

Masterarbeit

„Funktionsmorphologische und phylogenetische
Untersuchungen der Mittel- und Innenohrregion ausgewählter
„Ameridelphia“ und Australidelphia (Metatheria, Mammalia)“

verfasst von

Stefan Czerny

angestrebter akademischer Grad

Master of Science (MSc)

Wien, 2015

Studienkennzahl lt. Studienblatt:

A 066 831

Studienrichtung lt. Studienblatt:

Masterstudium Zoologie

Betreut von:

ao. Univ. Prof. Mag. Dr. Doris Nagel

In Erinnerung an Winfried und Inge

Inhaltsverzeichnis

1. Kurzfassung und Abstract	11
2. Zielsetzung	15
3. Einleitung	16
3.1. Metatheria-Biologie im Überblick	16
3.2. Metatheria-Paläobiologie im Überblick	19
3.3. Lokomotion früher Metatheria	23
3.4. Phylogenie rezenter Metatheria	24
3.5. Ausgewählte rezente Vertreter	30
3.5.1. <i>Caluromys philander</i> (Didelphimorphia, „Ameridelphia“)	30
3.5.2. <i>Caluromys lanatus</i> (Didelphimorphia, „Ameridelphia“)	30
3.5.3. <i>Philander opossum</i> (Didelphimorphia, „Ameridelphia“)	30
3.5.4. <i>Notoryctes typhlops</i> (Notoryctemorphia, Australidelphia)	31
3.5.5. <i>Echymipera kalubu</i> (Peramelemorphia, Australidelphia)	32
3.5.6. <i>Trichosurus vulpecula</i> (Diprotodontia, Australidelphia)	32
3.5.7. <i>Bettongia lesueur</i> (Diprotodontia, Australidelphia)	33
3.6. Ohr der Mammalia	33
3.6.1. Reichert-Gauppsche Theorie	33
3.6.2. Mittelohr	37
3.6.2.1. Funktion und Morphologie	37
3.6.2.2. Funktionsmorphologische Anpassungen – Mittelohr	43
3.6.3. Innenohr	43
3.6.3.1. Vestibularorgan	44
3.6.3.2. Cochlea	45
3.6.3.3. Funktionsmorphologische Anpassungen – Innenohr	47
4. Material und Methoden	48
4.1. Mikro-Computertomographie (μ -CT) und 3D-Rekonstruktion	48
4.2. Untersuchtes Material	48

4.3. Definition der Lokomotionsmodi	52
4.4. Morphometrische Untersuchungen	52
4.4.1. Definition der Messstrecken	53
4.5. Statistische Analysen	55
5. Vergleichend-morphologische Untersuchungen	56
5.1. Malleus	56
5.1.1. Didelphimorphia	56
5.1.2. Notoryctemorphia	59
5.1.3. Peramelemorphia	59
5.1.4. Diprotodontia	60
5.2. Incus	61
5.2.1. Didelphimorphia	61
5.2.2. Notoryctemorphia	64
5.2.3. Peramelemorphia	65
5.2.4. Diprotodontia	65
5.3. Stapes	66
5.3.1. Didelphimorphia	66
5.3.2. Notoryctemorphia	69
5.3.3. Peramelemorphia	69
5.3.4. Diprotodontia	70
5.4. Innenohr	72
5.4.1. Didelphimorphia	72
5.4.2. Notoryctemorphia	77
5.4.3. Peramelemorphia	78
5.4.4. Diprotodontia	79
5.4.5. Morphometrische Untersuchungen	81

5.5. Diskussion der morphologisch-vergleichenden Untersuchungen unter phylogenetischer Betrachtung	83
5.5.1. Malleus	83
5.5.2. Incus	86
5.5.3. Stapes	87
5.5.4. Innenohr	89
6. Funktionsmorphologische Untersuchungen des Innenohrs unter ökologischer und phylogenetischer Betrachtung	93
6.1. Form des Innenohrs	93
6.2. Funktionsmorphologische Untersuchung	94
6.3. Funktionsmorphologische Untersuchung unter ökologischer Betrachtung	96
6.4. . Funktionsmorphologische Untersuchung unter phylogenetischer Betrachtung	97
6.5. Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchung	98
6.6. Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchung unter ökologischer Betrachtung	100
6.6.1. Terrestrische Lokomotion	100
6.7. Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchung unter phylogenetischer Betrachtung	103
7. Zusammenfassung und Schlussfolgerung	105
7.1. Morphologische Untersuchungen	105
7.2. Funktionsmorphologische Untersuchungen	106
8. Danksagung	108
9. Literatur	109
10. Appendix	121
11. Curriculum vitae	135

Naturwissenschaft und Naturlehre muss ein Knabe lernen,
damit er sich seines Lebens erfreue,
die Wohltaten der Natur erkenne und recht gebrauche
und dass endlich einmal so mancher Irrtum und Aberglaube verschwinde.
Joh. G. Herder (1744 – 1803)

1. Kurzfassung und Abstract

Kurzfassung

Die Mittelohrelemente Malleus, Incus und Stapes, sowie die Elemente des Innenohrs sind bei allen Säugetieren vorhanden. In älteren Studien war es erforderlich die Gehörknöchelchen, sowie die Innenohrstrukturen, durch Präparation aus dem Schädel zu entfernen, um sie anschließend untersuchen zu können, was jedoch eine Zerstörung des Materials zur Folge hat. Dies ist seit einigen Jahren, mit Hilfe neuer Untersuchungsmethoden, nicht mehr notwendig, da mittels nicht-invasiver mikro-Computertomographie (μ CT) und digitaler Rekonstruktion der Daten die hier bearbeiteten Objekte zerstörungsfrei untersucht werden können. Die Mittel- und Innenohrelemente von sieben Beuteltierarten werden rekonstruiert und anschließend untereinander und mit Angaben aus der Literatur verglichen. Der Fokus dieser Arbeit liegt auf der morphologischen Beschreibung mit Einbeziehung einer phylogenetischen und funktionsmorphologischen Betrachtungsweise.

Bei der Gestalt des Malleus lassen sich große Unterschiede innerhalb der untersuchten Taxa finden. Alle Vertreter der Didelphimorphia weisen einen typischen „ancestralen Typ“ auf. Die ähnliche Gestalt des Hammers bei *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus* und *Philander opossum* können als phylogenetisches Merkmal interpretiert werden.

Ebenso besitzt *Echymipera kalubu* aus der Ordnung Peramelemorphia eine ursprüngliche Malleus-Form, wobei hier Charakteristika eines, in der Literatur als „Mikrotyps“ beschriebenen Gehörknöchelchens vorliegen. *Notoryctes typhlops* und *Trichosurus vulpecula* zeigen einen stark abgewandelten Malleus.

Die Inci innerhalb der untersuchten Taxa unterscheidet sich geringfügig untereinander. Ausschließlich *Notoryctes typhlops* weist eine abgewandelte Form des Ambosses auf.

Die untersuchten Stapes zeigen eine diverse Gestaltung, zum Teil eine Columella-ähnliche Form ohne einem Foramen (*Notoryctes typhlops* und *Echymipera kalubu*), zum Teil liegen sie zweischenklig vor. Die eigentümliche Gestalt der Knöchelchen von *Notoryctes typhlops* liegt vermutlich mit dessen subterranean Lokomotion in Verbindung.

Innerhalb der Didelphimorphia zeigen fossoriale Taxa, gegenüber arborealen Vertretern, größere posteriore Bogengänge. Die Verwandtschaft innerhalb dieser Ordnung wird durch eine ähnliche Form der Cochlea unterstützt. Die für Didelphimorphia typische Anzahl von rund 2,5 Schneckenwindungen kann bei allen Vertretern beschrieben werden.

Die fossorialen Taxa *Bettongia lesueur* und *Echymipera kalubu* weisen einen weiten anterioren Bogengang auf. Die Bogengänge des subterranean *Notoryctes typhlops* erscheinen deformiert, zeigen jedoch nahezu alle typischen Charakteristika der übrigen untersuchten Australidelphia.

Die funktionsmorphologischen Untersuchungen der Innenohrregion rezenter Metatheria lassen Aussagen über unterschiedliche Lokomotionsmodi zu, wobei in dieser Untersuchung der Messparameter „Querschnitt des Bogengangs“ die höchste Wertung und somit den höchsten Einfluss besitzt. Einen geringeren Einfluss besitzen die Parameter „Höhe des Bogengangs“, „Breite des Bogengangs“ sowie „Länge des Bogengangs“. In dieser Untersuchung ist keine klare Abgrenzung zwischen fossorialen und arborealen Metatheria festzustellen. Die arborealen Taxa liegen innerhalb einer eng geschlossenen Gruppe positioniert. Jedoch liegt dieser zum großen Teil auch innerhalb des Bereichs der fossorialen Vertreter. Das subterrane Taxon *Notoryctes typhlops* liegt auf einer isolierten Position.

Durch die Integration der funktionsmorphologischen Untersuchungsergebnisse von Rodentia (Eutheria) lässt sich ein Vergleich zwischen Eu- und Metatheria ziehen. Hierbei zeigt sich durch die funktionsmorphologische Untersuchung des Innenohrs eine deutliche phylogenetische Trennung der beiden Unterklassen. Gleichzeitig wird die Bedeutung des Messparameters „Querschnitt des Bogengangs“, vor allem bei der Zuordnung des arborealen Lokomotionsmodus, unterstrichen.

Die in bisherigen Publikationen angewandten Definitionen der Lokomotionsmodi sind bei Beuteltieren zu modifizieren bzw. neu zu definieren. Durch die Eingliederung des „terrestrischen“ Lokomotions-Modus würde sich der große und nicht eindeutig zuzuordnende Bereich der fossorialen Metatheria auflösen. Die eingegliederte Lokomotion „terrestrisch“ betrifft *Philander opossum* und *Echymipera kalubu*. Diese Taxa wären nach der Modifikation funktionell deutlich von den arborealen, aber auch von den fossorialen Beuteltieren getrennt.

Abstract

The elements of the middle ear, malleus, incus and stapes, as well as the elements of the inner ear are present in all mammals. In older studies, it was necessary to remove the auditory ossicles as well as the structures of the inner ear by way of dissection to examine them. This procedure though, damaged the material. In the past few years with the benefit of new research methods it has become possible to digitally reconstruct data without damaging objects, by using non-invasive micro-computer tomography (μ CT). In this work the elements of the middle and the inner ear of seven marsupials are reconstructed and compared to each other with further notes from the literature. The main focus of this study is a morphological description based on a phylogenetic and functional-morphological view.

The shape of the malleus shows great differences within the examined taxa. All species of Didelphimorphia have a typical „ancestral type“. The very similar shape of the hammer of *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus* and *Philander opossum* can be interpreted as a phylogenetic feature.

Echymipera kalubu (order Peramelemorphia) presents a primitively formed malleus too. It shows characteristics described as a „micro-type“ of auditory ossicle in the literature. *Notoryctes typhlops* and *Trichosurus vulpecula* have a very modified malleus.

The inci of the examined taxa display very small anatomical differences. Only *Notoryctes typhlops* shows a modified incus.

The examined stapes are of various shape, partly they have a columella-like form without a foramen (*Notoryctes typhlops* and *Echymipera kalubu*), partly they are two-shanked. The peculiar shape of the ossicle of *Notoryctes typhlops* is probably due to its subterranean locomotion.

Within the Didelphimorphia, fossorial taxa show larger posterior semicircular canals compared to arboreal species. The relationship within this order is supported by a similar form of the cochlea. In all Didelphimorphia the typical number of cochlea turns is about 2.5.

The fossorial taxa *Bettongia lesueur* and *Echymipera kalubu* show a wide anterior semicircular canal. The semicircular canals of the subterranean *Notoryctes typhlops* look deformed, however, they do show nearly all the typical characteristics of the other examined Australidelphia.

The functional-morphological studies of the inner ear of existent Metatheria allow assertions about various modes of locomotion. In this study the measured parameter „cross section of the semicircular canal“ has the highest assessment and therefore the highest influence. A lesser influence is rated for the parameters „height of the semicircular canal“, "width of the semicircular canal“ and „length of the semicircular canal“. In this study no clear distinction between fossorial and arboreal Metatheria could be found. In the diagram the arboreal taxa are positioned within a clearly defined group. However, to a large part they are included within the area of the fossorial species. The subterranean *Notoryctes typhlops* is found in an isolated position.

The inclusion of the data of the functional-morphological examinations of Rodentia (Eutheria) allows a comparison between Eu- and Metatheria. The functional-morphological examination of the inner ear shows a significant phylogenetic distinction between the two subclasses. At the same time, the importance of the measured parameter „cross section of the semicircular canal“ is highlighted, especially when the relation of the arboreal locomotion is considered.

The definitions of locomotion in marsupials, so far commonly applied, are to be modified or have to be newly defined. Including the „terrestrial“ locomotion mode would cause the large and not exactly defined group of fossorial Metatheria to break up. The newly included locomotion type „terrestrial“ concerns *Philander opossum* and *Echymipera kalubu*. With this change, these taxa will be functionally clearly separated from arboreal as well as fossorial marsupials.

2. Zielsetzung

Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen einzelne Vertreter südamerikanischer und australischer Metatheria aus den Familien Didelphimorphia, Peramelemorphia, Notoryctemorphia und Diprotodontia. Während Australidelphia ein molekular gesichertes Monophylum darstellen, sind Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der „Ameridelphia“ noch nicht restlos geklärt. Die Ergebnisse molekularer Untersuchungen deuten auf eine paraphyletische Stellung innerhalb der in Südamerika lebenden Beuteltiere hin (MAY-COLLADO et al. 2015). Die Frage, welches Taxon innerhalb rezenter Australidelphia einem Vertreter der „Ameridelphia“ phylogenetisch am nächsten steht wird kontrovers diskutiert (MITCHELL 2014; MAY-COLLADO et al. 2015). Aufgrund unterschiedlicher Lokomotionsmodi der gewählten Taxa (fossorial, arboreal und subterran) ist es in der vorliegenden Studie möglich, phylogenetische, wie auch funktionsmorphologische Untersuchungen in den Fokus zu rücken.

Im Rahmen der phylogenetischen Studie sollen die Elemente der Auris media (Mittelohr, Malleus, Incus und Stapes), sowie die Auris interna (Innenohr) von sieben Beuteltierarten einer vergleichend-morphologischen Untersuchung unterzogen werden. Durch Zuhilfenahme der nicht-invasiven mikro-Computertomographie (μ CT) werden die einzelnen knöchernen Strukturen virtuell rekonstruiert und anatomisch verglichen, sowie die Elemente des Innenohrs morphometrisch analysiert.

Darüber hinaus werden in der vorliegenden Arbeit das Innenohr bzw. das knöcherne Labyrinth der sieben Vertreter der Metatheria auch funktionsmorphologisch untersucht. Studien dieser Art wurden bisher sowohl bei Vertretern der Eutheria (Primaten, Rodentia), als auch bei einzelnen Vertretern der Metatheria (Diprotodontia, Australidelphia) durchgeführt (SCHMELZLE et al. 2007; SPOOR et al. 2007; PFAFF et al. 2015). Mittels funktionsmorphologischen Untersuchungen können einzelne Messparameter der Innenohrmessungen zuvor definierten Lokomotionsmodi zugewiesen werden, mit dem Ziel, aussagekräftige Parameter zu identifizieren (SPOOR & ZONNEVELD 1998; SPOOR et al. 2007; PFAFF et al. 2015). In der vorliegenden Studie wird dieser Untersuchungsansatz bei den Beuteltieren *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus*, *Philander opossum*, *Notoryctes typhlops*, *Bettongia lesueur*, *Echymipera kalubu* und *Trichosurus vulpecula* erstmals angewandt. Dabei soll unter anderem gezeigt werden, ob die bei bisherigen Untersuchungen verwendeten Definitionen der Lokomotionsmodi auf Beuteltiere anwendbar ist.

3. Einleitung

3.1 Metatheria-Biologie im Überblick

Die systematische Klasse der Säugetiere (Mammalia) beinhaltet rezent drei Unterklassen: Kloakentiere (Protheria, Monotremata) mit nur einer Ordnung, drei Gattungen und insgesamt fünf Arten, Beuteltiere (Metatheria, Marsupialia), mit rezent sieben Ordnungen, 91 Gattungen und 331 Arten und Plazentatiere (Eutheria, Placentalia), mit 20 Ordnungen, aktuell 1135 Gattungen und in etwa 5080 Arten (WILSON & REEDER 2005; WILSON & MITTERMEIER 2015). Da in dieser Arbeit ausschließlich Vertreter der Metatheria untersucht wurden, werden die anderen beiden Unterklassen lediglich am Rande behandelt bzw. zum Vergleich herangezogen.

Säugetiere besitzen allesamt für sie typische Merkmale. Dieser Klasse namensgebend ist die Laktation, das Säugen des Neugeborenen mit körpereigener Milch. An der Körperoberfläche besitzen Säugetiere Hautanhangsgebilde aus Keratin, Haare, welche u.a. als Erweiterung des Tastsinns, als Wärmeisolation und / oder auch zur Tarnung dienen (GRZIMEK 1967).

Das Gebiss der Säugetiere weist unterschiedliche Zahnformen auf (Heterodontie) und es kommt zu einem einmaligen Zahnwechsel (Diphyodontie), bei dem eine lacteale Dentition durch eine permanente Bezahnung ersetzt wird. Bei Metatheria findet dieser Zahnwechsel nur in eingeschränktem Maß statt (PENZLIN 2009). Bei nahezu allen Säugetieren kommt es zu einer Spezialisierung des Gebisses, z.B. Schneidezähne (Incisivi) der Nagetiere. Bei einigen Arten kann es, vor allem im Adultstadium, zu einer Reduktion einzelner Zahnformen (u.a. *Daubentonia madagascariensis*, Fingertier) (GRZIMEK 1967; ANKEL-SIMONS et al. 1996) oder zum kompletten Verlust aller Zähne (u.a. *Myrmecophaga tridactyla*, Großer Ameisenbär) kommen (NAPLES 1999).

Das Kiefergelenk der Mammalia wird als sekundäres Kiefergelenk bezeichnet, welches sich wahrscheinlich mehrmals unabhängig voneinander entwickelte (LUO et al. 2011; Meng et al. 2011). Im Gegensatz zum primären Kiefergelenk, vorhanden bei den meisten Vertebraten, besteht es aus einer stark reduzierten Anzahl von ossifizierten Elementen. Aus den Unterkieferknochenelementen Articulare und Quadratum entwickeln sich, der Reichert-Gaupp'schen-Theorie folgend, die Gehörknöchelchen Malleus (Hammer) und Incus (Amboss), die Elemente des Säugetier-Mittelohrs (GAUPP 1911; THENIUS 1969; ALLIN 1975; MAIER 1989). Durch den Kontakt zwischen Malleus und Membrana tympani (Trommelfell) nach außen hin, sowie zwischen Stapes und Fenestra vestibularis (ovales Fenster) in Richtung

des Innenohrs, kann Information von der Auris externa (Außenohr) in Richtung Auris interna (Innenohr) gelangen (PENZLIN 2009). Auf die Entwicklungsgeschichte und die Funktion der einzelnen Elemente des Hörapparates wird in dieser Arbeit in weiterer Folge noch im Detail eingegangen.

Nach derzeitigem Erkenntnisstand haben sich die drei Unterklassen der Säugetiere unabhängig voneinander entwickelt und gehen ihrerseits aus der arten- und formenreichen Gruppe Mammaliaformes hervor (LUO 2007). Mammaliaformes beinhalten bis zu 20 voneinander isolierten Gruppen ausgestorbener Taxa, welche den Unterklassen Pro-, Meta- und Eutheria nicht angehörten, diesen jedoch näher standen, als jeder anderen Gruppierung. Die Protheria gelten als Schwestergruppe der Theria (Meta- und Eutheria). Metatheria und Eutheria bilden die Kronengruppe rezenter Säugetiere und befinden sich ihrerseits in einem Schwestergruppenverhältnis. Der Abspaltungszeitpunkt der Protheria liegt vor dem der Meta- und Eutheria (WESTHEIDE 2015).

Aufgrund der langen Isolation auf Australien kam es zu zahlreichen divergenten Entwicklungen zwischen Eu- und Metatheria. Der 1936 ausgestorbene Beutewolf (*Thylacinus cynocephalus*) ist in diesem Zusammenhang ein bekanntes Beispiel (WROE et al. 2007). Bedingt durch das Einwirken ähnlicher Umweltbedingungen kommt es hierbei zur Entwicklung ähnlicher Strategien und Körperformen (PENZLIN 2009). Der Beutelmull (*Notoryctes typhlops*) und die europäischen Maulwürfe (*Talpa*) verfügen beide über einen an die subterrane Lebensweise optimal angepassten Körper, sehen sich, von der Fellfarbe abgesehen, sehr ähnlich, gehören phylogenetisch jedoch unterschiedlichen Unterklassen an.

Metatheria

Namensgebend für die Unterklasse Marsupialia ist das Marsupium, ein ventral liegender Beutel, wobei keineswegs alle Vertreter der Metatheria über einen solchen verfügen müssen. Neben ganzen Familien mit permanent ausgebildetem Beutel, gibt es auch welche, die nur für den Zeitraum der Tragzeit einen solchen ausbilden (GRZIMEK 1967). Abgesehen von Schwimmbeutlern (*Chironectes minimus*) haben ausschließlich die Weibchen ein Marsupium. Dieser Beutel kann mithilfe des Musculus sphincter marsupii dicht verschlossen werden, sodass es *Chironectes minimus* möglich ist, bei Tauchgängen die Jungen trocken im Beutel mitzunehmen. Die Öffnungsrichtung des Marsupiums ist unterschiedlich und scheint mit der Art der Fortbewegung zusammenzuhängen (STRAHAN 1991). Bei bipeden Formen, z.B. Macropodidae, ist die Beutelöffnung nach cranial, bei quadrupeden Formen nach ventral bis

caudal gerichtet (GRZIMEK 1967; STRAHAN 1991; ASHWELL & SHULRUF 2013). Die knöcherne Stütze des Marsupiums ist der paarig vorliegende Ossa epubica (Beutelknochen), eine vom Schambein ausgehende Struktur, die dem Beutelknochen der Protheria homolog ist. Männliche und weibliche Tiere, auch bei beutellosen Arten, verfügen über diese Knochen. Da neben Metatheria auch Protheria über Beutelknochen verfügen, wird angenommen, dass es sich hierbei um ein plesiomorphes Merkmal handelt, welches bei rezenten Eutheria nicht mehr vorhanden ist, jedoch als Grundbauplanmerkmal der Mammalia gilt (WESTHEIDE 2015). Der Beutel selbst ist vermutlich mehrmals unabhängig voneinander entstanden (WESTHEIDE 2015).

Beuteltiere sind vivipar, eine Eimembran (entspricht der innersten Eischale der Protheria) wird intrauterin noch angelegt, im Laufe der weiteren Tragzeit jedoch aufgelöst. Der Gasaustausch findet für gewöhnlich über eine Choriovitellinplacenta (Dottersackplazenta) statt. Der Ernährung des Keims dient eine Embryotrophe, eine vom Uterus abgegebene Uterusmilch (MICKOLEIT 2004). Vermutlich ist die ursprünglich vorhandene Eimembran eine Schutzbarriere gegen die maternale Immunabwehr. Da bei den Metatheria die äußerste Zellschicht der befruchteten Oocyte, der Trophoblast, fehlt, muss die Tragzeit beendet sein bevor die mütterliche Immunabwehr in keimschädigendem Maße reagiert. Die Tragzeit bei Beuteltieren beträgt zwischen 11 und 43 Tagen, das Gewicht des Neugeborenen liegt bei ungefähr einem Prozent des Gewichts des Muttertieres (WESTHEIDE 2015). Im Gegensatz zu den Eutheria kommt der Nachwuchs der Metatheria früh und unreif zur Welt. Die Vorderextremitäten, inklusive Krallen, sowie die Schultermuskulatur sind verhältnismäßig weit entwickelt, beides benötigt das Neugeborene für das Kriechen und Schieben, für den Weg von der Vagina bis hin zur Zitze im Beutel (PENZLIN 2009). Die restlichen Körperanhänge oder Organe sind nur rudimentär vorhanden. Unter den Sinnesorganen sind der Geruchssinn und der Sinn für Schwerkraft im Utriculus in dieser Lebensphase bei der Orientierung wichtig und liegen entsprechend funktionsfähig entwickelt vor (WESTHEIDE 2015).

Einige Vertreter der Didelphidae verfügen insgesamt über bis zu 50 Zähne in ihren Kiefern. Eine so hohe Anzahl wird bei Metatheria als plesiomorphes Merkmal gedeutet (THENIUS 1969). Die permanente Dentition unterscheidet sich von der lactealen Dentition nur durch den Wechsel des dritten Prämolaren, die übrigen Zähne werden nicht durch neue ersetzt. Die eingerollte Cochlea, wie auch die generelle Konstruktion der Auris interna sind synapomorphe Merkmale der Theria (MICKOLEIT 2004).

Das Gehirn der Metatheria ist in Relation zur Körpergröße und verglichen mit den Eutheria kleiner und erreicht nicht die Leistungsfähigkeit einiger Eutheria (WESTHEIDE 2015).

3.2. Metatheria-Paläobiologie im Überblick

Mithilfe anatomischer Merkmale und deren Vergleich ist eine Rekonstruktion der Stammeslinie der Meta- und Eutheria möglich. Einerseits ist in diesem Zusammenhang das Gebiss von Relevanz, hierbei wird vor allem auf die Zahnanzahl wie auch auf die Form der einzelnen Zähne geachtet (JIN et al. 2006). Andererseits ist die Konstruktion des Kiefers und der damit verbundene Entwicklungsstand der Auris media ebenfalls von Bedeutung. Bei morphologischen Untersuchungen werden folgende Merkmale als apomorphe Merkmale betrachtet: eine Reduktion der Zahnanzahl, eine spezialisierte Zahnmorphologie, eine Reduktion der Unterkieferelemente, die Reduktion bzw. den Fortschritt des Umbauprozesses des Meckelschen Knorpels, die Ausbildung der beiden Gehörknöchelchen Malleus und Incus und, im Falle der Eutheria, ein kompletter dentaler Generationswechsel. Das dritte Gehörknöchelchen, der Stapes, ist der Columella auris der Reptilien, Vögel oder Amphibien funktionell homolog (McCLANE 1939; CAMPBELL & REECE 2006).

Der Umbau des primären Kiefergelenks hin zum sekundären Kiefergelenk verlief nicht abrupt (THENIUS 1969). Fossil sind diverse Übergangsstadien zu finden, welche behilflich sind, die in kleinen Schritten kontinuierlich abgelaufene Entwicklung zu rekonstruieren. Diesbezüglich zählen zu den ältesten Fossilien mit Übergangsmerkmalen Angehörige der Gruppe der Therapsiden, säugetierartige Reptilien. *Probainognathus* (Südamerika zur Zeit der Trias) und *Pachygenelus* (Afrika zur Zeit der Unterjura) weisen ein doppelt vorhandenes Kiefergelenk auf. Das primäre Quadrato-Articulargelenk und ein lateral davon gelegenes sekundäres Squamoso-Dentalgelenk sind gleichzeitig vorhanden (KEMP 2005).

Der aktuell älteste, fossil erhaltene Vertreter der Säugetiere bzw. Mammaliaformes ist *Morganucodon* sp. (LUO 2007). Ein etwa 100 mm langes Tier von spitzmausähnlichem Habitus aus dem frühen Jura. Entdeckt wurden Fossilien von *Morganucodon* in Europa, Nordamerika und im heutigen China, welches damals, vor 150 Mio. Jahren, als Pangaea begann auseinanderzubrechen, auch schon nordhemisphärisch lag. Diese drei Landmassen bildeten in weiterer Folge Laurasia und waren untereinander zeitweilig verbunden.

Auch *Morganucodon* sp. verfügt über ein doppelt vorhandenes Kiefergelenk, das Unterkiefer besteht noch aus mehreren einzelnen Knochenelementen. Das Gebiss hingegen, ist heterodont und diphyodont, ähnlich dem rezenter Säugetiere (MENG 2014). *Eomaia scansoria*, ein

ebenfalls in China gefundenes und im Jahre 2002 beschriebenes, auf etwa 125 Mio. Jahre datiertes Fossil, zeigt eine für Eutheria typische Zahnformel. Herausragend bei diesem Fossil ist der bemerkenswert gut erhaltene Fellabdruck. Ein typisches Metatheria-Merkmal dieses Fossils sind die paarig vorliegenden Ossa epubica. Dies untermauert die Annahme, dass Beutelknochen zum Grundbauplan frühester Eutheria gehörten und bei rezenten Vertretern verloren gingen (JI et al. 2002). Ein im Jahre 2011 beschriebenes Fossil, *Juramaia sinensis*, ebenfalls aus China, zeigt ähnliche anatomische und dentale Charakteristika, ist jedoch noch einmal 40 Mio. Jahre älter. Damit wird der mögliche Trennungszeitpunkt der Meta- und Eutheria in die Zeit des späten Jura, vor ungefähr 160 Mio. Jahren verschoben (LUO et al. 2011). Das älteste bekannte Beuteltierfossil mit einem Alter von etwa 125 Mio. Jahren stammt ebenfalls aus China, *Sinodelphys szalayi* (LUO et al. 2003). Es handelt sich hierbei vermutlich nicht um einen direkten Vorfahren heutiger Marsupialia, sondern eher um einen basalen Vertreter der Mammaliaformes.

Aufgrund dieser Funde wird der Ursprung der Beuteltiere im heutigen China vermutet. Spätestens in der oberen Kreide drangen einige Vertreter dieser Gruppe weiter nach Nordamerika vor, vermutlich über eine Landbrücke zwischen Asien und Nordamerika. Die südamerikanische Fauna der Oberkreide, die so genannte „Los Alamos Fauna“, beinhaltete weder Meta- noch Eutheria (BONAPARTE 1986). Die ältesten bekannten südamerikanischen Beuteltierfossilien sind etwa 64 Mio. Jahre alt und stammen aus Bolivien. Aufgrund des Fehlens der Metatheria in erwähnter „Los Alamos Fauna“ fand die Einwanderung der Beuteltiere in Südamerika vermutlich vor 65 bis 75 Mio. Jahren statt.

Molekularbiologische Untersuchungen zeigen die meisten Aufspaltungsereignisse auf Ordnungsniveau bei Eutheria vor der K/T-Grenze (Kreide-Tertiär-Grenze), also vor 66 Mio. Jahren. Demgegenüber haben die meisten Aufspaltungsereignisse auf Ordnungsniveau der Metatheria nach der K/T-Grenze stattgefunden, sind daher als jünger anzusehen. (NILSSON et al. 2004).

Ebenfalls im frühen Paläozän kam es zu einer Ausbreitung in Nordamerika, Europa und Asien. Diese hielt jedoch nicht lange an, die letzten Relikte der einst vermutlich großen Diversität starben vor etwa 20 Mio. Jahren aus. Inwieweit das katastrophale K/T-Event vor etwa 66 Mio. Jahren mit dem Rückgang der Metatheria der Nordhemisphäre in Zusammenhang steht, ist Gegenstand aktueller Forschung (SCHMITZ 2010). Die ältesten bekannten australischen Fossilien stammen aus dem Eozän (BECK et al. 2008). Vermutlich wanderten

deren Vorfahren vor etwa 50 Mio. Jahren über eine damals vorhandene Landverbindung Australien-Antarktis-Südamerika ein (NILSSON et al. 2010).

Aktuellen Publikationen zufolge ist die Ordnung Paucituberculata unter den rezenten Beuteltieren die ursprünglichste Gruppe (MAY-COLADO et al. 2014, MITCHELL et al. 2014). Die in Abb. 1 dargestellten Caenolestidae stellen eine Familie innerhalb der Ordnung Paucituberculata dar. Unmittelbar nach dieser Abspaltung und vermutlich noch knapp vor der K/T-Grenze trennten sich die Didelphimorphia als nächstes von der Stammlinie ab. Die vor ca. 20 Mio. Jahren ausgestorbene Familie Herpetotheriidae galt lange Zeit als die den Didelphidae nächstverwandte Gruppe. Ergebnisse jüngerer Untersuchungen stellten diese Gruppe jedoch in ein Schwestergruppenverhältnis den übrigen rezenten Beuteltieren gegenüber (HOROVITZ et al. 2009). Die ältesten fossil erhaltenen Vertreter aus der Familie der Herpetotheriidae sind *Nortedelphys magnus* und *Alphadon marshi*, beide aus der späten Kreide vor etwa 75 bzw. 65 Mio. Jahren. Während dieses Zeitabschnitts wird auch die Trennung zwischen Herpetotheriidae und der Stammlinie rezenter Beuteltiere vermutet. Die in Südamerika beheimateten Microbiotheria, mit der heute einzig verbleibenden Art *Dromiciops gliroides*, sind seit etwa 46 Mio. Jahren von der damals schon rein australischen Stammlinie (Australidelphia) getrennt. Diese Trennung fällt mit dem Auseinanderbrechen der Landverbindung zwischen Australien und Antarktis zusammen. Die Ordnungen Diprotodontia, Dasyuromorphia, Notoryctemorphia entfalteten sich im Eozän. Vor etwa 23 Mio. Jahren entwickelten sich die Vorfahren der uns heute vertrauten australischen Beuteltierformen (HOROVITZ et al. 2009).

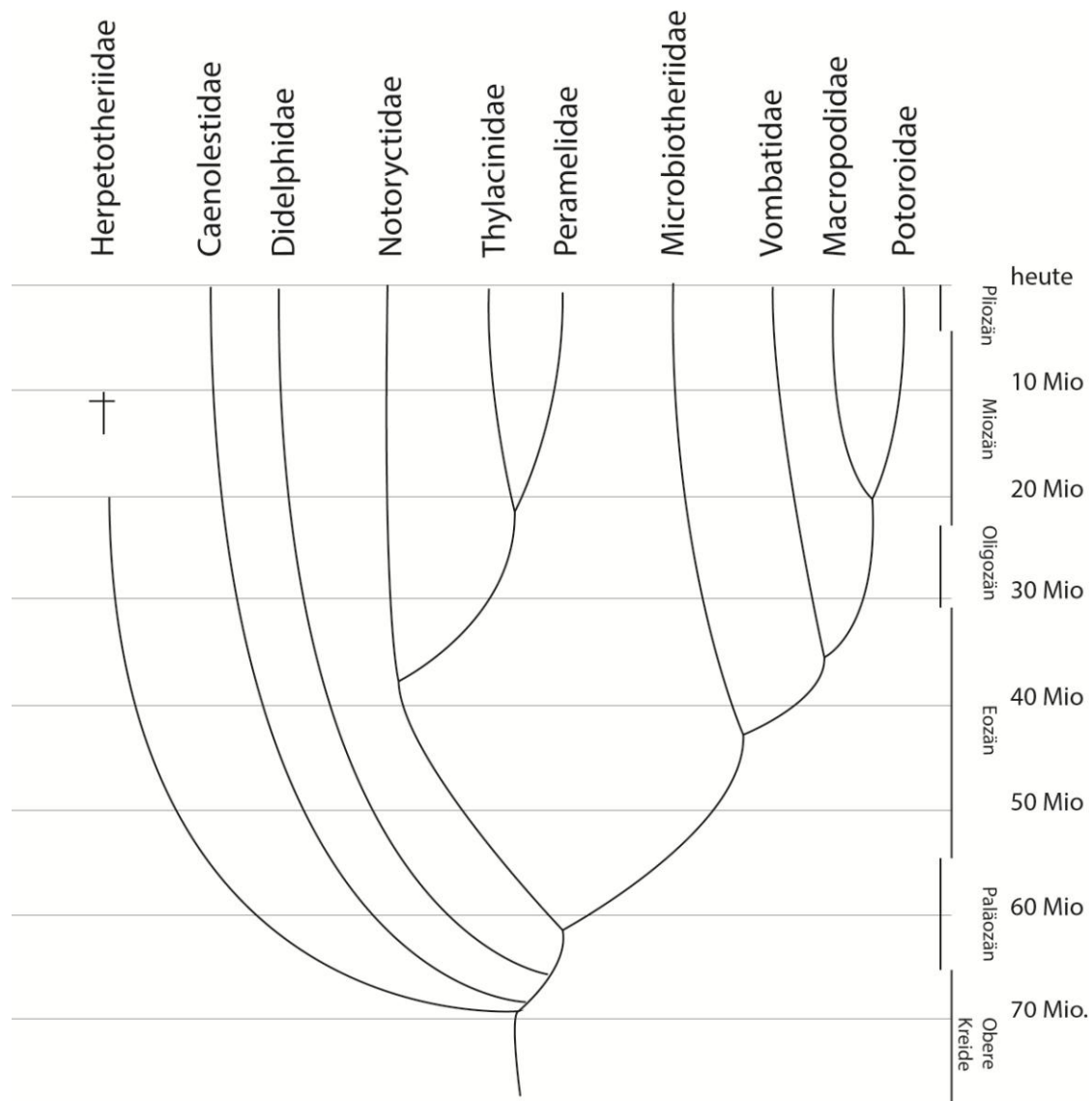


Abb. 1: Nicht vollständiger Stammbaum der Beuteltiere. Für die Berechnung der Abspaltungszeitpunkte wurden unterschiedliche molekularbiologische Merkmale herangezogen und mittels der molekularen Uhr datiert, nach MITCHELL 2014. Über Abspaltungszeitpunkte der übrigen Vertreter der Beuteltiere sind keine Daten vorhanden.

Die einst vermutlich umfangreiche südamerikanische Beuteltierdiversität verschwand sukzessiv, eventuell beeinflusst durch teils dramatische klimatische Veränderungen, teilweise beschleunigt durch Einwanderungs- und Verdrängungsprozesse wie z.B. der „Große amerikanische Faunenaustausch“ im Pliozän (LESSA et al. 1997; JARAMILLO et al. 2010).

Die letzte Besiedelungswelle der Beuteltiere (u.a. Macropodidae) erfolgte vermutlich über Treibgut, Tasmanien wurde auf diesem Wege erreicht. Im Neogen lag der australische Kontinent wieder weiter nördlich, und so konnte Südost-Asien von Australien ausgehend wiederbesiedelt werden, u.a. durch Vertreter der Familien Phalangeridae und Peramelidae,

eine globale Umrundung der Metatheria nach etwa 100 Mio. Jahren. Zuletzt, vor etwa 1 Mio. Jahren, emigrierte ein Vertreter der Didelphidae aus Südamerika, *Didelphis virginiana* über Mittelamerika Richtung Norden und breitete sich über den nordamerikanischen Kontinent aus (SCHMITZ 2010; WILSON & MITTERMEIER 2015).

Rezent sind Beuteltiere in Nord-, Mittel-, und Südamerika, Australien, Tasmanien, Südost-Asien und Ozeanien heimisch. Ihre asiatische Verbreitung beschränkt sich auf Sulawesi und östliches Indonesien. In Ozeanien sind sie auf Neu Guinea, den Molukken und den Salomonen heimisch. Auf Neuseeland fehlten Beuteltiere ursprünglich (WILSON & MITTERMEIER 2015).

3.3. Lokomotion früher Metatheria

Zur Untersuchungen der Fortbewegungsart (fossorial, arboreal, subterranean, gleitend/fliegend) ausgestorbener Taxa gibt es unterschiedliche Herangehensweisen. In vielen Fällen handelt es sich um funktionsmorphologische Untersuchungen des Skeletts. Lange waren hierbei die Betrachtung der Extremitäten und deren Anhänge, die Morphologie des Schwanzes, sowie der Gesamthabitus im Fokus. Mit Hilfe neuer Untersuchungsmethoden ist es möglich, morphologische Untersuchungen der Innenohrstrukturen in das Untersuchungsgebiet Lokomotionsrekonstruktion zu integrieren. (MASON 2001; SCHMELZLE et al. 2007; SPOOR et al. 2007; COX & JEFFERY 2010; PFAFF et al. 2015). Neben Aussagen über Lokomotionsmodi unterschiedlicher Taxa können durch die Analyse der Innenohrregion auch phylogenetisch relevante Informationen gewonnen werden (SCHWARZ 2012).

Die grazilen Vorderextremitäten von *Nortedelphys magnus* lassen vermuten, dass es sich um ein auf dem Boden laufendes Tier gehandelt hat (HOROVITZ et al. 2009). Im Gegensatz dazu wird den Vorfahren der ursprünglichen Gruppe der Didelphidae eine baumbewohnende Lebensweise zugesprochen. Über die Lokomotion von fiktiven Stamm-Metatheria wird diskutiert, sie könnten arboreal oder terrestrisch gewesen sein. Gleitende, subterrane und hüpfende Fortbewegung gilt aufgrund der dafür notwendigen speziellen Morphologie als Apomorphie (HOROVITZ et al. 2009). Ein in der Grube Messel, Deutschland, gefundenes Exemplar aus dem Paläozän aus der Gruppe der Peradectidae, einer Untergruppe der vorhin erwähnten Herpetotheriidae, zeigt eine an das Baumleben angepasste Anatomie, ähnlich den Didelphidae (HOROVITZ et al. 2009).

Aktuelle Publikationen zeigen, dass es mehrmals und unabhängig voneinander zu Anpassungen an trocken-offenes Habitat gekommen ist (MITCHELL et al. 2014). Bei den in

Südamerika lebenden Beuteltieren gab es diese Anpassung nur in eine Richtung, von tropisch-feucht zu trocken-offen, und dies erst vor etwa 23 Mio. Jahren (JANSA et al. 2013). Zu dieser Zeit, am Beginn des Miozäns, änderte sich das Klima und damit auch das Landschaftserscheinungsbild vor allem im Süden Südamerikas dramatisch (JARAMILLO et al. 2010). Die einstigen tropischen Regenwälder Chiles und Argentiniens wichen trockenen, offenen Graslandschaften, während im Norden des Kontinents weiterhin tropische Bedingungen herrschten. Diesen Ereignissen folgend, können die an trocken-offene Bedingungen angepassten Vertreter der Didelphidae auch heute noch in südlichen Gebieten angetroffen werden, u.a. die Gattungen *Thylamys* und *Lestodelphys*, während z.B. *Caluromysiops*, eine an tropisch-feuchte Bedingungen angepasste Gattung in den nördlich gelegenen brasilianischen und peruanischen Regenwälder beheimatet ist (JANSA et al. 2013).

In Australien breitete sich erst im Miozän, vor etwa 12 Mio. Jahren, trocken-offenes Grasland aus, aride Gebiete entstanden vor etwa fünf Mio. Jahren. Es ist anzunehmen, dass sich die heutigen Arten aus Vorfahren entwickelten, die an trocken-offenes Habitat angepassten waren.

Bei der Familie Dasyuridae erfolgte die Entwicklung von tropisch-feucht zu trocken-offen und wieder zurück zu tropisch-feucht. Die Vombatidae weisen zwischen der Anpassung von tropisch-feucht zu trocken-offen scheinbar eine an aride Bedingungen angepasste Zwischenform auf (MITCHELL et al. 2014).

Traditionell wurde der Stamm-Metatheria als baumbewohnendes, kletterndes Tier beschrieben (HUXLEY 1880). Daraus folgte die Annahme, dass eine Anpassung an eine arboreale Lebensweise, wie z.B. das Vorhandensein eines Greifschwanzes, ein ursprüngliches Merkmal darstellt. Inzwischen wird aber aufgrund weiterer Funde, u.a. *Nortedelphys magnus*, wie auch ursprüngliche Vertreter der Didelphidae, von einem fossorialen Stamm-Beuteltier ausgegangen (ROUGIER et al. 1998).

3.4. Phylogenie rezenter Metatheria

Innerhalb der Theria sind die Beuteltiere ein gut belegtes Monophylum (GRZIMEK 1967; THENIUS 1969; MICKOLEIT 2004; WESTHEIDE 2015). Die Metatheria werden in zwei Großgruppen, in diesem Fall zwei Überordnungen, eingeteilt, die „Ameridelphia“ und die Australidelphia. Diese Einteilung wird mit morphologischen, wie auch physiologischen Merkmalen argumentiert (SZALAY 1982; 1994), findet jedoch in jüngeren molekularbiologischen Untersuchungen keine Unterstützung (JANSA & VOSS 2000; NILSSON et al.

