



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

**Funktionsmorphologische Untersuchungen der Nahrungsaufnahme von
Heosemys grandis, Gray 1860 (Chelonia, Geoemydidae) mit
Berücksichtigung der Ontogenie**

angestrebter akademischer Grad

Magister/Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasserin / Verfasser: Monika Lintner 0403565
Studienrichtung /Studienzweig
(lt. Studienblatt): A 439 Diplomstudium Zoologie
Betreuerin / Betreuer: Ao. Univ. Prof. Dr. Josef Weisgram

Wien, Juni 2010

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	5
2. Material und Methoden	11
2.1. Versuchstiere	11
2.2. Haltung	11
2.3. Ultrastrukturelle Untersuchungen – REM.....	13
2.4. Histologische Untersuchungen.....	14
2.5. MicroCT	17
2.6. Kinematik	17
3. Ergebnisse	19
3.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen	19
3.1.1. Oberflächenstruktur des oralen Epithels	19
3.2. Histologische Untersuchungen.....	26
3.2.1. Orale Mucosa	26
3.2.2. Drüsen	28
3.2.3. Geschmacksknospen	34
3.3. MicroCT	36
3.4. Kinematische Untersuchungen.....	37
3.4.1. Aquatische Nahrungsaufnahme.....	37
3.4.2. Terrestrische Nahrungsaufnahme.....	39
4. Diskussion	43
5. Summary	55
6. Zusammenfassung	57
7. Curriculum vitae.....	59
8. Danksagung	61
9. Literatur	63
10. Anhang	71



1. EINLEITUNG

Die Aufnahme von Energie ist für jeden Organismus von essentieller Bedeutung. Sie ist Voraussetzung für das Überleben und den Reproduktionserfolg von Individuen. Ziel eines jeden Individuums ist es daher, seine Energieaufnahme zu maximieren und seinen Energieverlust so gering wie möglich zu halten. Jede Anpassung an ein neues Habitat resultiert aus diesem Prinzip der Gewinnmaximierung. Energie wird dem Körper unter anderem durch Nahrung zugeführt. Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme ist also ein entscheidender Faktor für die erfolgreiche Anpassung an neue Umweltbedingungen. Das Zusammenspiel von strukturellen, phylogenetischen, physiologischen, biomechanischen und ökologischen Faktoren schafft eine enorme Vielfalt in der Art der Nahrungsaufnahme.

Die Fressmechanismen von Vertebraten sind unter anderem von den physikalischen Eigenschaften des umgebenden Mediums abhängig (Bramble, 1973; Bramble and Wake, 1985). Rezente Schildkröten besiedeln rein aquatische bis rein terrestrische Habitate, sowie alle Zwischenstufen. Diese Tatsache macht sie zu interessanten Studienobjekten um phenotypische Veränderungen im Fressverhalten zu untersuchen, die mit „ökologischen Shifts“ (z.B. Wechsel von aquatischer zu terrestrischer Lebensweise) einhergehen (siehe Winokur, 1973; Bramble und Wake, 1985; Lauder, 1985; Schwenk, 2000b).

Die ersten Wirbeltiere waren rein aquatische, „fischähnliche“ Formen, aus denen sich im Laufe von Jahrmillionen terrestrische Wirbeltiere („Tetrapoda“) entwickelten. Die aquatische Nahrungsaufnahme gilt deshalb als die ursprünglichste Art des Beutefangs (Lauder, 1985). Der häufigste Mechanismus der Nahrungsaufnahme im Wasser ist „suction feeding“ (Lauder, 1985). Im Gegensatz zu Fischen und larvalen Salamandern fehlt Tetrapoden ein unidirektionales Nahrungsaufnahmesystem, bei dem das eingesaugte Wasser durch die Mundhöhle fließt und hinten durch die Kiemenöffnungen wieder austritt. Bei einem bidirektionalen System, wie jenem von Schildkröten, muss das Wasser durch die Mundöffnung eingesaugt und auch wieder ausgestoßen werden. Fressmechanismen mit einem unidirektionalen Design, bei denen das Wasser nur in eine Richtung fließt, sind in der Folge wesentlich effizienter. Aquatische Schildkröten kompensieren diesen Nachteil, indem sie einen sehr dehnbaren Oesophagus entwickelt haben, der als Wasserspeicher dient und damit den Wasserrückfluss stark verzögert. Schildkröten erweitern beim „suction feeding“ durch ein rasches Absenken des Hyoidapparates den Oropharyngealraum, wodurch ein relativ starker Unterdruck entsteht (Aerts et al., 2001; Lemell et al., 2002). Dieser Unterdruck erzeugt einen Sog, der die Nahrung samt umgebendem Wasserkörper Richtung Mundöffnung und in den

oropharyngealen Raum befördert („inertial suction“) (Van Damme und Aerts, 1997; Aerts et al., 2001). Wird die Beute durch ein Vorschnellen des Kopfes und somit einer Bewegung der Mundöffnung über die Beute hin gefangen, so spricht man von „ram-feeding“ (Lauder und Prendergast, 1992; Norton und Brainerd, 1993). Die meisten aquatisch fressenden Schildkröten nutzen eine Kombination dieser beiden Fressmechanismen. Da beim Vorschnellen des Kopfes eine mehr oder weniger große Bugwelle entsteht, wird diese durch ein gleichzeitiges Einsaugen kompensiert („compensatory suction“, sensu Van Damme und Aerts, 1997). Somit kann eine Bewegung der Beute vom Kopf weg vermieden werden.

Um die Nahrungsaufnahme an Land zu ermöglichen, kam es bei den Tetrapoden zu vielen strukturellen und funktionellen Umbauten bzw. Neuerungen im Nahrungsaufnahmeapparat. Es wurde ein zusätzliches Organ entwickelt – die Zunge. Durch ein koordiniertes Zusammenspiel von Bewegungen der Zunge und des Schädels wird die Nahrung an Land aufgenommen und weiterbefördert (Bramble und Wake, 1985). Der erste Kontakt mit der Nahrung erfolgt dabei entweder mit der Zunge („lingual prehension“) oder mit den Kiefern („jaw prehension“) (Lauder, 1985; Lemell und Weisgram, 1997; Wochesländer et al., 1999; Bels et al., 2008).

Die Änderung von einer aquatischen- zu einer terrestrischen Nahrungsaufnahme bringt grundlegende Veränderungen der Anatomie des Nahrungsaufnahmeapparates mit sich. Aquatisch fressende Schildkröten besitzen eine kleine, wenig strukturierte und relativ unbewegliche Zunge mit einer schwach entwickelten Muskulatur (Bramble und Wake, 1985). Die dorsalen Papillen an der Zungenoberfläche sind nur schwach entwickelt oder fehlen ganz (Winokur, 1988). Schildkröten, die ans Wasser angepasst sind, besitzen nur wenige Schleimdrüsen (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978; Bramble und Wake, 1985; Weisgram, 1985b; Weisgram et al., 1989; Iwasaki, 1992; Beisser et al., 1995; Beisser et al., 1998; Heiss et al., 2008), weil diese bei der Nahrungsaufnahme im Wasser überflüssig sind. Um den beim Saugschnappen nötigen schnellen Druckabfall im Oropharyngealraum erzeugen zu können, besitzen aquatische Schildkröten ein großes, stark verknöchertes Hyoid mit massiver Hyoidmuskulatur. Außerdem verhindern die flache, kleine Zunge und das flache Munddach die Bildung von störenden Turbulenzen in der Mundhöhle und gewährleisten so ein effizientes Einsaugen. Die gute Dehnbarkeit des Oesophagus ermöglicht zudem ein kurzfristiges Zurückhalten des eingesaugten Wassers, womit der Rückstrom verzögert wird und ein System mit unidirektionalem Design, ähnlich jenem von Fischen, entsteht (siehe Lauder und Shaffer, 1993; Lemell et al., 2002).

Schildkröten, die an Land fressen, besitzen hingegen eine große, muskulöse und bewegliche Zunge, deren Oberfläche gut strukturiert ist (Bramble und Wake, 1985). Auch sind gut entwickelte Schleimdrüsen im Zungenepithel und im Mundraum notwendig, um die orale Mucosa vor Austrocknung zu schützen und die Nahrung problemlos transportieren zu können (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978; Heiss et al. 2008). Terrestrische Schildkröten besitzen einen kleinen, weitgehend verknorpelten Hyoidapparat mit relativ schwach entwickelter Hyoidmuskulatur. Das Munddach solcher an Land fressenden Arten ist relativ stark gewölbt, um für die große Zunge Platz zu schaffen (Bramble und Wake, 1985).

Die weitreichenden Habitatpräferenzen (von pelagisch bis sehr trocken) und die damit zusammenhängenden Fressgewohnheiten von Schildkröten führen nicht nur zu unterschiedlichen Ausbildungen von Zunge, Hyoidstrukturen und Gaumenwölbung, sondern beeinflussen auch wesentlich die Strukturen und den Aufbau der oralen Mucosa, oder Mundschleimhaut. Die Mundschleimhaut setzt sich aus dem superfiziellen Epithel und dem darunter liegenden Bindegewebe (Lamina propria) zusammen und bildet eine funktionelle Einheit, die das Innere der gesamten Mundhöhle auskleidet. Die orale Mucosa stellt die erste Barriere zwischen der Außenwelt in der Mundhöhle und dem Organismus dar. Eine ihrer wichtigsten Funktionen ist somit der Schutz desselben. In stark beanspruchten Regionen ist die Mundschleimhaut keratinisiert und hilft einwirkende Kräfte abzuleiten, während sie im Rest der Mundhöhle eine flexible und dehnbare Oberfläche bildet (Squier und Kremer, 2001). Das Epithel der Mundschleimhaut zeichnet sich durch einen charakteristischen Schichtenaufbau aus. Auf eine basale Schicht folgen eine intermedäre und eine superfizielle Schicht. Bei keratinisiertem Gewebe liegt der superfiziellen Schicht eine zusätzliche keratinisierte Schicht auf (Squier und Finkelstein, 2003; Heiss, 2008). Auch in der Lamina propria unterscheidet man zwei Schichten: die oberflächige lockere, papilläre Schicht und die darunter liegende kompaktere reticuläre Schicht.

