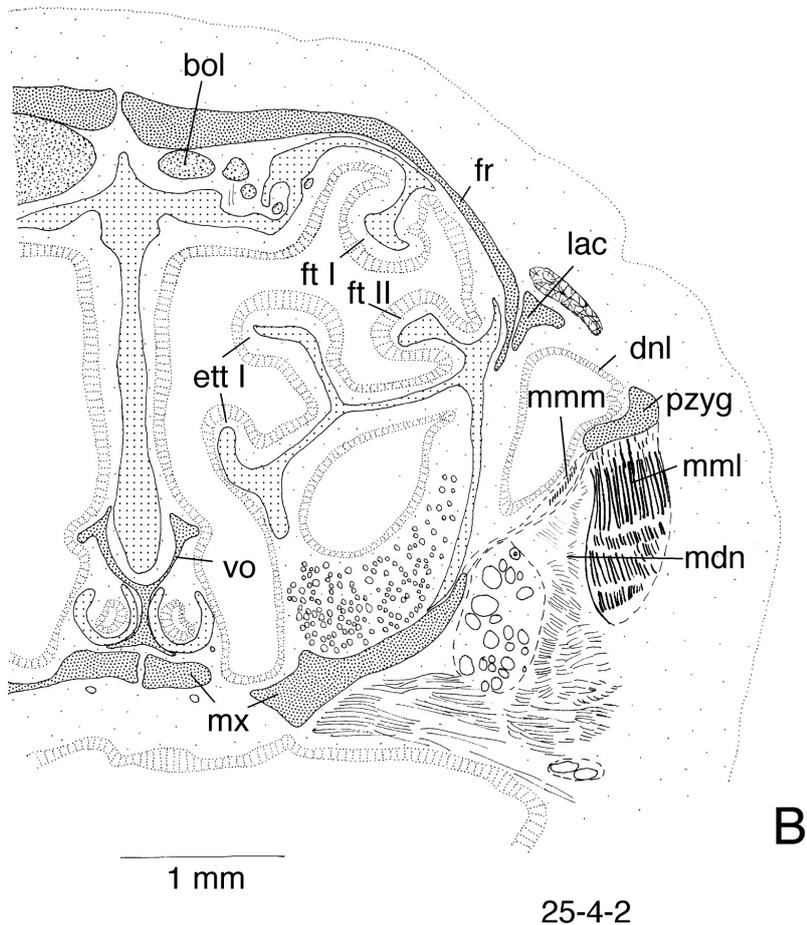
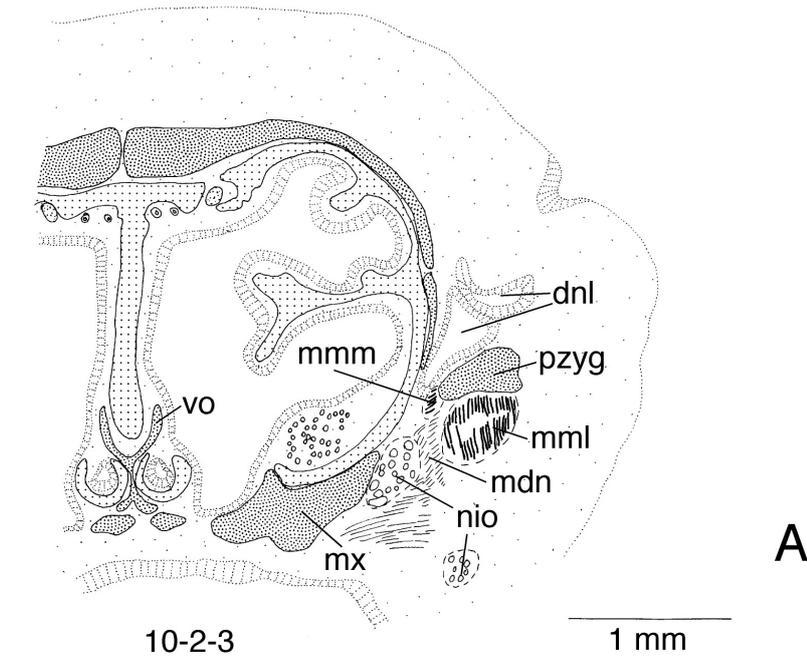
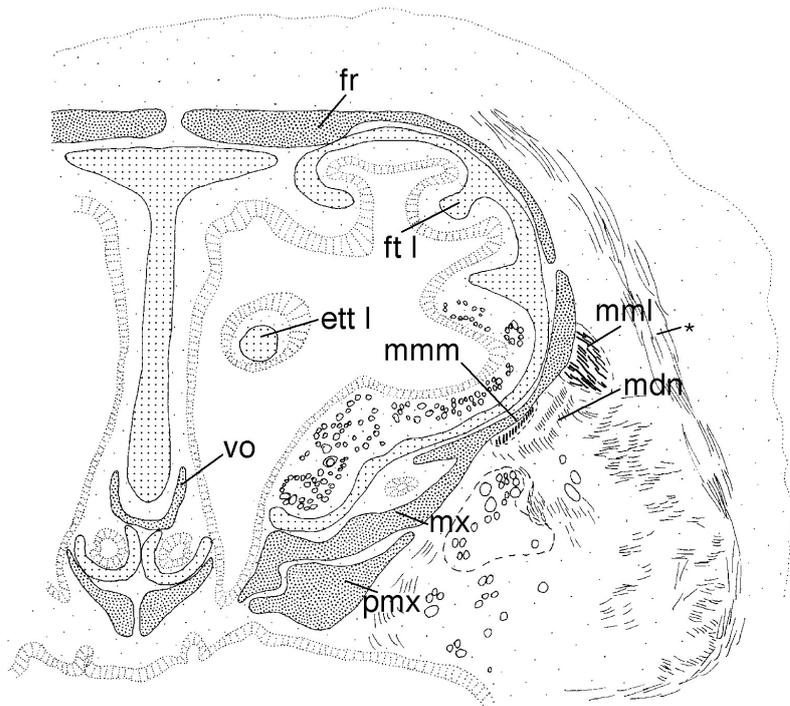