2004; MAY-COLLADO et al. 2015). Physiologisch wurde die Monophylie der Ameridelphia u.a. mit der Spermienpaarung begründet. Hierbei vereinigen sich zwei Spermien im Nebenhoden und lösen sich erst wieder nach der Ejakulation im weiblichen Eileiter (WESTHEIDE 2015). Ob es sich bei der Spermienpaarung um ein funktionell relevantes Merkmal handelt, ist nach wie vor unklar. Als morphologisches Charakteristikum der Australidelphia wird der spezielle Bau des Fußskeletts angeführt (WEISBECKER & NILSSON 2008).

Aufgrund zahlreicher molekularbiologischer Arbeiten (u.a. NILSSON et al. 2004; MAY-COLLADO et al. 2015), wie auch auf Grund von morphologischen Merkmalen (Fußwurzel und Gebiss) sind die in Südamerika lebenden Microbiotheriidae der Überordnung Australidelphia zuzuordnen. Dies hat zur Folge, dass die „Ameridelphia“ nicht mehr als Monophylum, sondern als Paraphylum betrachtet werden müssen (HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003; NILSSON et al. 2010).

Ob die Australidelphia ein aus nacheinander folgenden Einwanderungsereignissen entstandenes Paraphylum oder ein Monophylum darstellen, war lange nicht geklärt (NILSSON et al. 2004). Inzwischen scheint gesichert, dass es sich bei den Australidelphia um ein Monophylum handelt, die Kolonialisierung Australiens somit ein einmaliges Ereignis war (HOROVITZ et al. 2009; NILSSON et al. 2010).

Die „Ameridelphia“ beinhalten zwei Ordnungen:

1. Paucituberculata
2. Didelphimorphia

Die Australidelphia beinhalten fünf Ordnungen:

1. Notoryctemorphia
2. Dasyuromorphia
3. Peramelemorphia
4. Diprotodontia
5. Microbiotheria

Die meisten Autoren beschäftigen sich mit phylogenetischen Untersuchungen innerhalb einzelner Ordnungen, bei denen Verwandtschaftsverhältnisse teilweise schon aufgeschlüsselt wurden und detailliert vorliegen (JANSA & VOSS 2000; MITCHELL et al. 2014; MAY-COLLADO et al. 2015). Basale dichotome Teilungen sind nach wie vor ungeklärt, z.B. ob

Paucituberculata oder Didelphimorphia allen anderen Beuteltieren in einem Schwestergruppenverhältnis gegenüberstehen.

Ein aktueller Schwerpunkt ist die Positionierung der Microbiotheria. Auf der einen Seite wird diese Gruppe als Schwestergruppe der Diprotodontia gesehen (KIRSCH et al., 1991; HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003; MAY-COLLADO et al. 2015). Auf der anderen Seite stehen die Microbiotheria den Australidelphia als Schwestergruppe gegenüber (u.a. ROUGIER et al. 1998; NILSSON et al. 2010). Die beiden Stammbäume (Abb. 2 und Abb. 3) geben einen Überblick. Die Schwierigkeiten bei der Positionierung der Microbiotheria sind durch den Umstand gegeben, dass für beide Optionen gute Argumente vorliegen. Einige molekularbiologische Daten (KIRSCH et al. 1991; MITCHELL et al. 2014; MAY-COLLADO et al. 2015), wie auch die Interpretation gemeinsamer morphologischer Merkmale (opponierbarer Daumen und ein zum Greifen geeigneter Schwanz) (HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003) würden diese Gruppe den Diprotodontia gegenüberstellen. Die gemeinsame Spermienmorphologie ist ebenfalls ein Indizien-Merkmal (GALLARDO & PATTERSON 1987). Im Widerspruch dazu stehen zahlreiche Ergebnisse alternativer molekularbiologischer Untersuchungen, welche die Microbiotheria als Schwestergruppe der Australidelphia favorisieren (HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003; BECK 2008; NILSSON et al. 2010).

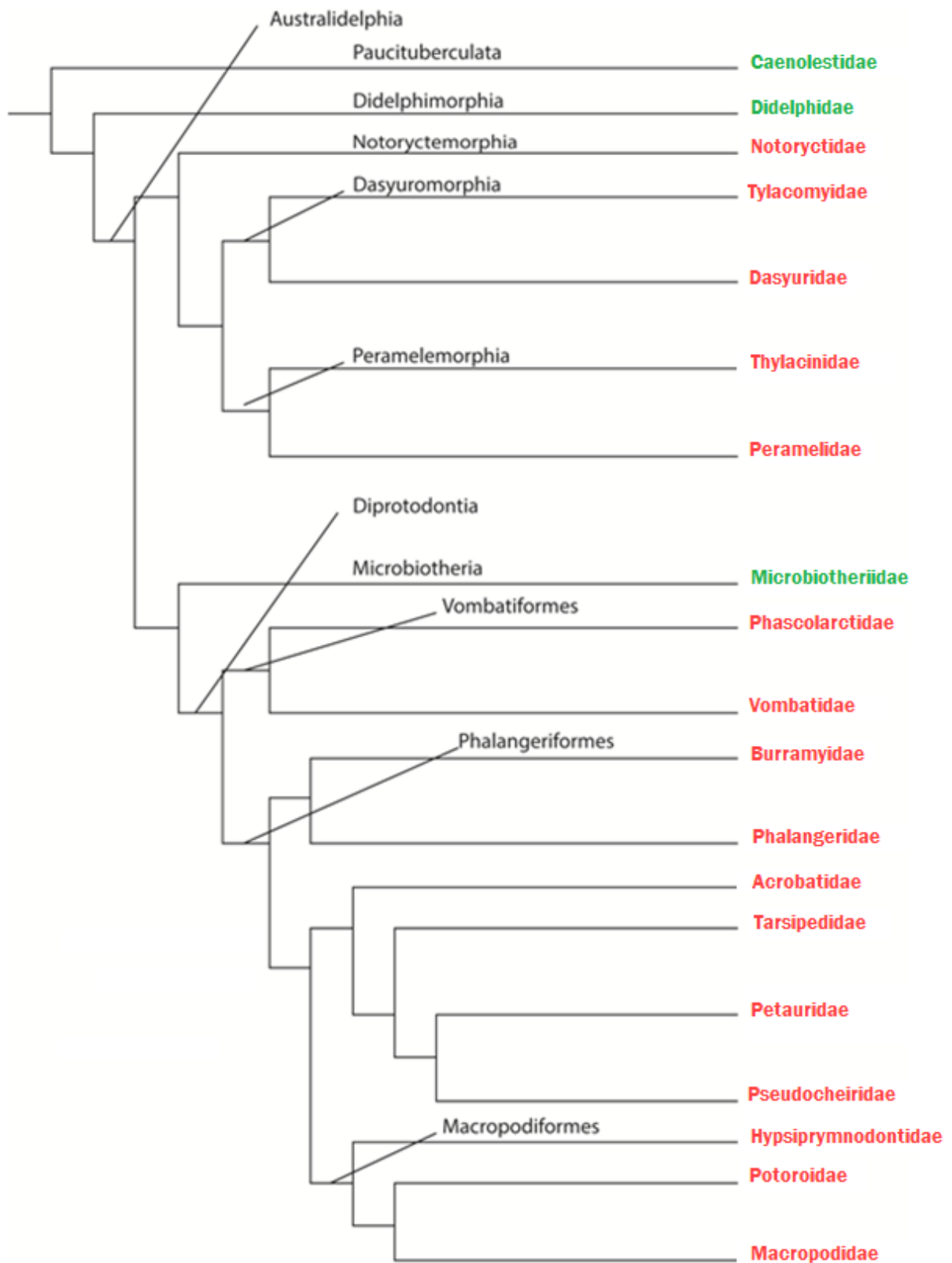


Abb. 2: Aktueller Stammbaum der Beuteltiere mit Übersicht über die sieben Metatheria-Ordnungen, nach MITCHELL (2014). Grün markiert sind die in Südamerika beheimateten Vertreter, unter dem Begriff „Ameridelphia“ zusammengefasst, rot gefärbt, die in Australien anzutreffenden Metatheria.

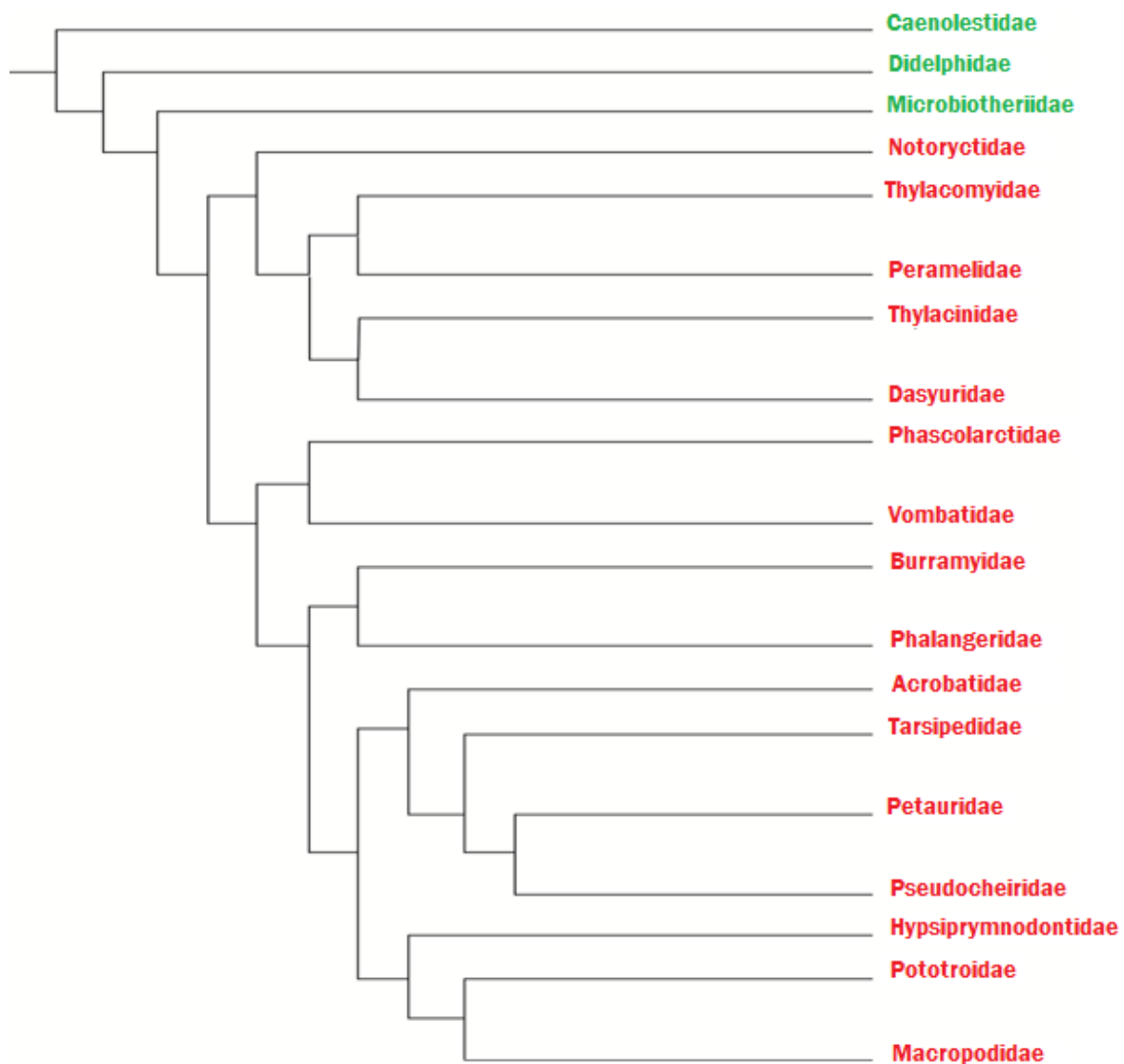


Abb. 3: Aktueller Stammbaum der Beuteltiere, nach MAY-COLLADO et al. (2015). Grün markiert sind die in Südamerika beheimateten „Ameridelphia“, rot gefärbt, die in Australien anzutreffenden Metatheria.

Aus den in den Stammbäumen gelisteten Taxa werden im Folgenden ausschließlich Ordnungen erwähnt, die mit dieser Arbeit in Zusammenhang stehen.

Nach aktuellem Stand sind Didelphimorphia nach den Paucituberculata die zweitälteste Ordnung innerhalb der Beuteltiere. In dieser Gruppe präsentiert sich die Unterfamilie Caluromyinae (bestehend aus den Gattungen *Caluromys* und *Caluromysiops*) als gut belegtes Monophylum (JANSA et al. 2013, MAY-COLLADO et al. 2015). Das Monophylum der Unterfamilie Didelphinae beinhaltet zahlreiche Gattungen, u.a. *Philander* (CREIGHTON 1984; KIRSCH & PALMER 1995), wobei innerhalb dieser Gruppe *Caluromys* die basalste Position einzunehmen scheint (MAY-COLLADO et al. 2015). Bei der Gattung *Didelphis*

handelt es sich um ein gut abgesichertes Monophylum (JANSA et al. 2013). Die Ordnung der Didelphimorphia wurde, vor allem in älteren Publikationen (NILSSON et al. 2004), als ältester Vertreter der rezent vorkommenden Beuteltiere gesehen. Die sich daraus ergebende Schwesterbeziehung zwischen Paucituberculata und Australidelphia kann morphologisch durchaus unterstützt werden (HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003).

Die interne Systematik der Notoryctemorphia sowie deren Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Beuteltier-Ordnungen sind nach wie vor unklar. Es wurden kaum Belege fossiler Vorfahren der heutigen Vertreter (*Notoryctes typhlops* und *Notoryctes caurinus*) gefunden (STRAHAN 1991).

Das Monophylum der Familie Peramelidae, innerhalb der Ordnung Peramelemorphia scheint durch zahlreiche Arbeiten gesichert (MAY-COLLADO et al. 2015). Die Gattungen *Microperoryctes*, *Echymipera*, *Isoodon*, *Perameles*, *Macrotis* und *Peroryctes* sind als Monophyla zu betrachten. Die genaue Position der Ordnung Peramelemorphia ist unklar. Aufgrund eines dentalen Merkmals wurden sie mit der Ordnung Dasyuromorphia in Verbindung gebracht (OWEN 1866). Anfang des 20. Jahrhunderts wurde die Syndactylie der Peramelemorphia als Verbindungsmerkmal zu den Diprotodontia interpretiert (BENSLEY 1903). Später wurde diese Gruppe zusammen mit Diprotodontia und Notoryctemorphia innerhalb des Clades Syndactyla positioniert (SZALAY 1982; 1994). Aktuell wird auch ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Peramelemorphia und Notoryctemorphia diskutiert (HOROVITZ & SANCHEZ-VILLAGRA 2003). Derzeit stehen Peramelemorphia zusammen mit Dasyuromorphia in einem Clade, welcher den Notoryctemorphia als Schwestergruppe gegenüber positioniert ist (MITCHELL et al. 2014; MAY-COLLADO et al. 2015).

Bei den Diprotodontia sind die Unterordnungen Vombatiformes (Vombatidae und Phascolarctidae) und Macropodiformes (Hypsiprymnodontidae, Macropodidae und Potoroidae, die letzteren beiden stehen in einem Schwestergruppenverhältnis) gesicherte Monophyla (MAY-COLLADO et al. 2015), ebenso die Superfamilie Macropodoidae. Vombatiformes stehen den anderen Diprotodontia in einem Schwestergruppenverhältnis gegenüber. *Bettongia*, in einem gesicherten Schwestergruppenverhältnis *Aepyprymnus* gegenübergestellt, ist eine Gattung innerhalb der Potoroidae. Innerhalb der Phalangeridae sind die Gattungsbeziehungen noch nicht restlos geklärt. In diesem Clade befinden sich neben *Trichosurus* auch *Wyulda*, *Strigocuscus*, *Spilococus*, *Phalanger* und *Ailurops*. Die genannten Gattungen werden als Monophyla beschrieben (MAY-COLLADO et al. 2015).

3.5. Ausgewählte rezente Vertreter

Bei folgender Auswahl handelt es sich um die in dieser Arbeit untersuchten Taxa (sechs Gattungen und 7 Arten)

3.5.1. *Caluromys philander* (Didelphidae, Didelphimorphia, „Ameridelphia“)

Das Verbreitungsgebiet von *Caluromys philander* erstreckt sich von Venezuela bis nach Südbrasilien. Es sind dämmerungs- bzw. nachtaktive Tiere, einzelgängerisch, ausschließlich quadruped arboreal, meist die Baumkronen bewohnend (GRZIMEK 1967; WILSON & MITTERMEIER 2015). Der bis zu 350mm lange Schwanz wird zum Greifen und Halten verwendet. Der Habitus ist rattenähnlich, die Körperlänge erreicht maximal 240mm, das Körpergewicht kann 350g betragen. Die dominante Fellfarbe ist rotbraun, ventral weist das Fell eine gelbliche Färbung auf. Häufig sind dunkle Streifenzeichnungen im Fell des Kopfes zu sehen. Die Ernährung ist opportunistisch omnivor, von Blättern und Früchten über Evertebraten bis kleine Vertebraten. Über das Sozialverhalten von *Caluromys philander* ist wenig bekannt, Territorialverhalten ist schwach bis gar nicht ausgebildet (EISENBERG & REDFORD 1999). Die Fortpflanzungsrate ist hoch, dreimal pro Jahr werden etwa vier Jungtiere geboren. Bei optimalen Bedingungen können es aber auch mehr Geburten und mehr Junge sein. Die Tragzeit bei *Caluromys* ist mit 25 Tagen die längste unter allen Didelphidae. Die Gattung beinhaltet neben *Caluromys philander* auch noch die Arten *Caluromys derbianus* und *Caluromys lanatus* (EISENBERG & REDFORD 1999).

3.5.2. *Caluromys lanatus* (Didelphidae, Didelphimorphia, „Ameridelphia“)

Das Verbreitungsgebiet von *Caluromys lanatus* erstreckt sich von Kolumbien, Peru, Bolivien bis Nordargentinien und liegt damit etwas östlicher als das Gebiet von *Caluromys philander* (GARDNER 2007). In Venezuela kommt es zu einer Überschneidung des Verbreitungsgebietes der beiden Arten. *Caluromys lanatus* ist um ein Drittel größer und schwerer als *Caluromys philander*, die Lebensweise ist jedoch ebenfalls arboreal (WILSON & MITTERMEIER 2015). Die dorsale Fellzeichnung ist meist dunkelbraun, an der Schulter und im Augenbereich sind orange Stellen zu sehen, die ventrale Seite ist hellbraun (GRZIMEK 1967; EISENBERG & REDFORD 1999).

3.5.3. *Philander opossum* (Didelphidae, Didelphimorphia, „Ameridelphia“)

Die Art ist von Mexiko bis Südbrasilien in meist dichten und tropischen Wäldern unter 1.000 Meter Seehöhe verbreitet (GARDNER 2007). Es handelt sich um nachtaktive Tiere, die

Lokomotion ist vorwiegend quadruped fossorial, jedoch können sie ebenfalls ausgezeichnet klettern und auch schwimmen (GRZIMEK 1967; WILSON & MITTERMEIER 2015). Die deutsche Bezeichnung „Vier-Augen-Beutelratte“ steht mit den zwei hellen Flecken über den Augen in Zusammenhang, welche auf dem ansonsten dunkelgrauen Fell gut zu erkennen sind. Ventral zeigt auch diese Art eine helle, gelbliche Färbung. Der Habitus ist rattenähnlich, die Körperlänge erreicht maximal 300mm, das Körpergewicht beträgt durchschnittlich 440g. (EISENBERG & REDFORD 1999). Ebenso wie *Caluromys philander* ist auch *Philander opossum* omnivor, ernährt sich von Blättern, Früchten, Eiern, Invertebraten und auch kleinen Vertebraten. Nachwuchs kann mitunter das ganze Jahr über zur Welt gebracht werden. Verglichen mit einer durchschnittlichen Lebenserwartung von sechs Jahren bei *Caluromys philander* hat *Philander opossum* eine ausgesprochen niedrige Lebenserwartung von maximal zwei Jahren. Neben *Philander opossum* befinden sich noch sechs weitere Arten in dieser Gattung (MAY-COLLADO et al. 2015).

3.5.4. *Notoryctes typhlops* (Notoryctidae, Notoryctemorphia, Australidelphia)

Notoryctes typhlops ist in ariden, sandreichen Gebieten Zentral- und Westaustraliens anzutreffen. Die Körperlänge ist mit maximal 160mm verhältnismäßig kurz, das Körpergewicht kann 70g erreichen (WILSON & MITTERMEIER 2015). Das Fell ist seidig, die Fellfarbe variiert von leicht rosa bis goldrot (GRZIMEK 1967). Der torpedoförmige Körper ist für die unterirdische, eigentlich im Sand „schwimmende“ Fortbewegung bestens geeignet, die Extremitäten sind verkürzt, der Schwanz ist hart, unbeweglich und mit einer Länge von etwa 25mm kurz (STRAHAN 1991). Mit Hilfe eines am Nasenrücken liegenden Hornschilds gleitet der Körper leichter durch den Sand. Ohrmuscheln wie auch Augen sind reduziert und von Fell überwachsen, die Ohrenöffnungen können verschlossen werden. Die Krallen des dritten und vierten Fingers funktionieren als Grabschaufeln. Üblicherweise gräbt *Notoryctes typhlops* horizontale Gänge, die im Sandboden jedoch nicht stabil sind und hinter dem Tier wieder zusammenfallen. Die Gänge liegen in einer Tiefe von ca. 100mm. Der Geruchssinn ist sehr gut entwickelt, spielt bei den ausschließlich einzelgängerisch lebenden Tieren beim Auffinden von Sexualpartnern eine große Rolle. Bei der Jagd nach Insekten und deren Larven ist der Geruchssinn ebenfalls von Bedeutung (JOHNSON 1998). Über die vermutlich im Sand stattfindende Paarung, wie auch über eventuell vorhandenes Sozialverhalten ist nach wie vor nichts bekannt. Neben *Notoryctes typhlops* beinhaltet diese Gattung mit *Notoryctes caurinus* noch eine zweite, weniger weit verbreitete Art in Australien (JACKSON & GROVES 2015).

3.5.5. *Echymipera kalubu* (Peramelidae, Peramelemorphia, Australidelphia)

Echymipera rufescens ist die einzige Art aus der Gattung *Echymipera*, die auch in Australien vorkommt. Alle anderen vier Vertreter, darunter auch *Echymipera kalubu*, kommen ausschließlich in Regenwäldern in und rund um Neu Guinea vor. *Echymipera kalubu* gehört mit 200mm Körperlänge zu den kleineren Arten dieser Gattung, der Habitus ist rattenähnlich. Bei allen Vertretern der Gattung charakteristisch sind die kleinen, spitzen Ohrmuscheln und die lange, nach rostral gezogene Schnauze. Das Fell scheint grob, die Fellfarbe variiert von rot zu braun, wobei auch hier die Bauchseite weiß bis gelb gefärbt ist. Die Schwanzlänge ist deutlich kürzer als der Körper (GRZIMEK 1967). Fortpflanzung ist das gesamte Jahr hinweg bis zu dreimal pro Jahr möglich (NOWAK 2005). Die Tiere sind nacht- und dämmerungsaktiv und üblicherweise einzelgängerisch. *Echymipera kalubu* bewegt sich ausschließlich quadruped fossorial (WILSON & MITTERMEIER 2015). In das vielfältige Nahrungsspektrum fallen Früchte und Evertebraten. Die Lebenserwartung ist mit maximal zwei bis drei Jahren auch bei dieser Art gering. Neben *Echymipera kalubu* und dem bereits erwähnten *Echymipera rufescens* beinhaltet die Gattung *Echymipera* noch drei weitere Arten, *Echymipera clara*, *Echymipera echinista* und *Echymipera davidi*.

3.5.6. *Trichosurus vulpecula* (Phalangeridae, Diprotodontia, Australidelphia)

Das natürliche Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Ost- bis Südaustralien, wobei *Trichosurus vulpecula* offene Waldgebiete bevorzugt. Mit einer Körperlänge von 580mm, einer Schwanzlänge von 400mm und einem Gewicht von maximal 4,5kg zählen diese Tiere zu den größeren Beuteltieren (GRZIMEK 1967; JACKSON 2003). Sie sind hauptsächlich nachtaktiv und verbringen die meiste Zeit quadruped arboreal (WILSON & MITTERMEIER 2015). Die Farbgebung des Fells ist regional sehr variabel, meist aber silbergrau. Die auffällig langen Ohren, bis zu 60mm, sind in ihrer Form oval (STRAHAM 1991). Im Gegensatz zu den meisten Beuteltieren, ist der Bestand von *Trichosurus vulpecula* nicht gefährdet. Als sogenannte Kulturfolger können diese Tiere in urbaner Umgebung bestens überleben. Für die Gewinnung von Naturfellen wurden diese Tiere auch nach Neuseeland exportiert. Einige Individuen entkamen und gründeten erfolgreich eine Population, welche inzwischen für die Bevölkerung wie auch für die ursprünglich heimische Flora und Fauna, vor allem für Neuseelands Vogelbestand, eine durchaus problematische Dimension angenommen hat (ADAMS et al. 2013). Neben *Trichosurus vulpecula* beinhaltet die Gattung *Trichosurus* noch vier weitere Arten: *Trichosurus caninus*, *Trichosurus arnhemensis*, *Trichosurus cunninghamii* und *Trichosurus johnstonii* (WILSON & MITTERMEIER 2015).

3.5.7. *Bettongia lesueur* (Potoroidae, Diprotodontia, Australidelphia)

Bis in die Mitte des letzten Jahrhunderts war *Bettongia lesueur* die am weitesten verbreitete Beuteltierart Australiens (STRAHAM 1991). Heute befinden sich einige Reliktvorkommen auf fünf Westaustralien vorgelagerten Inseln. Auf dem Kontinent ist diese Art in freier Wildbahn ausgestorben. *Bettongia lesueur* bewohnte die für Australien typischen ariden, roten Sandböden. Die Tiere sind nachtaktiv und fossorial (NOBLE et al. 2006; WILSON & MITTERMEIER 2015). Die Fortbewegung ist ähnlich einem Känguru. Die Körperlänge kann bis zu 400mm betragen, der Schwanz erreicht eine Länge von bis zu 300mm (STRAHAM 1991; CLARIDGE et al 2007). Mit einem maximalen Gewicht von bis zu 1,5kg gehören diese Tiere zu den mittelgroßen Vertretern der rezenten Metatheria. Die Nahrung ist für gewöhnlich rein pflanzlich, auch Pilze werden verzehrt. Im Gegensatz zu den restlichen vier Mitgliedern der Gattung *Bettongia* legt *Bettongia lesueur* hufeisenförmige unterirdische Bauten an, die einen Durchmesser von 30m erreichen können. Bewohnt wird dieser Bau von einem Männchen mit Harem, die Sozialität unter den Individuen ist hoch. Der Rückgang an Individuen von *Bettongia lesueur* hat landschaftsökologische Folgen, da diese Art eine Schlüsselrolle bei der Verteilung von Nährstoffen im Boden übernimmt (NOBLE 2007).

3.6. Ohr der Mammalia

3.6.1. Reichert-Gauppsche Theorie

Ein besonderes Exklusivmerkmal heutiger Säugetiere ist der Aufbau des Mittelohrs, bestehend aus den drei Gehörknöchelchen Hammer (Malleus), Amboss (Incus) und Steigbügel (Stapes). Diese übertragen den auf das Trommelfell gelangten Schall in Richtung des ovalen Fensters des Innenohres. Bei rezenten adulten Säugetieren besteht zwischen den drei Gehörknöchelchen und dem Dentale keine Verbindung. Malleus, Incus und Stapes liegen in einer ossifizierten Kapsel, der Paukenhöhle, welche Richtung Auris externa durch das Trommelfell begrenzt wird. Dieses wird durch den knöchernen Trommelfelling (Ectotympanon) gespannt (FLEISCHER 1970; PENZLIN 2009; ULLRICH 2012). In der Literatur wird diese Anordnung als „definitive mammalian middle ear“ (DMME) bezeichnet (JI 2009; MARTIN & RUF 2009) (Abb. 4 C). Allerdings findet sich bei der frühen Individualentwicklung heutiger Säugetiere eine knorpelige Verbindung zwischen den Vorläuferstrukturen des Mittelohrs und dem Dentale, der so genannte Meckelsche Knorpel. Diese bei rezenten Säugetieren nur noch rudimentär vorhandene und sich im Laufe der Ontogenese rückbildende Struktur übernahm bei frühen Säugetieren eine „tragende“ Rolle. Bei einigen dieser frühen Vertreter sind die Gehörknöchelchen mit dem nicht zurück-

gebildeten, jedoch ossifizierten Meckelschen Knorpel und somit mit dem Unterkiefer verwachsen (MARTIN & RUF 2009). Andere ursprüngliche Vertreter weisen zwar einen verknöcherten Meckelschen Knorpel, aber keine Verbindung zu den Mittelohrstrukturen auf. Diese im Detail recht unterschiedlichen Konstruktionen, bei denen kein Kontakt zwischen Mittelohrstrukturen und Dentale besteht, werden alle als „transitional mammalian middle ear“ (TMME) zusammengefasst (Abb. 4 B). Als indirekter Hinweis auf die Anwesenheit eines Meckelschen Knorpels, welcher fossil nicht immer erhalten ist, wird die Meckelsche Rinne, an der Innenseite des Unterkieferastes, gedeutet. Das in Abb. 4 weiters gezeigte, „mandibular middle ear“ (MME) (MENG et al. 2011) zeigt ein Stadium ausgestorbener Mammaliaformes, bei dem die späteren Gehörknöchelchen in der Mandibulargrube liegen (ULLRICH 2012).

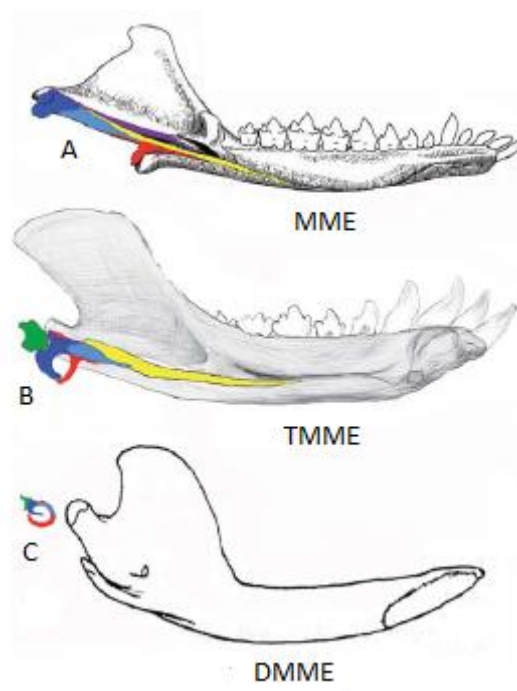


Abb. 4: Aufbau unterschiedlicher Unterkiefer ausgestorbener Säugetiere. rot: Ectotympanon bzw. Angulare, gelb: ossifizierter Meckelscher Knorpel, hellblau: vorderer Prozess des Malleus, dunkelblau: Körper des Malleus bzw. Artikulare, grün: Incus, aus MENG et al. (2011).

A: mandibular middle ear

B: transitional mammalian middle ear

C: definitive mammalian middle ear

J. F. Meckel, Begründer der Lehre der Teratologie, beschäftigte sich bei seinen Untersuchungen auch mit dem menschlichen Unterkiefer und dessen ontogenetischer Entwicklung (MECKEL 1827). Der Anatom Reichert postulierte zwischen den Strukturen Quadratum und Artikulare (bei Fischen, Amphibien und Reptilien noch Bestandteile des primären Unter-

kiefers) und den Gehörknöchelchen Incus und Malleus eine homologe Verbindung (REICHERT 1937). Der Stapes entspricht der Reichert-Gauppschen Theorie nach der auch schon bei Amphibien, Reptilien und Vögeln vorhandenen Columella auris.

Zusammengefasst entwickelt sich aus dem 1. Kiemenbogen, dem Mandibularbogen, das Mandibulare, welches dem Dentale, dem späteren Unterkiefer, homolog ist. Ebenfalls aus dem 1. Kiemenbogen entwickelt sich das Palatoquadratum, welches dem tragenden Element des sekundären Kiefergelenks, dem Squamosum, homolog ist. Aus dem 2. Kiemenbogen, dem Hyoidbogen, geht das Hyomandibulare hervor, welches der im primären Kiefergelenk liegenden Columella und somit dem im sekundären Kiefergelenk liegenden Stapes homolog ist. Ebenfalls aus dem Hyoidbogen geht das Ceratohyale hervor, homolog dem Quadratum, welcher später als homologe Struktur dem Incus gegenüber anzusehen ist. Das Artikulare ist die dem Malleus, das Angulare die dem Tympanicum homologe Struktur (ULLRICH 2012) (Abb. 5).

Fossil zeigen Therapsiden ein frühes Stadium dieses Umbauprozesses und weisen eine Größenreduktion der postdentalen Strukturen auf. Nach der Reichert-Gauppschen Theorie kam es caudal zu einer Ausdehnung des Dentale und schließlich zum funktionellen Zusammenschluss mit dem Squamosum. Das Angulare bildete einen caudalen Fortsatz, welcher sich später zum Ectotympanicum weiterentwickelte. Wie schon erwähnt, kam es bei einigen Vertretern der Therapsiden zu einer Zwischenlösung, zu einer Ausbildung eines doppelten Kiefergelenks (KEMP 2005). Das seitlich gelegene Squamosum-Dental-Gelenk übernahm die Kaufunktion, wodurch die innen liegenden Elemente des ursprünglich primären Gelenks frei wurden. *Morganucodon* gilt als frühester Vertreter, bei dem die knöchernen Elemente Angulare, Articulare, Präarticulare und Quadratum ausschließlich Bestandteile des Hörapparates waren, vollständig befreit von der Kaufunktion (ULLRICH 2012).

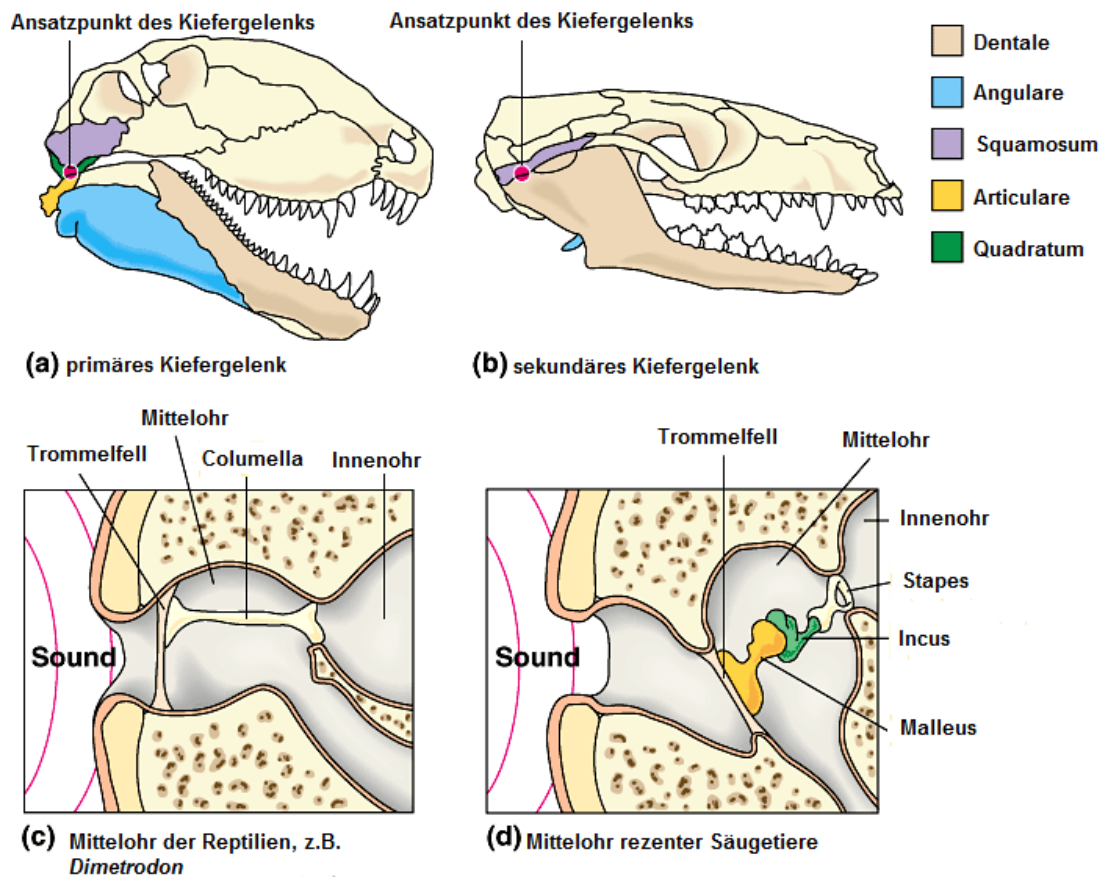


Abb. 5: Schematische Gegenüberstellung des a) primären Kiefergelenks bei z.B. Reptilien und b) sekundären Kiefergelenks bei Säugetieren. Farblich dargestellt ist die Homologisierung der einzelnen Kieferelemente nach Reichert und Gaupp. Darstellungen c) und d) zeigten die entsprechenden Innenansichten. Verändert, aus CAMPBELL (2006).

Somit gilt *Morganucodon* als Beleg für die Entwicklung vom MME hin zum DMME (MENG et al. 2011; 2014). Aktuelle Untersuchungsergebnisse bei mesozoischen Säugetieren deuten allerdings nicht auf eine geradlinige Entwicklung des „definitive mammalian middle ear“, sondern auf eine Vielzahl von evolutiven, voneinander getrennten Parallelentwicklungen hin. Es scheint, als ob es zahlreich und innerhalb verschiedener Säugetierlinien unabhängig voneinander zur Bildung eines sekundären Kiefergelenks kam (LUO 2007). Möglich wäre allerdings auch eine einmalige DMME-Entwicklungsgeschichte mit zahlreichen anschließenden Rückbildungsprozessen, so genannte Pädamorphosen (ULLRICH 2012). Trotz alternativer Theorien, die sich mit der Homologisierung der Säugetier-Kieferelemente auseinandersetzen, gilt die Reichert-Gaupsche Theorie aktuell als die am meisten anerkannte (TAKECHI & KURATANI 2011).

Der Ansatz der Reichert-Gauppsche-Theorie wird auch durch zahlreiche ontogenetischen Untersuchungen der Kiefer- und Ohrenregionen gestützt (McCLANE 1939; MÜLLER 1967; EKDALE 2005). Im Gegensatz zu neugeborenen Eutheria besitzen neugeborene Metatheria kein sekundäres Kiefergelenk. Beuteltiere werden mit einem primären Kiefergelenk geboren (MAIER 1987; FILAN 1991). Erst im Laufe ihrer Ontogenese entwickeln sie aus dieser Vorläuferstruktur ein vollkommen funktionstüchtiges sekundäres Kiefergelenk, das dem der Eutheria gleich ist. Die Idee, aus diesem frühen Entwicklungsgeschehen einen Grundplan der frühen Säugetierentwicklung abzuleiten, lag nahe. Die Entwicklung der einzelnen knorpeligen bzw. knöchernen Schädelelemente finden heterochron, zu unterschiedlichen Zeitpunkten und mit individuell unterschiedlichen Geschwindigkeiten statt (KOYABU et al. 2013). Selbst innerhalb der Metatheria ist das Ontogeneseniveau einzelner Strukturen innerhalb der Ordnungen sehr variabel (ASHWELL & SHULRUF 2013). So ist das Vestibularorgan zum Zeitpunkt der Geburt bei Dasyuridae kaum entwickelt, während Peramelidae mit einem nahezu vollständigen Vestibularorgan geboren werden. Das höchste Entwicklungsniveau dieses Sinnesorgans zum Zeitpunkt der Geburt zeigen die Diprotodontia (ASHWELL & SHULRUF 2013). Auch bei neuronalen und morphologischen Interaktionen unterscheiden sich Meta- von Eutheria. Bei Eutheria entwickelt sich das Zentralnervensystem schneller. Im Gegensatz zu den Eutheria finden bei den Metatheria einige ontogenetische Vorgänge vor Abschluss der Entwicklung des Zentralnervensystems statt, so z.B. die Anlage zu Ossifikation des Dentale und Prämaxillare (SMITH 1996). Inwieweit es sich um ursprüngliche oder sekundär erworbene Merkmale handelt, ist noch unklar. Diese vorgezogenen Entwicklungen könnten mit der oben erwähnten Ernährungssituation der neugeborenen Beuteltiere zusammenhängen (SMITH 1996). Der Zungenmuskel differenziert als erster Muskel des Schädels, dies ist eine Gemeinsamkeit unter Meta- und Eutheria (SMITH 1996).

3.6.2. Mittelohr

3.6.2.1. Funktion und Morphologie

Die zentralen Bestandteile der Mittelohrregion sind die schon erwähnten drei Gehörknöchelchen Malleus, Incus und Stapes, welche sich in einer luftgefüllten Höhle, der Cavum tympani (Paukenhöhle) befinden. Die Funktionen der drei Gehörknöchelchen liegen erstens in der Weiterleitung mechanischer Schwingungen und zweitens in der Signalverstärkung dieser Vibrationen. Die Verstärkung des Signals ist erforderlich, da am Fenestra vestibularis die weitergeleiteten Vibrationen in Endolymphe übergehen und dieses flüssige Medium einen höheren Schalldruck-Widerstand bietet als Luft. Die Verstärkungseffekte beruhen einerseits

auf einer hebelartigen Konstruktion der Gehörknöchelchenkette und andererseits auf einer Konzentration des Signals, hervorgerufen durch eine Flächendifferenz zwischen dem Durchmesser des Trommelfells und dem der Basis stapedis.

Der Durchmesser des Trommelfells ist ein Kompromiss unterschiedlicher physikalischer Rahmenbedingungen. Eine größere Fläche kann einerseits mehr akustische Energie aufnehmen, andererseits müssen die an die Energie angepassten Gehörknöchelchen dadurch massiver gestaltet sein, was wiederum eine Reduktion der Bewegungsfreiheit wie auch der Empfindlichkeit hohen Frequenzen gegenüber zur Folge hat (NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006). Form und Gewicht eines Körpers haben direkten Einfluss auf die Frequenzen, die dieser weiterleiten kann. Da die drei Gehörknöchelchen über die meiste Masse im Bereich des Mittelohrs verfügen, sind sie hauptverantwortlich für den Frequenzbereich, der durch dieses System weitergeleitet wird (SHAW & STINSON 1983). Neben Form und Gewicht sind auch die Bewegungsfreiheit der einzelnen Gehörknöchelchen zueinander, sowie deren konstruktionsbedingte Steifigkeit entscheidend (FLEISCHER 1973). Auch einzelne Strukturen, wie z.B. das Pars transversalis mallei bzw. der Crus longum incudis, übertragen aufgrund unterschiedlicher Längen und daraus resultierend verschiedener Momente, unterschiedliche Frequenzen. So setzt die Masse der Gehörknöchelchen der Frequenz ein Limit (FLEISCHER 1978). Das individuelle Audiogramm eines Individuums ist nicht ausschließlich von der Konstruktion des Mittelohrs abhängig. Das äußere Ohr, die Form der Ohrmuschel, falls vorhanden, das Mitwirken der beiden Mittelohrmuskeln, Musculus tensor tympani und Musculus stapedius, sowie die Cochleakonstruktion sind für die Frequenzen, die letztlich interpretiert werden, ebenfalls entscheidend (COLEMAN & COLBERT 2010).