Die orale Mucosa dient nicht nur als Schutzschicht nach außen, sondern beinhaltet auch Strukturen, wie Geschmacksknospen und Schleimdrüsen, die es ihr ermöglichen sowohl sensorische als auch sekretorische Aufgaben zu übernehmen (Squier und Finkelstein, 2003).

Es gibt nur wenige Wirbeltiere, die sowohl an Land, als auch im Wasser fressen können (Schwenk, 2000b; Van Wassenbergh et al., 2006). Innerhalb der Chelonia ist das Fressen in beiden Medien bislang nur bei dem Emydid *Terrapene carolina* (Bels et al., 1997; Summers et al., 1998) und der Gattung *Cuora* (Geoemydidae) explizit untersucht (Heiss et al., 2008; Natchev et al., 2009, 2010). Auch *Heosemys grandis* ist in der Lage im Wasser und an Land

Nahrung zu sich zu nehmen und ihren Nahrungsaufnahmemechanismus dem jeweiligen Medium anzupassen (Summers et al., 1998). *H. grandis* ist ein Vertreter der Familie der Geoemydidae. Die direkten Vorfahren der Geoemydidae waren aquatisch (siehe Joyce und Gauthier, 2004). Einige wenige Arten aber haben im Laufe der Evolution auch das Land besiedelt und im Zuge dieser Entwicklung hat sich die Morphologie des Nahrungsaufnahmeapparates sukzessive verändert. Innerhalb der Geoemydidae wurden, konvergent zu einigen wenigen Emydiden und den Testudiniden, Merkmale entwickelt, die für das Fressen an Land charakteristisch sind und somit das Fressen in beiden Medien ermöglichen. Allerdings wird durch die erworbenen Merkmale die Nahrungsaufnahme im Wasser beeinträchtigt (siehe Bramble, 1973; Lemell et al., 2002, 2010). Das Fressen in beiden Medien verleiht den Tieren eine enorme Flexibilität, was die Anpassung an schnell wechselnde Umweltbedingungen anbelangt. Weder rein terrestrisch noch rein aquatisch fressende Schildkröten sind in der Lage im jeweils anderen Medium zu überleben. Nicht zuletzt deshalb zählen die Geoemydiden zu den erfolgreichsten Gruppen innerhalb der Schildkröten.

H. grandis gehört außerdem zu jenen Schildkrötenarten, welche eine ökologische Veränderung („ecological shift“) innerhalb der Ontogenie aufweisen. Ethologische und ökologische Studien haben ergeben, dass unterschiedliche ontogenetische Stadien der Gattung *Heosemys* in verschiedenen Habitaten gefunden wurden. Im Gegensatz zu Jungtieren, die häufig in aquatischen Habitaten vorkommen sollen, bevorzugen adulte Tiere die terrestrische Lebensweise (Mertens 1971; Netten, 1983; Iskandar, 2004; Mitchell et al., 2004). Anatomische Unterschiede im Panzerbau von *H. grandis* lassen diese Vermutung möglich erscheinen. Jungtiere weisen einen flachen, breiten Panzer auf, der auf ein Leben im Wasser hindeutet während der schmale, gewölbte Panzer adulter Individuen für eine überwiegend terrestrische Lebensweise spricht (siehe Claude et al., 2003; Scheyer und Sander, 2007). Allerdings ist zu berücksichtigen, dass diese Formen des Panzers zwar bei den meisten aquatischen und terrestrischen Schildkröten auftreten, aber nicht für alle Arten zwingend sind (Joyce and Gauthier, 2004). Pritchard (1979), Ernst und Barbour (1989) und Rogner (1995) beschreiben *H. grandis* hinsichtlich ihres Habitats als intermediäre Form, die keinerlei Vorlieben für ein bestimmtes Medium zeigt, sondern sich in Wasser und an Land gleichermaßen aufhält. Da *H. grandis* in schwer zugänglichen Gebieten lebt, ist nur sehr wenig über die eigentliche Biologie dieser Tiere bekannt. Der Großteil der Kenntnisse über die Ökologie und das Verhalten der Tiere beruht auf Beobachtungen in Gefangenschaft, und muss somit nicht notwendigerweise mit jenen in freier Wildbahn übereinstimmen.

Informationen über die Lebensweise dieser Art erhält man so am besten durch Kombination von ökologischen, physiologischen und morphologischen Studien. Da sowohl die Strukturen des Nahrungsaufnahmeapparates, als auch die Art der Nahrungsaufnahme vom umgebenden Medium beeinflusst werden (Bramble, 1973; Bramble and Wake, 1985; Lauder, 1985), ist es durch funktionsmorphologische Untersuchungen möglich, Rückschlüsse auf die Habitatpräferenzen semiaquatischer Schildkröten zu ziehen. Die Ergebnisse dieser Arbeit tragen zur Erweiterung der Kenntnisse über die Ökologie von *H. grandis* bei. Von zentraler Bedeutung für diese Diplomarbeit ist es deshalb, den funktionsmorphologischen Zusammenhang im Fressverhalten von *H. grandis* zu untersuchen. Zusätzlich soll herausgefunden werden, ob sich die morphologischen Merkmale des Nahrungsaufnahmeapparates innerhalb der verschiedenen ontogenetischen Stadien unterscheiden, oder ob es einen Bauplan gibt, der über die gesamte Entwicklung hin unverändert bleibt und das Fressen in beiden Medien ermöglicht.



2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Versuchstiere

Mit einer Carapaxlänge von bis zu 480mm und einem Gewicht von bis zu 12kg zählt *Heosemys grandis* **Gray 1860** (Riesenerdschildkröte) zu den größten semiaquatischen Schildkröten Asiens (Abb.1). Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich südlich von Pegu, über Burma bis Thailand, Kambodscha und Nord-Malaysia (Ernst und Barbour, 1989).

H. grandis lebt im oder in der Nähe von Wasser, ist aber nicht an dieses gebunden, sondern verbringt auch viel Zeit an Land. Sie besiedelt Flüsse, Ströme, Sümpfe, Seen und deren Umgebung. *H. grandis* ist omnivor und ernährt sich opportunistisch von Wasserpflanzen, Aas, Insekten, Amphibienlarven, Würmern und Schlangen (Ernst und Barbour, 1989; Bonin et al., 2006). Wirot (1979) beschreibt, dass sie sich in freier Wildbahn hauptsächlich von Wasserpflanzen ernähren, in Gefangenschaft aber für gewöhnlich Allesfresser sind.

2.2. Haltung

Die Versuchstiere wurden in einem Aquaterrarium (140 x 60 x 36 cm) gehalten, wobei der Landbereich ca. zwei Drittel der Fläche einnahm. Die Wasserhöhe im restlichen Drittel betrug 8 cm. Das Wasser wurde permanent über einen externen Filter gereinigt. Die Land- und Wasserbereiche wurden mit Verstecksmöglichkeiten ausgestattet und sowohl mit UV-Licht als auch mit einer Wärmelampe versehen. Als Futter dienten Schildkrötenpellets, Gemüse, Obst, Mehlwürmer, Fisch und junge, tiefgefrorene Mäuse.



Abb.1: Aufnahme eines juvenilen und eines subadulten Individuums von *H. grandis* (a). Aufnahme eines adulten Individuums von *H. grandis* (b). Man beachte das unterschiedliche Erscheinungsbild des Panzers.

2.3. Ultrastrukturelle Untersuchungen – REM

Eine subadulte weibliche *H. grandis* (Carapaxlänge: 143,83mm; Gewicht: 413,3g) wurde mit einer Überdosis Nembutal betäubt und anschließend durch Dekapitation getötet. Sowohl das Munddach als auch der Mundboden mit Zunge wurden 62h in leicht modifizierter Karnovsky's Fixierlösung (Karnovsky, 1969; siehe Anhang) fixiert. Nach 2stündigem Spülen in Spüllösung (siehe Anhang) erfolgte die Nachfixierung mit 1%igem, auf pH=7,4 gepuffertem Osmiumtetroxyd bei 37°C für 2,5h. Anschließend wurden die Proben für 1h in Aqua bidest. gewässert. Um die Mucusschicht auf der Oberfläche der Präparate zu entfernen, wurden diese in 25%iger Salzsäure bei 50°C für 30 min entschleimt. Nach erneutem Wässern für 1,5h erfolgte die Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe. Dann wurde das Gewebe in Aceton und in weiterer Folge in HMDS (Hexamethyldisilazan) überführt, welches im Laufe von 7d abdampfte und so die Proben trocknete. Anschließend wurden die auf Aluminiumtischchen montierten Proben im Sputtercoater AGAR B7340 für 250 sec mit Gold bedampft (Tab.1). Analyse und Auswertung fand am Philipps XL-20 Raster Elektronenmikroskop (Philips, Eindhoven, NL) statt.