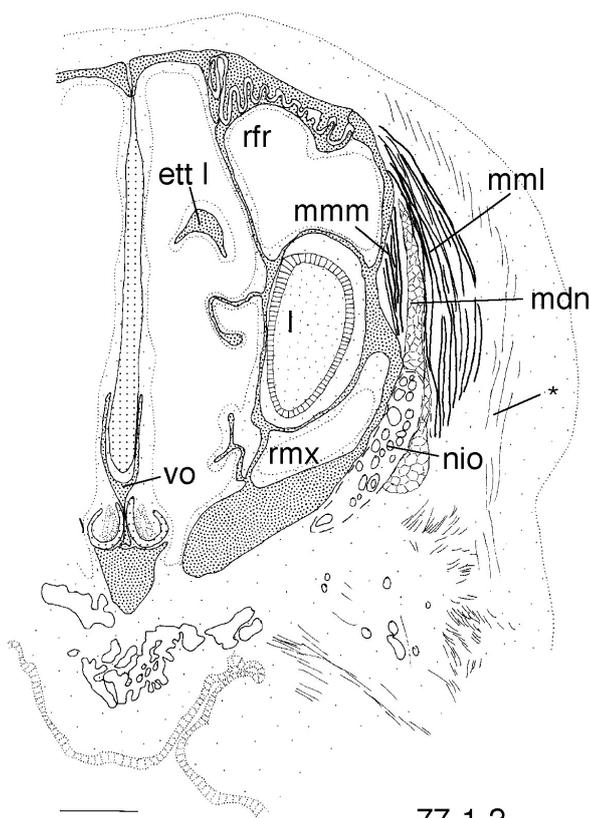
Abb. 27:
 Halbschematische Querschnitte durch die Infraorbitalregion bei zwei Foetalstadien von *Eliomys quercinus*. - A. Der jüngere Foetus (SSL 30 mm) zeigt das Vorderende des M. masseter medialis noch am dorsolateralen Rand des Foramen infraorbitale. - B. Die Lage des M. masseter lateralis hat sich bei diesem älteren Foetus von *Eliomys* (SSL 42 mm) nicht wesentlich verändert. (s. Abbkürzungsverzeichnis.)



1 mm

16-3-1

A



1 mm

77-1-2

B

Abb. 28:

Halbschematische Querschnittszeichnung durch die Infraorbitalregion bei zwei älteren Stadien von *Glis glis*. - A. Bei einem älteren Foetus (SSL 42 mm) liegt der Ursprung des M. masseter medialis relativ weit rostral am Processus facialis des Maxillare. - B. Bei einem Adultstadium hat sich der Ursprung des Muskels noch weiter rostral verlagert. (s. Abkürzungsverzeichnis.)