Das Vermögen, hochfrequente Töne zu hören (über 15kHz), hat sich unter den Wirbeltieren nicht oft entwickelt und kann als Exklusivmerkmal der Säugetiere beschrieben werden (NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006). Anatomische Untersuchungen der Mittel- und Innenohrelemente an Fossilien von *Morganucodon* zeigen, dass Hochfrequenzhören bei den frühesten Vertretern der Säugetiere bereits möglich war. Somit kann diese Fähigkeit als ein ursprüngliches Merkmal interpretiert werden (FLEISCHER 1978; ROSOWSKI 1992). Der Vorteil des Hörens hochfrequenter Töne dürfte in erster Linie mit der Orientierung im Dunkeln (Echoortung) und mit innerartlicher Kommunikation (außerhalb des Hörbereichs der körperlich größeren Prädatoren) zusammenhängen (HEFFNER & HEFFNER 1985; NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006).

Was die Qualität des Hörens betrifft, unterscheiden sich die Beuteltiere von den gut untersuchten Plazentatieren praktisch nicht (HYRTL 1845; DORAN 1879; FLEISCHER 1978; REIMER 1995). Weder beim Größenverhältnis Körpergröße zur Größe der Gehörknöchelchen, noch bei der möglichen Frequenzauflösung lassen sich merkbare Unterschiede finden. Auch die Regel, nach der die Größe der Gehörknöchelchen mit zunehmender Körpergröße abnimmt, sowie die Tatsache, dass dabei die Gehörknöchelchen untereinander konstant bleiben, finden sich bei Meta- wie Eutheria (NUMMELA 1995). Die Anpassung an tiefere Frequenzen dürfte später und unabhängig voneinander entstanden sein. Die Adaptionen hierbei betreffen vor allem die Steifigkeit des Trommelfells sowie die Morphologie der Gehörknöchelchen (FLEISCHER 1973; 1978; ROSOWSKI 1992; Meng & FOX 1995; MASON 2003; COLEMAN & COLBERT 2010). Ob und inwieweit Musculus tensor tympani und Musculus stapedius eine Mitwirkung bei der Reduktion des Frequenzbereichs hatten, ist unklar.

Nach außen hin ist das Mittelohr durch das elastische, schalldruckaufnehmende Trommelfell abgegrenzt, welches konisch nach innen gewölbt, einem Trichter ähnlich gespannt, vorliegt. Das Tympanicum, eingebettet in Bindegewebe, umkreist als knöcherne Struktur das Trommelfell und bietet diesem an der ihm zugewandten Kante, am so genannten Trommelfelling, eine Ansatzstelle (FLEISCHER 1978).

Der erste Gehörknochen nach der Auris externa ist der Malleus (Abb. 6). Sein Manubrium ragt in das Zentrum des Trommelfells. Der Hammer wird an dieser Stelle primär in Schwingung versetzt. Diese wird über die Pars transversalis mallei Richtung Gelenkteil des Malleus weitergegeben und dort an den Incus abgeleitet. Dorsal der Pars transversalis mallei befindet sich der Fortsatz Processus muscularis mallei, welcher als Ansatzstelle für den Musculus tensor tympani dient. Nicht alle Säugetiere verfügen über diesen Muskel. Bei einigen Vertretern unterschiedlicher Ordnungen kommt es, vor allem bei subterranean Lebensweise, zu einer Reduktion dieses Muskels, z.B. bei Notoryctidae, Talpidae und Spalacidae (MASON 1999; 2006; MASON et al. 2008). Das Goniale kann reduziert, verdreht oder auch mit dem Tympanicum verwachsen sein.

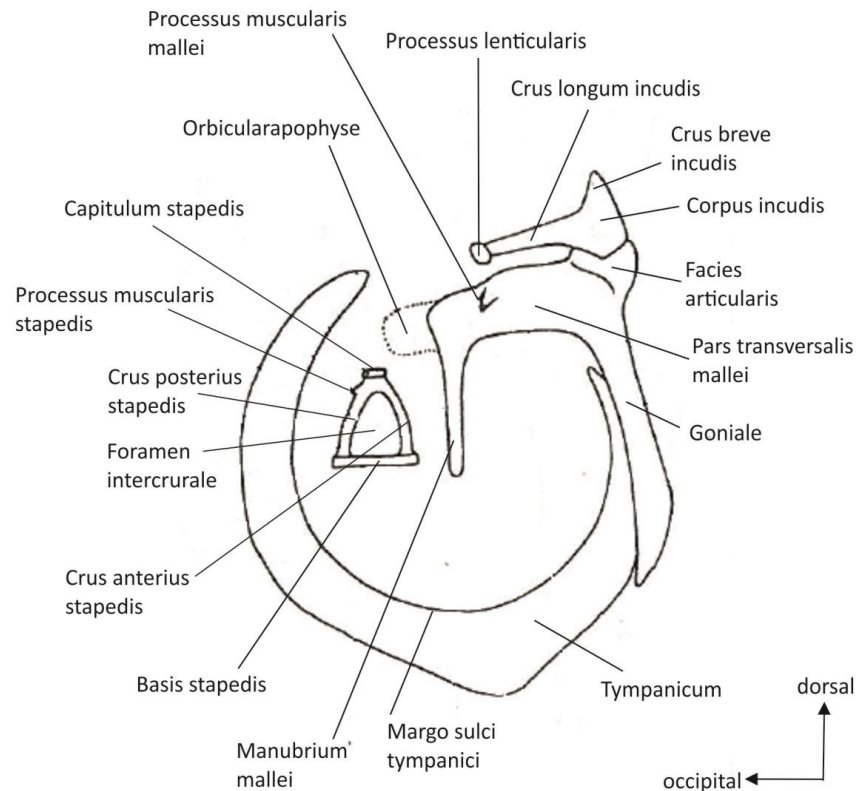


Abb. 6. Schematische Darstellung des Mittelohres eines Beuteltieres, aus FLEISCHER (1973).

Der nachkommende Gehörknochen, der Incus, sitzt oft mehr oder weniger sattelförmig und gelenkig verbunden auf dem Malleus und gibt die aufgenommenen Vibrationen über das Crus longum incudis und schließlich über den Processus lenticularis an das Capitulum stapedis des Stapes weiter (WESTHEIDE 2015). Bei einigen Eutheria, vor allem bei der Ordnung Rodentia (z.B. Chinchilidae), kann es zu einem Verschmelzen des Malleus und des Incus kommen. Auch wenn die Funktion dieser Verschmelzung noch unbekannt ist, kann eine Degenerationserscheinung aufgrund der ausgezeichneten Hörfähigkeit dieser Tiere ausgeschlossen werden (FLEISCHER 1978). Die Form des Incus führt zu einer annähernd 90° Drehung der Schwingungsebene, von der Sagittalebene in die Frontalebene.

Das letzte Glied der Gehörknöchelchenkette ist der Stapes. Dieser, bei keinem Säugetier mit dem Felsenbein in Kontakt stehende Knochen, ist über ein knorpeliges Gewebe mit dem Incus verbunden. Ein großer Unterschied zwischen dem Stapes und der ihm homologen Struktur Columella ist die zumeist vorhandene Zweischenkeligkeit des Steigbügels (FLEISCHER 1978; SIM et al. 2013). Das dazwischenliegende Foramen intercrurale diente ursprünglich dem Durchgang der Arteria stapediale, welche maßgeblich für die Blutversorgung des

Gehirns verantwortlich war (FLEISCHER 1978). Bei frühen Säugetieren, die ausschließlich kleine Körper hatten, war die Versorgung des Gehirns über diese Arterie lebensnotwendig. Die zunehmende Körpergröße der Mammalia und die damit einhergehende Vergrößerung des Kreislaufsystems hatte zur Folge, dass die Arteria stapediale die Innenwände des Foramen intercrurale berührte und damit den Hörvorgang durch Störgeräusche (z.B. Herzschlag) beeinflusste. Ab einer gewissen Körpergröße ist das Foramen intercrurale für die versorgende Arterie zu eng. In der Entwicklungsgeschichte der Säugetiere fanden daher entsprechende Anpassungen statt, die Arterie wurde reduziert und es entwickelten sich arterielle Alternativversorgungen (TANDLER 1902). Das Foramen intercrurale ist bei den größeren Säugetieren noch als Rudiment vorhanden, eine Arteria stapediale liegt nicht mehr vor.

Das rudimentär vorhandene Foramen findet sich nach wie vor bei den meisten Säugetieren. Vermutlich hat die damit verbundene Zweischenkeligkeit des Stapes einen positiven Einfluss auf die Qualität des Hörens (SIM et al. 2013). Bei der säulenartig aufgebauten und im Zentrum der Basis stapedis ansetzenden Columella kommt es zu schwingungsbeeinflussenden Biegungen der Basis stapedis. Der zweischenkelige Stapes überträgt die Vibrationen über einen Bogen gleichmäßig an den Rand der Basisplatte. Bei einigen Vertretern der Meta- und Eutheria (Beutelmull, Silbermull, Faultier, ...) finden sich Columella-artige Steigbügelknochen. Dabei handelt es sich vermutlich um sekundäre Adaptionen (FLEISCHER 1978; SIM et al. 2013).

Der Processus muscularis stapedis dient dem zweiten Muskel des Mittelohrs, dem Musculus stapediatus, als Ansatzstelle. Dieser ist in der Lage das Gehör vor Schädigung in Folge eines hohen Schalldrucks zu schützen, indem er mittels Kontraktion die Übertragung der Vibrationen reduziert (PENZLIN 2009).

Die Basis stapedis ist die Verbindungsstruktur zwischen dem Mittelohr und dem Innenohr und überträgt die Vibrationen über das ovale Fenster an die Endolymphe der Cochlea. Der Stapes wird durch ein ringförmiges Ligament in Position gehalten.

Ein mit dem Tympanicum verwachsener Malleus gilt als ursprüngliches Merkmal bei Metatheria (u.a. Vertreter der Didelphidae und Macropodidae). Diese Verwachsung kann auch bei Vertretern der Eutheria (u.a. Soricidae, Dasypodidae, Pteropodidae) beobachtet werden (Abb. 7 A) (FLEISCHER 1978). Darstellung C in Abb. 7 entspricht dem aus Typ A hervorgegangenen, so genannten frei beweglichen Typ, der Malleus hat keine Verbindung mit dem Tympanicum und ist vor allem bei Tieren, die über ein in Relation zur Körpergröße,

großes Trommelfell verfügen, zu finden. Der Mikrotyp (D) weist eine feste Verbindung zwischen Goniale des Malleus und dem Tympanicum auf und findet sich bei Tieren, die einen im Verhältnis zur Körpergröße kleinen Trommelfelldurchmesser besitzen, z.B. Chiroptera, Rodentia und Soricidae (FLEISCHER 1978). Ein exklusives Merkmal des Mikrotypus ist die Apophysis, eine occipital gelegene Struktur der Pars transversalis mallei (FLEISCHER 1978; MASON 2012). Typ B entspricht einer Übergangsform zwischen dem ursprünglichen Typ und dem frei beweglichen Typ. Das Goniale ist typischerweise weniger ausgeprägt, jedoch noch mit dem Tympanicum verwachsen. Ein weiterer auffälliger Unterschied zwischen Typ A und Typ C ist das Größenverhältnis zwischen dem Malleus und dem Incus. Während beim ursprünglichen Typ der Incus verhältnismäßig klein vorliegt, kann dieser, auf seine Masse bezogen, beim frei beweglichen Typ den Malleus übertreffen. Der Mikrotyp ist für die Wahrnehmung hoher Frequenzen angelegt (NUMMELA 1995).

Die Abbildung der Entwicklungslinie vom ursprünglichen Typ hin zum frei beweglichen Typ (A bis C) zeigt deutlich eine Reduktion des Goniale. Eine genaue Abgrenzung der einzelnen Typen ist in der Praxis schwierig, da größere Vertreter des Microtyps (u.a. Igel) kaum noch eine Apophyse aufweisen. Gleichzeitig sehen Mittelohrstrukturen einiger Beuteltiere dem Mikrotypus ähnlich (SANCHEZ-VILLAGRA et al. 2002).

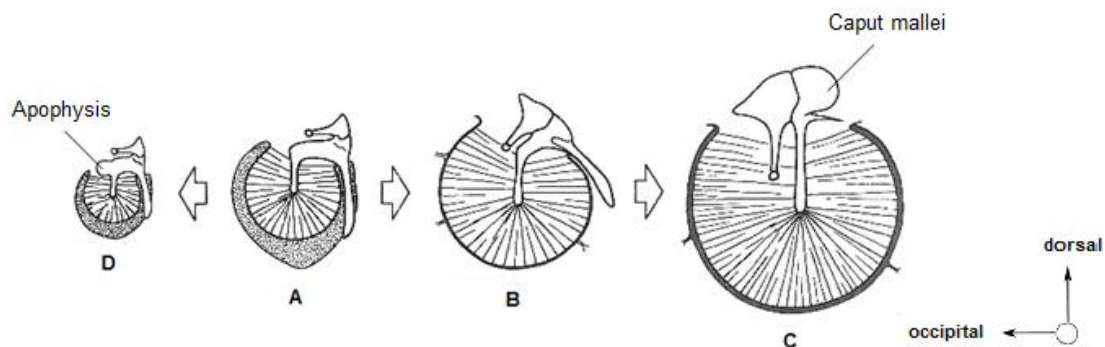


Abb. 7: Darstellung unterschiedlicher Entwicklungslinien der Mittelohrknochen bei Säugetieren. Der Stapes fehlt in dieser Abbildung. Aus Fleischer (1978).

- A: ursprünglicher Typ
- B: Übergangstyp
- C: frei beweglicher Typ
- D: Mikrotyp

Ebenfalls ist eine Reduktion Pars transversalis mallei zu beobachten, sodass letztlich das Manubrium an die Gelenkfläche stößt. Damit einhergehend ist eine 90° Drehung der immer größer werdenden Gelenkfläche zwischen Malleus und Incus Richtung occipital zu erkennen. Die bei Typ C an dorsaler Seite des Malleus gelegene massige, runde Struktur wird als Caput mallei bezeichnet.

3.6.2.2. Funktionsmorphologische Anpassungen-Mittelohr

Die inzwischen zahlreichen Untersuchungen an Mittelohrstrukturen legen nahe, dass die Formen und Größen einzelner Gehörknöchelchen in erster Linie mit der zu leitenden Frequenz in Zusammenhang stehen (MASON 2003, 2012; NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006). Zwar lassen sich Gemeinsamkeiten finden, so verfügen subterrane Tiere wie *Eremitalpa granti* (Wüstengoldmull), *Chrysochloris asiatica* (Kapgoldmull), *Chrysospalax villosus* (Riesengoldmull) sehr häufig über einen massiven Malleus. Dieser Umstand wird allerdings mit der besseren Aufnahme von, durch den Erdboden geleiteter, tiefer Frequenzen in Zusammenhang gebracht (MASON 2003, 2012; NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006).

3.6.3. Innenohr

Das Innenohr der Säugetiere setzt sich aus zwei voneinander unabhängigen Systemen zusammen. Dorsal befindet sich das Vestibularorgan, die gewundene Cochlea befindet sich auf der gegenüberliegenden, ventralen Seite, siehe Abb. 8. Detaillierte Erläuterungen des Hörvorgangs, der Frequenzauflösung und der neuronalen Verbindungen werden in dieser Arbeit, aufgrund der umfangreichen und teilweise komplizierten Physiologie dieses Apparates, nur peripher beschrieben. Für genauere Informationen siehe PENZLIN (2009).

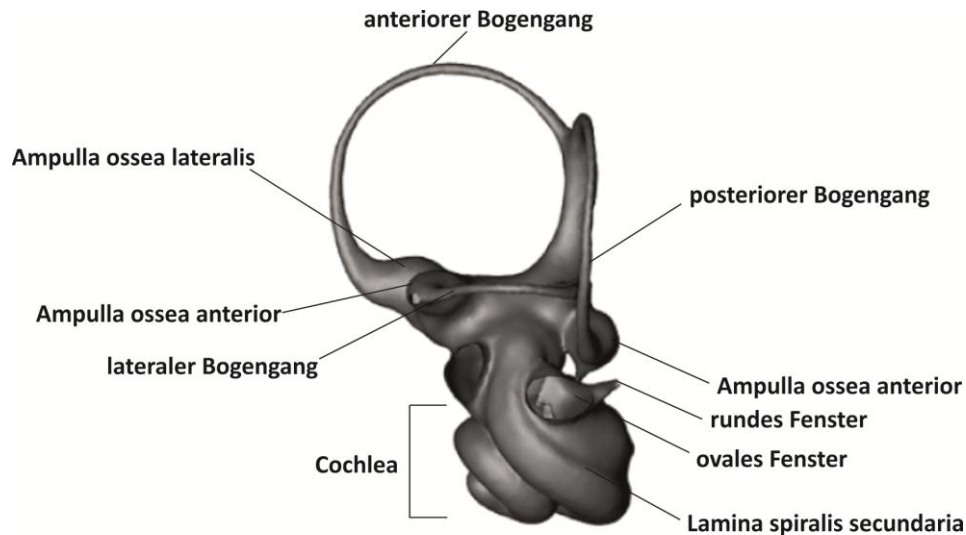


Abb. 8: Rekonstruktion eines Beuteltier-Innenohrs von *Dendrolagus* sp., Verändert, aus SCHMELZLE et al. (2007).

3.6.3.1. Vestibularorgan

Das Vestibularorgan ist für eine korrekte Lageorientierung im Raum verantwortlich. Zu diesem Sinnesorgan gehören die drei knöchernen Bogengänge: der anteriore Bogengang (ASC: anterior semicircular canal), der posteriore Bogengang (PSC: posterior semicircular canal) und der laterale Bogengang (LSC: lateral semicircular canal). Das so genannte knöcherne Labyrinth (der Name bezieht sich auf die Bogengangstruktur) umgibt das innen gelegene häutige Labyrinth. Jeder der drei Bogengänge ist mit Endolymphe gefüllt und weist an einem Ausgang eine Ampulle auf. Innerhalb dieser befinden sich Haarzellen (Sinneszellen), deren Spitzen in eine gallertige Masse, die Cupula, ragen. Kommt es zu einer Rotationsbewegung, reibt die Endolymphe an der Cupula, welche dadurch eine Bewegung erfährt, die von den Haarzellenspitzen registriert wird (PENZLIN 2009; PATTON & THIBODEAU 2015). Aufgrund der Trägheit der endolymphatischen Flüssigkeit werden die Haarzellen entgegen der Drehbewegung geschert (SCHMIDT et al. 2000). Das Vestibularorgan beinhaltet weiters, ventral der Bogengänge, den Utriculus und den Sacculus. In deren Innerem liegt je ein Sinnespolster, Macula utriculi bzw. Macula sacculi. Diese, ebenfalls mit Endolymphe gefüllten Sinnesorgane übernehmen die Messung der Linearbeschleunigung, wobei der Utriculus für die Horizontalebene und der Sacculus für die Vertikalebene verantwortlich ist. Die Fortsätze (Stereozilien) der Sinneszellen ragen ebenfalls in eine gallertartige Masse (Statolithenmembran), welche in diesem Fall Otolithen beinhaltet (PENZLIN 2009). Otolithen sind bei Säugetieren kleine Kalziumkarbonatkristalle, die für

eine höhere Dichte der Gallerte sorgen. Bei linearer Beschleunigung werden die Stereozilien durch die gallertige Masse bewegt, und deren Sinneszellen registrieren auf diese Weise die entsprechende Bewegung. Neben Fischen und Amphibien erweist sich auch bei Vertretern der Lagomorpha der Sacculus als entbehrlich im Sinne der Lageorientierung (PENZLIN 2009).

Im Normalfall steht das Vestibularorgan über fünf Öffnungen mit den Bogengängen in Verbindung: dem Crus commune, einer Verschmelzung des lateralen Teils des posterioren Bogengangs mit dem occipitalen Teil des anterioren Bogengangs, dem medialen Ausgang des lateralen Bogengangs, und den drei Öffnungen zu den Ampullae. Bei einigen Meta- und Eutheria kommt es zur Bildung eines sekundären Crus commune. Hierbei vereinigen sich lateraler und posteriorer Bogengang. In beiden Fällen (Crus commune und sekundäres Crus commune) stehen die Bogengänge üblicherweise ab der Vereinigung in direkter Verbindung zueinander (GRAY 1908; ROMER & PARSONS 1986).

Der aus dem Innenohr ziehende Aquaeductus vestibule ist Teil des Vestibularorgans und entspringt nahe dem Sacculus. Es handelt sich im Weiteren um einen Richtung Felsenbein ziehenden und blind endenden Kanal, den Ductus endolymphaticus (STRUTZ & MANN 2010).

3.6.3.2. Cochlea

Die Bezeichnung Cochlea (Gehörschnecke) bezieht sich auf die Schneckenhaus-ähnliche Form dieser Struktur. Bei Meta- und Eutheria variiert die Schneckenwindungszahl, liegt aber typischerweise über zwei vollen Umdrehungen, beim Menschen sind es über 2,5 Windungen (SPOOR & ZONNEVELD 1998). Rezente Vertreter der Didelphimorphia weisen geschlossen eine Windungszahl von über 2 auf (HOROVITZ 2009). Alle bisher untersuchten Australidelphia, abgesehen von *Notoryctes*, *Vombatus* und *Dendrolagus* haben eine Windungsanzahl von über 2,5 Umrundungen. Bei den dreien handelt es sich hierbei vermutlich um ein apomorphes Merkmal (GRAY 1907; SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). Frühe Vertreter der Säugetiere aus der Kreidezeit zeigen eine geringe Anzahl an Schneckenwindungen von 1,5 Umdrehungen (HOROVITZ 2009). Fossile Metatheria die phylogenetisch nahe der Familie Didelphidae positioniert sind weisen ebenfalls 1,5 Umdrehungen auf (HOROVITZ 2009). Eine hohe Zahl an Windungen wird als abgeleitetes Merkmal interpretiert (MENG & FOX 1995). Mit einer Schneckenwindungszahl von 1,6 - 2 zeigen die im Miozän ausgestorbenen Peradectidae (nahe Verwandte der Didelphidae) vermutlich ein Übergangsstadium zwischen ancestraler und rezenter Aus-

prägung der Cochlea. Fossilien der vor etwa 20 Mio. Jahren ausgestorbenen Herpetotheriidae (Abb. 1) weisen eine Windungszahl von 1,6 auf (HOROVITZ 2009).

Neben phylogenetischen Informationen beinhaltet die Form der Cochlea auch funktionelle Anpassungen, da die Länge der Gehörschnecke (bzw. des Cortischen Organs) in direktem Zusammenhang mit den Frequenzen steht, die von einem Individuum gehört werden können (WEST 1985; VATER & KÖSSL 2010).

Die Cochlea beinhaltet das für den Hörvorgang unerlässliche Sinnesepithel, das Cortische Organ. Abbildung 9 zeigt einen Querschnitt durch die Gehörschnecke. Deutlich erkennbar sind drei Hohlräume: Scala vestibuli, Scala media und Scala tympani. Die äußeren beiden sind mit Perilymphe, einer natriumreichen Flüssigkeit, gefüllt. Endolympe, eine kaliumreiche Flüssigkeit, befindet sich in der Scala media. Die Vibrationen werden vom Trommelfell und den Gehörknöchelchen kommend über das Ovale Fenster an die Scala vestibuli weitergeleitet. Die daraus resultierende Bewegung der Perilymphe ist abhängig von der Intensität des eingehenden Signals. Ausschließlich starke Schwingungen führen zu einer Flüssigkeitsbewegung bis zur Spitze der Cochlea (Helicotrema). An der Spitze befindet sich der Übergang zwischen Scala vestibuli und Scala tympani (CAMPBELL & REECE 2006; PATTON & THIBODEAU 2015).

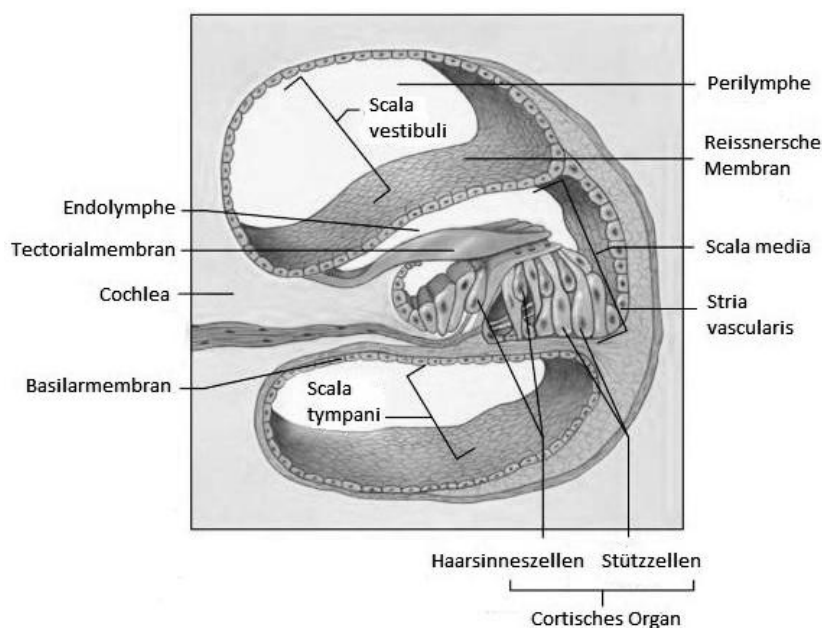


Abb. 9: Schematische Darstellung eines Querschnitts durch die Cochlea. Verändert Verändert, aus PATTON & THIBODEAU (2015).

Das Cortische Organ liegt zwischen den beiden Hohlräumen, an der unteren Basis der Scala media. Die Stria vascularis der Scala media ist für eine Aufrechterhaltung der chemischen Zusammensetzung der Endolymphe verantwortlich. Zwischen Scala vestibuli und Scala media liegt die Reissnersche Membran, welche die beiden Kammern voneinander trennt. Mit Hilfe dieser nachgiebigen Membran ist es möglich, Auslenkungen, welche die Scala vestibuli erfährt, direkt auf die Scala media zu übertragen. In weiterer Folge kommt es somit zu Bewegung der Basilarmembran, welche das Cortische Organ trägt. Es folgt eine Bewegung zwischen der Tectorialmembran und den darunter liegenden Haarzellen im Sinnesepithel, welche dadurch eine Scherung erfahren und somit erregt werden (PENZLIN 2009). Über die darunter liegende Basilarmembran wird die Perilymphe der Scala tympani in Bewegung versetzt. Aufgrund der Tatsache, dass sich Flüssigkeiten nicht komprimieren lassen, müssen diese Bewegungen ausgeglichen werden. Dies geschieht final am Fenestra cochleae (am runden Fenster).

3.6.3.3. Funktionsmorphologische Anpassungen-Innenohr

Die Morphologie der Bogengänge steht in direktem Zusammenhang mit der Lokomotion eines Säugetiers. Die Anforderungen an den Gleichgewichtssinn sind bei gleitenden, kletternden oder grabenden Tieren verschieden, was sich in unterschiedlichen Formen der einzelnen Bogengänge manifestiert (SPOOR & ZONNEVELD 1998; SCHMELZLE et al. 2007). Eine unterschiedliche Gestaltung lässt sich auch innerhalb einer Lokomotionsvariante feststellen. Zum Beispiel kann aufgrund von Untersuchungen dieser Struktur dem ausgestorbenen Riesenfaultier (*Megatherium*) eine dreimal höhere Agilität gegenüber rezent vorkommenden Faultieren zugesprochen werden (BILLET et al. 2013). Fossorial lebende Vertreter der Rodentia zeigen gegenüber arborealen oder gleitenden Verwandten einen größeren Durchmesser des lateralen Bogengangs (PFAFF et al. 2015). Weitere Untersuchungen zeigen charakteristische Zusammenhänge, ebenfalls den lateralen Bogengang betreffend, bei aquatischen und terrestrischen Säugetieren (EKDALE 2013). SPOOR et al. (1994) fand Übereinstimmungen zwischen der Bogengangmorphologie und der Entwicklung des aufrechten Ganges bei *Homo sapiens*. Neben der Form und Größe der einzelnen Bogengänge scheinen auch ihre jeweilige Position und die Winkel, die ihre Ebenen zueinander einnehmen als aussagekräftig (PFAFF et al. 2015).

4. Material und Methoden

4.1. Mikro-Computertomographie und 3D-Rekonstruktion

Alle Objekte wurden mittels Mikro-Computertomographie (μ CT) am Institut für Paläontologie, Universität Wien, gescannt (Mikro-CT Scanner 1173 Skyscan) und anschließend mit Hilfe der Software Amira Version 5.4.1. virtuell rekonstruiert. Bei der Computertomographie handelt es sich um eine nicht invasive, zerstörungsfreie Untersuchungsmethode (CZERNY et al. 1997). Der zu scannende Schädel wird zwischen dem Röntgenemitter und dem Röntgendetektor fixiert. Zur senkrechten Ebene rotiert das Objekt nun 180°. Während dieser Rotation werden Röntgenaufnahmen des Objekts produziert. Für die weitere Bearbeitung werden die Aufnahmen, welche aus zweidimensionalen Bildpunkten (Pixel) zusammengesetzt sind, in für die dreidimensionale Objektdarstellung notwendige Äquivalente umgewandelt. Für detaillierte Informationen den Umrechnungsprozess betreffend, siehe SCHWARZ (2012).

4.2. Untersuchtes Material

Für die vergleichenden und funktionsmorphologischen Untersuchungen der Auris media und Auris interna wurden neun mazerierte Beuteltierschädel herangezogen. Alle Schädel stammen aus der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien (Abb. 10, 11 und 12). Eine Auflistung der einzelnen Untersuchungsobjekte sowie weitere Informationen sind Tab. 1 zu entnehmen.

Tab. 1: Auflistung der in dieser Arbeit bearbeiteten Beuteltiere, sowie Informationen zu Fundort, Herkunft, Sammler und Alter der Schädel. W: Wildfang; Z: Tier aus Zoobestand; ?: keine Information vorliegend

Art / Geschlecht	Fundort / Herkunft	Gesammelt von / Jahr
<i>Caluromys philander</i> NMW B 2603 Synt. ♀	Mato Grosso, Brasilien / W	J. Natterer / 1829
<i>Caluromys philander</i> NMW B 2598 ♀	Ipanema, Brasilien / W	J. Natterer / 1822
<i>Caluromys lanatus</i> NMW B 2596 ♂	Mato Grosso, Brasilien / W	J. Natterer / 1829
<i>Philander opossum</i> NMW 1674 ?	St. Catarina, Brasilien / W	F. Steindachner / 1905
<i>Philander opossum</i> NMW 1671 ?	St. Catarina, Brasilien / W	F. Steindachner / 1905
<i>Notoryctes typhlops</i> NMW 68981 ?	Charlotte Waters, S-Austr. / W	F. Steindachner / ?
<i>Echymipera kalubu</i> NMW 30657 ?	Bogia, Neu Guinea / W	R. Pöch / 1904
<i>Trichosurus vulpecula</i> NMW 58024 ♀	Wairarapa, Neuseeland / W	F. Suchentrunk / 1993
<i>Bettongia lesueur</i> NHM 30687 ?	Schönbrunn, Wien / Z	? / 1866

Caluromys philander
NMW B2603 Syntypus



Caluromys philander
NMW B2598

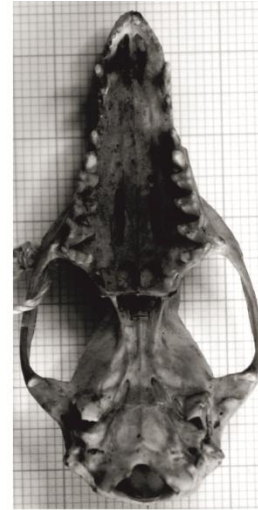


Caluromys lanatus
NMW B2596



Abb. 10: Fotografien des untersuchten Materials, der Maßstab entspricht 10mm, links: Ansicht dorsal, rechts: Ansicht ventral

Philander opossum
NMW 1671



Philander opossum
NMW 1674

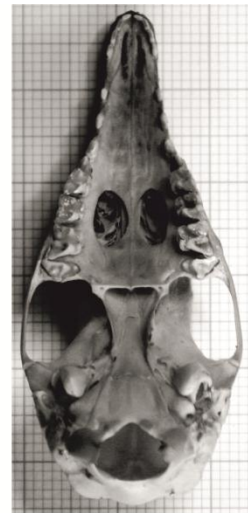


Notoryctes typhlops
NMW 68981

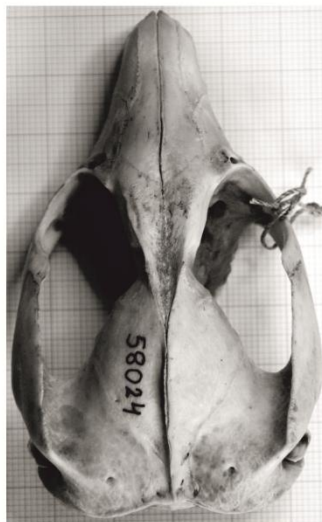


Abb. 11: Fotografien des untersuchten Materials, der Maßstab entspricht 10mm, links: Ansicht dorsal, rechts: Ansicht ventral

Echymipera kalubu
NMW 30657



Trichosurs vulpecula
NMW 58024



Bettongia lesueur
NMW 30687



Abb. 12: Fotografien des untersuchten Materials, der Maßstab entspricht 10mm, links: Ansicht dorsal, rechts: Ansicht ventral

Bei allen Individuen war zumindest eine Schädelseite inklusive dem Innenohr unversehrt, nicht in allen Fällen waren alle Gehörknöchelchen vorhanden. Bei *Philander opossum* (NMW 1674) fehlten beide Mallei, bei *Bettongia lesueur* fehlten Mallei und Inci.

4.3. Definition der Lokomotionsmodi

Die in Tab. 2 definierten Lokomotionsmodi wurden aus SCHWARZ (2012) übernommen. Bei den angegebenen Lokomotionsmodi handelt es sich um die Angaben aus WILSON & MITTERMEIER (2015).

Tab. 2: Definition der Lokomotionsmodi (Verändert, aus SCHWARZ 2012)

Lokomotion	Definition	Farbcode	Art
fossorial	graben für gewöhnlich Gangsysteme, keine subterrane Nahrungsaufnahme	gelb	<i>Philander opossum</i> <i>Echymipera kalubu</i> <i>Bettongia lesueur</i>
arboreal	kletternd bei Flucht-, Schutz-, und Nahrungssuche	rot	<i>Caluromys philander</i> <i>Caluromys lanatus</i> <i>Trichosurus vulpecula</i>
subterranean	Fortbewegung und Nahrungssuche erfolgen unter Erdoberfläche	blau	<i>Notoryctes typhlops</i>

4.4. Morphometrische Untersuchungen

In der vorliegenden Studie werden ausschließlich die Elemente des Innenohrs (Bogengänge, Cochlea) morphometrisch untersucht (Gesamtergebnisse siehe Appendix), die Elemente der Auris media deskriptiv. Die Längenmessungen wurden mit Amira Version 5.4.1. durchgeführt. Um phylogenetische Informationen der Ohrenregion von Beuteltieren erfassen zu können, wurden einzelne Strukturen des Mittel- und Innenohrs miteinander verglichen. Die für die Beschreibung verwendete Nomenklatur basiert auf Untersuchungen von DORAN (1879) und FLEISCHER (1973; 1978). Durch das Erstellen individueller Bogengängebenen war es möglich, die Winkel, in denen die Bogengänge zueinander ausgerichtet stehen, zu messen.

4.4.1. Definition der Messstrecken

Um die individuellen Messerwerte untereinander zu standardisieren und statistisch auswerten zu können, ist es notwendig, eine weitere Messstrecke, die Condylbasallänge, in die Analyse zu integrieren. Es handelt sich hierbei um die Entfernung zwischen den Condyli des caudalen Schädelbereichs und dem vorderen Rand der Incisiven (SCHWARZ 2012).

Winkel zwischen den Bogengängen: Für diese Messung wurden die „best-fitting-Ebenen“ durch jeden Bogengang gezogen, siehe Abb. 13. Anschließend wurde der Winkel zwischen diesen beiden Ebenen gemessen, nach PFAFF et al. (2015).

Durchmesser eines Bogengangs: Es handelt sich hierbei um die Messung des Querschnitts. Gemessen wird an drei unterschiedlichen Positionen, bei 25%, 50% und 75% (Abb. 14 (a)) der Länge eines Bogengangs. Abb. 13. Für die statistische Analyse wird aus diesen Werten ein Mittelwert errechnet, nach PFAFF et al. (2015).

Höhe eines Bogengangs: Die Höhe entspricht der maximalen Entfernung zwischen dem Utriculus und der Innenseite eines Bogengangs (SCHMELZLE et al. 2007). Die Höhe wird an drei unterschiedlichen Stellen gemessen, welche sich auf 25%, 50% und 75% (Abb. 14 (b)) der Länge befinden, die zwischen dem Vestibulum und dem am höchsten gelegenen Punkt auf der Innenseite des Bogengangs liegen (PFAFF et al. 2015).

Querschnitt eines Bogengangs: Der Querschnitt eines Bogengangs wird im rechten Winkel zur entsprechenden Höhe desselben gemessen (SCHMELZLE et al. 2007). Die Messungen erfolgen ebenfalls auf drei Positionen, auf 25%, 50% und 75% der längsten Ausdehnung zwischen dem Urticulus und der Innenseite des Bogengangs (PFAFF et al. 2015) (Abb. 14).

Länge eines Bogengangs: Die Länge eines Bogengangs wird definiert als die Länge der inneren Kurvatur eines Bogengangs (EKDALE 2010). Beim anterioren und posterioren Bogengang wird die Strecke zwischen dem dorsalen Ende des Crus commune bis zum Beginn der Ampullae gemessen (Abb. 13). Die Messstrecke des lateralen Bogengangs zieht sich von Ampulla ossea posterior zur Ampulla ossea lateralis. Sofern ein sekundäres Crus commune vorhanden ist, wird die Länge dieser Struktur in die Längenmessung des jeweiligen Bogengangs mit einberechnet (PFAFF et al. 2015).

Länge der Cochlea: Diese Länge wird als die längste Distanz zwischen dem caudal gelegenen Rand des Ovalen Fensters und dem Apex definiert (PFAFF et al. 2015). Die Messstrecke verläuft außen an der Cochleawand mittig entlang (Abb. 13 gestrichelte Linie).

Radius eines Bogengangs: Der Radius wird, nach SPOOR & ZONNEVELD (1998), nach folgender Gleichung berechnet:

$$R(r) = \frac{(0,5 * (\text{Höhe (des Bogengangs)} + \text{Breite (des Bogengangs)}))}{2}$$

Anzahl der Cochleawindungen: Die Cochleawindungen werden aus ventraler Sicht gezählt. (PFAFF et al. 2015). Begonnen wird am Rand des Ovalen Fensters, Endpunkt ist der Apex (WEST 1985).

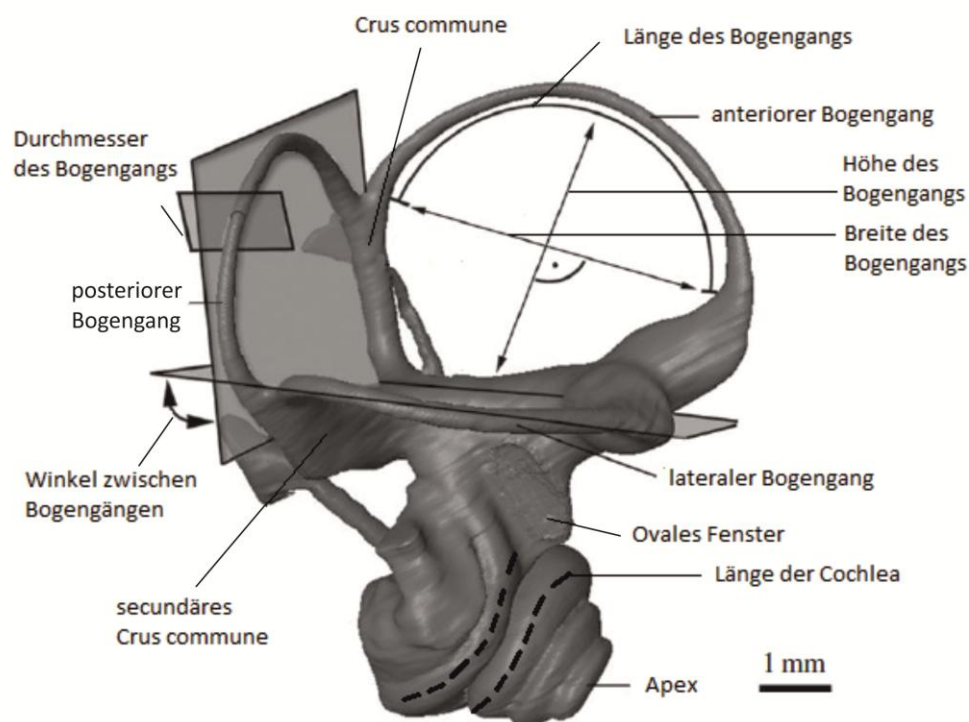


Abb. 13: Darstellung der einzelnen Messstrecken und Strukturen des Innenohrs. Verändert, aus PFAFF et al. (2015).

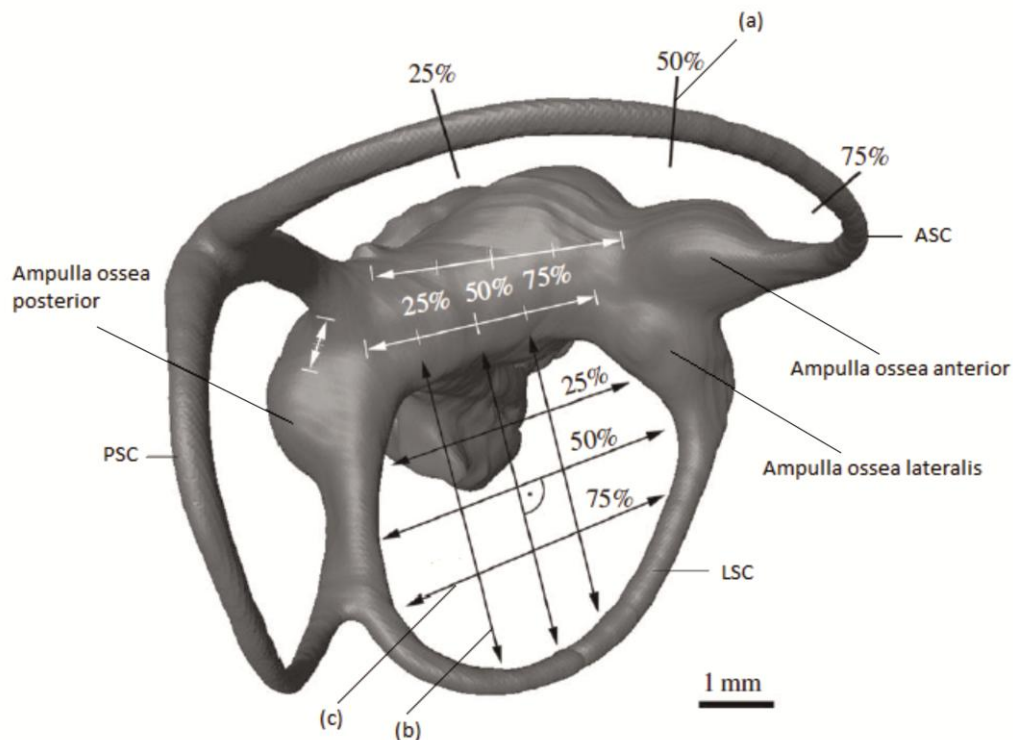


Abb. 14: Darstellung der einzelnen Messstrecken und Strukturen des Innenohrs. (a): Querschnitt des Bogengangs; (b): Höhe des Bogengangs; (c): Breite des Bogengangs. Verändert, aus PFAFF et al. (2015).