Tab.1: Fixierungs- und Präparationsschritte für die REM-Untersuchungen

Arbeitsvorgang/Lösung	Dauer
Karnovsky	62h
Spülen in Spüllösung	2h
Nachfixierung mit Osmiumtetroxid (37°C)	2,5h
Spülen in Aqua bidest.	1h
HCl 25% (60°C)	30min
Spülen in Aqua bidest.	1,5h
70% Alkohol	über Nacht
80% Alkohol	1h
90% Alkohol	1h
96% Alkohol	1h
100% Alkohol	1h
100% Aceton	2h
Aceton:HMDS 7:3	2h
Aceton:HMDS 1:1	2h
Aceton:HMDS 3:7	2h
HMDS	7d
Gold-Besputterung	250sek

2.4. Histologische Untersuchungen

Für die histologischen Untersuchungen wurden zwei weibliche *H. grandis* (Carapaxlänge: 74,25mm und 145,55mm; Gewicht: 70,33g und 785,8g) verwendet. Nach einer intraperitonealen Injektion von Nembutal wurden die Tiere betäubt und anschließend dekapitiert. Die abgetrennten Köpfe wurden dann sofort in Buoin's Fixierlösung (Romeis, 1989; siehe Anhang) gegeben. Nach einem täglichen Wechsel in den ersten drei Tagen, wurde das Fixativ über einen Zeitraum von 10 bis 15 Wochen jede Woche erneuert. Nach erfolgter Fixierung und Entkalkung wurden Ober- und Unterkiefer getrennt und die Rhamphotheken entfernt. Die Entwässerung der Proben erfolgte über die aufsteigende Alkoholreihe und Isopropanol. Anschließend wurden die Proben in Weichparaffin überführt und im Vakuumschrank bei absteigendem Druck (800 – 400 mbar) infiltriert. Dann wurde das Weichparaffin gegen Hartparaffin ausgetauscht. Auch hier wurden die Proben im Vakuumschrank bei absteigendem Druck infiltriert. Nach dem Ausgießen der Proben in Einbettformen wurden diese bei 5 °C auspolymerisiert (Tab.2).

Mithilfe eines Reichert-Jung 2030 Rotationsmikrotomes (Reichert-Jung, Bensheim, GER) wurden 7µm dicke Serienschnitte angefertigt, auf handelsübliche Glas-Objektträger gezogen und mit folgenden Methoden gefärbt: PAS-Alcianblau-Kombinationsfärbung (Tab.3), Hämalaun-Eosin-Färbung nach Mayer (Tab.4) und Azanfärbung nach Heidenhain (Tab.5) (alle Standardprotokolle nach Romeis, 1989).

Die lichtmikroskopische Auswertung und das Anfertigen von digitalen Photos erfolgte mithilfe eines Nikon Eclipse 800 Lichtmikroskop (Nikon, Tokyo, JP).

Tab.2: Fixierung und Einbettung für die histologischen Untersuchungen

Arbeitsvorgang/Lösung	Dauer
Buoin	75d - 105d
70% Alkohol	2d
Abtrennung des Unterkiefers, der Ramphotheken und des Schädeldachs	
80% Alkohol	3h
90% Alkohol	3h
96% Alkohol	2h
100% Alkohol	30min
Isopropanol	3d
Weichparaffin	5,5h
Hartparaffin	14h
Auspolymerisieren bei 6°C	> 3h

Tab.3: Färbeprotokoll für Azanfärbung nach Heidenhain

Azanfärbung nach Heidenhain	
Farbstoff/ Chemikalie	Dauer
Xylol	5min
Xylol	5min
Isopropanol	5min
Isopropanol	5min
Alkohol 90%	3min
Alkohol 80%	3min
Alkohol 70%	3min
Aqua dest.	3min
Azokarmin	4min
Anilinalkohol	3sek
Essigsäurealkohol	30sek
Phosphorwolframsäure	20min
Phosphorwolframsäure	20min
Phosphorwolframsäure	20min
Aqua dest.	3min
Anilinblau	8min
Aqua dest.	3min
Alkohol 96%	3min
Alkohol 96%	3min
Alkohol 96%	3min
Alkohol 100%	3min
Alkohol 100%	5min
Isopropanol	5min
Xylol	5min
Xylol	5min

2. Material und Methoden

Tab.4: Färbeprotokoll für Alcian-PAS-Kombinationsfärbung (links) und Hämalaun-Eosinfärbung (rechts) nach Mayer

Alcian-PAS-Kombinationsfärbung		Hämalaun-Eosin nach Mayer	
Farbstoff/ Chemikalie	Dauer	Farbstoff/ Chemikalie	Dauer
Xylol	5min	Xylol	5min
Xylol	5min	Xylol	5min
Isopropanol	5min	Isopropanol	5min
Isopropanol	5min	Isopropanol	5min
Alkohol 90%	3min	Alkohol 90%	3min
Alkohol 80%	3min	Alkohol 80%	3min
Alkohol 70%	3min	Alkohol 70%	3min
Aqua dest.	3min	Aqua dest.	3min
Essigsäure 3%	3min	Hämalaun	13min
Alcianblau 8GX 2,5%	13min	Aqua font. Fließend	10sek
Essigsäure 3%	3min	Aqua dest.	spülen
Aqua dest.	5min	Eosin	5min
Periodsäure 1%	10min	Aqua dest.	spülen
Aqua font. fließend	5min	Alkohol 70%	spülen
Aqua dest.	spülen	Alkohol 80%	spülen
Schiff Reagens	15min	Alkohol 90%	3min
Sulfitwasser	2min	Alkohol 100%	3min
Sulfitwasser	2min	Alkohol 100%	5min
Sulfitwasser	2min	Isopropanol	5min
Aqua font. fließend	5min	Xylol	5min
Aqua dest.	spülen	Xylol	5min
Alkohol 70%	3min		
Alkohol 80%	3min		
Alkohol 90%	3min		
Alkohol 100%	3min		
Alkohol 100%	5min		
Xylol	5min		
Xylol	5min		

2.5. MicroCT

Eine subadulte, weibliche *H. grandis* (Carapaxlänge: 143,83mm; Gewicht: 413,3g) wurde mit Nembutal betäubt und anschließend durch Dekapitation getötet. Der gesamte Schädel wurde in leicht modifizierter Karnovsky's Fixierlösung (1969) fixiert. Die computertomographische Analyse erfolgte mit einem MicroCT (μ CT35, SCANCO Medical AG, Brüttisellen, Switzerland) an der Veterinärmedizinischen Universität Wien. Die Voxel size betrug 30 μ m. Die Erstellung der Bilder erfolgte bei einer Röhrenspannung von 70kV und einer Stromstärke von 114 μ A. Während einer Rotation von 180° wurden 500 Bilder projiziert. Die Auflösung der Einzelbilder betrug 1024 x 1024 Pixel. Der Bildstapel wurde mit der Rekonstruktionssoftware Amira 4.1 (Mercury Systems) als Volume rendering (Vortex tool, volrenglow colormap) berechnet. Snapshots des Volume renderings wurden mit der Amira software aufgenommen.

2.6. Kinematik

Zur Ergänzung der morphologischen Ergebnisse und zur Erklärung des funktionellen Zusammenhangs wurden Highspeed-Filme ausgewertet, um das kinematische Profil des Fressvorgangs analysieren zu können.

Insgesamt wurden Daten von 12 *H. grandis* gesammelt. Alle 12 Tiere gehörten unterschiedlichen Altersstufen an (Juvenil 5, Subadult 5, Adult 2; Carapaxlänge: 74mm-300mm). Die Filmaufnahmen erfolgten zum Teil im Tiergarten Schönbrunn und zum Teil an der Universität Wien. Mithilfe einer digitalen Highspeed-Kamera (Photron FASTCAM 1024 PCI, Tokyo, JP) wurden sowohl im Wasser als auch an Land laterale Filmaufnahmen der einzelnen Tiere gemacht. Dafür wurden die Individuen in ein Filmaquarium gegeben, an dessen Rückseite ein Referenzraster (1x1 cm) angebracht war. Um die für die Hochgeschwindigkeitsfilme notwendig hohe Lichtmenge zu erreichen, wurden die Tiere von zwei Dedocool T3-Kaltlichtscheinwerfern beleuchtet. Aufgrund der unnatürlichen Lichtverhältnisse war es von Vorteil die Tiere bereits vor den Aufnahmen langsam an die Filmbedingungen zu gewöhnen. Dies war allerdings nur bei den Filmaufnahmen an der Universität Wien möglich. Für die Fütterung während der Filmaufnahmen wurden Apfel-, Banane-, Mehlwurm- und Fischstückchen verwendet. Die Nahrung wurde den Tieren zum Teil am Boden liegend und zum Teil in Kopfhöhe angeboten. Letzteres minimierte die

2. Material und Methoden

Wahrscheinlichkeit einer lateralen Kopfdrehung der Tiere während der Nahrungsaufnahme, welche eine objektive Auswertung der Daten erschwert.

Für die Filmaufnahmen im Wasser wurde das Filmaquarium mit 4 bis 15cm Wasser gefüllt, je nach Größe der Individuen. Während die Aufnahmen an Land mit 500 Bildern pro Sekunde gefilmt wurden, wurden für jene unter Wasser 1000 Bilder pro Sekunde verwendet.

Die anschließende Auswertung erfolgte mit dem Bewegungsanalyseprogramm Simi MatchiX (© by SIMI Reality Motion Systems, Unterschleisheim, Deutschland).