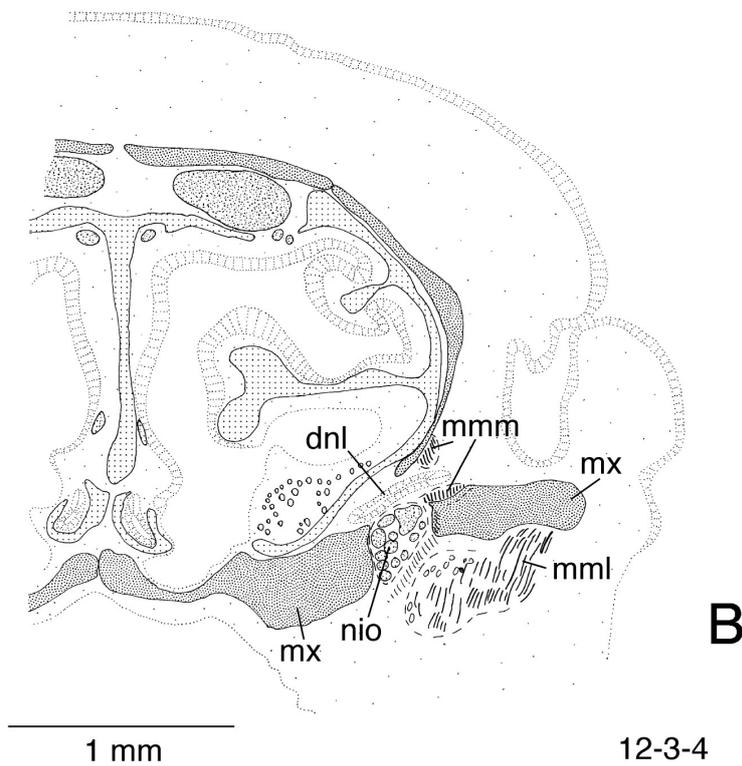
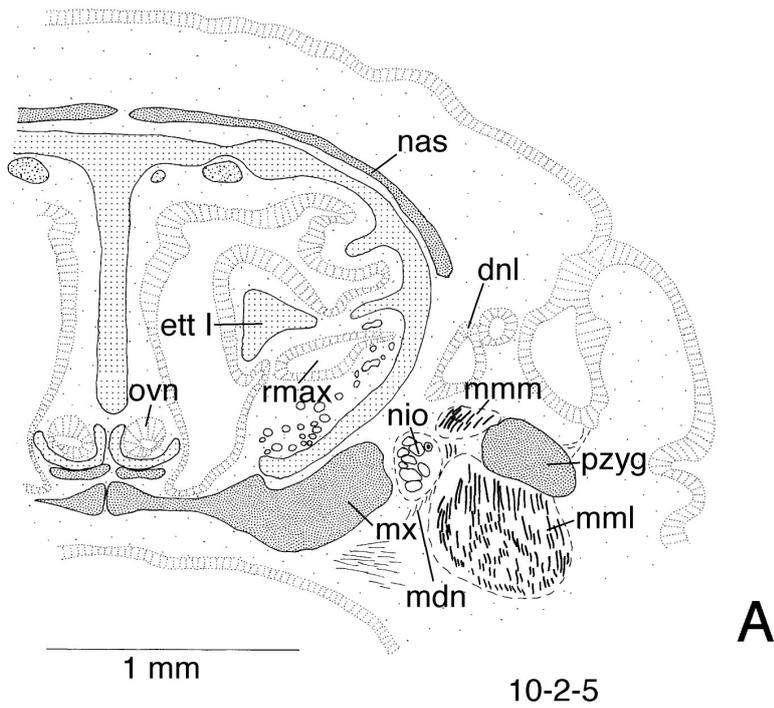


Abb. 29:

Halbschematische Querschnittszeichnung durch die Infraorbitalregion von zwei jüngeren Foetalstadien von *Muscardinus avellanarius*. - A. Beim jüngeren Stadium (SSL 20,5 mm) liegt der rostrale Ursprung noch am rostralen Rand des Foramen infraorbitale. - B. Bei einem etwas älteren Foetus (SSL 26 mm) hat sich der Ursprung bereits auf den Processus facialis verlagert. (s. Abkürzungsverzeichnis.)

Patricia Klingler

Geburtstag: 19. August 1970
Familienstand: verheiratet; geb. Beck

1990 Abitur

am Wildermuth Gymnasium Tübingen

Studium

Oktober 1990 - Mai 1996

Biologie Diplomstudiengang Zoologie, Botanik, Paläontologie
Universität Tübingen

Diplomarbeit Juli 1997

„Morphogenese der Ethmoidalregion von *Myocastor coipus*.“
Zoologisches Institut Tübingen

Dissertation 2003

Vergleichend-Ontogenetische Untersuchungen an der Ethmoidal- und der Orbitotemporalregion der Gliridae (Rodentia, Mammalia).
Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik der Nagetiere.
Zoologisches Institut Tübingen.

Im Selbstverlag herausgegeben von:

Patricia Klingler
Metzingerstr. 3
72800 Eningen