4.5. Statistische Analysen

Die statistische Analyse der funktionsmorphologischen Untersuchungen des Innenohrs wurde mit Hilfe von SPSS Statistics 20.0 (IBM) sowie MS Excel durchgeführt. Mittels einer linearen Regression der Condylbasallänge erfolgte eine Standardisierung der Mittelwerte. Residuen der jeweiligen Condylbasallängen und der einzelnen Messwerte wurden berechnet und anschließend mithilfe von SPSS als neue Variable abgespeichert (MASON 2001; PFAFF et al. 2015). Residuen werden in linearen Regressionsanalysen und Diskriminanzanalysen gegenübergestellt, aufgetragen und statistisch ausgewertet (PFAFF et al. 2015). Die Morphologie des Innenohrs wurde durch eine PCA-Analyse statistisch untersucht. Folgende Messparameter wurden integriert: „Querschnitt“, „Höhe“, „Breite“ und „Länge“ des Bogengangs sowie die Längen des Crus commune (PFAFF et al. 2015). Die Länge des sekundären Crus commune wurden zu den Längenangaben des lateralen Bogengangs addiert, sodass dieser Bogengang als geschlossene Struktur behandelt werden konnte.

5. Vergleichend-morphologische Untersuchungen

Im Folgenden werden die einzelnen rekonstruierten Mittel- und Innenohrelemente erläutert. Um eine gute Übersicht zu gewährleisten, werden zuerst die Strukturen des Mittelohres (Malleus, Incus und Stapes) und in weiterer Folge die Strukturen des Innenohres (Vestibularorgan und Cochlea) in immer gleicher Reihenfolge behandelt. Die Lage- und Richtungsbezeichnungen werden in dieser Arbeit zwecks besserer Vergleichbarkeit idealisiert und entsprechen nicht genau der Lage im lebenden Tier.

5.1. Malleus

5.1.1. Didelphimorphia

Caluromys philander

In Lateralansicht, mittig der Pars transversalis mallei, ist der Processus muscularis mallei prominent gestaltet und gut zu erkennen (Abb. 15 a). Die massive Facies articularis zeigt nach dorsal. Das Manubrium verläuft nach ventral spitz zulaufend, gegen Ende ist eine Biegung in mediale Richtung zu sehen (Abb. 15 b). Bezugnehmend auf die Sagittalebene der Pars transversalis mallei neigt sich das Goniale ventral verlaufend in mediale Richtung (Abb. 15 c) und endet sehr viel breiter als es an dessen Basis begann. Das schaufelartig geformte Ende (Abb. 15 d) neigt sich an dessen Spitze noch einmal in mediale Richtung.

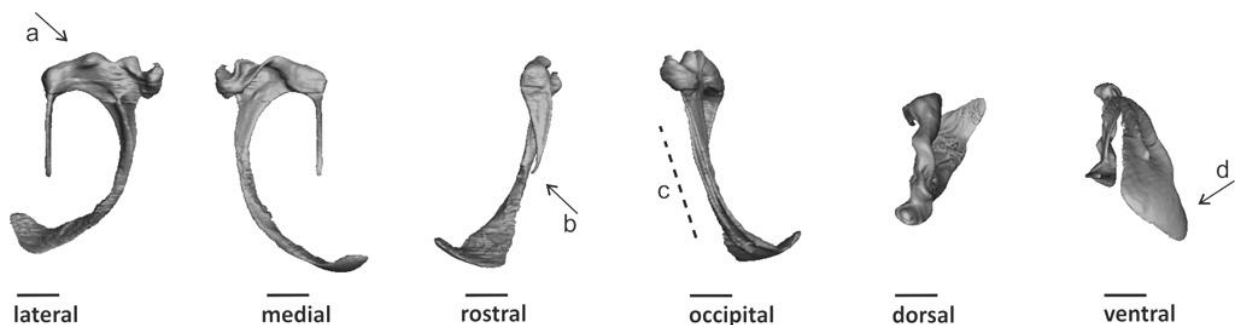


Abb. 15: Rekonstruktion des rechten Malleus (gespiegelt) von *Caluromys philander* (NMW 2598), a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

Der Malleus von *Caluromys philander* (NMW 2603) zeigt an occipitaler Seite einen Bruch (Abb. 16 a). Ein Processus muscularis mallei ist schwach ausgebildet. Eine massiv gestaltete, und nach dorsal ziehende Gelenkfläche ist vorhanden. Das Manubrium verläuft spitz zulaufend und gerade nach ventral. Bezugnehmend auf die Sagittalebene der Pars transversalis

mallei neigt sich das Goniale ventral verlaufend in mediale Richtung, verbreitet sich gegen Ende gleichmäßig und verläuft parallel zur Pars transversalis mallei (Abb. 16 b).

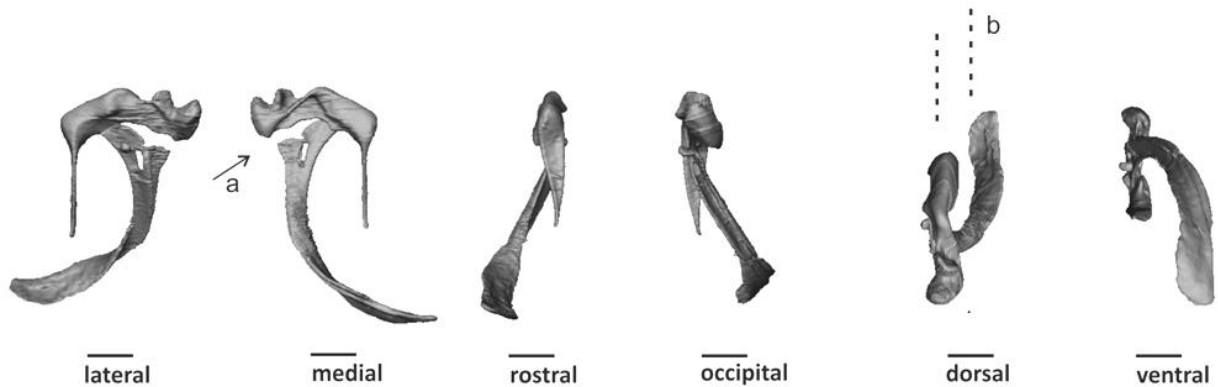


Abb. 16: Rekonstruktion des linken Malleus von *Caluromys philander* (NMW 2603), a-b siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

Caluromys lanatus

Die Rekonstruktion des Malleus von *Caluromys lanatus* (NMW 2596) zeigt einen gut zu erkennenden Processus muscularis mallei (Abb. 17 a). Eine massiv gestaltete, sattelförmige Facies articularis ist vorhanden. Das Manubrium verläuft spitz zulaufend und gerade nach ventral. Das Goniale selbst ist kurz und zeigt nicht über das Manubrium hinaus (Abb. 17 b). Bezugnehmend auf die Sagittalebene der Pars transversalis mallei neigt sich das Goniale ventral verlaufend deutlich in mediale Richtung, verbreitet sich gegen Ende gleichmäßig. Das schaufelartig geformte Ende ist an dessen Spitze lateral verlängert (Abb. 17 d). Pars transversalis mallei und die Ebene des Goniale verlaufen zueinander in einem spitzen Winkel (Abb. 17 c).

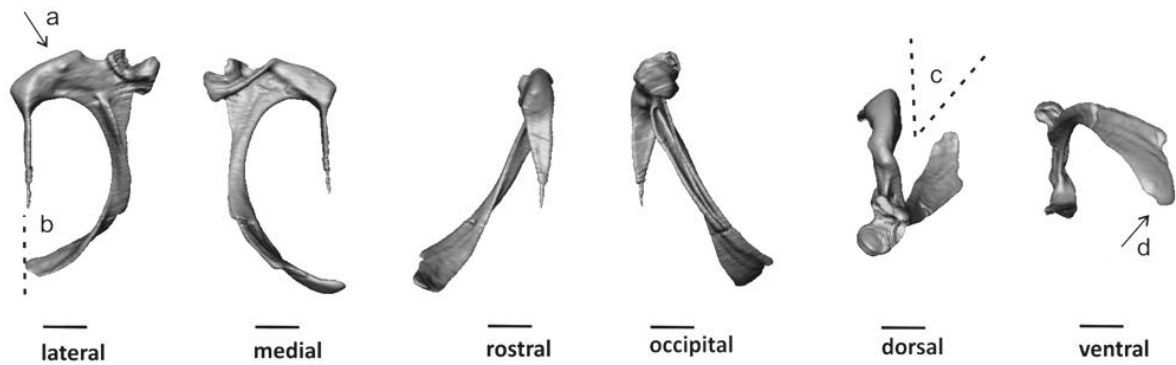


Abb. 17: Rekonstruktion des linken Malleus von *Caluromys lanatus*, a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

Philander opossum

Der Processus muscularis mallei von *Caluromys lanatus* hat eine längliche Form (Abb. 18 a) und weist eine kleine Furche auf. Die Gelenkfläche ist verglichen mit den anderen Vertretern der Didelphidae zarter gestaltet (Abb. 18 b). Das Manubrium verläuft spitz zulaufend und gerade nach ventral. Das Goniale ist lang und zeigt in lateraler Ansicht über das Manubrium hinaus. Bezugnehmend auf die Sagittalebene der Pars transversalis mallei neigt sich das Goniale deutlich weniger in mediale Richtung als bei den *Caluromys*-Arten (Abb. 18 c). Das Goniale hat durchgehend eine schlanke Form (Abb. 18 d), verbreitert sich gegen Ende nur gering. In Dorsalansicht ist zu erkennen, dass die Längsebene der Pars transversalis mallei und die Ebene des Goniale annähernd parallel verlaufen.

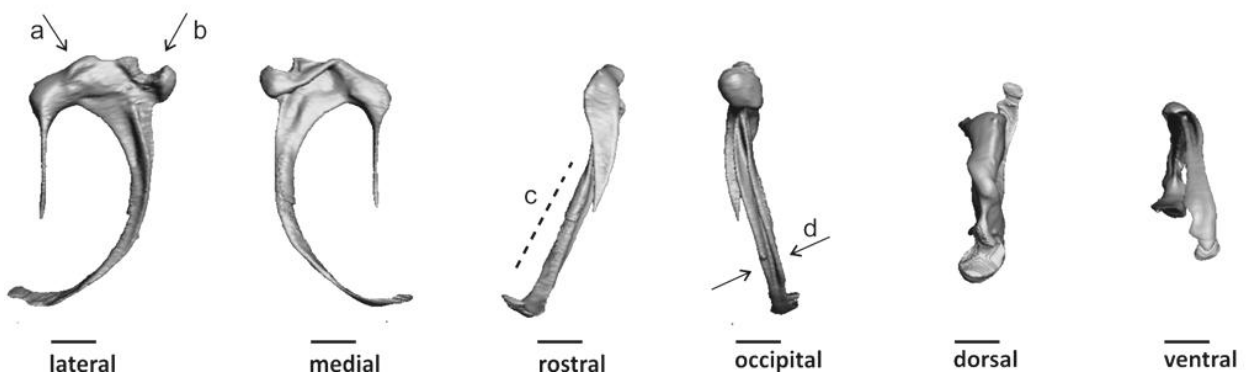


Abb. 18: Rekonstruktion des linken Malleus von *Caluromys lanatus* (NMW 2596), a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

5.1.2. Notoryctemorphia

Notoryctes typhlops

Die Facies articularis ist kaum sattelförmig und nach rostral gerichtet. Diese liegt auf der Ebene des Manubriums (Abb. 19 a). Das von der Basis an breite Manubrium verläuft gerade nach ventral. Das Endstück des Manubriums zeigt eine Biegung in medialer Richtung (Abb. 19 e). Das Goniale ist bei *Notoryctes typhlops* reduziert. Ein kleiner Fortsatz, der dorsal an der Basis des Manubriums nach rostral zeigt, ist als dessen Rudiment zu sehen (Abb. 19 b). Bei dem gegenüberliegenden Fortsatz (Abb. 19 c) könnte es sich um den Processus muscularis mallei handeln. Eine Pars transversalis mallei ist nicht vorhanden, stattdessen eine runde Struktur, die als Caput bezeichnet werden kann (Abb. 19 d).

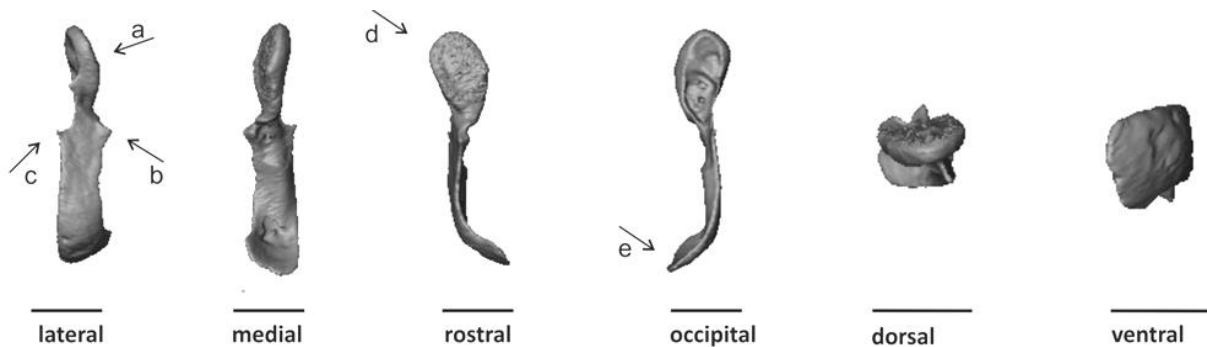


Abb. 19: Rekonstruktion des linken Malleus von *Notoryctes typhlops*, a-e siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

5.1.3. Peramelemorphia

Echymipera kalubu

Ein Processus muscularis mallei ist am dorsalen Rand schwach zu erkennen. Die massiv gestaltete, sattelförmige Gelenkverbindung ist auch hier an occipitaler Seite der Pars transversalis mallei gelegen und nach dorsal orientiert. Das Manubrium verläuft spitz zulaufend und gerade nach ventral. Bezugnehmend auf die Sagittalebene der Pars transversalis mallei neigt sich das Goniale ventral verlaufend deutlich in laterale Richtung (Abb. 20 c), bleibt vorerst schmal, verjüngt sich (Abb. 20 d) und wird erst gegen Ende schaufelartig breiter. Pars transversalis mallei und die Ebene des Goniale stehen in einem spitzen Winkel zueinander (Abb. 20 e). In rostraler Richtung läuft die Pars transversalis mallei spitz zu (Abb. 20 a). Das Goniale selbst ist kurz und zeigt nicht über das Manubrium hinaus (Abb. 20 b).

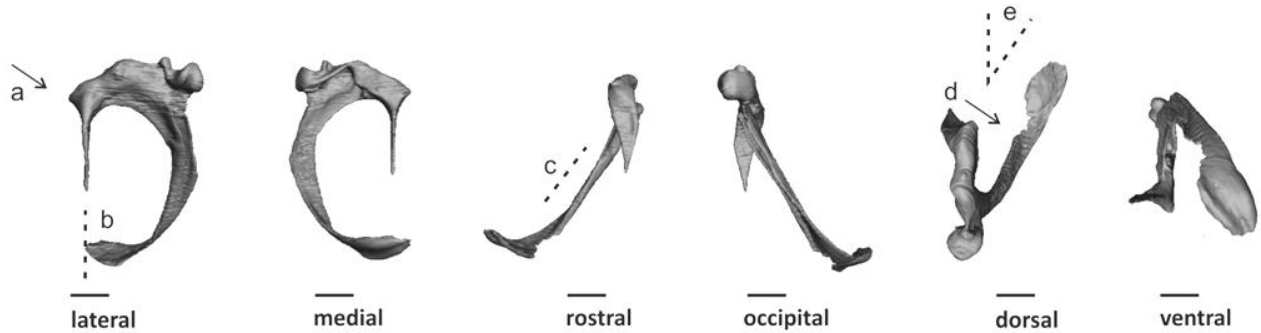


Abb. 20: Rekonstruktion des rechten Malleus (gespiegelt) von *Echymipera kalubu*, a-e siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

5.1.4 Diprotodontia

Trichosurus vulpecula

Der einem Caput ähnliche dorsale Körper (Abb. 21 b) ist eine einzige, enorm vergrößerte sattelförmige Facies articularis, die durch die Verkürzung der Pars transversalis mallei nach occipital gerichtet ist (Abb. 21 a). Das Manubrium (Abb. 21 d) verläuft ventral und endet nahezu kreisrund, keulenförmig, wobei das letzte Ende eine leichte Biegung in mediale Richtung zeigt (Abb. 21 g). Das Goniale ist stark reduziert. Der kleiner Fortsatz, dorsal an der Basis des Manubriums nach rostral zeigend, kann als dessen Rudiment gesehen werden (Abb. 21 e). Bei dem gegenüberliegenden Fortsatz (Abb. 21 c) könnte es sich um den Processus muscularis mallei handeln. Die Pars transversalis mallei ist stark verkürzt (Abb. 21 f) und wirkt in dorsaler Ansicht als Verlängerung des Manubriums.

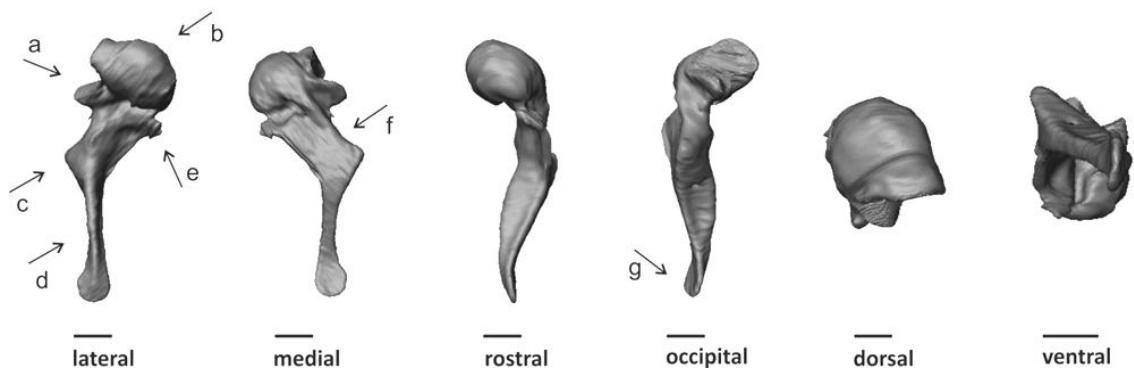


Abb. 21: Rekonstruktion des linken Malleus von *Trichosurus vulpecula*, a-g siehe Text, der Maßstab entspricht 0,7mm.

5.2 Incus

5.2.1. Didelphimorphia

Caluromys philander

Der Incus von *Caluromys philander* (NMW 2598) ist am Crus longus incudis zu etwa der Hälfte abgebrochen (Abb. 22 a), der gesamte Processus lenticularis fehlt und wurde schematisch ergänzt. Verglichen mit dem Hammer ist der Incus klein. Das Crus breve incudis ist dick und kurz. In rostraler Ansicht ist eine tiefe Rinne, die sich den gesamten Crus longus incudis entlang zieht, erkennbar (Abb. 22 b).

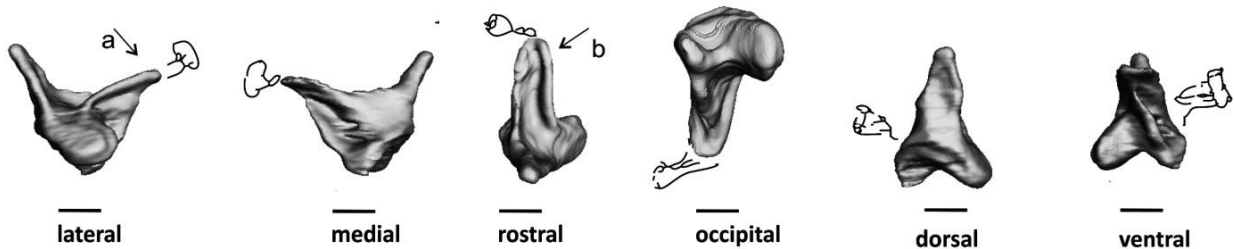


Abb. 22: Rekonstruktion des rechten Incus (gespiegelt) von *Caluromys philander* 2598, a-b siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Verglichen mit der Größe des Malleus, ist der Incus von *Caluromys philander* (NMW 2603) ebenfalls als klein zu bezeichnen. Das Crus breve incudis ist dünn und lang (Abb. 23 a). Das Crus longus incudis zeigt in gerade Richtung ventral und geht an seinem Ende mit einem Knick in mediale Richtung in den Processus lenticularis über. Der in occipitaler Ansicht am Übergang zum Processus lenticularis zu sehende Winkel (Abb. 23 d) ist stumpf. Die Gelenkfläche am Processus lenticularis ist oval geformt (Abb. 23 b). Die tiefe Rinne in rostraler Ansicht verläuft deutlich den gesamten Crus longus incudis entlang (Abb. 23 c).

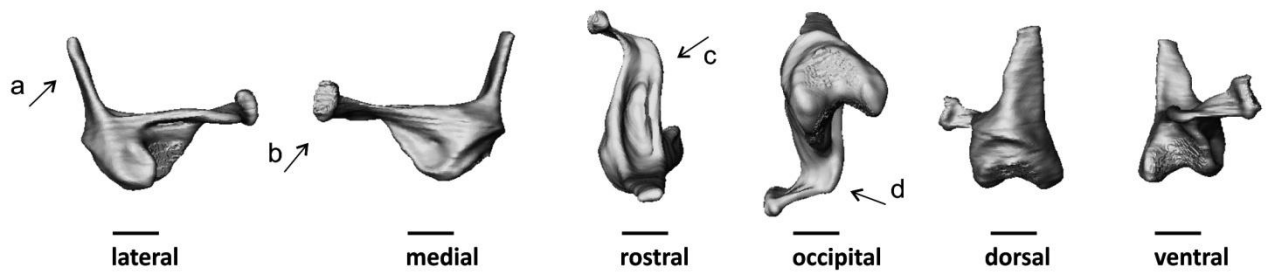


Abb. 23: Rekonstruktion des linken Incus von *Caluromys philander* (NMW 2603), a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Caluromys lantus

Auch *Caluromys lanatus* (NMW 2596) hat einen, mit seinem Malleus verglichen, kleinen Incus. Das Crus breve incudis ist besonders lang (Abb. 24 a). Das Crus longus incudis zieht mit einer leichten Biegung Richtung ventral (Abb. 24 b). Der in occipitaler Ansicht, am Übergang zum Processus lenticularis zu sehende Winkel ist bei diesem Individuum spitz (Abb. 24 d). Die Gelenkfläche am Processus lenticularis ist oval geformt. Die scheinbar noch tiefere Rinne in rostraler Ansicht zieht deutlich über den gesamten Crus longus incudis (Abb. 24 c).

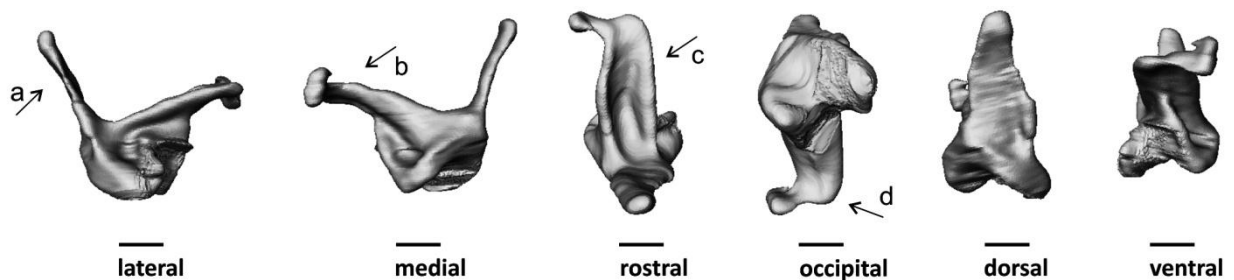


Abb. 24: Rekonstruktion des linken Incus von *Caluromys lanatus*, a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Philander opossum

Bei *Philander opossum* (NMW 1671) ist der Incus mit dem Malleus verglichen ebenfalls klein. Das Crus breve incudis ist ein verhältnismäßig dicker und kurzer Fortsatz (Abb. 25 a). Das Crus longus incudis zieht mit einer leichten Biegung Richtung ventral. Der zuvor schon angesprochene Winkel zwischen Crus longus incudis und Processus lenticularis ist besonders spitz (Abb. 25 d). Kleine Teile der Gelenkfläche des Processus lenticularis sind abgebrochen

(Abb. 25 b). Die in rostraler Sicht zu erkennende Rinne (Abb. 25 c) ist wenig deutlich ausgeprägt.

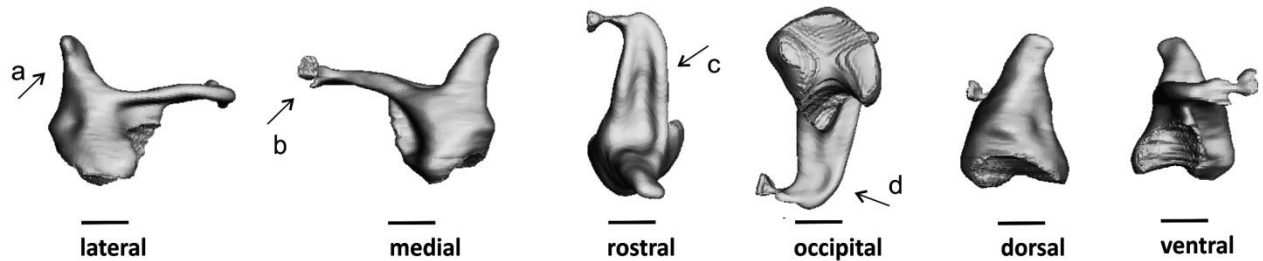


Abb. 25: Rekonstruktion des linken Incus von *Philander opossum* (NMW 1671), a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Der Incus von *Philander opossum* (NMW 1674) ist dem von *Philander opossum* (NMW 1671), die Strukturen Crus breve incudis (Abb. 26 a) und Crus longus incudis betreffend, sehr ähnlich. Der Processus lenticularis liegt vollständig vor und zeigt eine runde Form der Gelenkfläche (Abb. 26 b). Der Winkel zwischen Crus longus incudis und Processus lenticularis ist ebenfalls spitz, jedoch in geringerem Ausmaß (Abb. 26 d). Die in rostraler Sicht zu erkennende Rinne ist ebenfalls weniger deutlich ausgeprägt.

An der occipitalen Seite des Crus longus incudis ist eine flächige Struktur zu erkennen, die in dem Ausmaß bei *Philander opossum* (NMW 1671) nicht zu sehen ist (Abb. 26 c). Abb. 27 zeigt eine Rekonstruktion des vorgefundenen Aufbaus.

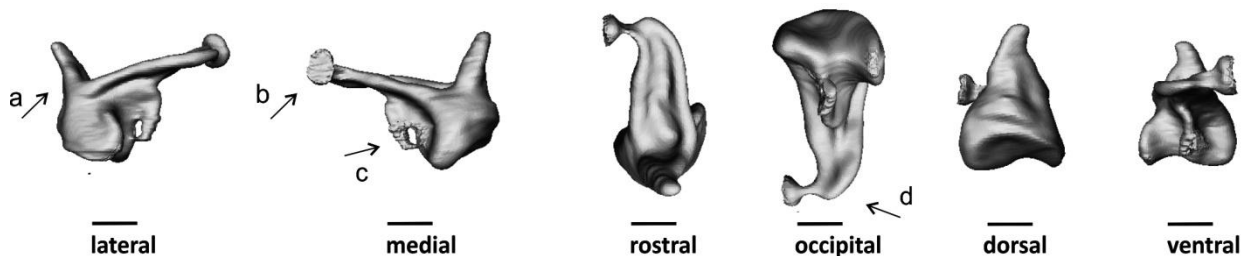


Abb. 26: Rekonstruktion des linken Incus von *Philander opossum* (NMW 1671), a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

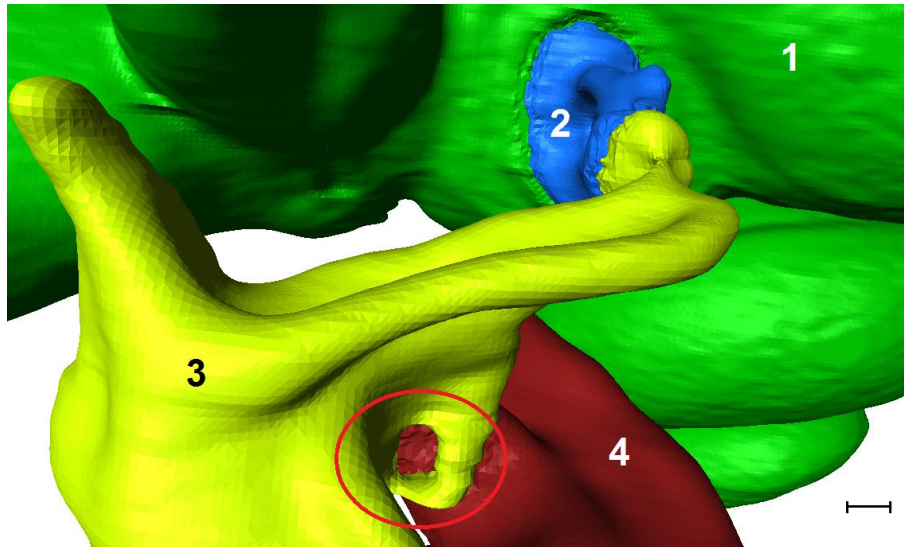


Abb. 27: Rekonstruktion der in vivo Situation der Mittelohrregion bei *Philander opossum* (NMW 1674). 1: Cochlea; 2: Stapes; 3: Incus; 4: Malleus. Die rote Markierung zeigt das Durchstoßen des Incus durch den Malleus. Der Maßstab entspricht 0,1mm

5.2.2. Notoryctemorphia

Notoryctes typhlops

Der Incus ist in Relation zum Malleus groß. Das Crus breve incudis ist dick, kurz und gerade in rostrale Richtung gerichtet (Abb. 28 a + e). Das Crus longus incudis ist reduziert, der Processus lenticularis ragt seitlich, in mediale Richtung, aus einem verlängerten Corpus incudis (Abb. 28 b). Der komplette Processus lenticularis ist enorm vergrößert (Abb. 28 c), die Gelenkfläche ist oval. Die Gelenkfläche zum Malleus ist ebenfalls enorm vergrößert, erstreckt sich, ein wenig gewölbt, über die gesamte occipitale Seite (Abb. 28 d). Die bisher beschriebene, rostral gelegene Rinne ist bei *Notoryctes typhlops* nicht vorhanden, an deren Stelle verläuft ein Grat Richtung Processus lenticularis.

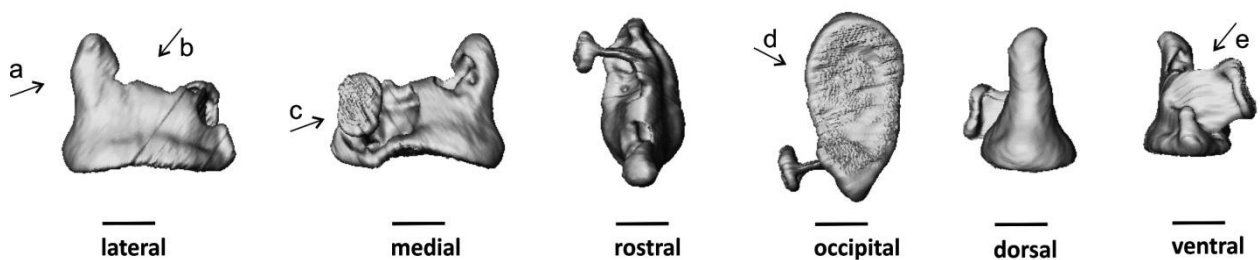


Abb. 28: Rekonstruktion des linken Incus von *Notoryctes typhlops*, a-e siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.2.3. Peramelemorphia

Echymipera kalubu

Verglichen mit dem Malleus ist der Incus als relativ klein zu bezeichnen. An der dorsalen Seite des Ambosses befindet sich ein deutlicher Höcker, in lateraler Ansicht gut zu erkennen (Abb. 29 b). Das Crus breve incudis ist verhältnismäßig dünn und kurz (Abb. 29 a). Das Crus longus incudis zieht in einem leichten Bogen Richtung Processus lenticularis. Die Gelenkfläche am Processus lenticularis ist als rund zu bezeichnen (Abb. 29 c). Der Winkel zwischen Crus longus incudis und Processus lenticularis ist stumpf (Abb. 29 d). Die in rostraler Sicht zu erkennende Rinne ist flacher ausgeprägt.

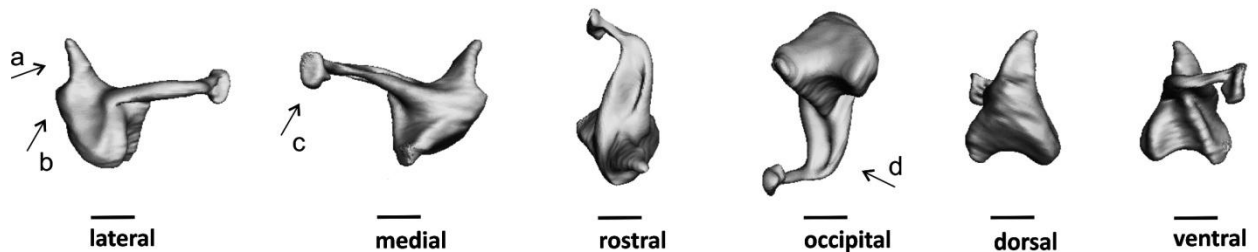


Abb. 29: Rekonstruktion des rechten Incus (gespiegelt) von *Echymipera kalubu*, a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.2.4. Diprotodontia

Trichosurus vulpecula

Verglichen mit der Größe des Malleus ist der Amboss als klein zu bezeichnen. Der Incus von *Trichosurus vulpecula* ist am Crus longus incudis zu etwa der Hälfte abgebrochen (Abb. 30 b), der gesamte Processus lenticularis fehlt und wurde schematisch ergänzt (Abb. 30 c). Die Form des Corpus incudis wirkt plump. das Crus breve incudis ist lang und dick (Abb. 30 a). Die rostral gelegene Rinne liegt bei *Trichosurus vulpecula* als Grube vor, die sich wenig in dorsale Richtung erweitert und vertieft (Abb. 30 d).

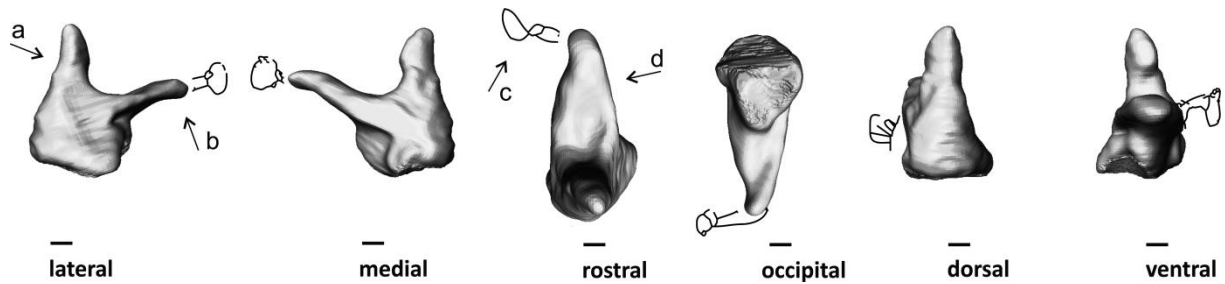


Abb. 30: Rekonstruktion des linken Incus von *Trichosurus vulpecula*, a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.3. Stapes

5.3.1. Didelphimorphia

Caluromys philander

Das Capitulum stapedis ist bei *Caluromys philander* (NMW 2598) deutlich ausgeprägt (Abb. 31 b), ebenso der Processus muscularis stapedis (Abb. 31 a). Der Steigbügel ist zweischenklig, wobei Crus posterius stapedis in einem leichten Bogen verläuft und dicker gebaut ist als Crus anterius stapedis, welches gerade verläuft (Abb. 31 d). Das Foramen ist in medialer Richtung stark oval, in medialer Richtung annähernd eckig (Abb. 31 c). Die flache Basis stapedis, die Kontaktstelle zum Innenohr, ist aus medialer Sicht oval geformt.

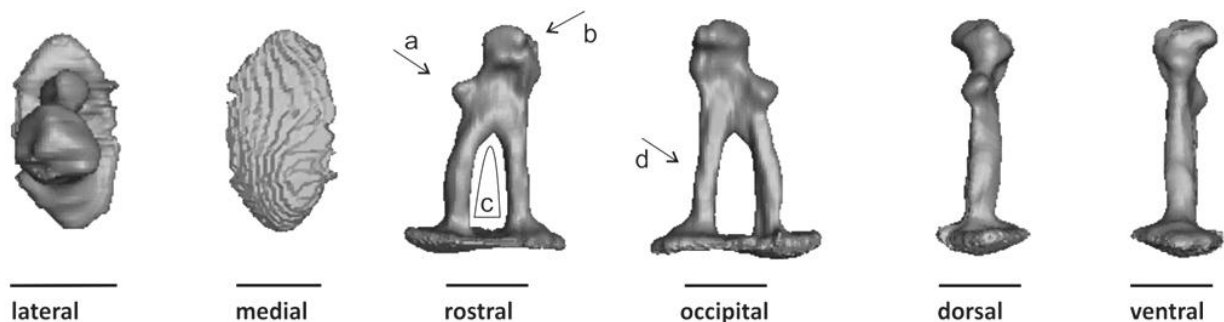


Abb. 31: Rekonstruktion des rechten Stapes (gespiegelt) von *Caluromys philander* (NMW 2598), a-d siehe Text der Maßstab entspricht 0,3mm.

Das Capitulum stapedis ist schwach ausgeprägt, dasselbe gilt für den Processus muscularis stapedis (Abb. 32 a). Die gebogene Form von Crus posterius stapedis und gerade Form von Crus anterius stapedis ist auch bei *Caluromys philander* (NMW 2603) zu finden (Abb. 32 b), allerdings ist das Crus posterius stapedis im Vergleich deutlich dicker gestaltet. Das Foramen

ist oval, in medialer Richtung runder. Die flache Basis stapedis ist aus medialer Sicht ebenfalls oval, mit einer Verbreiterung in ventraler Richtung.

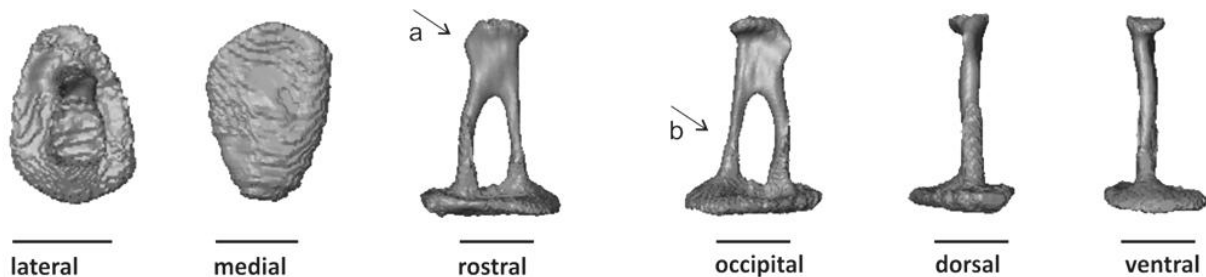


Abb. 32: Rekonstruktion des linken Stapes von *Caluromys philander* (NMW 2603), a-b siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Caluromys lanatus

Das Capitulum stapedis ist schwach ausgeprägt, der Processus muscularis stapedis ist spitz und deutlich zu sehen (Abb. 33 b). Beide Schenkel, Crus posterius stapedis, wie auch Crus anterius stapedis, sind leicht nach außen gebogen, ein Unterschied die Schenkeldicke betreffend, ist nicht festzustellen. Das Foramen ist an der lateralen Seite oval, an der Medialen annähernd eckig. Die flache Basis stapedis ist aus medialer Sicht oval, mit einer Verbreiterung in ventraler Richtung (Abb. 33 c), wobei ein Stück an der ventralen Seite ausgebrochen ist (Abb. 33 a).

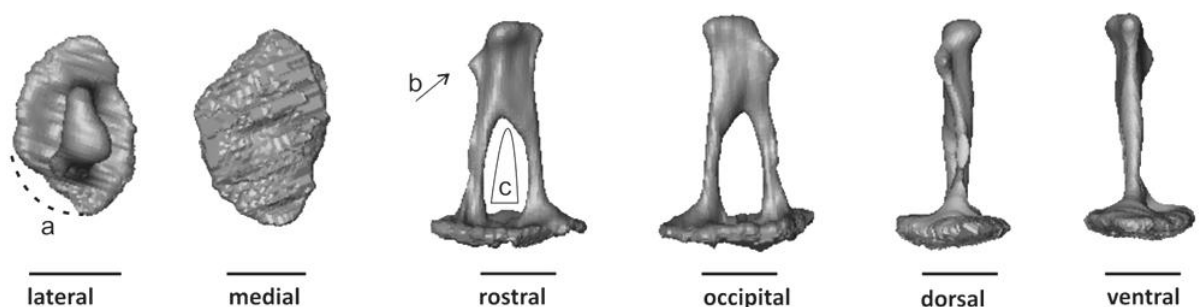


Abb. 33: Rekonstruktion des linken Stapes von *Caluromys lanatus* (NMW 2596), a-c siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Philander opossum

Das Capitulum stapedis bei *Philander opossum* (NMW 1671) ist deutlich ausgeprägt (Abb. 34 b) und neigt sich stark in ventrale Richtung. Der Processus muscularis stapedis ist dagegen nur angedeutet vorhanden (Abb. 34 a). Lateral des Foramens gelegen ist sowohl rostral als auch occipital (Abb. 34 c) eine Grube zu sehen. Crus posterius stapedis, wie auch Crus anterius stapedis, haben eine leicht gebogene Form (Abb. 34 e). Das Foramen ist nahezu rund (Abb. 34 d), die flache Basis stapedis ist gleichmäßig oval.

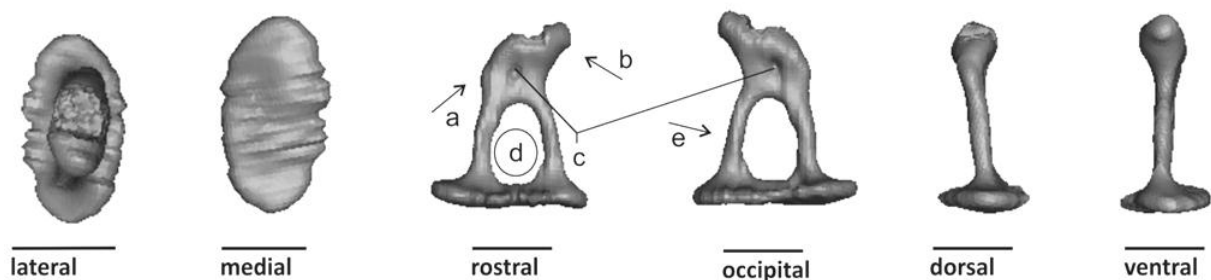


Abb. 34: Rekonstruktion des linken Stapes von *Philander opossum* (NMW 1671), a-e siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

Das Capitulum stapedis bei *Philander opossum* (NMW 1674) ist breit und massiv gestaltet. Der Processus muscularis stapedis ist deutlich zu erkennen (Abb. 35 a). Beide Schenkel sind gerade und von massiver Gestalt. Das Foramen hat eine gleichmäßig ovale Form (Abb. 35 b). Die Basis stapedis ist dick und in medialer Ansicht oval geformt.