Nach Kalibrierung (auf 1cm) wurden verschiedene Marker gesetzt und ihr Verlauf Bild für Bild verfolgt. Als Marker wurden die Ober- und Unterkieferspitzen, das Hyoid, der Carapax, das Parietale, das Tympanon ventral und das Futterstück verwendet (Abb.3). Anschließend wurden die Daten in das Progrogramm Microsoft Excel exportiert um die Kinematischen Profile zu berechnen und visualisieren.

Durch die Umwandlung der Daten in eine zweidimensionale Ebene konnten folgende Variablen berechnet werden:

- Gape (max. gape): Entfernung zwischen Ober- und Unterkieferspitze
- Hyoidausdehnung nach ventral: Differenz der Position des Hyoids am Beginn des Gape-Zyklus und am Ende des Gape-Zyklus im Verhältnis zum Parietale
- Bewegung des Kopfes (nach vorne)
- Bewegung der Zunge (nach vorne)
- Bewegung des Futterstücks in Richtung des Kopfes

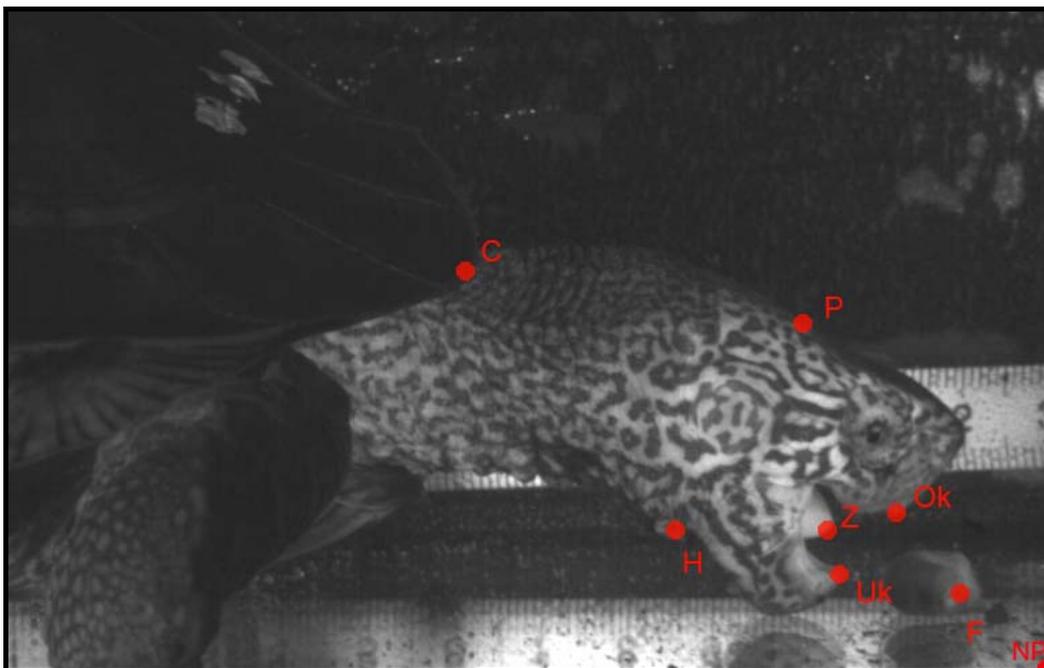


Abb.2: Darstellung der verwendeten Marker für die Auswertung der Highspeedfilme im Computerprogramm Simi MatchiX. Ok, Oberkiefer; Uk, Unterkiefer; Z, Zunge; F, Futter; H, Hyoid; P, Parietale; C, Carapax; NP, Nullpunkt.

3. ERGEBNISSE

3.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen

3.1.1. Oberflächenstruktur des oralen Epithels

Zunge und Mundboden:

Die Zunge von *H. grandis* weist in Dorsalansicht eine annähernd dreieckige Form auf. Sowohl der Apex, als auch die beiden hinteren lateralen Ecken sind abgerundet. Die Zunge ist relativ groß und fleischig und besitzt eine stark strukturierte Oberfläche. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen lassen große linguale Papillen erkennen, die sich über die gesamte dorsale Zungenoberfläche ausdehnen (Abb.8). Ihre Gestalt variiert zwischen kegel-, säulen- und lappenförmig (Abb.9). Während kegelförmige Papillen hauptsächlich im zentralen Bereich der Zunge vorkommen, beschränken sich lappenförmige auf die hinteren Randbereiche. Säulenförmige Papillen erstrecken sich über die ganze Oberfläche (Abb.8). Bei höherer Vergrößerung werden auf der gesamten Zungenoberfläche die Zellgrenzen der Epithelzellen deutlich sichtbar (Abb.10). Sie sind fünf- bis sechseckig und mit Mikrovilli besetzt.

Geschmacksknospen befinden sich nur an der apikalen Oberfläche der Papillen. Sie liegen zufällig auf der Zunge verteilt und sind nicht auf bestimmte Regionen konzentriert. Sie zeichnen sich durch ihre kraterförmige Struktur und die aus dem Geschmacksporus ragenden längeren Mikrovilli aus. Die Zellen in und unmittelbar um der Geschmacksknospe sind wesentlich kleiner als jene des umgebenden Epithels (Abb.10).

Am Mundboden ist eine Vielzahl von Drüsenausgängen der Glandula sublingualis zu finden. Geschmacksknospen kommen nur vereinzelt vor.

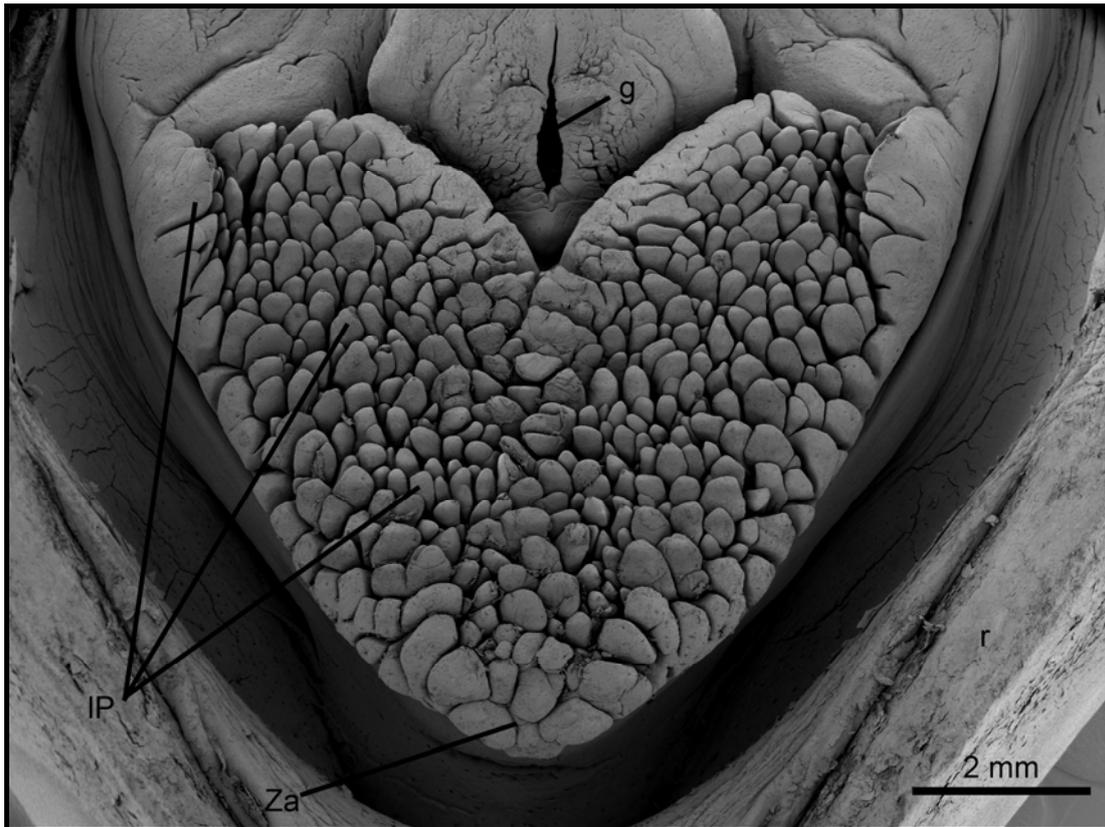


Abb.8: REM Übersicht der Zunge von *H. grandis*. Za, Zungenapex; IP, linguale Papillen; g, Glottis; r, Rhamphothek.