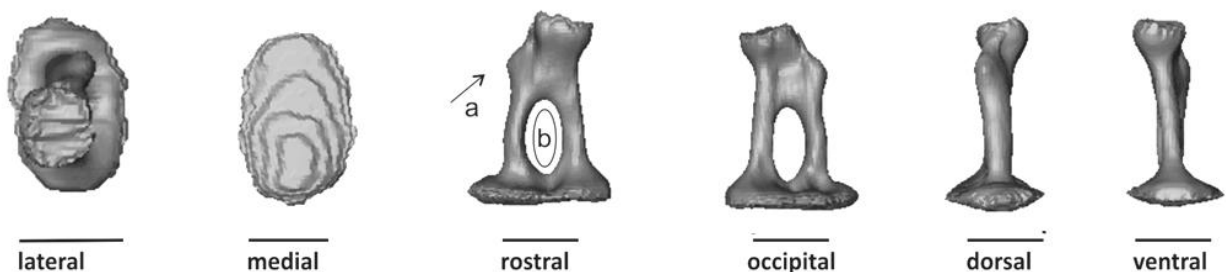


Abb. 35: Rekonstruktion des linken Stapes von *Philander opossum* (NMW 1671), a-b siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.3.2. Notoryctidae

Notoryctes typhlops

Das Capitulum stapedis ist, entsprechend dem Processus lenticularis des Incus von *Notoryctes typhlops*, enorm vergrößert und flach (Abb. 36 a). Der Processus muscularis stapedis ist in mittleriger Position gut zu sehen. Der Steigbügel ist Columella-artig, ein Foramen ist nicht vorhanden (Abb. 36 b). Der Stapes neigt sich mittig in rostrale Richtung (Abb. 36 c). Die flache Basis stapedis ist aus medialer Sicht oval, mit einer Verbreiterung in ventraler Richtung.

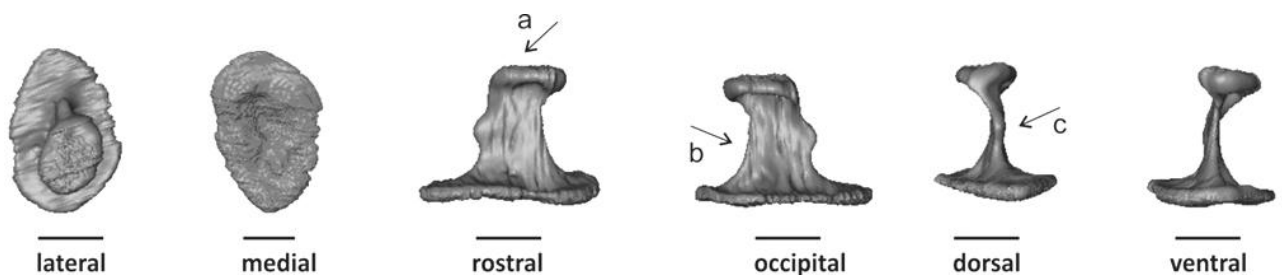


Abb. 36: Rekonstruktion des linken Stapes von *Notoryctes typhlops*, a-c siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.3.3. Peramelemorphia

Echymipera kalubu

Die Form des Stapes ist kegelförmig (Abb. 37 b). Ein Capitulum stapedis ist an lateraler Seite gut zu erkennen. Der Processus muscularis stapedis ist deutlich zu sehen (Abb. 37 a). Der Steigbügel ist Columella-artig, ein Foramen ist ebenfalls nicht vorhanden. Die Basis stapedis ist flach und in medialer Ansicht rund-oval. Die Verbreiterung der Basisplatte befindet sich in dorsaler Richtung.

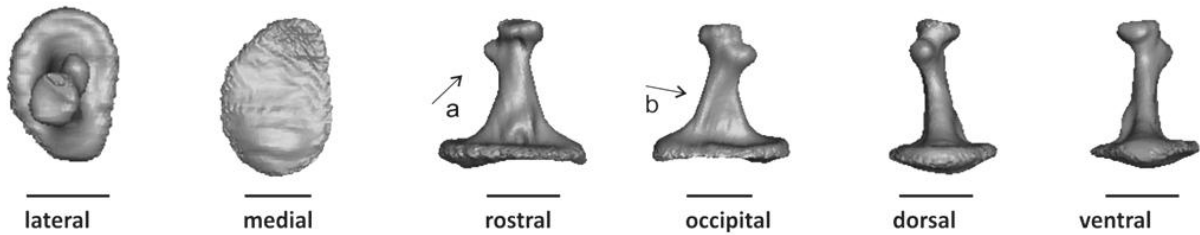


Abb. 37: Rekonstruktion des rechten Stapes (gespiegelt) von *Echymipera kalubu*, a-b siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.3.4. Diprotodontia

Trichosurus vulpecula

Trichosurus vulpecula zeigt einen massigen Stapes. Ein Capitulum stapedis ist kaum zu erkennen (Abb. 38 d), ebenso wenig der Processus muscularis stapedis (Abb. 38 b). Crus posterius stapedis und Crus anterius stapedis sind massiv gestaltet, das Foramen ist rund und klein (Abb. 38 c). Die Basis stapedis in rostraler Ansicht konvex Richtung medial gewölbt (Abb. 38 a). Der Wulst markiert die Eintrittsstelle des Stapes durch das Ovale Fenster in das Innenohr (Abb. 38 e), die halbkugelige Struktur an der medialen Seite ragt somit in das Innenohr. Abb. 39 zeigt eine Rekonstruktion der vorgefundenen Situation.

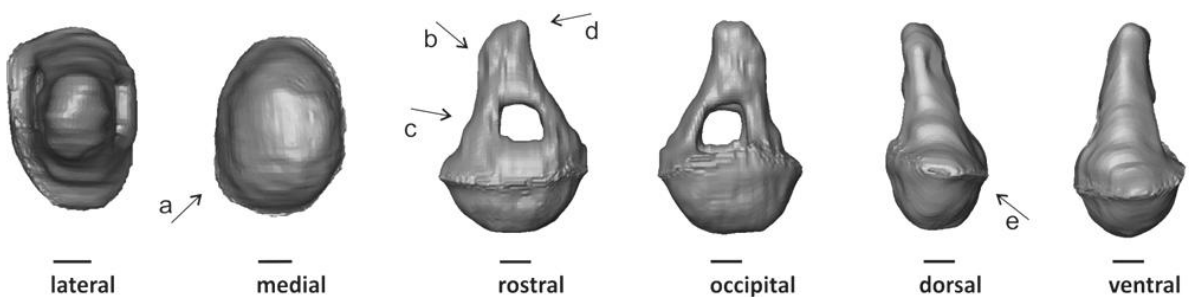


Abb. 38: Rekonstruktion des linken Stapes von *Trichosurus vulpecula*, a-e siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

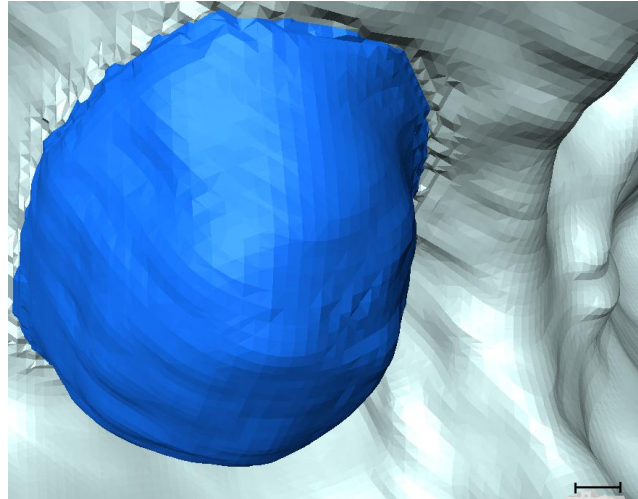


Abb. 39: Innenansicht aus dem Innenohr, Blick Richtung Ovale Fenster. Rekonstruktion des medialen Teils des linken Stapes im Ovale Fenster steckend, von *Trichosurus vulpecula*. Der Maßstab entspricht 0,1mm.

Bettongia lesueur

Das Capitulum stapedis ist dezent, der Processus muscularis stapedis dagegen deutlich ausgebildet (Abb. 40 d). Der Körper medial dem Capitulum stapedis reicht weiter als bei den vorangegangenen Beispielen und verzweigt sich anschließend in Crus posterius stapedis und Crus anterius stapedis. Beide Schenkel stehen gerade, Crus anterius stapedis hat den kleineren Querschnitt (Abb. 40 c). Das Foramen ist klein und rund (Abb. 40 b). Bei *Bettongia lesueur* ist die Basis stapedis flach. Die Basis stapedis zeigt einen Bruch an der ventralen Kante (Abb. 40 a).

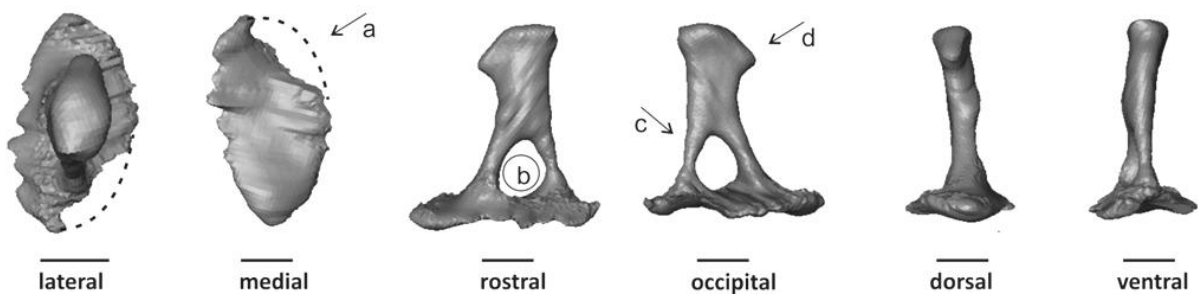


Abb. 40: Rekonstruktion des linken Stapes von *Bettongia lesueur*, a-d siehe Text, der Maßstab entspricht 0,3mm.

5.4. Innenohr

5.4.1. Didelphimorphia

Caluromys philander

Der anteriore Bogengang von *Caluromys philander* (NMW 2598) streckt sich weit und hat eine runde Form (Abb. 41 a). In Occipital- und Dorsalansicht ist eine deutliche Biegung des ASC zu erkennen (Abb. 41 b + h). Die Ebene des lateralen Bogengangs ist in occipitaler Ansicht gerade, in dorsaler Ansicht ist der Bogengang oval nach innen gedrückt (Abb. 41 g). In occipitaler Ansicht ist ein runder posteriorer Bogengang zu sehen (Abb. 41 c). Die Dorsalansicht zeigt einen bis zur maximalen Ausdehnung gerade verlaufenden PSC (Abb. 41 f). Die maximale Ausdehnung des LSC und des PSC liegen in occipitaler Ansicht auf gleicher Höhe (Abb. 41 d). In rostraler Ansicht ist das sekundäre Crus commune gut zu erkennen, welches Richtung Ampulla ossea posterior eine breiter werdende, dreieckige Form zeigt (Abb. 41 e).

Der Cochlea-Durchmesser verjüngt sich zur Spitze hin gleichmäßig, der Steigungswinkel ist ebenfalls gleichmäßig. Alle Windungen liegen sehr eng aneinander, bei der letzten halben Umdrehung kommt es zur Berührung. Die Ventralseite zeigt eine kleine Öffnung neben dem Apex. Bei *Caluromys philander* (NMW 2598) ist die Lamina spiralis secundaria zu Beginn eher schwach ausgebildet und nach bereits einer ganzen Umdrehung nicht mehr zu erkennen. Insgesamt können 2,4 Umrundungen gezählt werden.

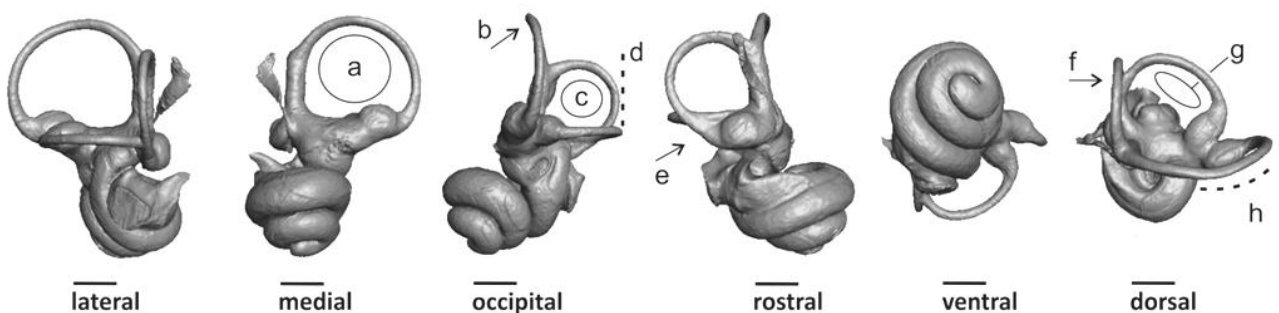


Abb. 41: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Caluromys philander* (NMW 2598), a-h siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

Der anteriore Bogengang, in Lateralansicht, streckt sich bei *Caluromys philander* (NMW 2603) weniger weit als bei *Caluromys philander* (NMW 2598), ist aber ebenfalls rund (Abb. 42 a). In Occipital- und Dorsalansicht ist eine deutliche Biegung des ASC zu erkennen (Abb. 41 b + h). Die Ebene des lateralen Bogengangs ist in occipitaler Ansicht gerade, in dorsaler Ansicht ist der Bogengang rund (Abb. 41 g). In Occipitalansicht ist ein kleiner, runder posteriorer Bogengang zu sehen (Abb. 41 c). Die Ebene des PSC verläuft gerade (Abb. 41 f). Im Gegensatz zu *Caluromys philander* (NMW 2598) steht der äußerste Abschnitt des LSC etwas hinter der maximalen Erweiterung des PSC (Abb. 41 d). Die dreieckige Form des sekundären Crus commune ist weniger ausgeprägt (Abb. 41 e).

Die Verjüngung des Cochlea-Durchmessers und der Steigungswinkel verlaufen gleichmäßig. Die Windungen liegen weiter auseinander (Abb. 41 i), der Abstand zwischen den Cochleakanälen ist unregelmäßig. Eine Berührung unter den Cochlea-Gängen findet nur in der letzten halben Umdrehung statt. Am Helicotrema findet sich keine Öffnung. Die Lamina spiralis secundaria beginnt relativ flach und breit, nach einer ganzen Umdrehung ist sie nicht mehr zu sehen. Insgesamt können bei *Caluromys philander* (NMW 2603) 2,5 Umrundungen gezählt werden.

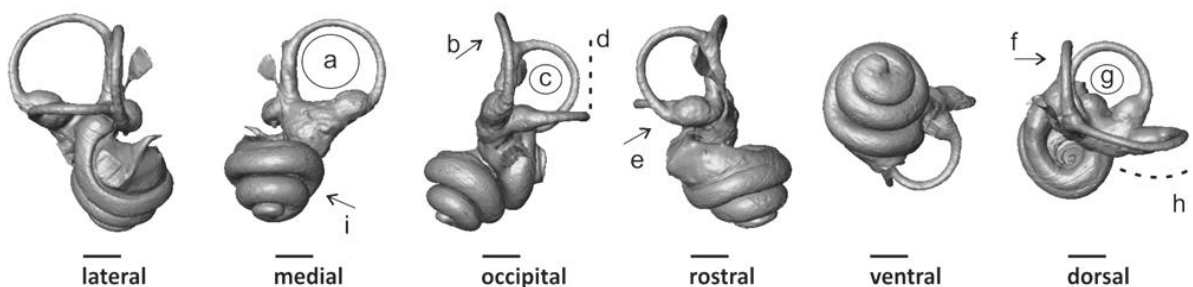


Abb. 42: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Caluromys philander* (NMW 2598), a-h siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

Caluromys lanatus

Der anteriore Bogengang, in Lateralansicht, streckt sich weit, scheint in occipitale Richtung gezogen (Abb. 43 a) und ist rund (Abb. 43 b). In occipitaler und dorsaler Ansicht ist der ASC deutlich in mediale Richtung gebogen (Abb. 43 c + g). Die Ebene des lateralen Bogengangs ist in occipitaler Ansicht leicht in ventrale Richtung gebogen. In dorsaler Ansicht ist der LSC als oval zu beschreiben (Abb. 43 f). Die Ebene des PSC ist in Lateralansicht und in Dorsalansicht gerade. Der posteriore Bogengang ist rund (Abb. 43 d). Die maximale Ausdehnung des lateralen Bogengangs, in occipitaler Ansicht, erstreckt sich weit über die maximale Ausdehnung des posterioren Bogengangs (Abb. 43 e1 + e2). Die dreieckige Form des sekundären Crus Commune ist, wie auch bei *Caluromys philander*, nur in geringem Umfang vorhanden.

Die Verjüngung des Durchmessers der Cochlea, sowie der Verlauf des Steigungswinkels verlaufen gleichmäßig. Die Windungen liegen anfangs weit, später enger werdend, gleichmäßig aneinander und berühren sich auf der gesamten letzten Umdrehung. Die Ventralseite, neben dem Apex, zeigt keine Öffnung an der Spitze der Cochlea. Die Lamina spiralis secundaria beginnt tief gefurcht und verläuft länger, über eine ganze Umdrehung hinaus. Eine weitere Beschreibung der Furche ist aufgrund der Überlagerung der nachkommenden Windung nicht möglich. Insgesamt können bei *Caluromys lanatus* 2,5 Umrundungen gezählt werden.

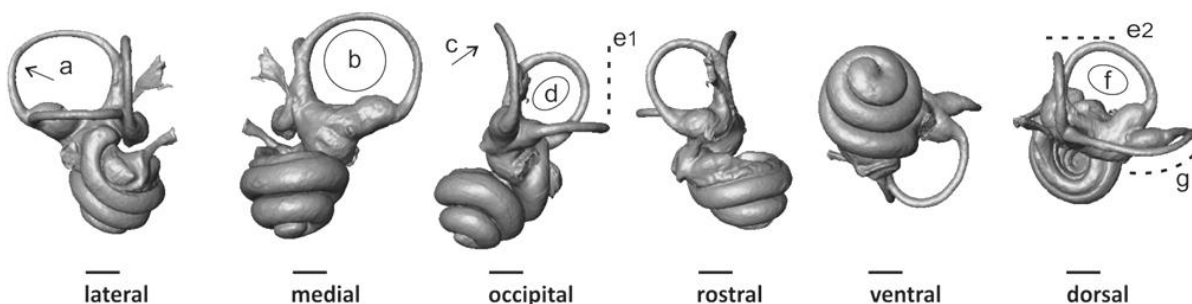


Abb. 43: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Caluromys lanatus* (NMW 2596), a-g siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

Philander opossum

Der anteriore Bogengang, in Lateralansicht, streckt sich weit und ist rund (Abb. 44 b). Der Übergang ASC und Ampulla ossea anterior liegt, in medialer Ansicht, in waagrechter Ebene. Anders als bei den *Caluromys*-Arten ist der ASC bei *Philander opossum* (NMW 1671) in Occipitalansicht nicht gleichmäßig in laterale Richtung gebogen, sondern weist einen Knick in der Mitte auf und verläuft ab diesem gerade (Abb. 44 c). In dorsaler Ansicht verläuft der anteriore Bogengang vom Crus commune kommend erst gerade und folgt dann an dessen occipital gerichteter Seite in lateraler Richtung (Abb. 44 h). Der laterale Bogengang verläuft in lateraler Ansicht eben und gerade. Der LSC, in Occipitalansicht, ist bei *Philander opossum* (NMW 1671) Richtung dorsal gebogen. Der in Dorsalansicht scheinbar eingedrückte laterale Bogengang (Abb. 44 g) ist oval. Der Radius des PSC ist groß, der Bogengang selbst zeigt eine ovale Form (Abb. 44 d). In rostraler Ansicht wirkt er mittig eingedrückt. Die maximale dorsale Ausdehnung des PSC zeigt eine leichte Biegung in rostrale Richtung (Abb. 44 a1 + a2). Die maximale Ausdehnung des LSC und des PSC liegen in occipitaler Ansicht auf gleicher Höhe (Abb. 44 e). Die dreieckige Form des Crus commune ist nicht deutlich ausgeprägt.

Die Verjüngung des Durchmessers der Cochlea, sowie Verlauf des Steigungswinkels verlaufen gleichmäßig. Die Zentralachse der Cochlea ist gebogen (Abb. 44 f). Die Windungen liegen eng und gleichmäßig aneinander, berühren sich zwischendurch um zur Spitze wieder frei zu stehen. Dadurch ist ein deutlich zu sehendes Loch am Helicotrema vorhanden. Die Lamina spiralis secundaria beginnt tief gefurcht und verläuft lange über eine ganze Umdrehung, bevor sie dann von der darauffolgenden Windung verdeckt wird. *Philander opossum* (NMW 1671) weist 2,2 Cochlea-Windungen auf.

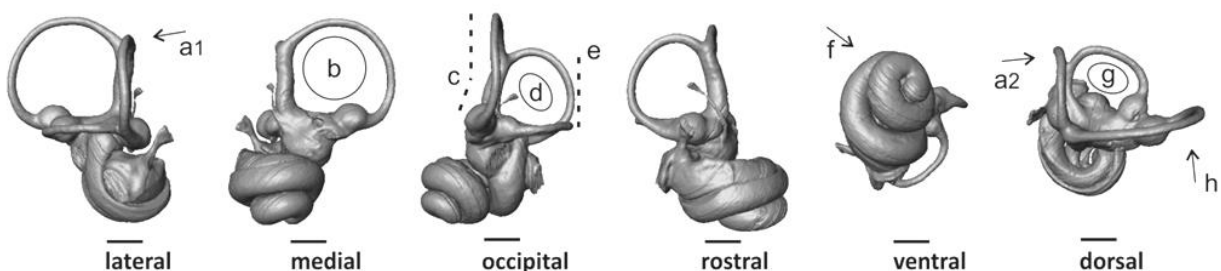


Abb. 44: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Philander opossum* (NMW 1671), a-h siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

Der anteriore Bogengang in Lateralansicht, streckt sich bei *Philander opossum* (NMW 1674) weit und ist rund (Abb. 45 a). Der Übergang ASC und Ampulla ossea anterior, welche in diesem Fall besonders prominent gestaltet vorliegt, befindet sich in medialer Ansicht ebenfalls in einer waagrechten Ebene, wobei bei *Philander opossum* (NMW 1674) ein deutlicher Knick in dorsale Richtung zu sehen ist. Der anteriore Bogengang, in Occipitalansicht, neigt sich in gleichmäßiger Biegung in mediale Richtung (Abb. 45 b). In Dorsalansicht endet der ASC auf der Seite des Crus commune in einer ampullenartigen Erweiterung (Abb. 45 f), gegenüberliegend ist eine deutliche Biegung in lateraler Richtung zu sehen (Abb. 45 g). Der laterale Bogengang verläuft in lateraler Ansicht auf seine Ebene bezogen gerade. Der LSC ist in dorsaler Ansicht mittig eingedrückt, der Bogen somit oval (Abb. 45 e). In lateraler Ansicht kommt es zu keiner Biegung des posterioren Bogengangs. Der PSC ist groß und oval geformt (Abb. 45 c). Die dreieckige Fläche am sekundären Crus commune ist in rostraler Ansicht zu sehen. Das Crus commune ist massiv gestaltet.

Die Verjüngung des Durchmessers der Cochlea sowie der Steigungswinkel verlaufen gleichmäßig. Die Windungen liegen Anfangs weit auseinander und berühren einander nicht. Zur Spitze hin wird der Abstand zwischen den Windungsgängen geringer. Die Ventralseite zeigt einen großen Spalt neben dem Apex (Abb. 45 d). Die Lamina spiralis secundaria beginnt tief gefurcht und verläuft lange über eine ganze Umdrehung, bevor sie dann von darauffolgenden Windung verdeckt wird. *Philander opossum* (NMW 1674) weist ebenso 2,2 Cochlea-Windungen auf.

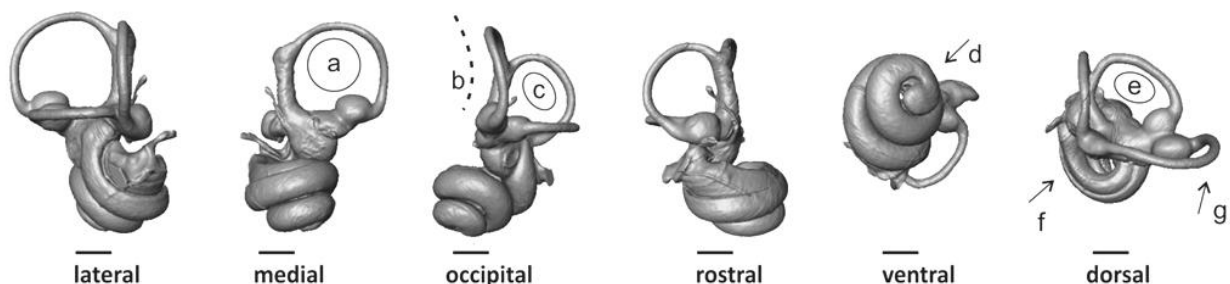


Abb. 45: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Philander opossum* (NMW 1674), a-g siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

5.4.2. Notoryctemorphia

Notoryctes typhlops

Der anteriore Bogengang in Lateralansicht, ist eingedrückt und oval (Abb. 46 c). Der ASC, in Occipitalansicht wie auch Dorsalansicht, zeigt eine gleichmäßig verlaufende Krümmung. Die Ampulla ossea anterior zieht in der Lateralansicht in dorsale Richtung (Abb. 46 d). Der laterale Bogengang verläuft in lateraler Ansicht auf seine Ebene bezogen gerade mit einem Knick zur Ampulla ossea lateralis Richtung ventral (Abb. 46 a). Der LSC zeigt in dorsaler Ansicht eine Verjüngung (Abb. 46 h) und eine ovale Form (Abb. 46 i). In lateraler Ansicht ist eine s-förmige Biegung des posterioren Bogengangs zu sehen. Der Bogengang ist als Ganzes in rostrale Richtung gezogen (Abb. 46 b). Der PSC ist groß und oval geformt (Abb. 46 e). In occipitaler Ansicht ist zu sehen, dass der PSC gestaucht vorliegt (Abb. 46 f). In rostraler Ansicht liegt die Ampulla ossea lateralis weit ventral (Abb. 46 g), ein sekundäres Crus commune ist vorhanden. Die hierbei entstandene dreieckige Struktur ist großflächig. Generell sind die Bogengänge massiv gestaltet.

Die Weite des Durchmessers der Windung verläuft ungleichmäßig. Zwischen den Windungsgängen ist bei der ersten $\frac{1}{4}$ -Umdrehung ein Abstand zu erkennen, darüber hinaus berühren sich die Cochleagänge untereinander. In Ventralansicht ist eine Öffnung neben der nicht ganz aufliegenden Cochleaspitze zu sehen. Die Lamina spiralis secundaria ist von Anfang an kaum zu erkennen, bereits nach einer halben Umdrehung ist diese Struktur nicht mehr auszumachen. *Notoryctes typhlops* weist gesamt 1,3 Umdrehungen auf.

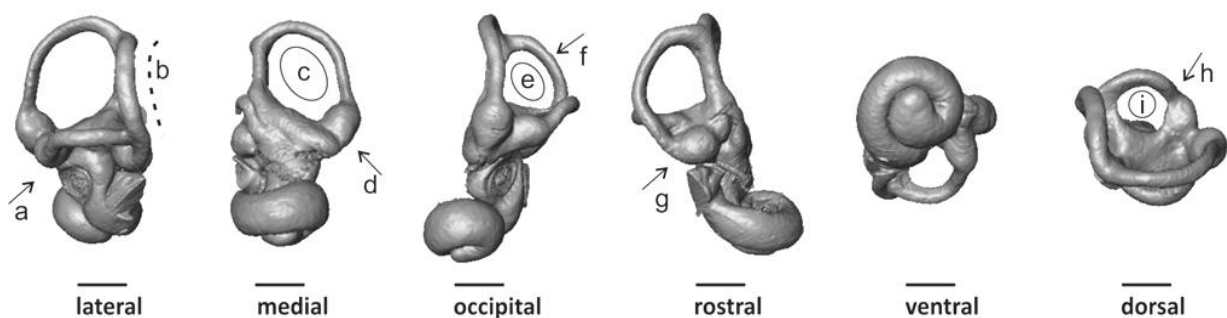


Abb. 46: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Notoryctes typhlops*, a-i siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

5.4.3. Peramelemorphia

Echymipera kalubu

In Lateral-, wie Medialansicht ist ein nach außen gezogener, sehr großer und ovaler anteriorer Bogengang (Abb. 47 b), der einen gleichmäßigen Bogen in mediale Richtung zieht und weit über dem posterioren liegt, zu sehen (Abb. 47 d). Die Ampulla ossea anterior ist weit in occipitaler Richtung verschoben (Abb. 47 c). In Dorsalansicht ist eine s-förmige Biegung des ASC zu erkennen. Die Ebene des LSC verläuft in lateraler, wie auch in occipitaler Ansicht gerade. In Dorsalansicht ist der laterale Bogengang eingedrückt (Abb. 47 g), weit und oval geformt (Abb. 47 h). Der posteriore Bogengang ist rund (Abb. 47 e). Die dorsale Ansicht zeigt einen, in seiner Bogengangebene bis zur maximalen Ausdehnung gerade verlaufenden PSC. Die maximalen Ausdehnungen des lateralen und des posterioren Bogengangs liegen in occipitaler Ansicht auf gleicher Höhe. *Echymipera kalubu* zeigt generell einen kleinen, grazil wirkenden Bogengangquerschnitt (Abb. 47 a). Das sekundäre Crus commune, in rostraler Ansicht, ist gut zu erkennen, ebenso die schon bei *Caluromys philander* (NMW 2598) angesprochene dreieckige Fläche, welche in Richtung Ampulla ossea posterior breiter wird (Abb. 47 f).

Der Cochlea-Durchmesser verjüngt sich zum Helicotrema hin gleichmäßig, final verbreitert sich die Spitze. Der Steigungswinkel verläuft ungleichmäßig. Die Windungen liegen unregelmäßig und weit auseinander, berühren sich an keiner Stelle. Eine deutliche Öffnung am Helicotrema ist in Ventralansicht zu sehen. Die Lamina spiralis secundaria tief gefurcht, erstreckt sich weit über die erste Umdrehung und wird dann von den darauffolgenden Windungen verdeckt. Insgesamt können zwei ganze Umrundungen gezählt werden.

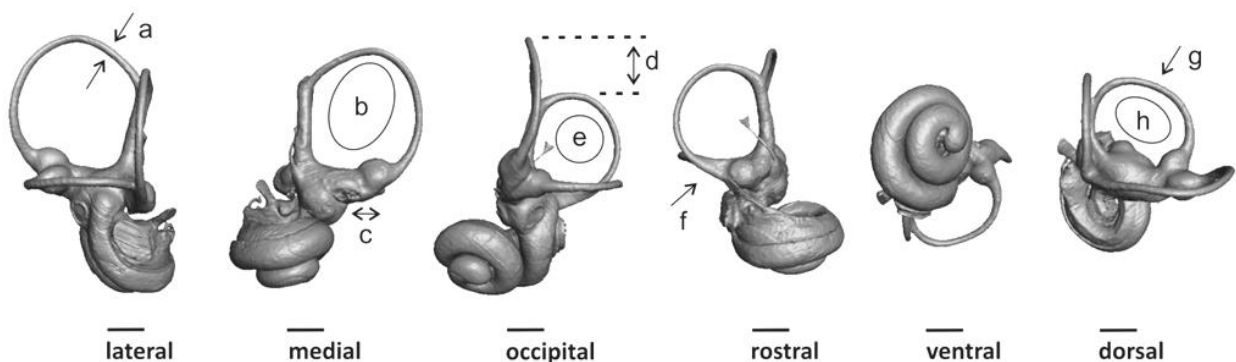


Abb. 47: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Echymipera kalubu*, a-h siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

5.4.4. Diprotodontia

Trichosurus vulpecula

Trichosurus vulpecula zeigt einen runden, großen (Abb. 48 a), leicht in laterale Richtung gebogenen anterioren Bogengang. Die Ampulla ossea anterior ist in medialer Ansicht weit in occipitale Richtung verschoben. In lateraler und occipitaler Ansicht verläuft der LSC s-förmig. Der laterale Bogengang wirkt in dorsaler Ansicht gestaucht, die von ihm umgebende Fläche ist oval (Abb. 48 f). In lateraler und dorsaler Ansicht verläuft die Ebene des PSC gerade. Der posteriore Bogengang hat eine runde Form (Abb. 48 c). Die Ampulla ossea posterior liegt weit ventral. Bei *Trichosurus vulpecula* liegt, in Occipitalansicht, die maximale Ausdehnung des lateralen Bogengangs ein wenig über der maximalen Ausdehnung des posterioren Bogengangs (Abb. 48 b). Es liegt ein kleiner, grazil wirkender Bogengangquerschnitt vor. Ein sekundäres Crus commune ist in rostraler Ansicht deutlich zu sehen, ebenso die dreieckige Fläche an dessen Basis (Abb. 48 d).

Der Cochlea-Durchmesser verjüngt sich zum Helicotrema hin ungleichmäßig, die erste Umdrehung hebt sich deutlich von den darauffolgenden ab. Die letzten zwei Windungen wirken wie auf die beiden Ersten aufgesetzt, wobei die zweite und dritte Windung eine nur geringfügige Verjüngung des Durchmessers zeigen (Abb. 48 e). Der Steigungswinkel verläuft ebenfalls nicht gleichmäßig. In Verlauf der ersten Umdrehung ist ein kleiner Spalt zwischen den Windungen erkennbar. Die Cochlea-Windungen sind ab der zweiten Umdrehung bis zur Spitze hin miteinander verwachsen und zeigen keine Öffnung neben dem Apex. Die Lamina spiralis secundaria liegt zuerst tief gefurcht vor, flacht rasch ab, wird breiter und ist schon nach ca. einer halben Umdrehung nicht mehr zu erkennen. Insgesamt werden 2,8 Umrundungen gezählt.

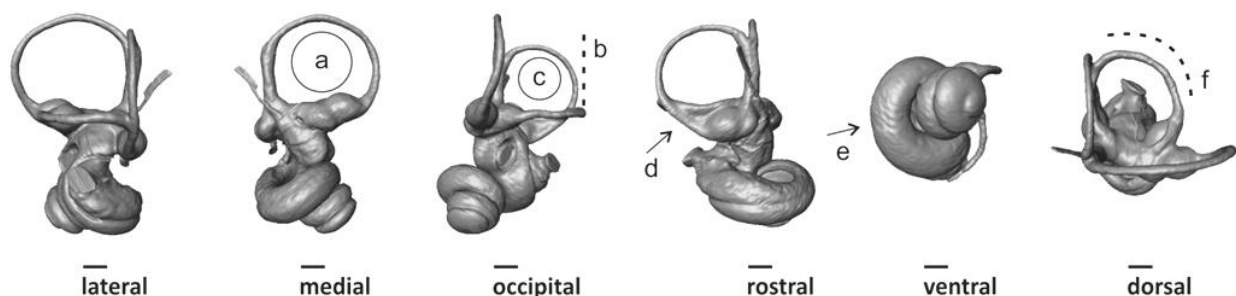


Abb. 48: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Trichosurus vulpecula*, a-f siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

Bettongia lesueur

Bettongia lesueur zeigt in lateraler Ansicht einen weiten (Abb. 49 e), großen und runden anterioren Bogengang (Abb. 49 c). In occipitaler und dorsaler Ansicht ist die Ebene des ASC gerade (Abb. 49 d + i). In lateraler Ansicht ist der LSC s-förmig gebogen (Abb. 49 a). Der laterale Bogengang wirkt in dorsaler Ansicht gestaucht, die Form ist oval (Abb. 49 h). In lateraler und dorsaler Ansicht ist auch der PSC s-förmig gebogen (Abb. 49 b1 + b2). Der posteriore Bogengang ist ausgesprochen groß und rund (Abb. 49 f), die Ampulla ossea posterior zeigt weit in Richtung ventral und medial (Abb. 49 g). In Occipitalansicht liegen die maximalen Ausdehnungen des lateralen und des posterioren Bogengangs auf gleicher Höhe. PSC und LSC berühren einander bei *Bettongia lesueur* nicht, es ist kein sekundäres Crus commune vorhanden.

Der Cochlea-Durchmesser verjüngt sich zum Helicotrema hin gleichmäßig, ebenso verläuft der Steigungswinkel. Die Windungen liegen zu Beginn sehr eng aneinander, berühren einander ab der zweiten Umdrehung bis hin zur Spitze der Cochlea. Eine Öffnung, seitlich des Helicotremas, ist nicht vorhanden. Die Lamina spiralis secundaria ist tief gefurcht, erstreckt sich weit über die erste Umdrehung und wird dann von den darauffolgenden Windungen verdeckt. Insgesamt können 2,5 Umrundungen gezählt werden.

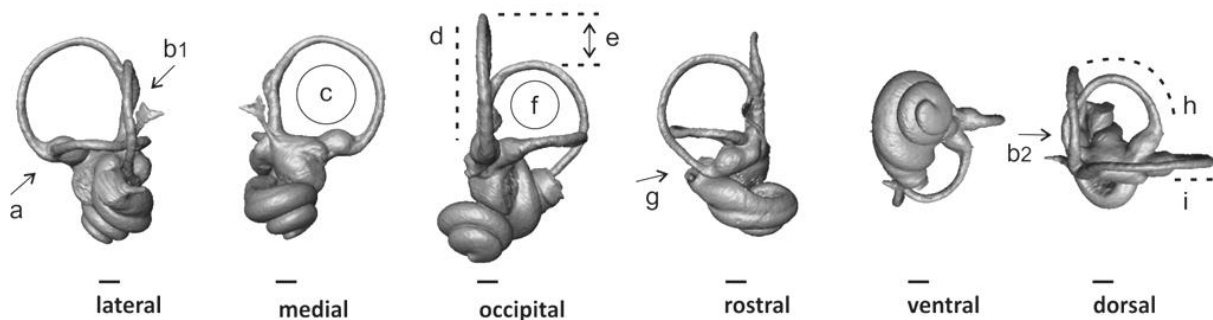


Abb. 49: Rekonstruktion des linken Innenohrs von *Bettongia lesueur*, a-i siehe Text, der Maßstab entspricht 1mm.

5.4.5. Morphometrische Untersuchungen

Die Ergebnisse der Längenmessung der Bogengänge sind in Tab. 3 zusammengestellt, die weiteren Längenmessungen einzelner Strukturen und Messungen der Cochlea sind Tab. 4 zu entnehmen. Die Ergebnisse der Winkelmessung sind in Tab. 5 zusammengestellt.

Bei allen Untersuchungsobjekten haben die anterioren Bogengänge die höchsten Werte bei der Messung der Bogenganghöhe, die lateralen Bogengänge die niedrigsten, siehe Tab. 3. Auch bei den Bogengangweiten zeigen die anterioren Bogengänge die höchsten Werte. Bei *Caluromys philander* (NMW 2598), *Caluromys philander* (NMW 2603), *Caluromys lanatus* und *Echymipera kalubu* ist der posteriore Bogengang kleiner als der laterale Bogengang, bei *Philander opossum* (NMW 1671), *Philander opossum* (NMW 1674), *Bettongia lesueur* und *Notoryctes typhlops* ist es umgekehrt. Bei *Trichosurus vulpecula* sind posteriorer und lateraler Bogengang mit 2,51mm gleich weit. Die Werte des Bogengangquerschnitts unterscheiden sich innerhalb der untersuchten Taxa nur gering, die anterioren Bogengänge zeigen aber, verglichen mit posterioren und lateralen Bogengängen, kleine Durchmesser.

Tab. 3: Gemittelte Ergebnisse der Längenmessungen der Bogengänge. Die gesamten Einzelergebnisse der Längenmessung sind dem Appendix zu entnehmen. C.l.: *Caluromys lanatus*; C.p.: *Caluromys philander*; P.o.: *Philander opossum*; B.l.: *Bettongia lesueur*; E.k.: *Echymipera kalubu*; N.t.: *Notoryctes typhlops*; T.v.: *Trichosurus vulpecula*, ASCh: Höhe des anterioren Bogengangs; ASCw: Weite des anterioren Bogengangs; ASCd: Querschnitt des anterioren Bogengangs; ASCL_oCc: Bogenspannlänge des anterioren Bogengangs ohne Crus commune; LSCL_osCc: Bogenspannlänge des anterioren Bogengangs ohne sekundäres Crus commune PSC: posteriorer Bogengang; LSC: lateraler Bogengang, alle Angaben in mm.

	C.l.	C.p. 2598	C.p. 2603	P.o. 1671	P.o. 1674	B.l.	E.k.	N.t.	T.v.
ASCh	2,34	2,18	2,00	2,40	2,24	4,20	2,90	1,73	3,32
ASCw	2,12	2,09	1,83	2,42	1,95	3,86	2,44	1,41	3,24
ASCd	0,21	0,24	0,21	0,22	0,22	0,38	0,19	0,27	0,28
PSCCh	1,81	1,65	1,67	1,91	1,86	3,45	2,33	1,23	2,97
PSCw	1,47	1,25	1,28	1,68	1,61	3,55	1,94	0,97	2,51
PSCd	0,27	0,24	0,23	0,23	0,24	0,37	0,18	0,28	0,23
LSCh	1,80	1,57	1,52	1,38	1,51	2,61	1,78	0,98	2,78
LSCw	1,73	1,54	1,30	1,46	1,52	2,55	2,01	0,74	2,51
LSCd	0,27	0,23	0,24	0,21	0,25	0,38	0,19	0,32	0,30
ASCL_oCc	4,33	3,95	3,48	4,48	3,88	7,86	4,92	2,36	6,55
PSCl_oCc	2,57	2,31	2,35	2,75	2,5	7,34	3,41	1,49	4,17
LSCL_oCc	2,94	2,18	2,22	2,08	2,37	6	3,13	1,21	3,58

Tab. 4: Ergebnisse der Längenmessungen am Innenohr. C.l.: *Caluromys lanatus*; C.p.: *Caluromys philander*; P.o.: *Philander opossum*; B.l.: *Bettongia lesueur*; E.k.: *Echymipera kalubu*; N.t.: *Notoryctes typhlops*; T.v.: *Trichosurus vulpecula*, CCl: Länge des Crus commune; Cochl: Länge der Cochlea; Cochw: Weite der Cochlea; Cochh: Höhe der Cochlea; SCC: Sekundäres Crus commune; CW: Windungen der Cochlea; CBL: Condylbasallänge, alle Angaben in mm.

	C.l.	C.p. 2598	C.p. 2603	P.o. 1671	P.o. 1674	B.l.	E.k.	N.t.	T.v.
Ccl	1,39	1,28	1,58	1,8	1,51	2,13	1,92	1,31	2,12
Cochl	18,53	15,19	16,58	13,91	16,02	19,83	14,84	7,4	25,64
Cochw	2,91	3,02	2,9	3,12	3,08	4,68	3,29	2,23	4,63
Cochh	1,41	1,56	1,31	1,21	1,2	3,19	1,57	1,31	3,12
SCC	ja	ja	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja
CW	2,5	2,4	2,5	2,2	2,2	2,5	2	1,3	2,8
CBL	59	47	46,9	58	67	74,1	52,4	26,8	64,8

Alle untersuchten Taxa weisen ein Crus commune auf, die Längenangaben für diese Struktur reichen von 1,28mm (*Caluromys philander*) bis 2,13mm bei *Bettongia lesueur*. Bei den Ergebnissen der Längenmessung der Cochlea sind deutliche Unterschiede zu sehen. Die Cochleallänge von *Notoryctes typhlops* beträgt 7,4mm, bei *Trichosurus vulpecula* wurden 25,64mm gemessen. *Bettongia lesueur* zeigt mit 4,68mm den höchsten Wert bei der Weite der Cochlea, *Trichosurus vulpecula* folgt mit 4,63mm in geringem Abstand. Die engste Cochlea zeigt *Notoryctes typhlops*. Eine geringe Höhe der Cochlea (1,21mm bzw. 1,2mm) weisen die beiden *Caluromys philander* Individuen auf, den höchsten Wert zeigen *Bettongia lesueur* (3,19mm) und *Trichosurus vulpecula* (3,12mm). Abgesehen von *Bettongia lesueur* zeigen alle untersuchten Taxa ein sekundäres Crus commune. Die niedrigste Anzahl von Cochleawindungen zeigt *Notoryctes typhlops* (1,3 Umdrehungen), mit 2,75 die meisten Umdrehungen zeigt *Trichosurus vulpecula*. Die Condylbasallängen sind zwischen 26,8mm (*Notoryctes typhlops*) und 74,1mm (*Bettongia lesueur*) verteilt.