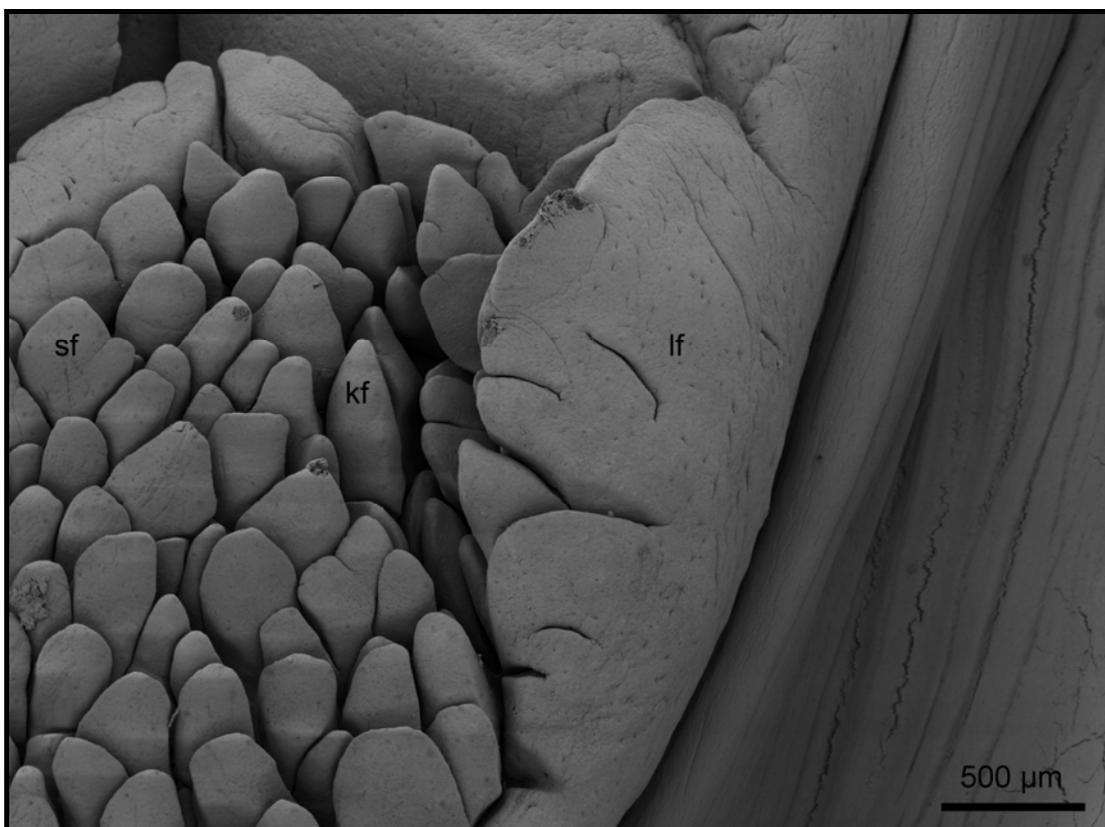


Abb.9: REM Unterschiedliche Papillenformen auf der Zunge von *H. grandis*. kf, kegelförmig; sf, säulenförmig; lf, lappenförmig.

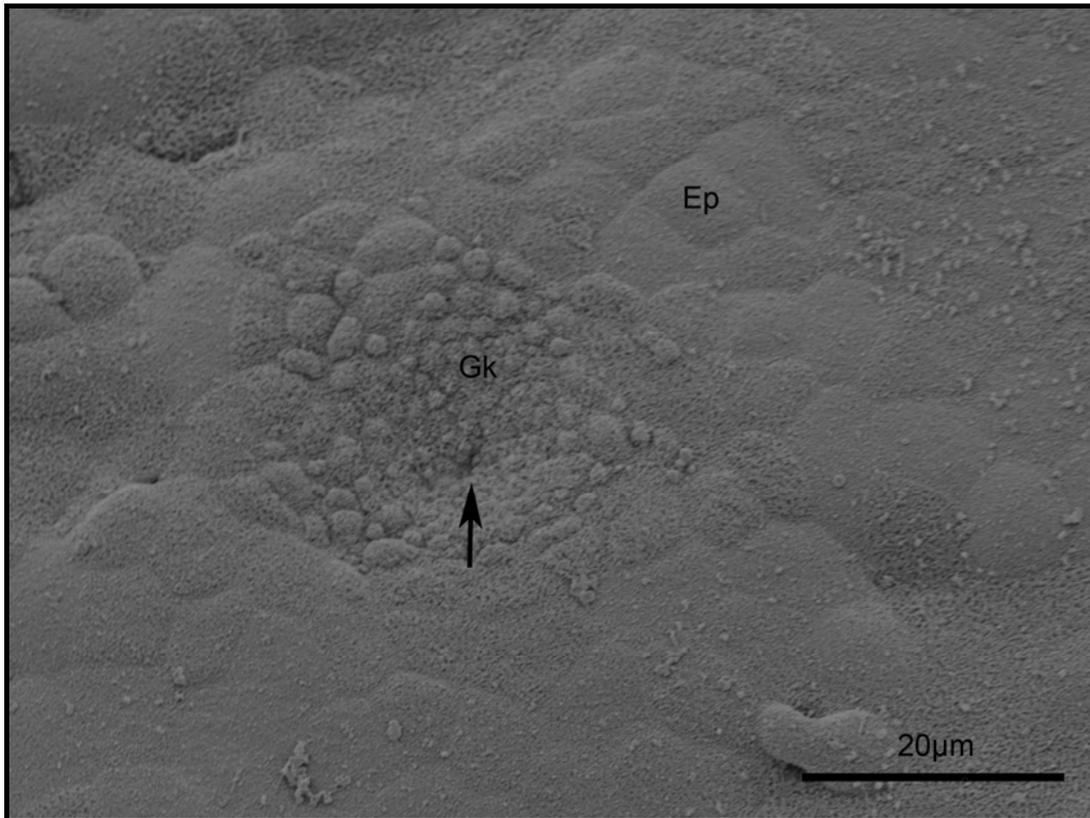


Abb.10: REM Dorsalansicht einer Geschmacksknospe auf einer lingualen Papille von *H. grandis*. Die kraterförmige Porenöffnung ist klar erkennbar (Pfeil). Man beachte die gut sichtbaren Zellgrenzen der einzelnen Epithelzellen. Gk, Geschmacksknospe; Ep, Epithelzelle.

Munddach:

Im Unterschied zum Mundboden und der Zunge zeichnet sich das Munddach durch eine relativ glatte und homogene Oberfläche aus. Lediglich im Bereich der im vorderen Drittel liegenden inneren Choanenöffnungen sind einzelne Falten und Wülste zu erkennen. Auch hier weisen die Zelloberflächen eine Besetzung mit Mikrovilli auf.

Das Epithel der inneren Choanenöffnungen ist stärker bewimpert (Abb.11).

Geschmacksknospen sind über das gesamte Munddach verteilt, kommen aber in der Region anterior der Choanen und zwischen den Choanen in höherer Konzentration vor. In ihrer Gestalt unterscheiden sich die Geschmacksknospen am Munddach nicht von jenen auf Zunge und Mundboden.

Drüsenausgänge findet man am Munddach nur im postchoanalen Bereich. Ihre Anzahl nimmt nach posterior hin weiter zu.

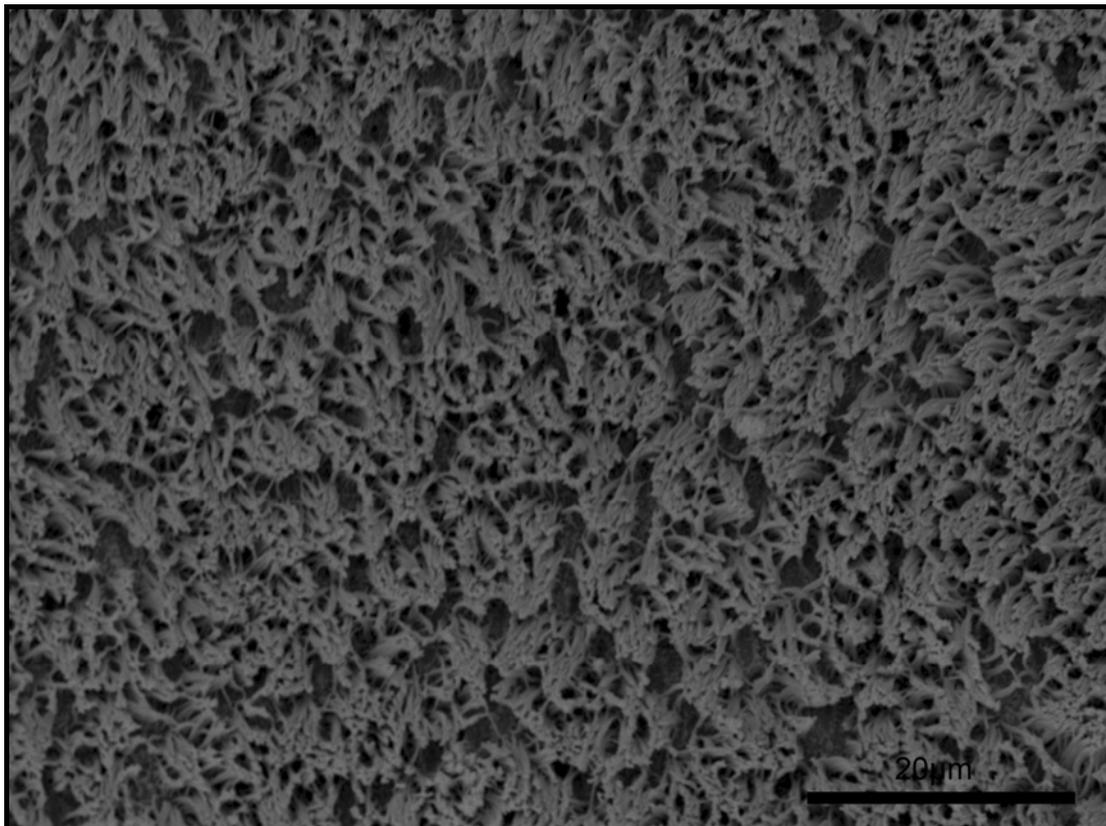


Abb.11: REM Detailaufnahme des stark bewimperten Epithels der inneren Choanenöffnungen am Munddach von *H. grandis*.

Keratinisierung:

Die Mundhöhle wird anterior von den stark verhornten Ramphotheken begrenzt.

Die Hornschicht wird von speziellen Epithelzellen gebildet, den Keratinozyten, welche an der Oberfläche des Epithels schuppenförmig angeordnet sind und selbst eine reliefartige Oberfläche aufweisen (Abb.4, Abb.5). Eine vermehrte Keratinisierung tritt vor allem in Bereichen auf, die einer höheren mechanischen Belastung ausgesetzt sind. Bei diesen Regionen handelt es sich, neben den Ramphotheken und den unmittelbar daran angrenzenden Bereichen, um die Region anterior der Choanen (Abb.4, Abb.5, Abb.6).

Auch die Papillen an der Zungenspitze weisen ein leicht verhorntes Epithel auf (Abb.7).

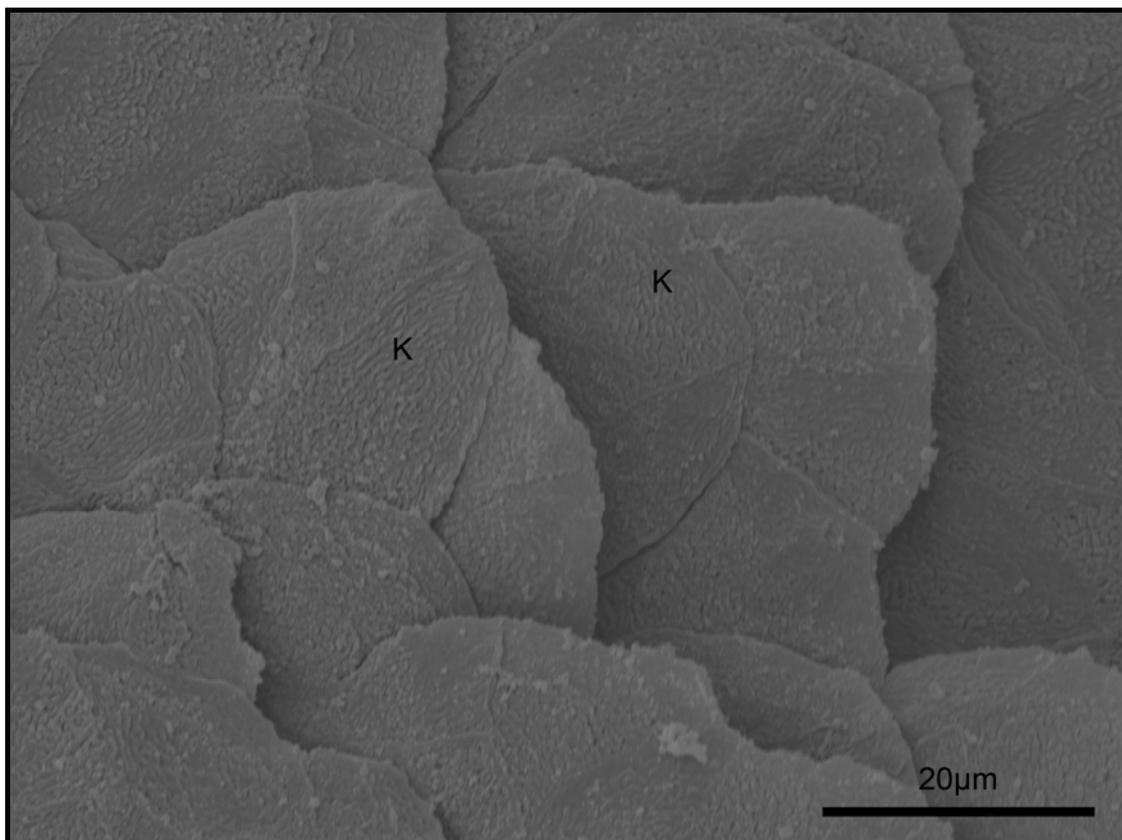


Abb.4: REM Dachziegelartig angeordnete Keratinozyten an der Oberfläche des Gaumenepithels von *H. grandis*. Zu sehen ist der stark keratinisierte Bereich unmittelbar hinter den Ramphotheken. K, Keratinozyten.

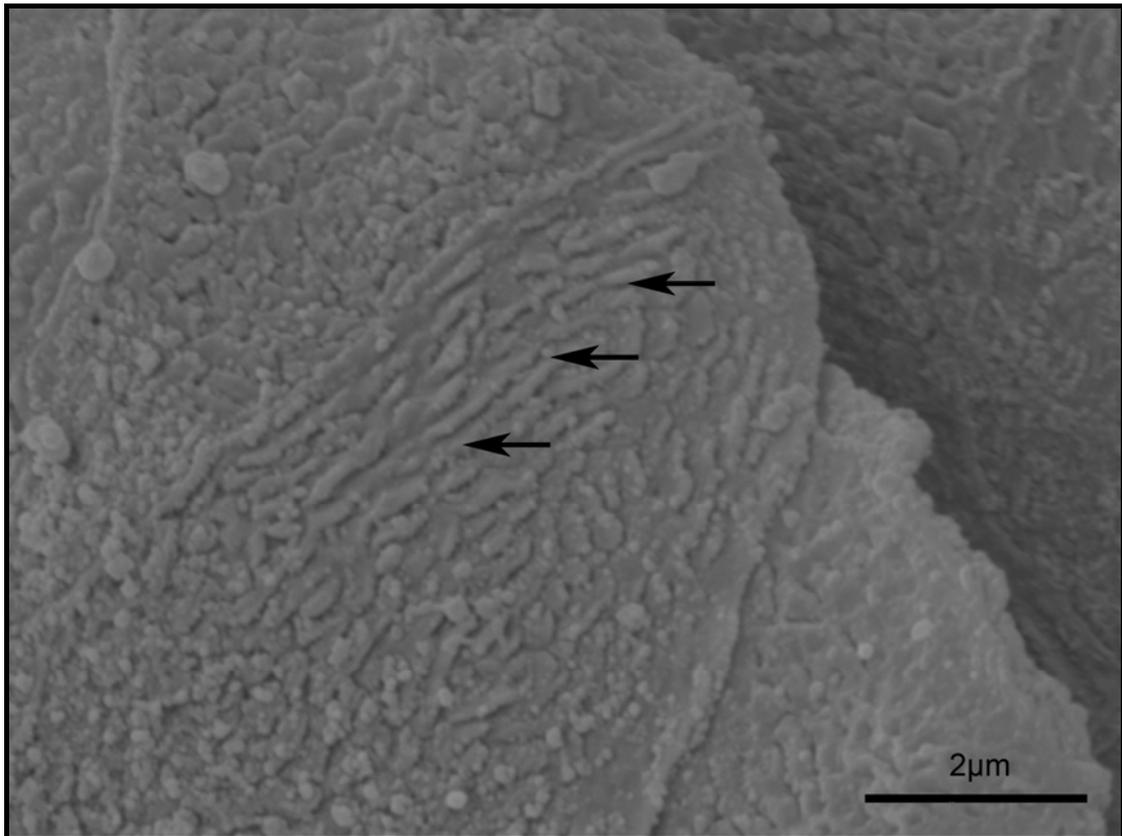


Abb.5: REM Detailaufnahme der Keratinozytenoberfläche aus der Region unmittelbar hinter den Ramphotheken. Die Pfeile weisen auf reliefartige Strukturen an der Oberfläche der einzelnen Keratinozyten (Mikroplacae).

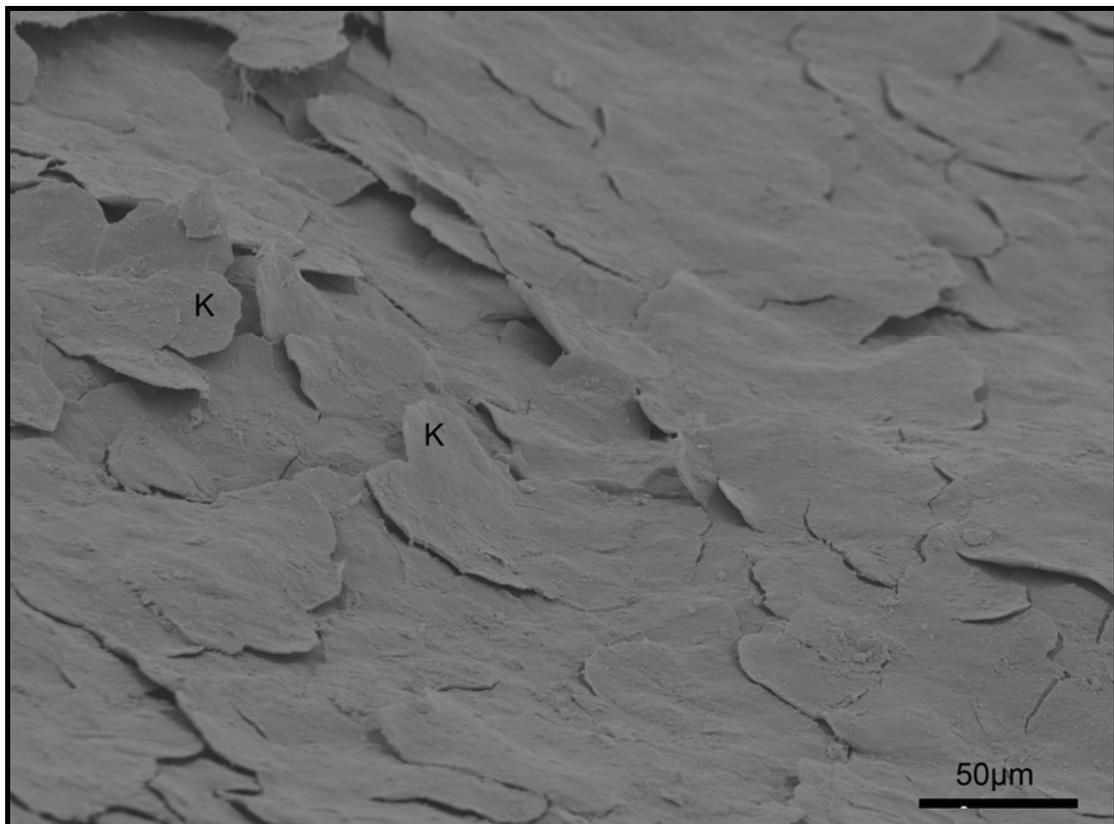


Abb.6: REM Schollenförmige Keratinozyten an der Oberfläche des Gaumenepithels von *H. grandis*, im Übergang vom stark keratinisierten Bereich unmittelbar hinter den Ramphotheken zum nicht keratinisierten Gaumen. K, Keratinozyten.