Tab. 5: Gemittelte Ergebnisse der Längenmessungen der Bogengänge. Die gesamten Einzelergebnisse der Längenmessung sind dem Appendix zu entnehmen. C.l.: *Caluromys lanatus*; C.p.: *Caluromys philander*; P.o.: *Philander opossum*; B.l.: *Bettongia lesueur*; E.k.: *Echymipera kalubu*; N.t.: *Notoryctes typhlops*; T.v.: *Trichosurus vulpecula*, ASC vs. PSC: Der Winkel, zwischen der Ebene des anterioren und des posterioren Bogengangs; LSC: lateraler Bogengang alle Angaben in Grad [°].

	C.l.	C.p. 2598	C.p. 2603	P.o. 1671	P.o. 1674	B.l.	E.k.	N.t.	T.v.
ASC vs. PSC	100,2	126,9	126,1	93,2	98,0	113,8	105,2	116,8	109,1
ASC vs. LSC	99,3	96,9	104,7	85,3	120,3	97,4	92,6	81,6	80,7
PSC vs. LSC	86,8	113,9	111,9	108,8	117,0	110,3	107,8	107,2	121,9
LSC vs. Coch	61,7	73,6	66,1	70,2	55,1	63,4	72,4	69,3	60,8

Bei *Caluromys lanatus*, beiden *Caluromys philander*, *Bettongia lesueur* und *Notoryctes typhlops* ist der Winkel zwischen der anterioren und der posterioren Bogengangebene am stumpfsten, der Winkel zwischen der posterioren und der lateralen Bogengangebene am spitzesten. Bei *Philander opossum* (NMW 1671), *Echymipera kalubu* und *Trichosurus vulpecula* ist es der umgekehrte Fall. Einzig bei *Philander opossum* (NMW 1674) ist der Winkel zwischen der anterioren und der lateralen Bogengangebene der stumpfste, der Winkel zwischen der anterioren und posterioren Ebene der spitzeste. Der Winkel zwischen dem lateralen Bogengang und der Ebene der Cochlea ist bei *Caluromys philander* mit einem Winkel von 73,6° am stumpfsten, bei *Philander opossum* (NMW 1674) mit 55,1° am spitzesten.

5.5. Diskussion der morphologisch-vergleichenden Untersuchungen unter phylogenetischer Betrachtung

5.5.1. Malleus

Die Mallei von *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus* und *Philander opossum* entsprechen dem von FLEISCHER (1973) beschriebenen Grundtypus eines ancestralen Hammers und weichen nur geringfügig voneinander und von in der Literatur beschriebenen Formen ab (SANCHEZ-VILLAGRA et al. 2002; NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006). Bei allen Vertretern der Didelphimorphia ist das Tympanicum mit dem Goniale verwachsen (siehe Appendix).

Die Ordnung der Didelphimorphia, innerhalb der Metatheria, ist phylogenetisch als ursprünglich zu beschreiben (MITCHELL 2014; MAY-COLLADO et al. 2015). Die

ancestrale Form des Malleus entspricht dieser Positionierung in den Stammbäumen (Abb. 2 + 3).

Notoryctes typhlops zeigt eine gänzlich andere Konstruktion. Die Reduktion der Pars transversalis mallei und des Goniale wird auch von FLEISCHER (1973) beschrieben. Ebenso das von Beginn an breit in ventrale Richtung ziehende Manubrium und dessen apikal gelegene Biegung in mediale Richtung, welche laut Literatur bei sonst keinem Säugetier beschrieben wurde (FLEISCHER 1973). Weiters wird der dorsal gelegene Körper als Caput bezeichnet, eine Struktur, die nur bei Eutheria und dem „frei beweglichen Typen“ als solche beschrieben wird (FLEISCHER 1973).

Echymipera kalubu zeigt einen ancestralen Malleus (Abb. 20). An rostraler Seite gelegen, ist eine Verlängerung der Pars transversalis mallei zu erkennen. Viel deutlicher zu sehen ist diese Struktur bei zwei Ordnungen der Eutheria: Eulipotyphla (Insektenesser) und Chiroptera (Fledertiere) (FLEISCHER 1973). FLEISCHER (1978) beschrieb einige Gruppen abgeleiteter Mittelohrelemente (Abb. 7), darunter den „frei beweglichen Typ“ und den, dem ursprünglichen Typus teilweise sehr ähnlich sehenden Mikrotyp (SANCHEZ-VILLAGRA et al. 2002). Die beim Mikrotyp zu sehende Apophysis gilt als ein Erkennungsmerkmal dieses Typus, welcher als besonders sensibel hohen Frequenzen gegenüber gesehen wird (NUMMELA 1995). Es ist nicht geklärt, ob und in wie weit die Apophysis die Schwingungseigenschaften des Malleus für hochfrequente Töne beeinflusst. Weiters liegen keine Audiogramme für *Echymipera kalubu* vor. Es wäre jedoch denkbar, dass es sich bei der rostralseitigen Verlängerung der Pars transversalis mallei um eine schwingungsoptimierende Anpassung handelt. Die kleine Körpergröße von *Echymipera kalubu* würde ebenfalls zu dem Mikrotyp passen. Bisher wurde dieser Typus bei Beuteltieren nicht beschrieben, ausschließlich bei den zwei oben genannten Ordnungen. Andere Eutheria von vergleichbarer Größe, z.B. Rodentia, zeigen den „frei beweglichen Typus“. Audiogramme und weitere Untersuchungen kleiner Beuteltiermittelohrstrukturen könnten zeigen, ob die Apophysis eine für das Hochfrequenzhören notwendige Verlängerung der Pars transversalis mallei darstellt oder ob es sich hierbei um ein den Eulipotyphla und Chiroptera eigenes Merkmal handelt. Sollte es sich bei *Echymipera kalubu* tatsächlich um eine analoge Struktur handeln, ist diese sekundär entstanden und wäre nach derzeitigem Erkenntnisstand einmalig unter den Beuteltieren. Ob es bei den Eutheria mehrmals und unabhängig voneinander zur Entstehung einer Apophysis kam, kann aufgrund fehlender Untersuchungen nicht festgestellt werden.

Die den Peramelidae in einem Schwestergruppenverhältnis gegenüberstehenden Thylacomyidae zeigen ebenfalls einen ancestralen Malleus (DORAN 1879). Die von DORAN (1879) weiters untersuchten Vertreter der Dasyuromorphia (*Myrmecobius fasciatus* und *Phascogale tapoatafa*), Schwesterordnung der Peramelemorphia (Abb. 2), weisen ebenso eine ursprüngliche Form des Hammers auf. Es kann daher von einem den Dasyuromorphia- und Peramelemorphia-typischen Merkmal gesprochen werden.

Trichosurus vulpecula weicht von dem ursprünglichen Typus ab. Ähnlich *Notoryctes typhlops* liegt der Malleus in reduzierter Form vor. Der dorsale Teil des Knöchelchens ist aufgrund der Form als Caput zu bezeichnen. Das Manubrium zieht keulenförmig in ventrale Richtung und weist am apikalen Ende eine Biegung in mediale Richtung auf. Bei der medialen Biegung handelte es sich bisher um ein Exklusivmerkmal von *Notoryctes typhlops*. Es könnte sich hier um den zweiten bekannten Fall handeln. Es ist allerdings auch festzuhalten, dass alle bisher in der Literatur dargestellten Mallei von *Trichosurus vulpecula* unterschiedlich beschrieben und dargestellt werden. DORAN (1879) beschrieb die Mittelohrknochen von zwei Arten der Gattung *Trichosurus*. Obwohl auch diese beiden Mallei untereinander zahlreiche Unterschiede aufweisen, so zeigen sie doch deutlich Elemente des ancestralen Typs: Manubrium mallei und ein in rostrale Richtung ziehendes Goniale sind vorhanden. Die Fotografie des Hammers in SANCHEZ-VILLAGRA et al. (2002) zeigt eine andere Form. Wie auch der in dieser Arbeit rekonstruierte Malleus liegt das Manubrium bei SANCHEZ-VILLAGRA et al. (2002) keulenförmig vor. Jedoch ist auf der Fotografie im Gegensatz zu *Trichosurus vulpecula* (NMW 58024) eine Struktur, ähnlich einem Pars transversalis mallei auszumachen und das Gehörknöchelchen ist in der Gesamtansicht gerader.

Die atypische Gestaltung des Malleus scheint jedoch kein typisches Merkmal dieser Ordnung zu sein, da einige Vertreter dieser Gruppe, z.B. *Macropus* sp., ebenfalls einen, dem ancestralen Typen ähnlichen Hammer zeigen (DORAN 1897; FLEISCHER 1973; NUMMELA & SANCHEZ-VILLAGRA 2006). Der Malleus von *Phascolarctos cinereus*, eine Art der sehr ursprünglichen Gruppe Vombatiformes innerhalb der Diprotodontia, wird in der Literatur unterschiedlich dargestellt, in ancestraler Form bei DORAN (1879) und in reduzierter, abgewandelter Gestalt bei SANCHEZ-VILLAGRA (2002). Ob es sich *Trichosurus vulpecula* um eine sekundär erworbene Anpassung handelt, welche sich aufgrund noch unbekannter Einflüsse entwickelte, ist hier nicht zu beantworten. Die Gestalt des Malleus könnte auch früher, innerhalb der Phalangerioidea hervorgegangen und vererbt worden sein. Der Hammer von *Bettongia lesueur* konnte aufgrund des Fehlens dieses

Knochens nicht rekonstruiert werden. Der Malleus von *Bettongia penicillata* zeigt jedoch eine ancestrale Form (SANCHEZ-VILLAGRA 2002).

5.5.2. Incus

Verglichen mit den Mallei sehen sich die Inci untereinander ähnlicher, scheinen in ihrer Entwicklung konservativer. Mit Ausnahme des Ambosses von *Notoryctes typhlops* zeigen alle untersuchten Knöchelchen an der rostralen Seite zwischen dem Crus breve incudis und dem Processus lenticularis eine rinnenartige Vertiefung. FLEISCHER (1973) beschrieb diese Struktur bei *Metachirus* sp., einem Vertreter der Didelphimorphia als “rinnenartig ausgehöhlt“. Es zeigen alle in dieser Arbeit untersuchten Didelphimorphia dieses Merkmal deutlich, ebenso *Echymipera kalubu*. *Trichosurus vulpecula* weist die Vertiefung ebenfalls, jedoch deutlich schwächer ausgeprägt auf. *Notoryctes typhlops* weist an jener Stelle eine kammartige Struktur auf (Abb. 28).

Es wäre möglich, dass es sich bei dieser Rinne um ein plesiomorphes Merkmal innerhalb der Metatheria handelt, da es bei Didelphimorphia noch zu einer sehr deutlichen Ausprägung dieses Merkmals kommt. Während *Echymipera kalubu* diese Struktur ebenso vorweist, ist sie bei *Trichosurus vulpecula* nur noch schwach ausgeprägt. In der Literatur findet dieses Merkmal bis jetzt keine Aufmerksamkeit und wird meines Wissens ausschließlich von FLEISCHER (1973) beschrieben. Untersuchungen des Incus bei Paucituberculata hinsichtlich dieser Rinne würden weitere Aussagen über die Ursprünglichkeit dieser Struktur erlauben.

Auffällig sind die artintern auftretenden unterschiedlichen Gestaltungen des Crus breve incudis bei *Caluromys philander*. *Caluromys philander* (NMW 2598) (Abb. 22) weist in lateraler Ansicht ein kurzes und dickes Crus breve incudis auf, bei *Caluromys philander* (NMW 2603) (Abb. 23) liegt es dünn und lang vor.

Ein aus dorsaler Ansicht Richtung medial gebogenes Crus breve incudis ist eine Gemeinsamkeit von *Philander opossum* und *Echymipera kalubu*. *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus*, *Notoryctes typhlops* und *Trichosurus vulpecula* zeigen keinen Bogen. Wie in Tab. 2 definiert, sind *Philander opossum* und *Echymipera kalubu* die fossorialen Vertreter dieser Gruppe. Eine Aussage bezüglich eines möglichen Zusammenhangs zwischen der Lokomotionsart und der Biegung des Crus breve incudis wäre eventuell nach weiteren Untersuchungen möglich.

Bei dem Incus von *Philander opossum* (NMW 1674) ist an occipitaler Seite ein kleiner Ausbruch zu sehen (Abb. 26 + 27). Der gegenüberliegende Incus war im Präparat nicht vorhanden. Es ist jedoch anzunehmen, dass eine Beschädigung Ursache dafür ist.

Eine massive Gestaltung von Mittelohrstrukturen findet sich häufig bei subterranean Tieren (MASON 2003). Bei *Eremitalpa* sp., oder bei *Chrysochloris* sp. (Chrysochloridae) konzentriert sich die Massenzunahme auf den Malleus, bei *Notoryctes typhlops*, ebenso wie bei *Amblysomus hottentotus* (Chrysochloridae) fällt der Incus massiv gestaltet aus (MASON 2003). Beide Kontaktflächen, die zum Malleus als auch die zum Stapes, sind großflächig gestaltet und dienen vermutlich einer optimalen Übertragung tiefer Frequenzen.

5.5.3. Stapes

FLEISCHER (1973) beschrieb einen dem Crus posterius stapedis gegenüber dicken Crus anterius stapedis bei *Metachirus* sp. Bei den in dieser Arbeit untersuchten Steigbügel zeigt sich dieses Merkmal bei *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus*, *Trichosurus vulpecula* und *Bettongia lesueur*. Bei *Philander opossum* können die beiden Strukturen als gleich dick beschrieben werden, *Echymipera kalubu* und *Notoryctes typhlops* zeigen Columella-artige Stapes.

Bei der Form des Foramen ist es möglich Unterschiede innerhalb der Didelphimorphia zu definieren. *Caluromys philander* und *Caluromys lanatus*, die arborealen Vertreter, zeigen in rostraler Ansicht einen waagrechten Abschluss des Foramen an der Basisplatte, während dieser bei *Philander opossum* mit fossorialer Lokomotion rund gestaltet vorliegt. Es könnte sich somit um ein mit der Lokomotion in Zusammenhang stehendes Merkmal handeln.

Es wäre jedoch auch denkbar, dass es im Laufe der Didelphimorphia-Entwicklungsgeschichte zu einer Veränderung der Form des Foramens kam. Innerhalb dieser Ordnung steht *Caluromys* an basaler Position, *Philander* stellt eine modernere Gruppe dar (MAY-COLLADO et al. 2015). In der Arbeit von SPRINGER et al. (1998) wird das für Didelphimorphia typische Foramen rund dargestellt.

Die massivste Konstruktion zeigt *Notoryctes typhlops*. Die Columella-artige Form beschrieb auch FLEISCHER (1973). Beim Versuch dieses Gehörknöchelchen genauer zu untersuchen, scheiterte er am Widerstand des Stapes, sich aus dem Fenestra vestibularis heraus ziehen zu lassen. Die Frage, ob es an der innenohrseitigen Form der Basisplatte lag, blieb unbeantwortet, da das Präparat nicht beschädigt werden durfte. Durch die in dieser Arbeit

durchgeführten Rekonstruktionen kann diese Frage mit „nein“ beantwortet werden. Die Basis stapedis weist keinerlei Wulst oder Überhang auf. Die Abbildung des Stapes bei FLEISCHER (1973) unterscheidet sich in zwei Punkten gravierend von dem in dieser Arbeit rekonstruierten: 1. In FLEISCHER (1973) ist der Stapes in occipitaler Ansicht säulenartig, während er in dieser Arbeit in gleicher Ansicht großflächig ausfällt. Eine säulenartige Darstellung ergäbe sich aus einer um 90° gedrehten, dorsalen Ansicht. 2. In FLEISCHER (1973) liegt ein graziler Processus muscularis stapedis direkt unter dem Capitulum stapedis vor, während der hier gezeigte Processus massiv ausfällt und mittig vom Stapes liegt (Abb. 36). Es ist festzuhalten, dass der von FLEISCHER (1973) abgebildete Malleus dem in dieser Arbeit behandelten in keiner Weise ähnlich sieht.

Im Gegensatz zu allen anderen in dieser Arbeit rekonstruierten Steigbügeln, befindet sich bei *Echymipera kalubu* in medialer Ansicht die breiteste Stelle der Basis stapedis dorsal. Auch dieses Taxon zeigt einen Columella-artigen Stapes ohne Foramen. Anders als bei *Notoryctes typhlops* hat dieser Knochen die Form eines Kegels. DORAN (1879) zeigt Beispiele ähnlich kegelförmiger Stapes ohne Foramen, z.B. *Myrmecobius fasciatus* (Numbat, Dasyuromorphia) oder *Vombatus ursinus* (Nacktnasenwombat, Diprotodontia). Auch der von FLEISCHER (1973) dargestellte Stapes von *Metachirus* sp. (Didelphimorphia) zeigt eine ähnliche Kegelform, weist allerdings ein kleines Foramen auf.

Innerhalb der Peramelemorphia weisen neben *Echymipera kalubu* auch *Perameles* sp. und *Macrotis* sp. einen Columella-artigen Stapes auf (DORAN 1879). Ebenso wird dieses Steigbügelform innerhalb der Ordnung Dasyuromorphia, z.B. bei *Dasyurus* sp. oder *Myrmecobius fasciatus* beschrieben (DORAN 1879). Aktuelle phylogenetischen Untersuchungen folgend stehen beide Ordnungen zusammen in einem Schwesterverhältnis den Notoryctemorphia gegenüber (MITCHELL 2014; MAY-COLLADO et al. 2015). Auch dieses Taxon zeigt, wie beschrieben, einen Columella-artigen Stapes. Die vorgefundene Morphologie des Steigbügels lässt sich somit passend in die auf molekularen Daten basierenden Stammbäume (Abb. 2 + 3) integrieren. Bei der kegelförmigen Gestalt des Stapes bei *Vombatus ursinus* und *Metachirus* sp. handelt es sich vermutlich um ein apomorphes Merkmal.

Eine *Trichosurus vulpecula* ähnlich medial konvex gewölbte Basis stapedis zeigt ein Vertreter der Phalangeridae (Diprotodontia) in den Darstellungen von DORAN (1879). Bei dieser ebenfalls gut zu erkennen ist der ringförmige Wulst an der breitesten Stelle der Basisplatte,

welcher wie in Abb. 39 zu sehen, den Übertritt von Mittel- zu Innenohr markiert. Somit ragt ein Teil der Basis stapedis in den Raum des Innenohrs hinein. FLEISCHER (1973) zeigt Vertreter der Eutheria mit ähnlichem, wenn auch deutlich weniger ausgeprägtem Merkmal, z.B. *Procavia* (Schliefer) oder *Mustela* (Wiesel).

Die eigenwillige Form der Basis stapedis von *Trichosurus vulpecula* wurde noch selten untersucht. Bei DORAN (1879) ist die konvex gewölbte Basisplatte des Steigbügels ebenfalls dargestellt. Allerdings werden in dieser Arbeit zwei Arten der Gattung *Trichosurus* beschrieben, damals unter dem Namen *Phalangista vulpina* und *Phalangista cookii*. Nur die zweitgenannte Art wird mit einer derartigen Basis stapedis dargestellt. *Phalangista vulpina* hat einen klassischen, zweischenkeligen Stapes (DORAN 1879). Aktuell sind beide genannten *Phalangista*-Arten Synonyme für ein und dieselbe Art, für *Trichosurus vulpecula* (WILSON & REEDER 2005). Es bleibt unklar, weshalb die beiden dargestellten Steigbügel bei DORAN (1879) dermaßen unterschiedlich gestaltet sind, obwohl es sich um dieselbe Art handelt.

Bettongia lesueur und *Trichosurus vulpecula* verfügen über ein deutlich zu erkennendes rundes Foramen, welches jedoch kleiner ist als bei Didelphimorphia. Eine kleinere solche Struktur innerhalb der Diprotodontia wurde bereits beschrieben (FLEISCHER 1973) und gilt als für diese typisch (SPRINGER et al. 1998).

SPRINGER et al. (1998) postulierte eine Möglichkeit, die Form des Stapes phylogenetisch ableiten zu können. In dem von ihm dargestellten Stammbaum sind Didelphimorphia als ursprünglichste Beuteltierordnung positioniert. Somit wurde die zweischenkelige Form als plesiomorphes Merkmal interpretiert. Caenolestidae, aus der Ordnung Paucituberculata, weisen einen Columella-artigen Stapes auf und gelten somit als abgeleitet (SPRINGER et al. 1998). Da aktuell die Paucituberculata als die ursprünglichste aller rezent vorhandenen Metatheria gesehen werden (MITCHELL 2014; MAY-COLLADO et al. 2015), wäre es möglich, dass es sich bei der Zweischenkeligkeit der Didelphimorphia um ein sekundär erworbenes Merkmal handelt und die Columella-artige Form des Stapes als plesiomorphes Merkmal interpretiert werden kann.

5.5.4. Innenohr

In vorangegangenen Publikationen wird der anteriore Bogengang bei fossorialen Vertretern der Diprotodontia als größer gegenüber den arborealen Vertretern beschrieben (SCHMELZLE

et al. 2007). Dies lässt sich auch in dieser Arbeit zeigen, der ASC von *Bettongia lesueur* ist deutlich größer als der Bogengang von *Trichosurus vulpecula*.

Es zeigt sich jedoch auch, dass innerhalb der Didelphimorphia Taxa mit arborealer Lokomotion ebenfalls gut entwickelte anteriore Bogengänge besitzen (SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). Diese Erkenntnis kann durch diese Untersuchung ebenfalls unterstützt werden. Die arborealen Vertreter *Caluromys philander* und *Caluromys lanatus* weisen gut entwickelte anteriore Bogengänge auf. Sie fallen allerdings etwas kleiner aus als bei dem fossorialen Taxon *Philander opossum*. Ob tatsächlich der ASC bei fossorialer Lokomotion generell größer und weiter ist als bei arborealer Lokomotion, könnte nur durch weitere umfangreiche Untersuchung geklärt werden.

Die beschriebene Biegung des anterioren Bogengangs in occipitale Richtung zeigen die arborealen Vertreter der Didelphimorphia besonders deutlich, jedoch ist sie auch bei *Philander opossum* (NMW 1674) zu beobachten. *Philander opossum* (NMW 1671) weist dieses Merkmal in deutlich geringerem Umfang auf. Bei fossorialen Taxa verläuft die Ebene des ASC tendenziell gerader.

Der posteriore Bogengang der fossorialen Didelphimorphia ist, verglichen mit den arborealen Vertretern dieser Gruppe, größer. Eine gerade Ebene des PSC ist neben den Didelphimorphia auch bei allen anderen, hier untersuchten Ordnungen, festzustellen. Einzig *Philander opossum* (NMW 1671) zeigt einen leicht in rostrale Richtung gebogenen Bogen (Abb. 44).

Unterschiede zwischen fossorialen und arborealen Taxa, die Form des lateralen Bogengangs betreffend, sind schon beschrieben worden (SCHMELZLE & SANCHEZ-VILLAGRA 2005; SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007; SCHMELZLE et al. 2007; SCHWARZ 2012). Rodentia mit fossorialer Lokomotion weisen einen gegenüber arborealen Taxa weiteren Radius und größeren Durchmesser des Bogengangs auf (SCHWARZ 2012). Gänzlich umgekehrt ist die Situation bei der Beuteltierordnung Diprotodontia. Hier liegt ein größerer lateraler Bogengang bei Taxa mit arborealer Lokomotion vor. Der LSC der fossorialen ist dagegen kleiner ausgebildet (SCHMELZLE et al. 2007).

Beide Aussagen lassen sich in dieser Arbeit nicht unterstützen. Die hier untersuchte Gruppe der Didelphimorphia zeigt keinen Unterschied den LSC betreffend zwischen fossorialen und arborealen Vertretern. Innerhalb der Diprotodontia zeigt *Trichosurus vulpecula* zwar einen

weiteren, jedoch auch dünneren lateralen Bogengang, als dies bei *Bettongia lesueur* zu sehen ist.

Die Gestalt der Bogengänge von *Notoryctes typhlops* wirkt auf den ersten Blick deformiert und für einen Vergleich ungeeignet. Tatsächlich sind nahezu alle Bogengangmerkmale der übrigen untersuchten Taxa beim Beutelmull ebenfalls zu finden: Der anteriore Bogengang weist einen weiten Radius auf und zieht einen Bogen in mediale Richtung. Der laterale Bogengang ist oval geformt. Die Ebene des posterioren Bogengangs ist gerade, ein sekundäres Crus commune ist vorhanden. Alle abweichenden Merkmale werden auch von anderen hier untersuchten Individuen gezeigt. Eine ovale Form des ASC weist ebenfalls *Echymipera kalubu* auf, eine in dorsale Richtung geneigte Ebene des LSC findet sich auch bei *Philander opossum* (NMW 1674). Das Merkmal des ovalen PSC teilt sich *Notoryctes typhlops* mit beiden *Philander opossum*.

Es ist wahrscheinlich, dass die gestauchte Form der Bogengänge eine Auswirkung auf die Sensibilität dieses Sinnesorgans hat. Weiters darf aufgrund der einzigartigen Form des Innenohrs vermutet werden, dass es sich hierbei um ein apomorphes Merkmal handelt. Ob die Stauchung als eine spezielle Adaption an die herausragende Lokomotion verstanden werden kann oder ob es sich hierbei um eine Folgeerscheinung der Reduktion der Körpergröße und somit der Schädelgröße handelt, kann in dieser Arbeit nicht festgestellt werden. Fossile Funde wären zur weiteren Klärung unerlässlich.

Die Windungsanzahl der Cochlea beinhaltet phylogenetische Informationen (RUF et al. 2009). Eine geringe Anzahl an Umdrehungen wird hierbei als plesiomorphes Merkmal interpretiert (MENG & FOX 1995; HOROVITZ 2009). Dies gilt generell für Theria. Alle aktuell untersuchten, rezenten Vertreter der Didelphidae weisen eine Windungsanzahl von über 2 auf (SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). Alle in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Didelphidae entsprechen dieser Merkmalsausprägung. *Caluromys philander* (NMW 2598) weist 2,4, *Caluromys philander* (NMW 2603) 2,5, *Caluromys lanatus* 2,5, *Philander opossum* (NMW 1671) 2,2 und *Philander opossum* (NMW 1674) 2,2 Umdrehungen auf. Bei SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE (2007) werden bei *Caluromys philander* ebenfalls 2,4 Umdrehungen beschrieben. Wie schon erwähnt ist innerhalb der Didelphidae *Caluromys* gegenüber *Philander* die ursprünglichere Gattung. Dies würde bedeuten, dass es innerhalb dieser Familie zu einer Trendumkehr kam, es zeigt sich eine Reduktion der Windungen bei *Philander*.

Notoryctes typhlops ist eines von insgesamt drei Beuteltieren Australiens mit einer Schneckenwindungsanzahl von unter 2 (GRAY 1907; SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). Das in dieser Arbeit untersuchte Tier weist eine Windungszahl von 1,5 auf und entspricht somit den in der Literatur angegebenen Werten. Aufgrund der Seltenheit dieses Merkmals kann von einer apomorphen Entwicklung der Cochlea-Gestalt ausgegangen werden (GRAY 1907).

Die Schneckenwindungszahl von *Echymipera kalubu* beträgt 2. Ein Vergleich ist in diesem Fall nicht möglich. Hierfür notwendige Literatur, welche die Anzahl der Cochleawindungen bei Vertretern der Peramelidae bzw. Peramelemorphia beschreibt, wurde nicht gefunden.

Die in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Diprotodontia zeigen eine vergleichsweise hohe Anzahl an Cochleawindungen. *Bettongia lesueur* weist 2,5 Umdrehungen auf, *Trichosurus vulpecula* 2,8. Dies passt gut zu den Ergebnissen vorangegangener Untersuchungen. Die Anzahl der Windungen bei *Bettongia penicillata* beträgt 2,4 (SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). 2,8 Windungen, wie bei *Trichosurus vulpecula*, werden auch bei anderen Vertretern der Diprotodontia, *Petauroides volans* (Riesengleitbeutler), *Pseudocheirus peregrinus* (Gewöhnlicher Ringbeutler) und *Phascolarctos cinereus*, dem Koala beschrieben (SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007). Abgesehen von den Notoryctemorphia kommt es auch bei einzelnen Vertretern der Diprotodontia scheinbar zu einer sekundär und unabhängig voneinander erfolgten Reduktion der Cochleawindungen. Die Vombatidae stehen den Phascolarctidae in einem Schwestergruppenverhältnis gegenüber (MAY-COLLADO et al. 2015). Die Anzahl der Cochleawindungen bei *Vombatus ursinus* beträgt 1,4, was der Hälfte von *Phascolarctos cinereus* entspricht (SANCHEZ-VILLAGRA & SCHMELZLE 2007).

Zur Klärung der Frage, welches Taxon der Australidelphia, Peramelemorphia oder Diprotodontia phylogenetisch näher den „Ameridelphia“ zu positionieren ist, könnte die vorliegende Arbeit beitragen. Beim Vergleich der Merkmale der Mittel- und Innenohrelemente zeigt sich eine höhere Übereinstimmung zwischen den Peramelemorphia und den Didelphimorphia, z.B. die ancestrale Form des Malleus, die rinnenartige Struktur am Crus longum incudis, der gebogene anteriore Bogengang und die Form der Cochleawindungen. Jedoch ist der Stapes bei *Echymipera kalubu* Columella-artig, während das Merkmal eines ausgebildeten Foramens bei Didelphimorphia und Diprotodontia als Gemeinsamkeit vorliegt.

6. Funktionsmorphologische Untersuchungen des Innenohrs unter ökologischer und phylogenetischer Betrachtung

Um funktionsmorphologische Anpassungen des Innenohrs untersuchen zu können, werden die Messwerte statistisch ausgewertet. Die gesamten Messwerte sind dem Appendix zu entnehmen.

Bisherige funktionsmorphologische Untersuchungen konzentrierten sich auf die Untersuchung des Radius und der Größe einzelner Bogengänge. Die Ergebnisse dieser Messungen wurden mit der Körpergröße bzw. dem Gewicht einzelner Taxa in Relation gesetzt (SPOOR & ZONNEVELD 1998; EKDALE 2010). Größere Tiere weisen größere Bogengänge auf, allerdings zeigt sich ein negativ allometrischer Zusammenhang mit zunehmender Körpergröße. GRAY (1907) und SCHMELZLE et al. (2007) interpretierten dies als mögliche Anpassung an die mit der Größenzunahme einhergehende Schwerfälligkeit der Schädelbewegungen. Um auszuschließen, dass es sich hierbei um eine reine Darstellung von Größenverhältnissen handelt, wurden bei der Faktoren- und Diskriminanzanalyse die gemessenen Werte der Innenohren vor ihrer Regression durch eine Division mit der Condylbasallänge standardisiert (PFAFF et al. 2015). Dadurch hat die Größe des Schädels keinen Einfluss auf die funktionsmorphologische Unterscheidung der unterschiedlichen Lokomotionsmodi (PFAFF et al. 2015).

6.1. Form des Innenohrs

Folgende Messwerte werden mittels Faktorenanalyse ausgewertet: „Höhe“, „Weite“, „Länge“ und „Querschnitt“ jedes Bogengangs, sowie die „Länge des Crus commune“. Der Wert „Länge des sekundären Crus commune“ wird nicht in die Analysen integriert. Stattdessen wird dieser Messwert zur „Länge des lateralen Bogengangs“ hinzuaddiert. Dadurch wird dieser in den statistischen Berechnungen gleichwertig einer durchgehenden Struktur erfasst. Tab. 6 stellt eine rotierte Komponentenmatrix dar, in der die Ladungen der extrahierten Faktoren aus den Residuen der gemessenen Werte inklusive deren berechneten Ladungen aufgelistet sind.

Der in der Faktorenanalyse beschriebene Messparameter ist abhängig von dessen Wert der Ladung und dem Ladungsunterschied zwischen den Komponenten. Je höher dieser Wert und je größer der Ladungsunterschied ist, desto besser wird der Parameter beschrieben (PFAFF et al. 2015).

Tab. 6: Rotierte Komponentenmatrix zu Abb. 50 mit den entsprechenden Ladungen auf den extrahierten Faktoren der Messwerte. Die gesamten Werte sind dem Appendix zu entnehmen. ASCh: Höhe des anterioren Bogengangs; ASCw: Weite des anterioren Bogengangs; ASCd: Querschnitt des anterioren Bogengangs; ASCl: Bogenspannlänge des anterioren Bogengangs; PSC: posteriorer Bogengang; LSC: lateraler Bogengang, LCc: Länge des Crus commune; LsCc: Länge des sekundären Crus commune.

	Komponente		
	1	2	3
ASCh	0,939	0,036	0,122
ASCw	0,883	-0,257	0,065
ASCl	0,949	-0,075	0,075
ASCd	0,048	0,963	0,11
PSCh	0,948	0,074	0,207
PSCw	0,947	-0,101	0,084
PSCl	0,828	0,099	-0,207
PSCd	-0,085	0,967	0,007
LSCh	0,886	0,240	0,032
LSCw	0,930	0,024	0,032
LSCl	0,871	-0,054	-0,385
LSCd	-0,026	0,956	0,163
LCc	0,783	-0,141	0,263

Komponente 2 (PC 2) zeigt bei den Messparametern ASCd, PSCd und LSCd die höchste Ladung. Folgend hat der Parameter „Querschnitt“ den größten Einfluss auf das Streudiagramm (Abb. 50).

Der Faktor 1 (PC 1) lässt sich den Messparametern „Höhe“ (ASCh, PSCh und LSCh), „Breite“ (ASCw, PSCw und LSCw) und „Länge“ (ASCh, PSCh und LSCh) zuordnen.

6.2. Funktionsmorphologische Untersuchungen

Das folgende Streudiagramm basiert auf den Faktoren aus Tab. 6. In dieses wurden unter Berücksichtigung derselben Faktoren und Faktorenanalyse die Ergebnisse von PFAFF et al. (2015) integriert (Abb. 50, punktierte Linien). Mit diesem Schritt werden die Datendichte und die damit verbundene Aussagekraft erhöht.

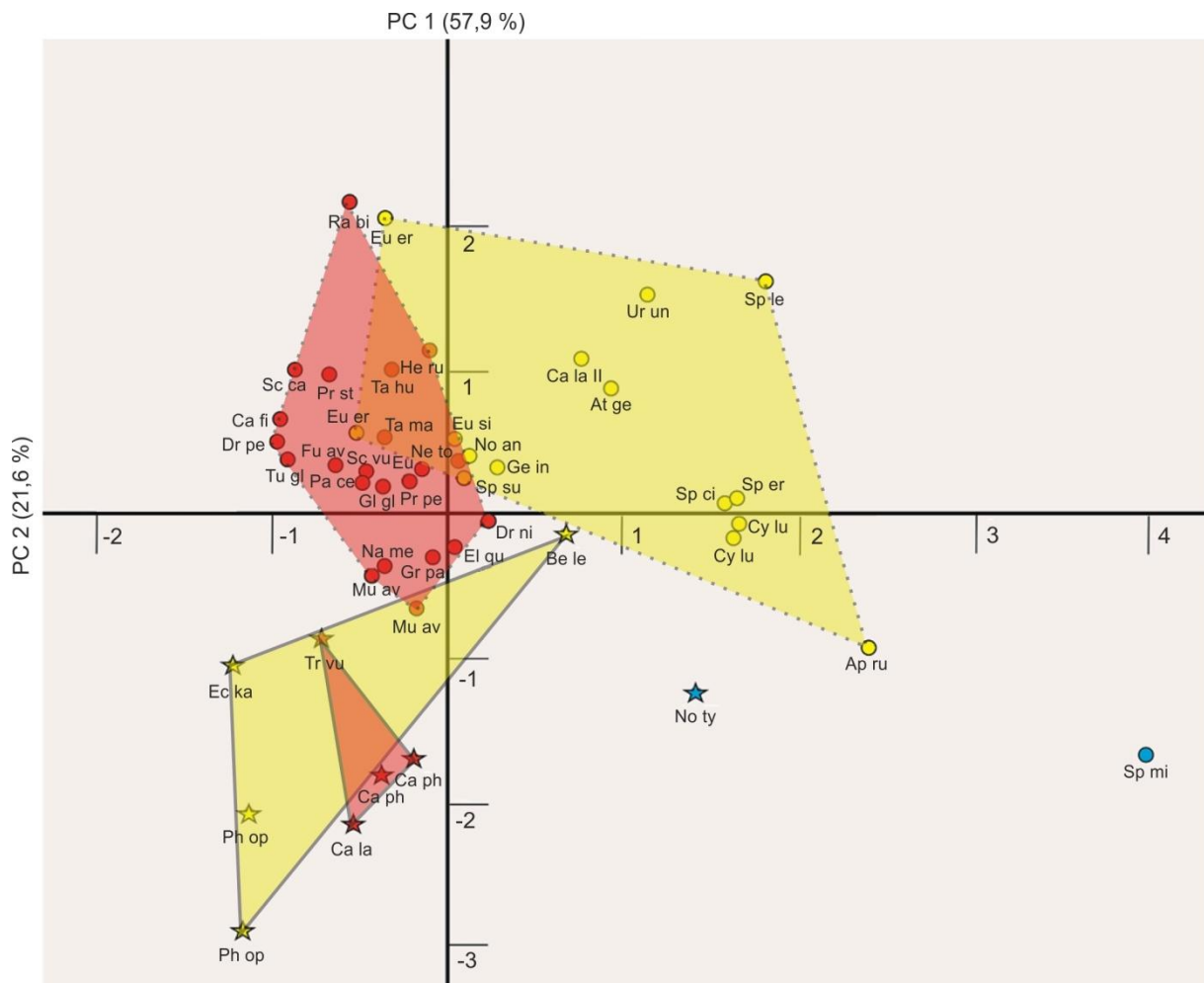


Abb. 50: Untersuchung der Messparameter der Innenohren bei Metatheria (durchgehende Linien) und Eutheria (Rodentia) (punktierter Linien). Streudiagramm der Faktoren PC1 und PC2 inklusive dem entsprechenden Prozentsatz ihrer Varianz. Lokomotionsmodi: gelb: fossorial, rot: arboreal, blau: subterranean.
Metatheria: Ca ph.: *Caluromys philander*, Ca la: *Caluromys lanatus*, Ph op: *Philander opossum*, Ec ka: *Echymipera kalubu*, No ty: *Notoryctes typhlops*, Tr vu: *Trichosurus vulpecula*, Be le: *Bettongia lesueur*
Eutheria: Sp ci: *Spermophilus citellus*, At ge: *Atlantoxerus getulus*, Ge in: *Geosciurus inauris*, No an: *Notocitellus annulatus*, Sp su: *Spermophilus suslicus*, Cy lu: *Cynomys ludovicianus*, Ap ru: *Aplodontia rufa*, Eu er: *Euxerus erythropus*, Ca la II: *Callospermophilus lateralis*, Ur un: *Uroditellus undulatus*, Sp er: *Spermophilus erythrogenys*, Sp le: *Spermophilopsis leptodactylus*, Eu si: *Eutamias sibiricus*, Eu: *Eutamias* sp, Ne to: *Neotamias townsendii*, Sc ca: *Sciurus caroliensis*, Sc vu: *Sciurus vulgaris*, Gl gl: *Glis glis*, Gr pa: *Graphiurus parvus*, El qu: *Eliomys quercinus*, Dr ni: *Dryomys nitedula*, Mu av: *Muscardinus avellanarius*, Ta hu: *Tamiasciurus hudsonicus*, Pr pe: *Prasodsciurus pennantii*, Fu av: *Funisciurus anerythrus*, Tu gl: *Tupaia glis*, Ca fi: *Callosciurus finlaysoni*, Dr pe: *Dremomys pernyi calidior*, He ru: *Heliosciurus rufobrachium*, Pr st: *Protoxerus stangeri*, Ta ma: *Tamias maclellandi*, Ra bi: *Ratufa bicolor*, Na me: *Nannosciurus melanotis*, Pa ce: *Paraxerus cepapi*, Sp mi: *Spalax microphthalmus*, nach PFAFF et al. (2015)

Insgesamt sind vier Punktwolken zu sehen (Abb. 50). Die beiden rot hinterlegten Flächen beinhalten Vertreter der arborealen, die gelb hinterlegten Punktwolken die der fossoriale Lokomotion. Eutheria sind an der punktierten, Metatheria an der durchgezogenen Umrandung

zu erkennen. Das subterrane Taxum der Eutheria, *Spalax microphthalmus*, ebenso *Notoryctes typhlops* sind an der blauen Markierung zu erkennen und liegen an isolierter Position.

Metatheria zeigen, im Gegensatz zu Eutheria, untereinander keine deutliche Trennung der Punktwolken. Die größte Fläche der arborealen Metatheria-Gruppe (*Caluromys philander*, *Caluromys lanatus* und *Trichosurus vulpecula*) wird auch von der fossorialen Gruppe (*Philander opossum* und *Echymipera kalubu*) beansprucht, *Caluromys philander* und *Caluromys lanatus* stehen nur in geringer Entfernung zur gelb hinterlegten Punktwolke positioniert.

Die beiden rot hinterlegten Punktwolken der arborealen Eu- und Metatheria liegen an der Komponente PC 2 auf ähnlicher Höhe.

Bettongia lesueur steht in auf einer isolierten Position. Nach Integration der Eutheria-Daten findet sich dieses Taxon an der Grenze zu der gelb hinterlegten fossorialen Eutheria-Gruppe (Abb. 50)

6.3. Funktionsmorphologische Untersuchungen unter ökologischer Betrachtung

Die im Freiland gemachten Beobachtungen der Lokomotion einiger in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Metatheria lässt sich nicht befriedend in die aus der Literatur übernommenen Definitionen der Lokomotionsmodi eingliedern. *Philander opossum*, wie auch *Echymipera kalubu*, zeigen kein grabendes Verhalten. Dieses ist jedoch Teil der Definition für die fossoriale Lokomotion (PFAFF et al. 2015). Abb. 51 zeigt eine Variation der vorhergehenden Graphik, jedoch sind in dieser die beiden Taxa mit „nicht eindeutig fossorialer“ Lokomotion in einem grün hinterlegten Cluster zusammengeschlossen. Damit steht *Bettongia lesueur* nahe den Eutheria, jedoch in Entfernung zu den übrigen Metatheria positioniert.

Inwieweit es notwendig ist, eine neue ökologische Gruppe in die funktionsmorphologischen Untersuchungen zu integrieren, soll in Kapitel 6.6.1. thematisiert werden.