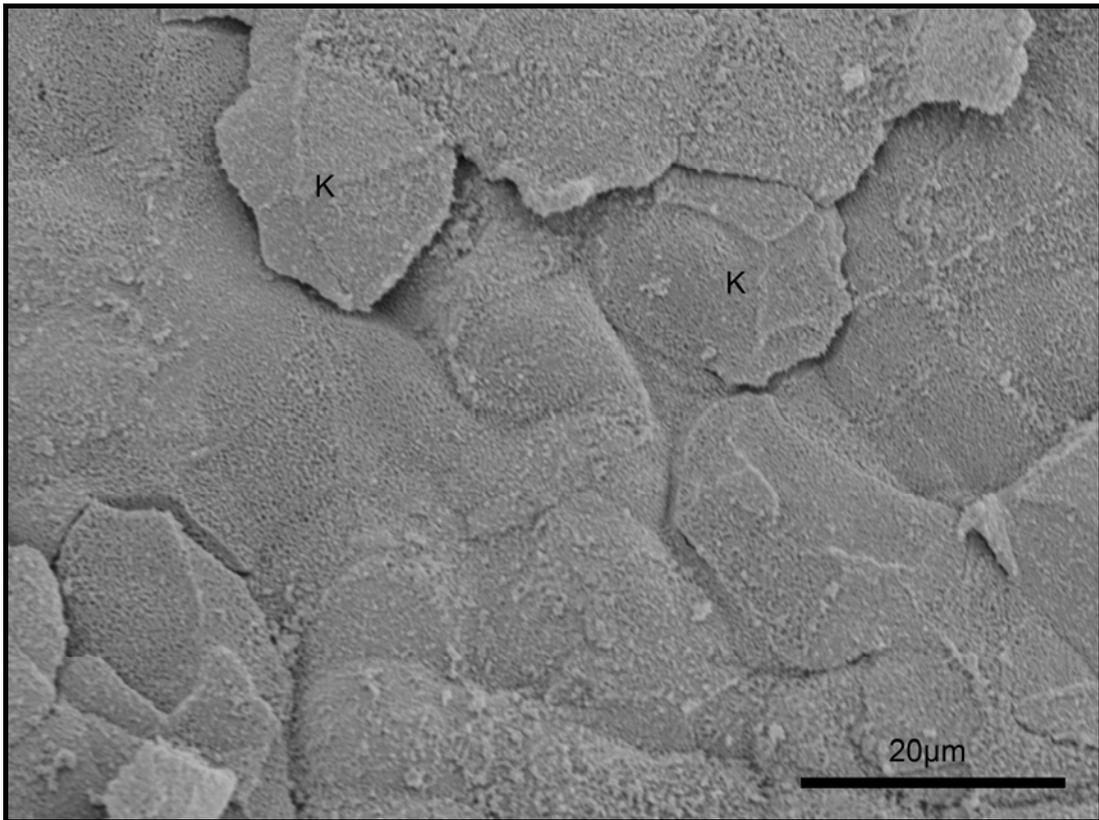


Abb.7: REM Detailaufnahme des verhornten Epithels an der Zungenspitze von *H. grandis*. K, Keratinozyten.

3.2. Histologische Untersuchungen

3.2.1. Orale Mucosa

Die orale Mucosa von *H. grandis* besteht aus einer oberflächigen Epithelschicht und einer darunterliegenden Bindegewebsschicht (Lamina propria). Beide Schichten werden durch die Basallamina voneinander getrennt. Das orale Epithel weist einen geschichteten Aufbau auf. Von proximal nach distal kann man eine basale, eine intermediäre und eine superfizielle Schicht unterscheiden. Die Zellen der basalen Schicht liegen angrenzend an der Basalmembran und weisen eine ovale Form auf. Die intermediäre Schicht kann zum Teil in eine basale intermediäre und eine superfizielle intermediäre Schicht unterteilt werden. Sie ist mehrere Zellen dick, die eine ovale bis rundliche Gestalt haben. Die superfizielle Schicht unterscheidet sich je nach Lage in der Form ihrer Zellen. Es kann sich um ein mehr oder weniger verhorntes Plattenepithel, ein kubisches unverhorntes Epithel oder ein säulenartiges sekretorisches Epithel handeln (Abb.12, Abb.13).

Die unmittelbar unterhalb der Basalmembran liegende Lamina propria wird in eine distale lockere Schicht und eine tiefer gelegene kompaktere Schicht unterteilt. Die Lamina propria reicht in jede Zungenpapille (Abb.14, Abb.15) und enthält eine Vielzahl von Blutgefäßen (Abb.13, Abb.16, Abb.17). Im nicht-keratinisierten Epithel treten unmittelbar unterhalb der Basallamina vermehrt Kapillaren auf (Vergl. Abb.12 und Abb.13).

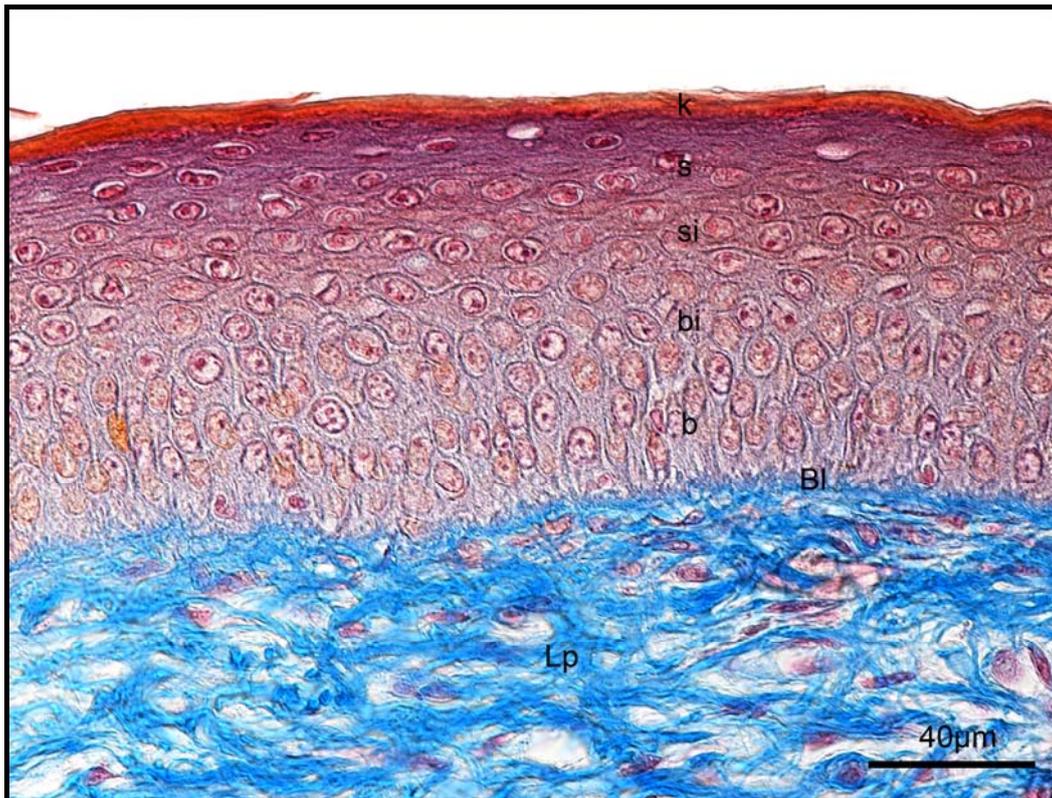


Abb.12: Lichtmikroskopische Aufnahme des Mundbodens von *H. grandis*. Schichtenaufbau des keratinisierten, oralen Epithels. Die keratinisierte Schicht besteht aus abgeflachten, kernlosen Zellen. B, basale Schicht; bi, basale intermediäre Schicht; si, superfizielle intermediäre Schicht; s, superfizielle Schicht; k, keratinisierte Schicht; Bl, Basallamina; Lp, Lamina propria. Azanfärbung nach Heidenhain