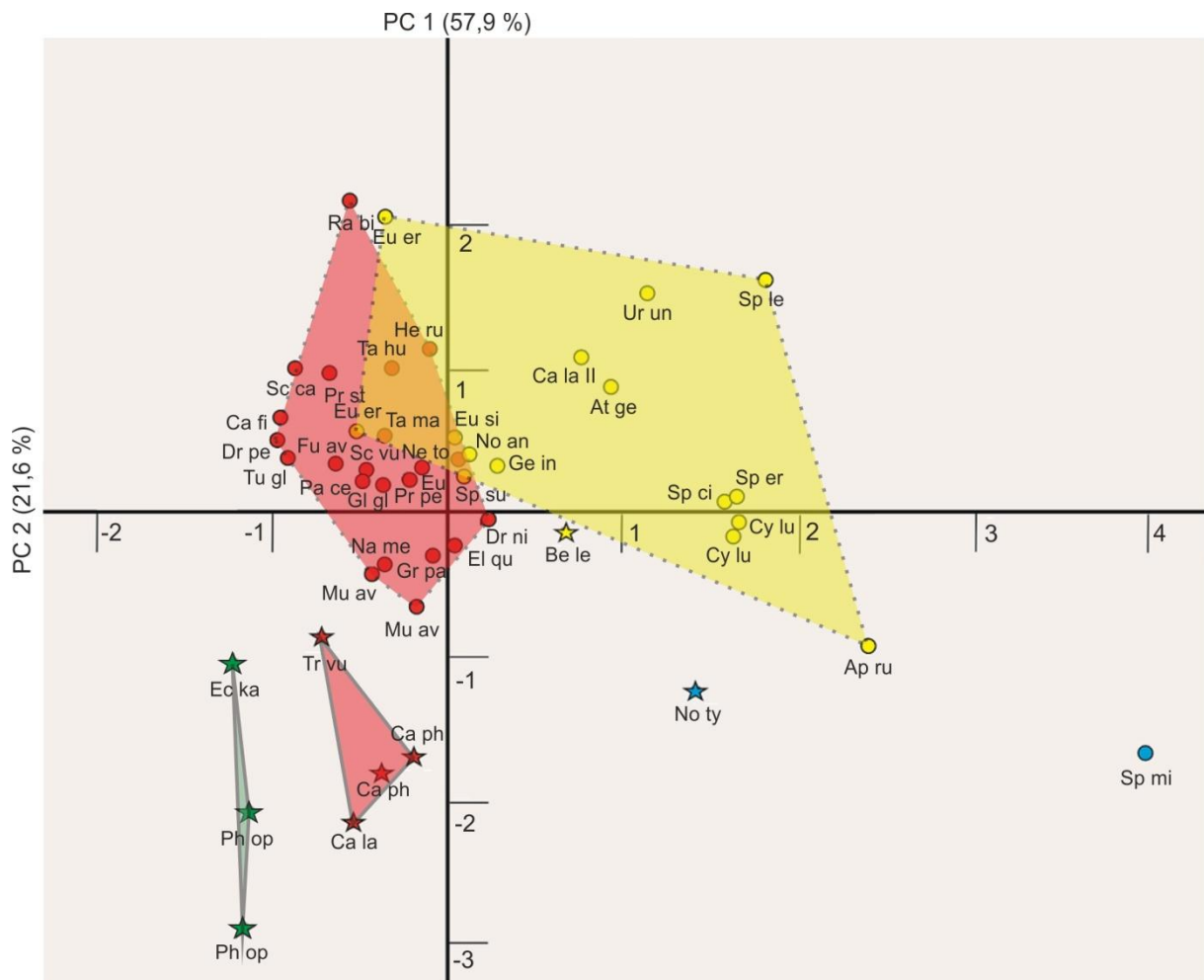


Abb. 51: Untersuchung der Messparameter der Innenohren bei Metatheria (durchgehende Linien) und Eutheria (Rodentia) (punktuelle Linien). Streudiagramm der Faktoren PC1 und PC2 inklusive dem entsprechenden Prozentsatz ihrer Varianz. Lokomotionsmodi: gelb: fossorial, rot: arboreal, blau: subterranean, grün „nicht eindeutig fossorial“ (terrestrisch). Abkürzungen, siehe Abb. 50.

6.4. Funktionsmorphologische Untersuchungen unter phylogenetischer Betrachtung

In Abb. 52 sind die Vertreter der Didelphimorphia *Caluromys philander*, *Caluromys lanatus* und *Philander opossum* in einer grün hinterlegten Punktwolke zusammengefasst. Im Gegensatz zu den beiden *Philander opossum*-Individuen, stehen die beiden *Caluromys philander*-Individuen in einem sehr engen Abstand zueinander. Nahe den beiden *Caluromys philander*-Individuen ist *Caluromys lanatus* positioniert.

Echymipera kalubu (Peramelemorphia) (blau) befindet sich näher den Didelphimorphia und Diprotodontia positioniert als der gelb markierte Vertreter der Notoryctemorphia, *Notoryctes typhlops*.

Eutheria gezeigt werden, z.B. bei *Muscardinus avellanarius* (Abb. 50). Dies könnte, im Rahmen der funktionellen Anpassung an arboreale Lokomotion, auf ein hohes Maß an Variabilität bei der Gestalt der Bogengänge selbst innerhalb einer Art hindeuten.

Trichosurus vulpecula liegt auf gerader Linie zwischen dem Clade der arborealen Eutheria und der Gruppe aller übrigen arborealen Metatheria (*Philander opossum* und *Philander lanatus*) (Abb. 50). Bei dieser Position könnte es sich um ein auf die funktionelle Komponente bezogenes starkes Signal handeln. Dies würde den Ergebnissen der statistischen Analyse entsprechen und die Bedeutung des Messparameters „Querschnitt“, wie auch bei den arborealen Didelphimorphia unterstreichen.

Die fossorialen Taxa *Philander opossum* und *Echymipera kalubu* liegen, auf die funktionelle Ebene PC 2 bezogen, einerseits innerhalb eines engen Clusters, andererseits in deutlicher Entfernung zu *Bettongia lesueur* (Abb. 50). Die nahe Position der beiden *Philander*-Individuen ist in der Diskussion besonders hervorzuheben, da die Messergebnisse bei der Winkelmessung dieser Tiere besonders weit auseinander lagen (Tab. 4). Dies könnte bedeuten, dass die Winkel der Bogengangebenden zueinander einen geringen Einfluss auf die funktionsmorphologischen Untersuchungen haben. Gleichzeitig wird die Bedeutung des Messparameters „Querschnitt“ unterstrichen.

Bettongia lesueur, innerhalb der Metatheria auf isolierter Position, befindet sich am Rand der gelb unterlegten Punktwolke der fossorialen Vertreter (Abb. 50). Im Gegensatz zu *Philander opossum* und *Echymipera kalubu* befindet sich *Bettongia lesueur* damit in einem Bereich des Streudiagramms der durch vergleichbare Untersuchungen auch von Eutheria mit fossorialer Lokomotion eingenommen wird. Es könnte sich hierbei somit auch um eine abgelegene Position von *Philander opossum* und *Echymipera kalubu* handeln.

Beim Vergleich der morphologischen und funktionsmorphologischen Untersuchungen zeigt zumindest ein Vertreter der Metatheria eine starke Unabhängigkeit zwischen den Strukturen des Mittelohrs und der Ausprägung der Bogengangstruktur im Innenohr. Wie in Kapitel 5. beschrieben, sind die Gehörknöchelchen Malleus und Stapes von *Trichosurus vulpecula* außergewöhnlich geformt. Dennoch ist die Position dieses Taxons im Streudiagramm für arboreale Taxa entsprechend (Abb. 50). Wie einleitend beschrieben, wird die Form der Gehörknöchelchen mit den zu hörenden Frequenzen in Verbindung gebracht. Diese Unabhängigkeit zwischen einer Anpassung an den Hörbereich und einer Adaption an einen Lokomotionsmodus würde sinnvoll erscheinen.

6.6. Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchungen unter ökologischer Betrachtung

Wie im vorhergehenden Kapitel erörtert, liegt die Punktwolke der fossorialen Metatheria innerhalb des Streudiagramms, bezogen auf die Komponente PC 2, nur mit einem geringen Überlappungsbereich der fossorialen Eutheria-Gruppe gegenüber (Abb. 50). Die Position von *Bettongia lesueur* spricht gegen eine deutliche Positionierung der fossorialen Beuteltiere in einem von den Eutheria klar getrennten Bereich, links der arborealen Eu- und Metatheria. Gleichzeitig spricht die Lage von *Philander opossum* und *Echymipera kalubu* in diesem Diagramm gegen eine Gemeinsamkeit des für die fossoriale Lokomotion typischen Messparameters „Querschnitt“. Ein genaueres Einbeziehen ökologischer Faktoren könnte zur Lösung dieser Diskrepanz führen.

Vor allem für weiterführende funktionsmorphologische Untersuchungen bei Metatheria ist es ratsam, eine Anpassung der in Tab. 2 aufgelisteten Definitionen und der damit einhergehend ökologischen Parameter vorzunehmen. Im Folgenden sollen Gründe und Lösungsvorschläge für eine den Beuteltieren angepasste Definition bezüglich der Lokomotionsmodi erörtert werden.

6.6.1. Terrestrische Lokomotion

Mithilfe der ökologischen Untersuchungen und Beschreibungen von WILSON & MITTERMEIER (2015) und den funktionsmorphologischen Untersuchungen dieser Arbeit ist es möglich, einige Lokomotionsmodi zu definieren bzw. abzuändern.

Die in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Didelphimorphia (*Caluromys philander* und *Caluromys lanatus*) werden in der Literatur unisono als arboreal lebende Tiere beschrieben. Die Ergebnisse der funktionsmorphologischen Untersuchung scheinen dies widerzuspiegeln. (Abb. 50).

Die Lokomotion von *Philander opossum* unterscheidet sich jedoch von der in Tab. 2 definierten fossorialen Lokomotion. Vielmehr entspricht sie der von SAMUELS & VAN VALKENBURGH (2008) bei Rodentia beschriebenen, terrestrischen Fortbewegung, da *Philander opossum* vor allem kein grabendes Verhalten zeigt. Das Graben eines Baues bzw. eines Gangsystems wird jedoch als zentrales Element des fossorialen Lokomotionsmodus genannt.

Definition der terrestrischen Lokomotion nach SAMUELS & VAN VALKENBURGH (2008): „schwimmt und klettert selten, eventuell werden Baue gegraben, hüpfende Fortbewegung möglich, jedoch stets quadruped, kein Fliegen oder Gleiten“.

Die Definition der arborealen Lokomotion kann daher für den betreffenden Teil der Didelphimorphia unverändert übernommen werden. Bei dem bis jetzt als fossorial beschriebenen Vertreter der Didelphimorphia, *Philander opossum*, ist eine Änderung des ökologischen „Status“, hin zu terrestrischer Lokomotion, sinnvoll.

Die von WILSON & MITTERMEIER (2015) beschriebene Lokomotion von *Notoryctes typhlops* entspricht der Definition für die subterrane Fortbewegung (Tab. 2). Im Streudiagramm (Abb. 50) ist *Notoryctes typhlops* mit einigem Abstand zu *Spalax microphthalmus* anzutreffen. Da eine phylogenetische Nähe ausgeschlossen werden kann ist dies als schwaches funktionsmorphologisches Signal zu deuten. Daher kann in diesem Fall die Definition für subterrane Lokomotion (Tab. 2) beibehalten werden.

Echymipera kalubu weist, wie *Philander opossum*, Abweichungen zwischen den in Tab. 2 definierten Lokomotionsmodus und dem von WILSON & MITTERMEIER 2015 beschriebenen Verhalten auf. Die Lokomotion entspricht ebenfalls der von SAMUELS & VAN VALKENBURGH 2008 beschriebenen terrestrischen Fortbewegung da *Echymipera kalubu* keine Gangsysteme gräbt.

Bei den Vertretern der Diprotodontia kann *Trichosurus vulpecula* als arboreal beschrieben werden (Tab. 2). *Bettongia lesueur* verfügt über ein spezifisches Lokomotionsrepertoire, welches in Zusammenhang mit funktionsmorphologischen Untersuchungen noch nicht definiert wurde. Zwar entspricht dieses weitgehend der definierten fossorialen Lokomotion, jedoch bewegen sich diese Tiere auch biped hüpfend fort. Eine Definition eines eigenen Lokomotionsmodus erscheint sinnvoll, da es sich hierbei um die einzige Art handelt, die das Bewohnen großer, selbst angelegter unterirdischer Bauten mit einer bipeden hüpfenden Fortbewegung kombiniert. Keine andere Art dieser Gattung gräbt Wohnhöhlen (STRAHAM 1991). Da sich die hüpfende Lokomotion vermutlich in der Bogengangmorphologie manifestiert, ist eine Sonderstellung (fossorial-biped, siehe Tab. 7) dieser Art notwendig.

Tab. 7: Übersicht über einzelne Lokomotionsmodi, nach SAMUELS & VAN VALKENBURGH (2008) und PFAFF et al. (2015).

Lokomotionsmodus	Art	Definition des Lokomotionsmodus
subterrän	<i>Notoryctes typhlops</i>	Fortbewegung und Nahrungssuche erfolgen Unter der Erdoberfläche aus PFAFF et al. (2015)
(biped hüpfend) fossorial	<i>Bettongia lesueur</i>	gräbt für gewöhnlich Gangsysteme, keine subterrane Nahrungsaufnahme (Lokomotion biped hüpfend)) aus PFAFF et al. (2015)
arboreal	<i>Caluromys philander</i> <i>Caluromys lanatus</i> <i>Trichosurus vulpecula</i>	klettern bei Flucht, Schutz- und Nahrungssuche aus PFAFF et al. (2015)
terrestrisch	<i>Echymipera kalubu</i> <i>Philander opossum</i>	schwimmt und klettert selten, eventuell werden Baue gegraben, hüpfende Fortbewegung möglich, jedoch stets quadruped, kein Fliegen oder Gleiten aus SAMUELS & VAN VALKENBURGH (2008)

Die Neubewertung in Tab.7 zeigt eine Aufteilung bzw. eine Auflösung der fossorialen Gruppe. *Echymipera kalubu* und *Philander opossum* wurden aufgrund der Tatsache, dass diese Taxa keine Baue und auch keine Gangsysteme graben, in die neu eingeführte „terrestrische“ Gruppe positioniert. Aufgrund der besonderen, bipeden, hüpfenden Lokomotion von *Bettongia lesueur*, wird diesem Taxon ein eigener Lokomotionsmodus zugeteilt.

Nach Einbeziehung der neuen ökologischen Gruppen „terrestrische Lokomotion“ und „biped-hüpfend“ ergäbe sich ein differenziertes Bild der vorangegangenen Graphik (Abb. 51).

Die Position von *Bettongia lesueur* ist nun isoliert von allen übrigen Vertretern der Metatheria, jedoch in nächster Nähe zu den fossorialen Eutheria. Es wäre möglich, dass der für die funktionsmorphologische Untersuchung gewichtige Messparameter „Querschnitt“ trotz der biped-hüpfenden Fortbewegung durchschlägt. Um diesbezüglich weitere Anmerkungen machen zu können, müssen Daten in einem erheblichen Umfang generiert werden. Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, mehrere Individuen mit einzubeziehen.

Philander opossum und *Echymipera kalubu* würden eine enge, geschlossene Gruppe (grün hinterlegt in Abb. 51) bilden. Dieser Clade läge abseits der fossorialen Eutheria bzw. *Bettongia lesueur* und auch mit Abstand zur arborealen Eu- und Metatheria-Gruppe positioniert. Ob es sich bei dieser Punktwolke um eine mögliche Position terrestrischer Metatheria handelt, könnte nur durch weitere funktionsmorphologische Untersuchungen geklärt werden.

Bei der morphologisch-vergleichenden Untersuchung der Gehörknöchelchen kann ein, dem terrestrischen Clade eigenes Merkmal beschrieben werden: Das Crus breve incudis von *Philander opossum* (Abb. 25 + 26) und *Trichosurus vulpecula* (Abb. 30) ist aus dorsaler Ansicht in Richtung medial gebogen.

6.7. Diskussion der funktionsmorphologischen Untersuchungen unter phylogenetischer Betrachtung

Bei der Betrachtung der phylogenetischen Komponente liegt der Fokus auf der Komponente PC 1. Da unterschiedliche Messparameter „Höhe“, „Breite“ und „Länge“ auf diesen Faktor laden, ist eine Zuordnung der Parameter zu einzelnen Positionen innerhalb der Streudiagramme nicht möglich. Die Position einzelner Taxa, bezogen auf deren jeweiligen Lage an der Komponente PC 1 lassen Rückschlüsse auf deren verwandtschaftliche Stellung zu, allerdings kann der dafür ausschlaggebende Faktor nicht identifiziert werden.

Da es in dieser Arbeit möglich war von zwei Taxa jeweils zwei Individuen zur Untersuchung heranzuziehen, erscheint es sinnvoll, die nun folgende Diskussion unter phylogenetischer Betrachtung mit diesen beiden *Caluromys philander* und *Philander opossum*-Individuen zu beginnen. Wie zu erwarten wäre, zeigen die beiden *Caluromys philander*-Individuen eine zueinander sehr nahe Position (Abb. 52). Entgegen der Erwartung stehen die beiden *Philander opossum*-Individuen mit großem Abstand zueinander positioniert. Die Annahme, dass es sich bei dem einen *Philander opossum* Individuum um einen Ausreißer (verursacht durch einen Messfehler, oder eventuelle pathologisch bedingte Morphologie des untersuchten Tieres) handelt, stützt sich auf die Betrachtung der gesamten Gruppe der Didelphimorphia, in Abb. 52 in grün hinterlegt. Innerhalb dieser Punktwolke würde die Position von *Caluromys lanatus* auf phylogenetische Nähe zu *Caluromys philander* hindeuten, was aktuellen Stammbaumrekonstruktionen (Abb. 2 + 3) entsprechen würde.

Innerhalb der Diprotodontia lässt sich kein Zusammenhang zwischen der Position der Taxa im Streudiagramm und phylogenetischen Untersuchungen herstellen. Wie auch bei der funktionellen Untersuchung, ist der Abstand zwischen den beiden Metatheria groß.

Echymipera kalubu und *Notoryctes typhlops* können aufgrund fehlender Vergleichsmöglichkeiten mit Taxa innerhalb deren Ordnung nicht diskutiert werden.

Die Position von *Spalax microphthalmus* (Ostblindmaus) befindet sich abseits positioniert (Abb. 52). Abgesehen von *Aplodontia rufa* (Stummelschwanzhörnchen), einem fossorialen Vertreter der Eutheria, ist *Notoryctes typhlops* das neben *Spalax microphthalmus* nächstgelegene Individuum. Die beiden Taxa verbindet die subterrane Lebensweise. Bei der Position innerhalb des Streudiagramms dieser unterirdisch grabenden Vertreter wäre ein starkes funktionelles Signal (Komponente PC 2) sowie ein schwaches phylogenetisches Signal (Komponente PC 1) (phylogenetische Nähe kann zwischen *Notoryctes typhlops* und *Spalax microphthalmus* ausgeschlossen werden) zu erwarten. Abb. 52 zeigt ein unerwartetes, Gegenteiliges Bild. Bei gleicher Interpretation wie im vorhergegangenen Kapitel, würde die funktionelle Komponente sehr schwach ausfallen, die phylogenetische Komponente dagegen würde ein stärkeres Signal zeigen. Der Vergleich der beiden subterranean Tiere *Notoryctes typhlops* und *Spalax microphthalmus* würde eher auf eine nahe Verwandtschaft als auf ähnliche Lokomotion hindeuten.

Es ist durchaus möglich, Unterschiede bei der Lokomotion zwischen *Notoryctes typhlops* und *Spalax microphthalmus* zu identifizieren. Im Gegensatz zur Gänge grabenden Ostblindmaus, schwimmt der Beutelmull durch den Sand ohne dabei ein permanentes Gangsystem aufzuweisen. Weiters ist der Vorgang des Grabens durchaus unterschiedlich: *Spalax microphthalmus* gräbt unter Zuhilfenahme der Zähne, *Notoryctes typhlops* gräbt mit den Vorderextremitäten. Um auszuschließen, dass es sich bei diesen beiden Taxa tatsächlich um unterschiedliche Lokomotionsmodi handelt, sind weitere Untersuchungen unerlässlich.

7. Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Bei nahezu allen in dieser Arbeit untersuchten Vertreter der Metatheria (*Caluromys lanatus*, *Caluromys philander*, *Philander opossum*, *Echymipera kalubu*, *Notoryctes typhlops*, *Trichosurus vulpecula* und *Bettongia lesueur*) konnten die Elemente des Mittelohrs (Malleus, Incus und Stapes), sowie das Innenohr (Cochlea und knöchernes Labyrinth) digital rekonstruiert, morphologisch verglichen und phylogenetisch interpretiert werden. Der Malleus von *Bettongia lesueur* und *Philander opossum* (NMW 1674), sowie der Incus von *Bettongia lesueur* waren nicht erhalten und konnten somit nicht rekonstruiert werden. Ebenfalls wurde eine morphometrische Untersuchung des Innenohrs durchgeführt.

7.1. Morphometrisch-vergleichenden Untersuchung

Mittelohr

- Alle Vertreter der Didelphimorphia weisen eine ancestrale Form des Malleus auf, was der basalen Stellung dieser Ordnung innerhalb der Metatheria entspricht (MITCHELL 2014; MAY-COLLADO et al. 2015).
- Der Hammer von *Echymipera kalubu* zeigt neben einer ancestralen Form auch Merkmale eines, von FLEISCHER (1973) definierten Typs des Mittelohrs, den Mikro-Typus. Sollte es sich bei der beschriebenen Struktur um eine Apophysis handeln, könnte dies darauf hinweisen, dass sich dieser Fortsatz und damit der Mikro-Typ mehrmals konvergent entwickelten. Darüber hinaus wäre zu vermuten, dass es sich bei der Apophysis um eine schwingungsoptimierende Struktur handelt.
- Das Manubrium des außergewöhnlich gestalteten Malleus von *Trichosurus vulpecula* zeigt am distalen Ende eine Biegung Richtung medial. Dieses Merkmal wurde in der Literatur bis jetzt ausschließlich bei *Notoryctes typhlops* beschrieben.
- Mit Ausnahme von *Notoryctes typhlops* zeigen alle untersuchten Beuteltiere eine Rinne, bzw. Furche an der rostralen Seite des Crus breve incudis des Incus. Diese ist bei den phylogenetisch basal stehenden Didelphimorphia deutlich ausgeprägt, ebenso bei *Echymipera kalubu*. Es wäre möglich, dass es sich hierbei um ein plesiomorphes Merkmal handelt, da *Trichosurus vulpecula* diese Struktur ebenfalls aufweist, jedoch in deutlich geringerem Umfang.
- Die Untersuchung des Stapes von *Notoryctes typhlops* zeigt eine flach gestaltete Basis stapedis und keinerlei Verankerung innerhalb des ovalen Fensters vorliegt.

- Die Stapes von *Echymipera kalubu* und *Notoryctes typhlops* sind Columella-artig und weisen kein Foramen auf.
- *Trichosurus vulpecula* weist eine tief in das Innenohr ziehende, konvex gewölbte Basisplatte auf. Darstellungen dieses Gehörknochens in der Literatur sind widersprüchlich, lassen sich aber teilweise mit den in dieser Arbeit gemachten Beobachtungen in Deckung bringen.

Innenohr:

- Der anteriore Bogengang ist bei Diprotodontia mit fossorialer Lokomotion größer als bei den Individuen mit arborealer Fortbewegung. Dies entspricht auch den in der Literatur zu findenden Beschreibungen (SCHMELZLE et al. 2007).
- Arboreale Vertreter der Didelphimorphia zeigen gut entwickelte anteriore Bogengänge größer als bei fossorialen Vertretern.
- Eine occipitale Biegung des ASC ist bei arborealen Vertretern zu beschreiben. Bei fossorialen Beuteltieren ist der Bogengang tendenziell gerader.
- Beim lateralen Bogengang lässt sich entgegen den Darstellungen in der Literatur kein Unterschied zwischen arborealer und fossorialer Lokomotion erkennen.
- Die Windungszahl der Cochlea stimmt bei allen untersuchten Metatheria mit den Angaben aus der Literatur überein.
- Zur Klärung der Frage, ob die Peramelemorphia oder die Diprotodontia phylogenetisch näher zu den Didelphimorphia zu positionieren sind, kann dies wie folgt zusammengefasst werden: Auf eine nähere Verwandtschaft zwischen Peramelemorphia und Didelphidae deutet die ancestrale Form des Malleus, die tiefe Furchung entlang des Crus breve incudis, sowie der gebogene anteriore Bogengang und die Form der Cochleawindungen. Die Gemeinsamkeit zwischen Diprotodontia und Didelphidae in dieser Untersuchung ist nur der Columella-artige Stapes.

7.2. Funktionsmorphologische Untersuchung

- Der Messparameter „Querschnitt des Bogengangs“ hat in dieser Arbeit den stärksten Einfluss auf die Funktionsmorphologie des Innenohrs.
- Die Messparameter „Höhe des Bogengangs“, „Länge des Bogengangs“ und „Breite des Bogengangs“ sind funktionsmorphologisch nicht eindeutig zuzuordnen.
- Die Integration des „terrestrischen“ Lokomotionsmodus würde zu solch einer klaren Trennung führen. Dies beträfe *Echymipera kalubu* und *Philander opossum*.

- Daraus ergibt sich die Empfehlung, die aktuell verwendeten Definitionen der Lokomotionsmodi zu modifizieren bzw. neu zu definieren.
- Bei der funktionsmorphologischen Untersuchung ist es möglich phylogenetische Zusammenhänge innerhalb der Didelphimorphia zu beschreiben.
- Aufgrund der geringen Anzahl an untersuchten Individuen ist dies bei den Vertretern der Diprotodontia, Peramelemorphia und Notoryctemorphia nicht möglich.
- Innerhalb der subterranean Lokomotion ist zwischen Eutheria und Metatheria kein funktionsmorphologischer Zusammenhang zur Anatomie des Innenohrs zu sehen. Dies könnte auch mit der Notwendigkeit zusammenhängen, die subterranean Lebensweise einer neuen, genaueren Definition zu unterziehen.
- Ob die Peramelemorphia oder die Diprotodontia phylogenetisch näher an den Didelphimorphia positioniert sind, lässt sich mit der hier durchgeführten funktionsmorphologischen Untersuchung nicht beantworten.

8. Danksagung

Diese Arbeit konnte nur durch die großartige Unterstützung meiner Betreuerinnen Prof. Dr. Doris Nagel und Dr. Cathrin Pfaff zustande kommen, bei denen ich mich herzlichst für die große Hilfe und die viele Zeit bedanke. Ich möchte betonen, dass die Zeit am Institut der Paläontologie für mich eine sehr spannende und äußerst interessante war.

Auch gilt mein Dank besagtem Institut für die Bereitstellung der Technik und des Arbeitsraums. Dem Naturhistorischen Museum Wien, namentlich Dr. Frank Zachos, Alexander Bibl, und Mag. Katharina Spreizer bin ich aufgrund der stets freundlichen und oft spontanen Hilfe, sowie der Möglichkeit, mir die Schädelpräparate problemlos auszuborgen, zu weiterem Dank verpflichtet.

Auch wäre die Arbeit in der nun vorliegenden Form ohne der Hilfe von Mag. Brigitta Eidenböck und meinem geschätzten Freund und Kollegen Dr. Peter Sziemer nicht möglich gewesen.

Ich danke allen nochmals für die viele Mühe und die tolle Hilfsbereitschaft.

Ein ganz großer Dank geht an meine Familie. Zu allererst an meine Mutter Gabi. Ohne deine Zuversicht und Geduld, die ich während meiner gesamten langen Ausbildung erfahren habe, wäre der gegangene Weg nicht zu bewältigen gewesen. Vielen Dank für so vieles!

Ich möchte mich bei meinen Großmüttern bedanken, bei Helene für die Güte, bei Inge für die Strenge.

Meiner Tante Gitti möchte ich danke sagen für die viele Hilfe, die ich das ganze Studium über bekam.

Ein ganz besonderer Dank geht an Monika, die die ganze Zeit stützend neben mir stand, mir den Rücken freihielt und mir verständnisvoll die viele Zeit gab, die ich für diese Arbeit auch benötigte.

9. Literatur

- Adams, A., Dickinson, K., J., M., Robertson, B., C., Heezik, Yv., 2013. Predicting Summer Site Occupancy for an Invasive Species, the Common Brushtail Possum (*Trichosurus vulpecula*), in an Urban Environment. *PloS One*, Volume 8(3).
- Allin E., F., 1975. Evolution of the mammalian middle ear. *Journal of Morphology* 147; 403-438.
- Alonso, P., D., Milner, A., C., Ketcham, R., A., Cookson, M., J., Rowe, T., B., 2004. The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature*, Volume 430; (7000).
- Ankel-Simons, F., 1996. Deciduous Dentition of the Aye-Aye, *Daubentonia madagascariensis*. *American Journal of Primatology*, 1996, Volume 39 (2); 87-97.
- Archer, M., Arena, R., Bassarova, M., Black, K., Brammall, J., Cooke, B., Creaser, P., Crosby, K., Gillespie, A., Godthelp, H., Gott, M., Hand, S.J., Kear, B., Krikmann, A., Mackness, B., Muirhead, J., Musser, A., Myers, T., Pledge, N., Wang, Y., Wroe, S., 1999. The evolutionary history and diversity of Australian mammals. *Australian Mammalogy* 21; 1-45.
- Ashwell, K., W., Shulruf, S., B., 2014. Vestibular development in marsupials and monotremes. *Journal of Anatomy*, Volume 224 (4); 447-458.
- Beck, R.M.B., Godthelp, H., Weisbecker, V., Archer, M., Hand, S.J., 2008. Australia's Oldest Marsupial Fossils and their Biogeographical Implications. *PLoS ONE*, Volume 3 (3).
- Bensely, B., A., 1903. On the evolution of the Australian Marsupialia with remarks on the relationship of marsupials in general. *The transactions of the Linnean Society of London: Zoology*; 9, 3.
- Billet, G., Germain, D., Ruf, I., Muizon, C., Hautier, L., 2013. The inner ear of *Megatherium* and the evolution of the vestibular system in sloths. *Journal of Anatomy*, Volume 223 (6); 557-567.

- Bonaparte, J. F., 1986. A new and unusual late Cretaceous mammal from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Volume 6 (3); 264-270.
- Campbell, N.A., Reece, J.B., 2006. *Biologie*, 6. Auflage, Pearson Studium Verlag Hallbergmoos.
- Clark, C., T., Smith, K., 1993. Cranial osteogenesis in *Monodelphis domestica* (Didelphidae) and *Macropus eugenii* (Macropodidae). *Journal of Morphology* 215 (2); 119-149.
- Clarke, A., H., 2005. On the vestibular labyrinth of *Brachiosaurus brancai*. *Journal of Vestibular Research* 15; 65-71.
- Coleman, M., N., Colbert, M., W., 2010. Correlations between auditory Structures and Hearing Sensitivity in Non-Human Primates. *Journal of Morphology*, Volume 271 (5); 511-532.
- Cox, P., G., Jeffery, N., 2010. Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy* 216 (1), 37-47.
- Czerny, C., Turetschek, K., Duman, M., Imhof, H., 1997. Bildgebung des Mittelohres CT und MRT. *Radiologie* 37; 945-953, Springer-Verlag.
- De Boer, E., 1991. Auditory physics. Physical principles in hearing theory. III. Physics Reports, Volume 203 (3); 125-231.
- Doran A., H., G., 1879. Morphology of the Mammalian *Ossicula auditus*. *Transactions of the Linnean Society of London*, 2nd Series: Zoology 1 (7); 371-497.
- Ekdale, E., 2005. Ontogeny of the inner ear of mammals: implications for the phylogenetic assessment of fossils. *Society of Vertebrate Paleontology*, Volume 25 (3); 53.

- Ekdale, E., 2010. Ontogenetic Variation in the bony labyrinth of *Monodelphis domestica* (Mammalia: Marsupialia) following ossification of the inner ear cavities. *Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, Volume 293 (11);1896-1912.
- Ekdale, E., 2013. Comparative Anatomy of the Bony Labyrinth (Inner Ear) of Placental Mammals. *PLoS ONE*, Volume 8 (6).
- Eisenberg J.F., Redford, K.H., 1999. *Mammals of the Neotropic, the central Neotropics*, Volume 3. University of Chicago Press, Chicago USA.
- Filan S., 1991. Development of the middle ear region in *Monodelphis domestica* (Marsupialia, Didelphidae): marsupial solutions to an early birth. *Journal of Zoology* 225; 577-588.
- Fleischer, G., 1970. Studien am Skelett des Gehörgangs der Säugetiere, einschließlich des Menschen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 21; 131-239.
- Fleischer, G., 1978. *Evolutionary Principles of the Mammalian Middle Ear*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- Gallardo, M.H., Patterson, B.D., 1987. *Rhyncholestes raphanurus*. *Mammalian Species*, (286); 1-5.
- Gaupp, E., 1911. Beiträge zur Kenntniss der Unterkiefer der Wirbeltiere, 1. Der Proc. anterior (Folii) des Hammers der Säuger und das Goniale der Nichtsäuger. *Anatomischer Anzeiger* 39; 97-135.
- Gardner, A.L., 2007. *Mammals of South America*, Volume 1. University of Chicago Press, Chicago USA.
- Gray, A., A., 1907. *The labyrinth of animals: including mammals, birds, reptiles and amphibians* Volume I; 1-198.
- Grzimek, B., Grzimeks Tierleben, 1967. Kindler Verlag, Schweiz, Band 10.

- Heffner, R., S., Heffner H., E., 1985. Hearing in mammals: the least weasel. *Journal of Mammalogy*, Volume 66 (4); 745-755.
- Horovitz, I., Martin, T., Bloch, J., Ladeveze, S., Kurz, C., Sanchez-Villagra, M.R., 2009. Cranial Anatomy of the Earliest Marsupials and the Origin of Opossums. *PLoS ONE*, Volume 4 (12); 8278.
- Horovitz, I., Sanchez-Villagra, M., 2003. A morphological analysis of Marsupial evolutionary Relationships. *Journal Of Vertebrate Paleontology*, Volume 23 (3); 63.
- Huxley, T., H., 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 43; 649-662.
- Hyrtl, J., 1845. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere*. Prag, Friedrich Ehrlich.
- Jackson, S., Groves, C., 2015. *Taxonomy of Australian mammals*. Csiro Publication, Australia, 79.
- Jansa, S.A., Voss, R.S., 2000. Phylogenetic Studies on Didelphid Marsupials I. Introduction and Preliminary Results from Nuclear IRBP Gene Sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, Volume 7 (1); 43-77.
- Jansa, S.A., Barker, F.K., Voss, R.S., 2013. The early diversification history of Didelphid marsupials: A window into South America's "SPLENDID ISOLATION". *Evolution* 68 (3); 684-695.

- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L.M., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M.J., de la Parra, F., Moron, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, G., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R., Parra, F., Alvaran, M., OsornoJ., Crowley, J.L., Valencia, V., Vervoort, J.D., 2010. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation. *Science*, Volume 330 (6006); 957-961.
- Ji, Q., Luo, Z., Yoan, C., Wible, J.R., Zhang, J., Georgy, J.A. Zhe-Xi, L., Chongxi, Y., 2002. The earliest known eutherian mammal. *Nature*, Volume 416 (6883); 816-822.
- Ji, Q., Luo, Z., X., Zhang, X., Yuan, C., X., Xu, L., Evolutionary Development of the middle ear in Mesozoic Therian Mammals, 2009. *Science*, Volume 326 (5950); 278-81.
- Jin, M., Yaoming, H., Chankui, L., Yaunging, W., 2006. The mammal fauna in the Early Cretaceous Jehol Biota: implications for diversity and biology of Mesozoic mammals *Geological Journal* 41 (3-4); 439-463.
- Kemp, T., 2005. The origin and evolution of mammals. Oxford University Press , 2005.
- Kirsch, J. A.W., Dickerman, A.W., Reig, O.A., Springer, S., 1991. DNA Hybridization evidence for the Australian Affinity of the American Marsupial *Dromiciops-Australis*. *National Academy of Sciences of the United States of America*, Volume 88 (23); 10465-10469.
- Koyabu, D., Werneburg, I., Morimoto, N., Zollikofer, C., P., E., Forasiepi, A., M., Endo, H., Kimura, J., Ohdachi, S., D., Truong Son, N., Sanchez-Villagra, M., R., 2014. Mammalian skull heterochrony reveals modular evolution and a link between cranial development and brain size. *Nature communications*, Volume 5.
- Lessa, E., P., Valkenburgh, B., Farina, R., A., 1997. Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American biotic interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Volume 135 (1); 157-162 .

- Luo, Z.X., Ji, Q., Wible, J.R., Yuan, C.X., 2003. An Early Cretaceous Tribosphenic Mammal and Metatherian Evolution. *Science*, Volume 302 (5652); 1934-1940.
- Luo, Z.X., 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, Volume 450 (7172); 1011.
- Luo, Z. X., Yuan, C., Meng, Q., Ji, Q., 2011. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature*, Volume 476 (7361); 442-445.
- Maier W., 1987. Der Processus angularis bei *Monodelphis domestica* (Didelphidae; Marsupialia) und seine Beziehungen zum Mittelohr: Eine ontogenetische und evolutionsmorphologische Untersuchung. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, Leipzig 133; 123-161.
- Maier, W., 1989. Phylogeny and Ontogeny of Mammalian Middle Ear Structures. *Netherlands Journal of Zoology*, Volume 40 (1-2); 55-74.
- Martin, T., Ruf, I., 2009. On the mammalian ear. *Science*, Volume 326 (5950).
- Mason, M., J., 1999. The Functional Anatomy of the Middle Ear of Mammals, with an Emphasis on Fossorial Forms. PhD, University of Cambridge.
- Mason, M., J., 2001. Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species. *Journal of Zoology*, 255 (4); 467-486.
- Mason, M., J., 2003. Morphology of the middle ear of golden moles (Chrysochloridae) *Journal of Zoology*, Volume 260 (4); 391-403.
- Mason, M., J., Lai, F., W., S., Li, J., G., Nevo, E., 2010. Middle ear structure and bone conduction in *Spalax*, *Eospalax* and *Tachyoryctes* mole-rats (Rodentia: Spalacidae). *Journal of Morphology* Volume 271 (4); 462-472.
- Mason, J., M., 2012. Of mice, moles and guinea pigs: Functional morphology of the middle ear in living mammals. *Hearing Research* Volume 301; 4-18.

- May-Collado, L., Kilpatrick, C.W., Agnarsson, I., 2015. Mammals from down under: a multi-gene species-level phylogeny of marsupial mammals (Mammalia, Metatheria). *Peer Journal*, Volume 2015 (2).
- McClane, J., A., 1939. The development of the auditory ossicles of the opossum (*Didelphys virginiana*). *Journal of Morphology* Volume 64, (2); 211-265.
- McMillan, D., Miethke, P., Alsop, A., Rens, W., O'Brien, P., Trifonov, V., Veyrunes, F., Schatzkamer, K., Kremitzki, C., Graves, T., Warren, W., Grützner, F., Ferguson-Smith, M., Graves, J., 2007. Characterizing the chromosomes of the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*). *Chromosome Research*, 15 (8); 961-974.
- Meckel, A., Bemerkungen über die Höhle des knöchernen Labyrinths. *Archiv für Anatomie und Physiologie* 354–357.
- Meng, J., Fox, R., C., 1995. Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zoological Journal Linnaean Society*, Volume 115 (1); 47-71.
- Meng, J., Wang, Y.Q., Li, C.K., 2011. Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont. *Nature*, Volume 472 (7342); 181-185.
- Meng, J., Bi, S., Wang, Y., Zheng, X., Wang, X., 2014. Dental and Mandibular Morphologies of *Arboroharamiya* (Haramiyida, Mammalia): A Comparison with Other Haramiyidans and *Megaconus* and Implications for Mammalian Evolution. *Plos One*, Volume 9 (12).
- Mickoleit, G., 2004. *Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere*. University of Chicago, USA.
- Mitchell, K.J., Pratt, R.C., Watson, L.N., Gibb, G.C., Llamas, B., Kasper, M., Edson, J., Hopwood, B., Male, D., Armstrong, K.N., Meyer, M., Hofreiter, M., Austin, J., Donnellan, S.C., Lee, M.S.Y., Phillips, M.J., Cooper, A., 2014. Molecular Phylogeny, Biogeography and Habitat Preference Evolution of Marsupials. *Molecular Biology Evolution* 31 (9); 2322-2330.

- Müller F. 1967. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Didelphis virginiana* und *Mesocricetus auratus*. *Revue Suisse Zoology* 74; 607-613.
- Naples, V.L., 1999. Morphology, evolution and function of feeding in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*). *Journal of Zoology*, Volume 249; 19-41.
- Nilsson, M.A., Arnason, U., Spencer, P.B.S., Janke, A., 2004. Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana. *Gene*, Volume 340 (2); 189-196.
- Nilsson, M.A., Churakov, G., Sommer, M., Van Tran, N., Zemmann, A., Brosius, J., Schmitz, J., 2010. Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology* 8 (7).
- Nummela, S., 1995. Scaling of the mammalian middle ear. *Hearing Research*, Volume 85 (1); 18-30.
- Nummela, S., Sanchez-Villagra, M., R., 2006. Scaling of the marsupial middle ear and its functional significance. *Journal of Zoology*, Volume 270 (2); 256-267.
- Noble, J.C., Müller, W.J., Detling, J.K., Pfitzner, G.H., 2007. Landscape ecology of the burrowing bettong: Warren distribution and patch dynamics in semiarid eastern. *Austral Ecology*, Volume 32 (3); 326-337.
- Owen, R., 1866. On the anatomy of vertebrates, Volume 2. Longmans, Green and Co., London 5; 92.
- Patton, K., T., Thibodeau, G., A., 2015. *Anatomy & Physiology*, 9. Auflage. Elsevier Verlag, Missouri, USA.
- Penzlin, H., 2009. *Lehrbuch der Tierphysiologie*, 7. Aufl. Spektrum Verlag, Heidelberg.
- Pfaff, C., Martin, T., Ruf, I., 2015. Bony labyrinth morphometry indicates locomotor adaptations in the squirrel-related clade (Rodentia, Mammalia). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Volume 282 (1809).

- Reichert, C., 1837. Über die Visceralbögen der Wirbeltiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln den Säugetieren. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin; 420-427.
- Reimer, K., 1995. Ontogeny of hearing in the marsupial, *Monodelphis domestica*, as revealed by brainstem auditory evoked potentials. Hearing Research 92; 143-150.
- Romer, A., S., Parson, T., S., 1986. The vertebrate Body, 6. Auflage, Philadelphia, Saunders.
- Rougier, W.R., Wible, J.R., Novacek, M.J., 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. Nature, Volume 396 (6710); 459-463.
- Rosowski, J., J., 1992. Hearing in transitional mammals: predictions from the middle ear anatomy and hearing capabilities of extant mammals. The evolutionary biology of hearing, 615-631. Webster, D., B., Fay, R., R., & Popper, A., N., New York, Springer Verlag.
- Ruf, I., Luo, Z.-H., Wible, J., R., Thomas, M., 2009. Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic *Henkelotherium* (Mammalia, Cladotheria, Dryolestidae): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals. Journal of Anatomy, 214 (5); 679-693.
- Samuels, J., X., Van Valkenburgh, B., 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. Journal of Morphology, Volume 269 (11); 1387-1411.
- Sánchez-Villagra, M., R., Gemballa, S., Nummela, S., Smith, K., K., Maier, W., 2002. Ontogenetic and phylogenetic transformations of the ear ossicles in marsupial Mammals. Journal of Morphology Volume 251 (3); 219-238.
- Sánchez-Villagra, M., R., Schmelzle T., 2007. Anatomy and development of the bony inner ear in the woolly opossum, *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Marsupialia). Mastozoologia Neotropical, Volume 14 (1); 53-60.

- Schmidt, R., F., Thews, G., Lang, F., 2000. Physiologie des Menschen. 28. Auflage, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Schmelzle, T., Sánchez -Villagra, M., R., 2005. Labyrinth evolution and phylogeny in Diprotodontia (Mammalia: Marsupialia). Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde, 79, Essen. Mammalian Biology 70, Sonderheft 31.
- Schmelzle, T., Sánchez -Villagra, M., Maier, W., 2007. Vestibular labyrinth diversity in diprotodontian marsupial mammals. Journal of Morphology, Volume 268 (12); 1130-1131.
- Schmitz, J., 2010. Die Wanderung der Beuteltiere. Treffpunkt Forschung, Biologie, unserer Zeit 5, Wiley-VCH Verlag, Weinheim.
- Schwarz, C., 2012. Phylogenetische und funktionsmorphologische Untersuchung der Ohrregion bei Sciuromorpha (Rodentia, Mammalia). Diss. nat. Bonn, Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität.
- Shaw, E., A., G., Stinson, M., R., 1983. The human external and middle ear: Models and concepts. Mechanics of Hearing. The Hague, Boston: Delft University Press. 3-10.
- Sim, H., J., Rösli, C., Chatzimichalis, M., Eiber, A., Huber, A., M., 2013. Characterization of Stapes Anatomy: Investigation of Human and Guinea Pig. Journal of the Association for Research in Otolaryngology, Volume 14 (2); 159-173.
- Smith, K., 1996. Integration of Craniofacial Structures During Development in Mammals. American Zoologist, Volume 36 (1); 70-79.
- Strahan, R., 1991. Complete Book of Australian Mammals. National Library of Australia, Australian Museum.
- Strutz, J., Mann, W., 2010. Praxis der HNO-Heilkunde, Kopf- und Halschirurgie, 2. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

- Spoor, F., Wood, B., Zonneveld F., 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, Volume 369 (6482); 645.
- Spoor, F., Zonneveld F., 1998. Comparative Review of the Human Bony Labyrinth. *Yearbook of physical Anthropology*, Volume 41; 211-251.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T., M., Silcox, M., T., Walker, A., 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *PNAS* Volume 104 (26); 10808-10812.
- Springer, M., S., Westerman, M., Kavanagh, J., R., Burk, A., Woodburne, M., O., Kao, D., J., Krajewski, C., 1998. The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole. *Proceedings Royal Society London* 265; 2381-2386.
- Szalay, F., S., 1982. Phylogenetic relationships of the marsupials. *Geobios Memoire Special* 6; 177-190.
- Szalay, F., S., 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*, Cambridge University Press, New York.
- Tandler, E., 1902. Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. *Morphologisches Jahrbuch* 30; 275-384.
- Takechi, M., Kuratani, S., 2010. History of studies on mammalian middle ear evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, Volume 314 (6); 417-433.
- Thenius, E., 1969. *Handbuch der Zoologie*. Walter de Gruyter Verlag, Berlin.
- Ullrich, H., 1994. Embryologie und Homologie – Die Reichert-Gauppische Theorie. *Student Integrale Journal* Volume 1; 15-24.

- Ullrich, H., 2012. Verwirrende Konvergenz: Zur Evolution des Mittelohrs der Säugetiere. Studium Integrale Journal, 19. Jahrgang / Heft 1; 20-33.
- Vater, M., Kössl, M., 2010. Comparative aspects of cochlear functional organization in mammals Hearing. Hearing Research, Volume 273 (1); 89-99.
- West, C., D., 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. Journal of the Acoustical Society of America 77; 1091-1101.
- Westheide, W., 2015. Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Weisbecker, V., Nilsson, M., 2008. Integration, heterochrony, and adaptation in pedal digits of syndactylous marsupials. BMC Evolutionary Biology, Volume 8 (1); 160.
- Wilson, D., E., Reeder, M., R., 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographical reference. The Johns Hopkins University Press.
- Wilson, D., E., Mittermeier, R., A., 2015. Handbook of the Mammals of the World, Volume 5 Monotremes and Marsupials. Lynx Edicions.
- Wroe, S., Clausen, P., Mchenry, C., Moreno, K., Cunningham, E., 2007. Computer simulation of feeding behaviour in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap. Proceedings. The Royal Society, Volume 274 (1627); 2819-28.

Ich habe mich bemüht, sämtliche Inhaber der Bildrechte ausfindig zu machen und ihre Zustimmung zur Verwendung der Bilder in dieser Arbeit eingeholt. Sollte dennoch eine Urheberrechtsverletzung bekannt werden, ersuche ich um Meldung bei mir.

10. Appendix

	C.I.	C.p. 2598	C.p. 2603	P.o. 1671	P.o. 1674	B.I.	E.k.	N.t.	T.v.
ASCh_1 [mm]	2,35	2,18	2,02	2,43	2,14	4,22	2,95	1,75	3,08
ASCh_2 [mm]	2,13	2,33	2,1	2,43	2,26	4,06	2,78	1,85	3,33
ASCh_3 [mm]	2,53	2,02	1,88	2,34	2,33	4,33	2,98	1,58	3,56
ASCh_Mittel [mm]	2,34	2,18	2,00	2,40	2,24	4,20	2,90	1,73	3,32
ASCw_1 [mm]	2,51	2,5	2,21	2,21	1,98	4,16	2,74	1,46	3,76
ASCw_2 [mm]	1,98	2,06	1,91	2,66	2,37	3,71	2,12	1,33	3,09
ASCw_3 [mm]	1,86	1,7	1,36	2,38	1,51	3,72	2,45	1,44	2,87
ASCw_Mittel	2,12	2,09	1,83	2,42	1,95	3,86	2,44	1,41	3,24
ASCd_1 [mm]	0,23	0,23	0,23	0,22	0,21	0,34	0,2	0,26	0,27
ASCd_2 [mm]	0,2	0,26	0,2	0,21	0,21	0,37	0,19	0,27	0,26
ASCd_3 [mm]	0,21	0,22	0,21	0,22	0,24	0,42	0,19	0,28	0,3
ASCd_Mittel [mm]	0,21	0,24	0,21	0,22	0,22	0,38	0,19	0,27	0,28
PSCCh_1 [mm]	1,81	1,66	1,67	1,92	1,85	3,45	2,42	1,26	2,97
PSCCh_2 [mm]	1,81	1,66	1,67	1,9	1,87	3,48	2,3	1,17	2,95
PSCCh_3 [mm]	1,82	1,62	1,66	1,91	1,86	3,42	2,28	1,25	2,99
PSCCh_Mittel [mm]	1,81	1,65	1,67	1,91	1,86	3,45	2,33	1,23	2,97
PSCw_1 [mm]	1,68	1,46	1,55	1,68	1,53	3,81	1,94	0,78	2,9
PSCw_2 [mm]	1,47	1,4	1,4	1,87	1,75	3,29	2,23	1,01	2,64
PSCw_3 [mm]	1,25	0,89	0,88	1,49	1,55	3,56	1,66	1,13	1,99
PSCw_Mittel [mm]	1,47	1,25	1,28	1,68	1,61	3,55	1,94	0,97	2,51
PSCd_1 [mm]	0,27	0,27	0,23	0,24	0,22	0,35	0,17	0,28	0,23
PSCd_2 [mm]	0,28	0,23	0,23	0,23	0,24	0,4	0,18	0,27	0,21
PSCd_3 [mm]	0,26	0,21	0,22	0,23	0,25	0,36	0,18	0,28	0,24
PSCd_Mittel [mm]	0,27	0,24	0,23	0,23	0,24	0,37	0,18	0,28	0,23

LSC _h _1 [mm]	1,81	1,6	1,53	1,4	1,46	2,67	1,91	0,95	2,68
LSC _h _2 [mm]	1,8	1,56	1,49	1,33	1,51	2,61	1,79	0,99	2,78
LSC _h _3 [mm]	1,78	1,56	1,53	1,42	1,56	2,56	1,63	1,01	2,87
LSC _h _Mittel [mm]	1,80	1,57	1,52	1,38	1,51	2,61	1,78	0,98	2,78
LSC _w _1 [mm]	1,74	1,83	1,55	1,66	1,72	2,91	1,8	0,88	2,69
LSC _w _2 [mm]	2,06	1,5	1,33	1,37	1,18	2,23	2,16	0,78	2,24
LSC _w _3 [mm]	1,4	1,29	1,01	1,35	1,65	2,52	2,08	0,56	2,6
LSC _w _Mittel [mm]	1,73	1,54	1,30	1,46	1,52	2,55	2,01	0,74	2,51
LSC _d _1 [mm]	0,28	0,23	0,25	0,2	0,25	0,39	0,2	0,33	0,3
LSC _d _2 [mm]	0,27	0,22	0,22	0,21	0,24	0,36	0,17	0,3	0,26
LSC _d _3 [mm]	0,25	0,23	0,26	0,23	0,25	0,39	0,2	0,32	0,33
LSC _d _Mittel [mm]	0,27	0,23	0,24	0,21	0,25	0,38	0,19	0,32	0,30

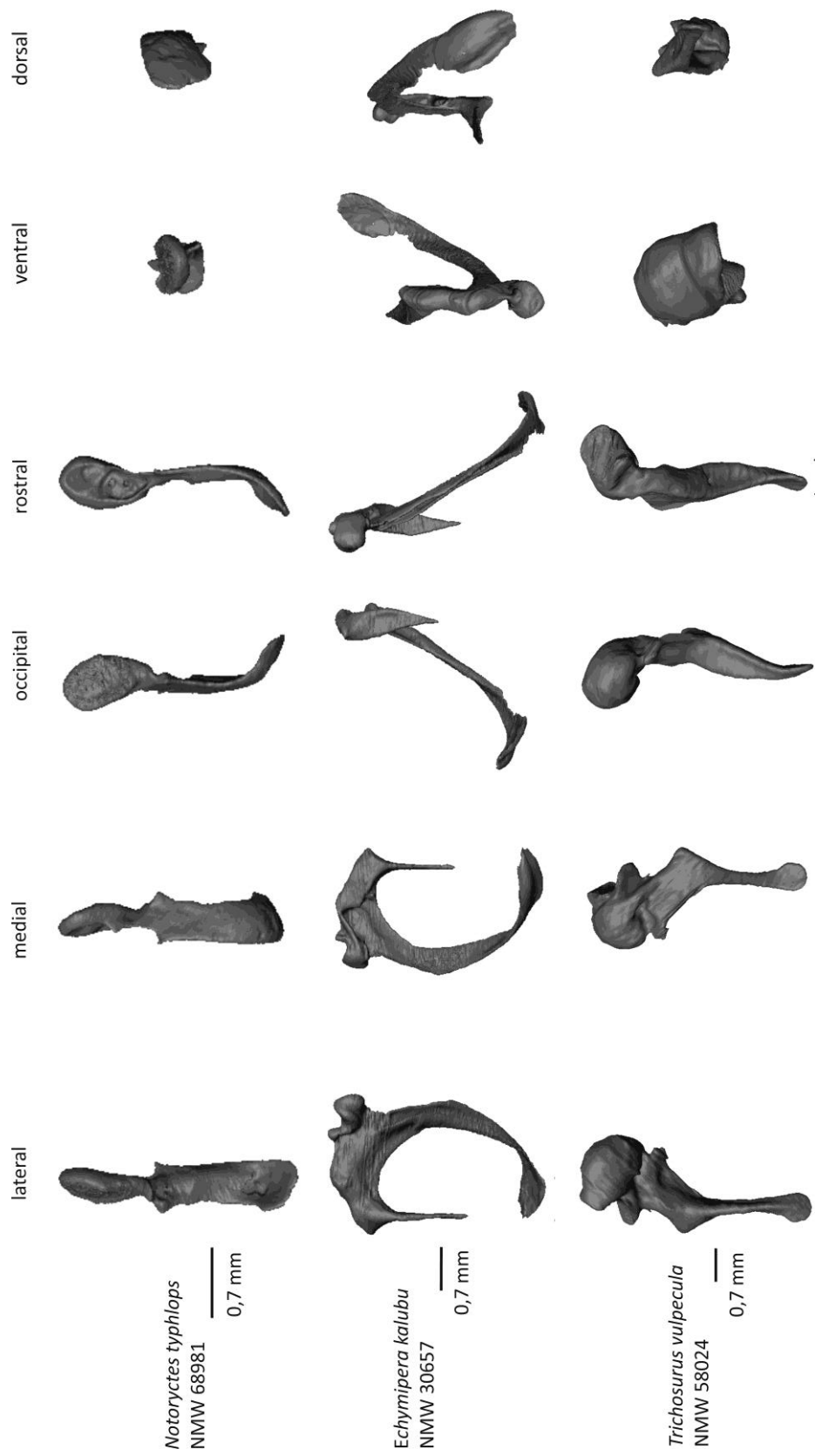
Gesamtergebnisse der morphometrischen Messungen, Teil 1

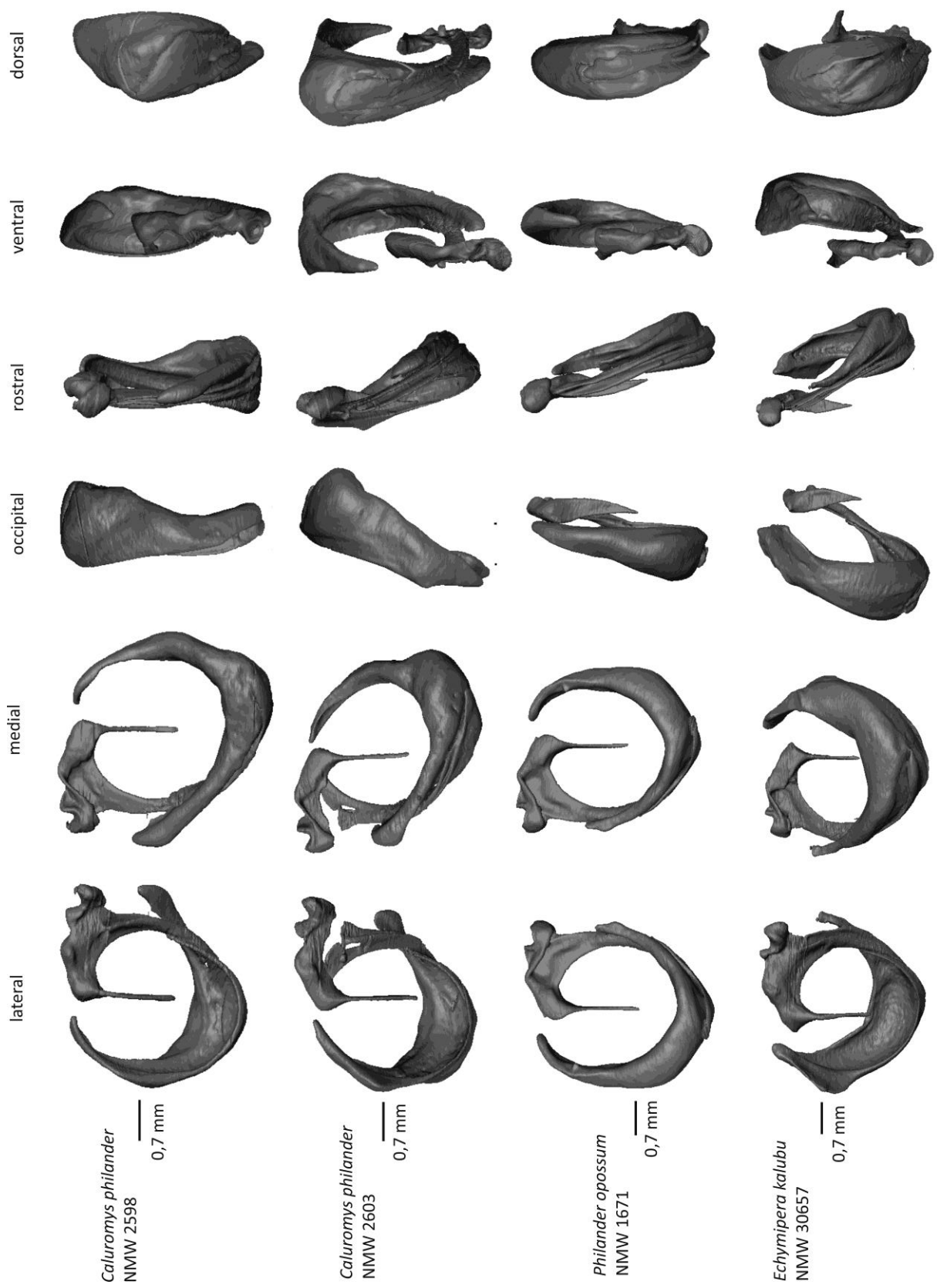
	C.l.	C.p. 2598	C.p. 2603	P.o. 1671	P.o. 1674	B.l.	E.k.	N.t.	T.v.
ASC vs. PSC_1 [°]	100,1	125,7	127,2	95,9	96,8	114,3	104,1	116,9	111,8
ASC vs. PSC_2 [°]	100,3	128	125	90,4	99,2	113,2	106,2	116,7	106,4
ASC vs. PSC_Mittel [°]	100,2	126,9	126,1	93,2	98,0	113,8	105,2	116,8	109,1
ASC vs. LSC_1 [°]	98,5	96,8	106,2	87,3	120,6	96,6	90,8	78,9	81,7
ASC vs. LSC_2 [°]	100	97	103,1	83,3	120	98,1	94,4	84,3	79,7
ASC vs. LSC_Mittel [°]	99,3	96,9	104,7	85,3	120,3	97,4	92,6	81,6	80,7
PSC vs. LSC_1 [°]	87,6	114,6	110,2	109,5	116,8	111,1	98,7	98,7	123,5
PSC vs. LSC_2 [°]	86	113,2	113,6	108	117,1	109,4	116,8	115,6	120,2
PSC vs. LSC_Mittel [°]	86,8	113,9	111,9	108,8	117,0	110,3	107,8	107,2	121,9
LSC vs. Coch_1 [°]	62,1	73,6	65,7	70,2	53,4	64	72,1	71,5	61,5
LSC vs. Coch_2 [°]	61,2	73,5	66,4	70,2	56,8	62,8	72,6	67	60

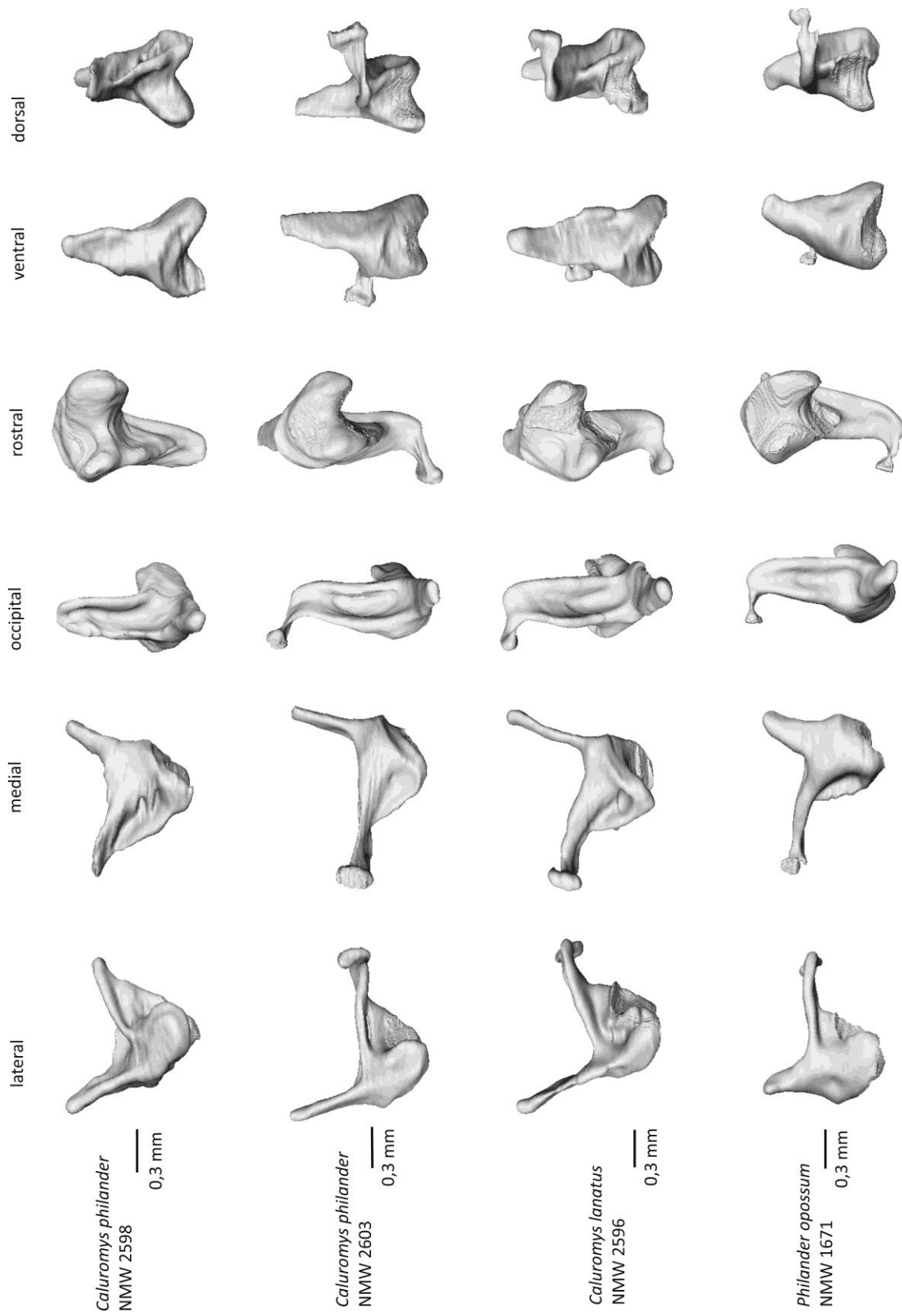
LSC vs. Coch_Mittel [°]	61,7	73,6	66,1	70,2	55,1	63,4	72,4	69,3	60,8
ASCL_oCc [mm]	4,33	3,95	3,48	4,48	3,88	7,86	4,92	2,36	6,55
PSCl_oCc [mm]	2,57	2,31	2,35	2,75	2,5	7,34	3,41	1,49	4,17
LSCl_oCc [mm]	2,94	2,18	2,22	2,08	2,37	6	3,13	1,21	3,58
Ccl [mm]	1,39	1,28	1,58	1,8	1,51	2,13	1,92	1,31	2,12
Cochl [mm]	18,53	15,19	16,58	13,91	16,02	19,83	14,84	7,4	25,64
Cochw [mm]	2,91	3,02	2,9	3,12	3,08	4,68	3,29	2,23	4,63
Cochh_Ekd. [mm]	1,41	1,56	1,31	1,21	1,2	3,19	1,57	1,31	3,12
Cochh_Sch. [mm]	2,44	2,48	2,73	2,59	2,48	4,08	2,75	1,88	3,69

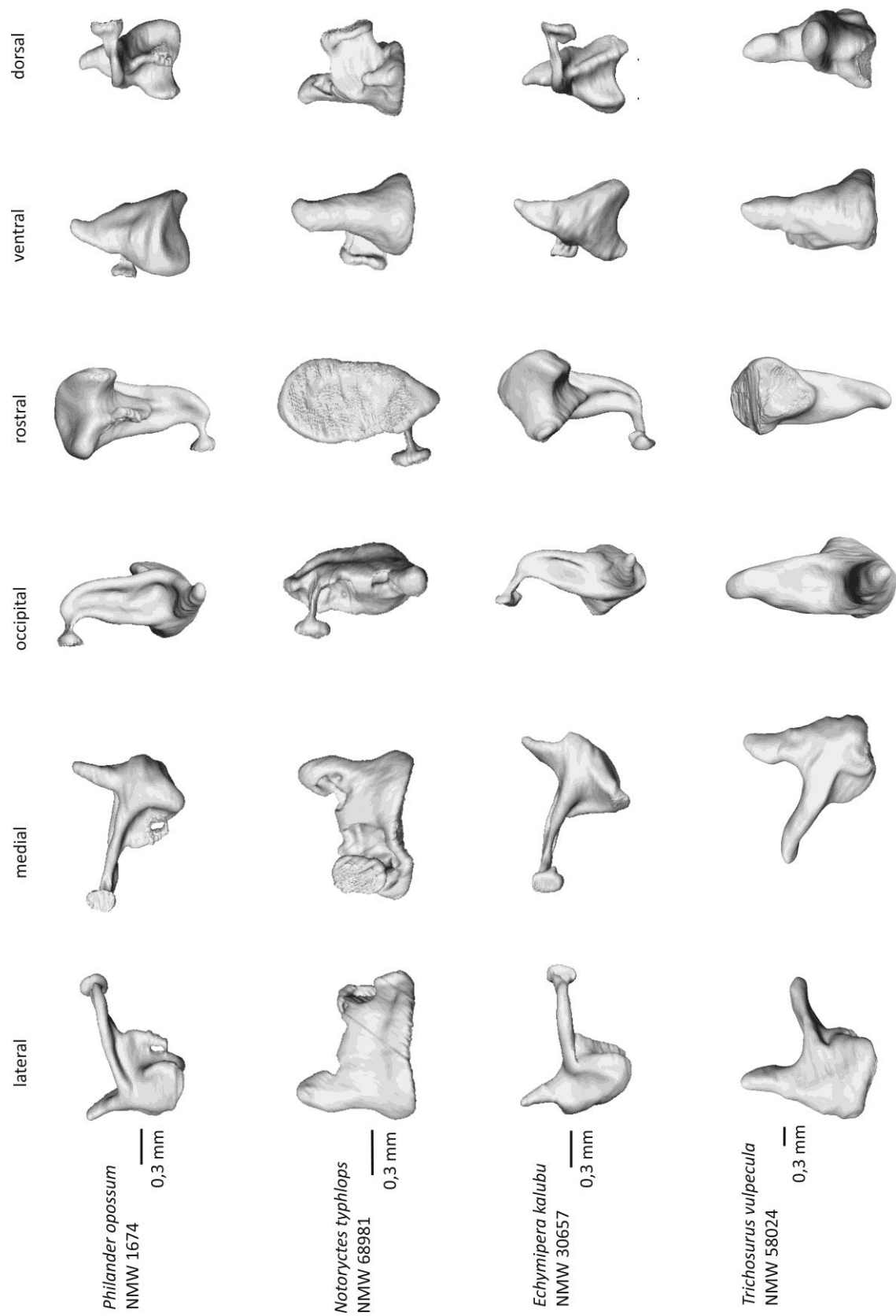
Gesamtergebnisse der morphometrischen Messungen, Teil 2

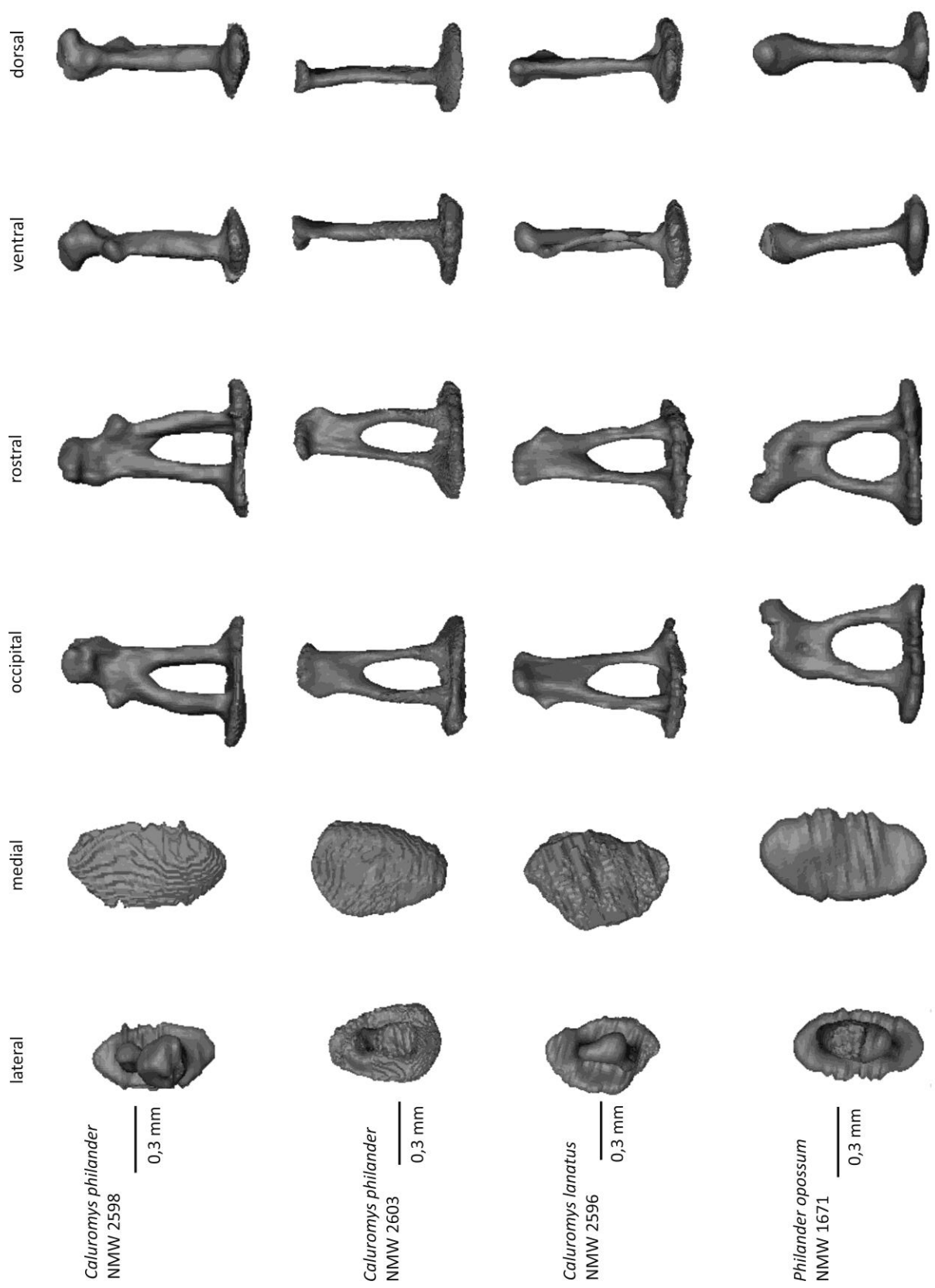


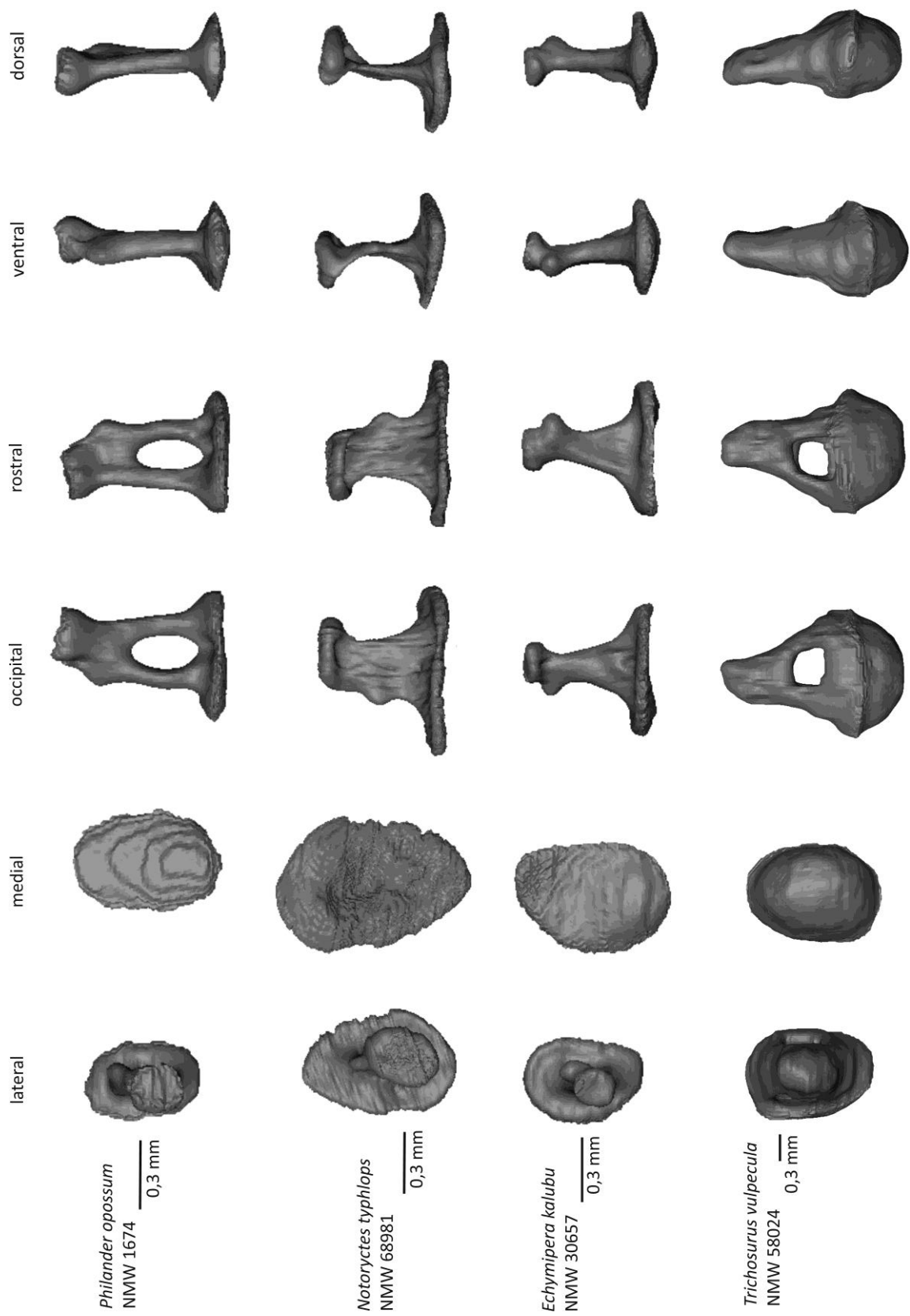




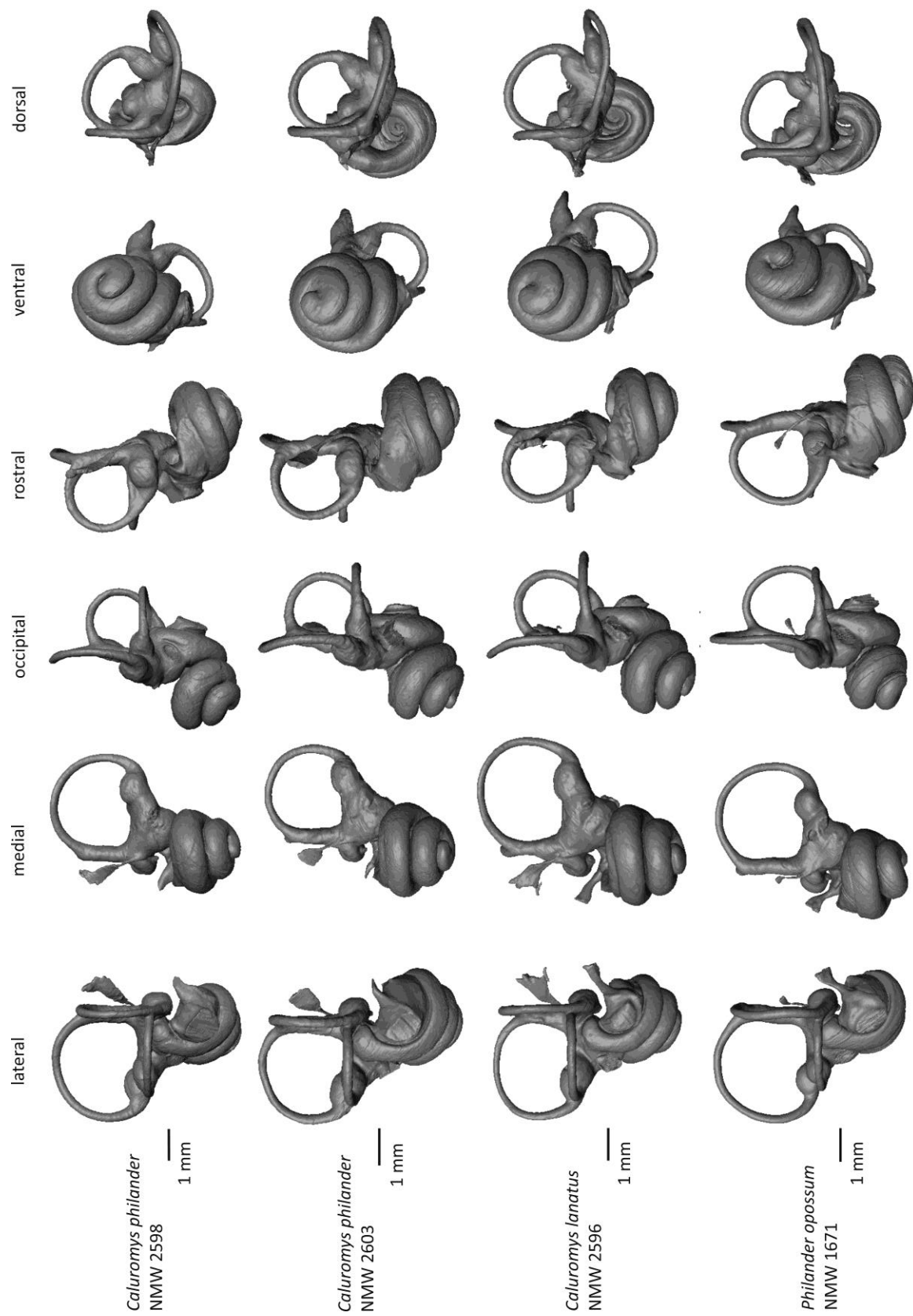


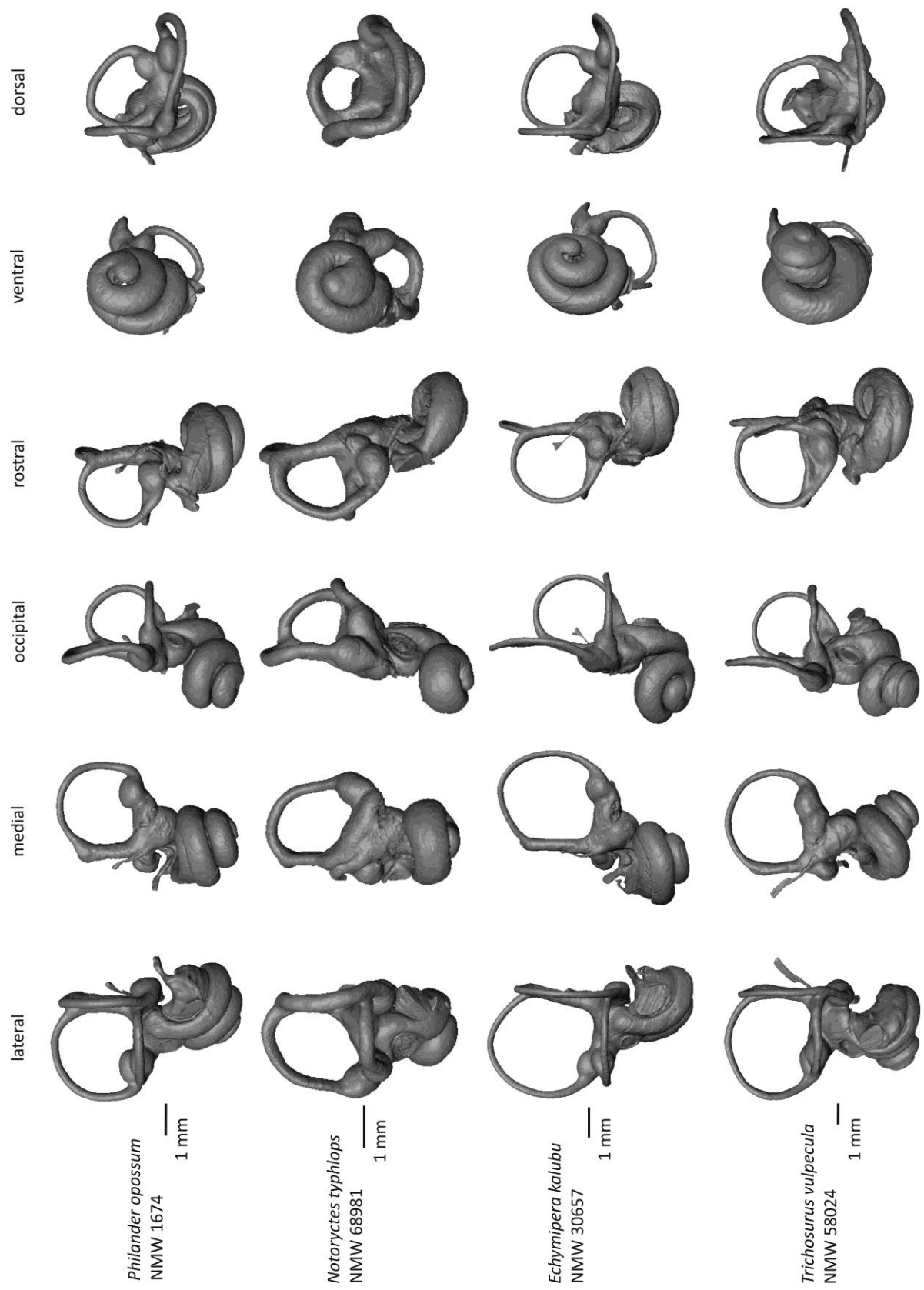


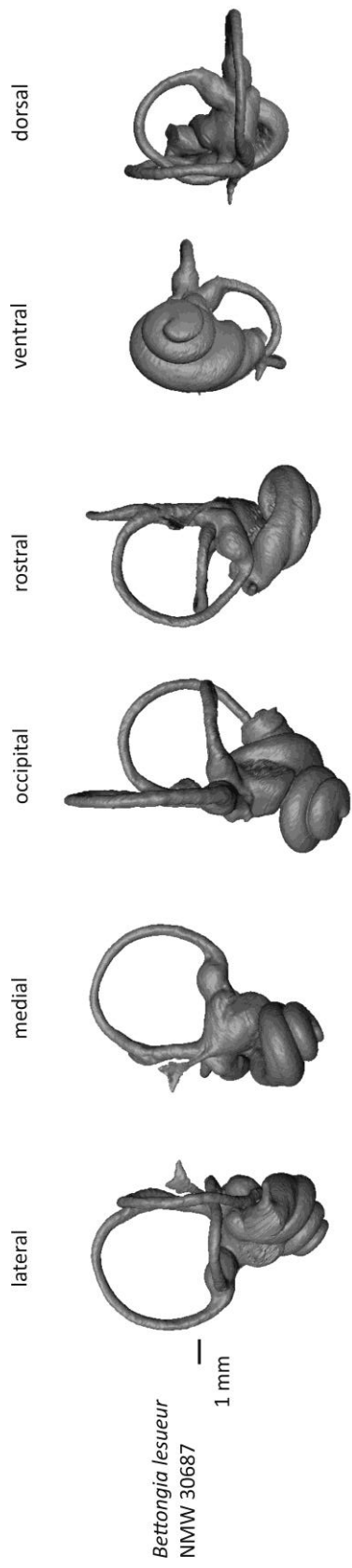












11. Curriculum vitae

Email: Stefan.Czerny1@dreil.at
Geboren: 08.01.1980, in Wien
Stand: Ledig
Staatsbürgerschaft: Österreich
Führerschein: A / B
Zivildienst: Abgeleistet
Sprachkenntnisse: Deutsch – Muttersprache
Englisch – fließend

Akademischer Werdegang:

Seit 2006	Studium an der Universität Wien Biologie: Zoologie Universitätszentrum Althanstrasse, 1090 Wien Masterarbeit: Funktionsmorphologische und phylogenetische Untersuchungen der Mittel- und Innenohrregion ausgewählter „Ameridelphia“ und Australidelphia (Metatheria, Mammalia)
2003 bis 2005	Kolleg am Technischen Gewerbemuseum Wien (TGM), Kunststoff und Umwelttechnik, Wexstrasse 19 – 23, 1200 Wien Diplomarbeit: Herstellung eines mit Carbon-Nanofasern gefüllten Polymercompounds, sowie die Messung der elektrischen Materialeigenschaften
2002 bis 2003	Zivildienst, Rotes Kreuz Wien
2000 bis 2003	Abendschule mit Handelsakademieabschluss am Berufsförderungsinstitut (BFI) in Wien sowie an der Europaakademie „Dr. Roland“ in Wien. BFI: Gudrunstrasse 187, 1100 Wien / Hamerlingplatz 5-6, 1080 Wien Dr. Roland: Neubaugasse 43, 1070 Wien
1997 bis 2000	Lehre für Einzelhandel Hervis Sports, Lehrabschlussprüfung sowie Lehrbrief im Juni 2000, Trillerpark 4, 1210 Wien
1995 bis 1996	Bundesoberstufenrealgymnasium, Hegelgasse 12, 1010 Wien
1994 bis 1995	Bundesrealgymnasium, Wohlmutterstrasse 3, 1020 Wien
1990 bis 1994	Bundesrealgymnasium, Kleine Sperrgasse 2c, 1020 Wien