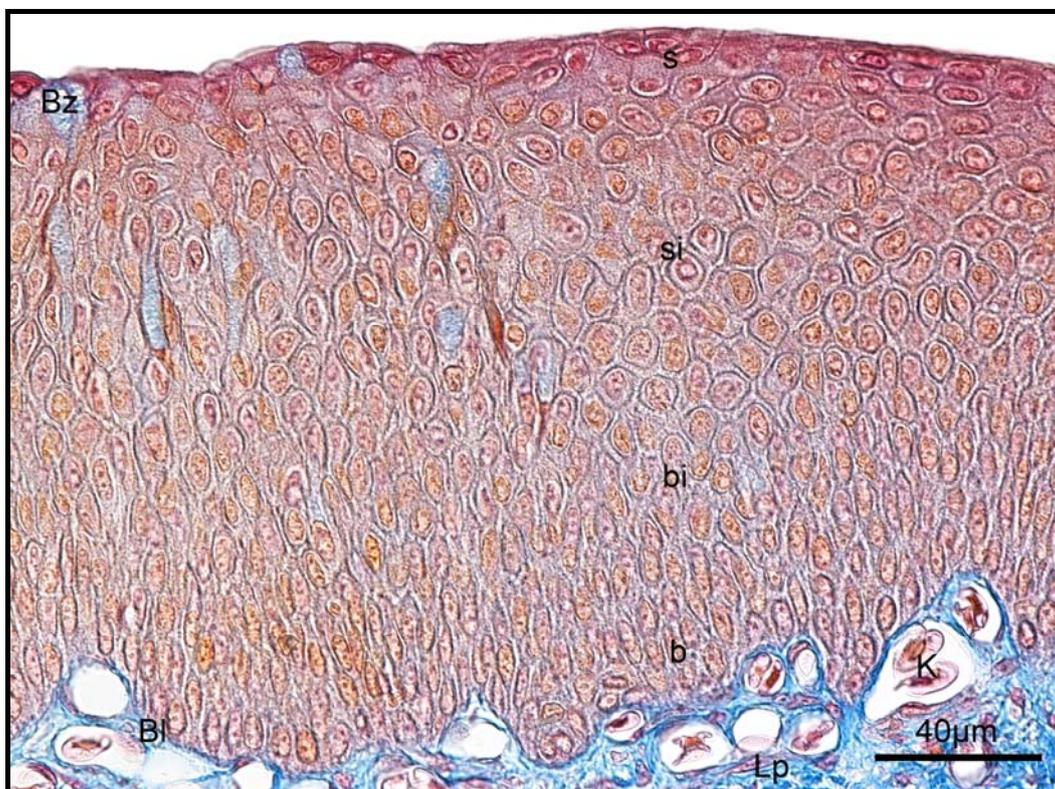


Abb.13: Lichtmikroskopische Aufnahme des Mundbodens von *H. grandis*. Schichtenaufbau des nicht-keratinisierten, oralen Epithels. Direkt an die Basallamina grenzt die Lamina propria, in welcher eine Vielzahl von Blutgefäßen liegt. B, basale Schicht; bi, basale intermediäre Schicht; si, superfizielle intermediäre Schicht; s, superfizielle Schicht; Bl, Basallamina; Lp, Lamina propria. Azanfärbung nach Heidenhain.

3.2.2. Drüsen

Die Mundhöhle ist von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, in welchem vereinzelte, oder in Gruppen angeordnete Becherzellen intraepithelial eingelagert sind. Solche einzellige, sezernierende Zellen weisen unterschiedliche Formen auf. Die meist becherähnliche Form kann auch eine rundliche oder längliche Gestalt annehmen (Abb.16). Treten Becherzellen in Gruppen auf, so spricht man von Drüsenfeldern. Auf der Zunge kommen Becherzellen an den lateralen Seiten und an der Basis der Papillen hoch konzentriert vor. Sie vereinen sich zu Drüsenfeldern, die durch die natürlichen Einfaltungen der Papillen kryptenartig werden. Die apikale Oberfläche der Papillen weist kaum einzellige Drüsen auf (Abb.14, Abb.15). Im Mundboden selbst befindet sich unterhalb der Zunge eine sehr hohe Anzahl von Becherzellen. Zur Rhamphothek hin nimmt ihre Zahl ab. Sie werden immer mehr von kubischen Epithelzellen ersetzt, bis sie schließlich vollständig verschwinden. Im Munddach beschränkt sich das Vorkommen hauptsächlich auf die Choanen und das posterior davon liegende Drüsenareal. In der Region anterior der Choanen und dem Bereich zwischen den Choanen sind keine oder nur vereinzelte Becherzellen zu finden.

Kommt es zu einer Einsenkung der Drüsenfelder, so entstehen Krypten. Diese zeichnen sich durch weite Öffnungen in den oralen Raum aus.

Im Munddach nimmt die Anzahl vereinzelter Becherzellen, Drüsenfelder und Krypten zu, je weiter man sich nach posterior bewegt.

Schließlich kommt es zu Einfaltungen der komplexen Drüsen, die durch mehrere Ausführungsgänge in die Mundhöhle münden, sog. polystomatische Drüsen. Sie sind subepithelial eingesenkt und reichen tief in die Lamina propria hinein (Abb.17). Polystomatische Drüsen kommen vor allem in der Zunge und im Mundboden vor. Sie stellen hier die für Schildkröten charakteristischen Munddrüsen dar und sind im Fall von *H. grandis* relativ prominent. Im Munddach treten echte Drüsen erst im posterior der Choanen liegendem Drüsenareal auf (Abb.18, Abb.19).

Insgesamt findet man in der Mundhöhle von *H. grandis* folgende Drüseneinheiten: Sublinguale Drüsen (Mundboden), Linguale Drüsen (Zunge), Gaumendrüsen (Munddach), Glandula anguli oris (dorsal, Mundwinkel) (Abb.18, Abb.19).

Mucus sezernierende Drüsenzellen können bei einer Färbung mit PAS-Alcianblau auf drei verschiedene Arten angefärbt werden. Es gibt Zellen, die Alcianblau-positiv reagieren (blau), solche die sich PAS-positiv färben (magenta) und solche, die sowohl PAS- als auch Alcianblau-positiv reagieren (violett) (Abb.16). Sowohl die Komplexität der Drüsen, als auch

die Zusammensetzung der produzierten Mucosubstanzen ändert sich mit zunehmendem Alter. Bei juvenilen Tieren reagieren die meisten Drüsenzellen PAS-positiv und nur vereinzelte im Munddach Alcianblau-positiv (Abb.14). Drüsenareale im Mundepithel von subadulten Tieren zeigen eine höhere Komplexität und reagieren vermehrt Alcianblau-positiv (Abb.15). Bei subadulten Tieren weisen alle Drüseneinheiten eine starke Polarität auf. Während die Drüsenzellen an der Basis magentarot bis violett gefärbt sind, nimmt die Blaufärbung zum Epithel hin zu (Abb.17).

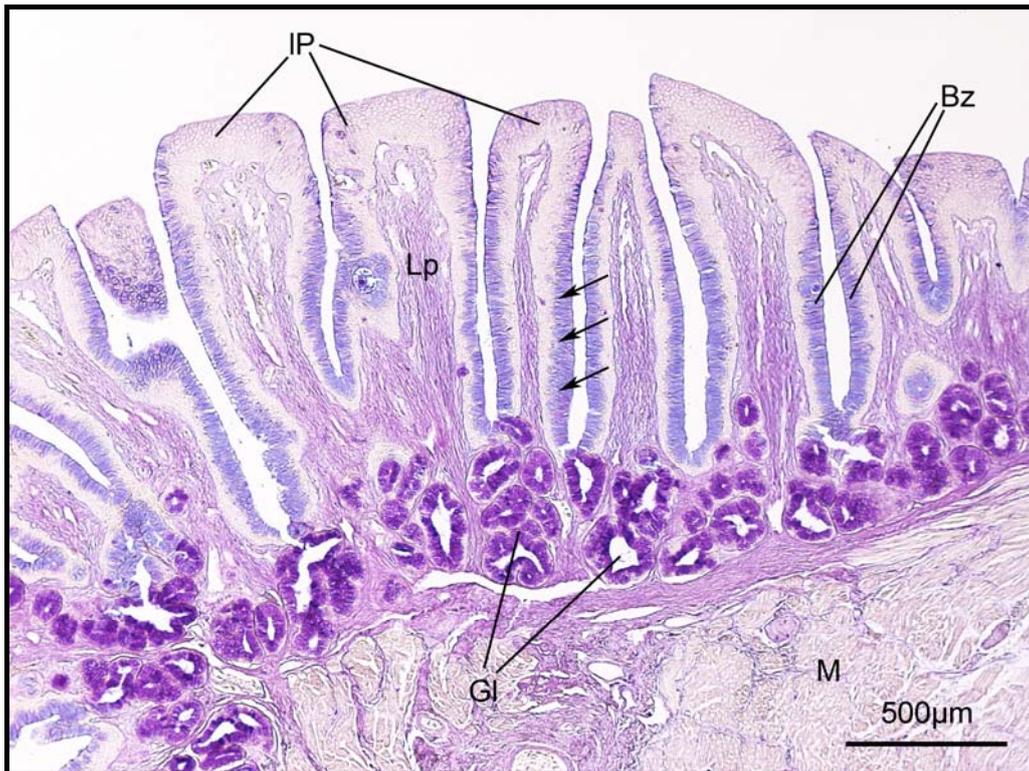


Abb.14: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts durch die lingualen Papillen eines juvenilen Individuums von *H. grandis*. Die laterale, drüsenreiche Seite (Pfeile) und die apikale nahezu drüsenfreie Oberfläche der Papillen sind klar abgrenzbar. IP, linguale Papille; Bz, Becherzellen; Gl, Glandulae linguales; Lp, Lamina propria; m, Muskulatur. Alcianblau-PAS-Kombinationsfärbung

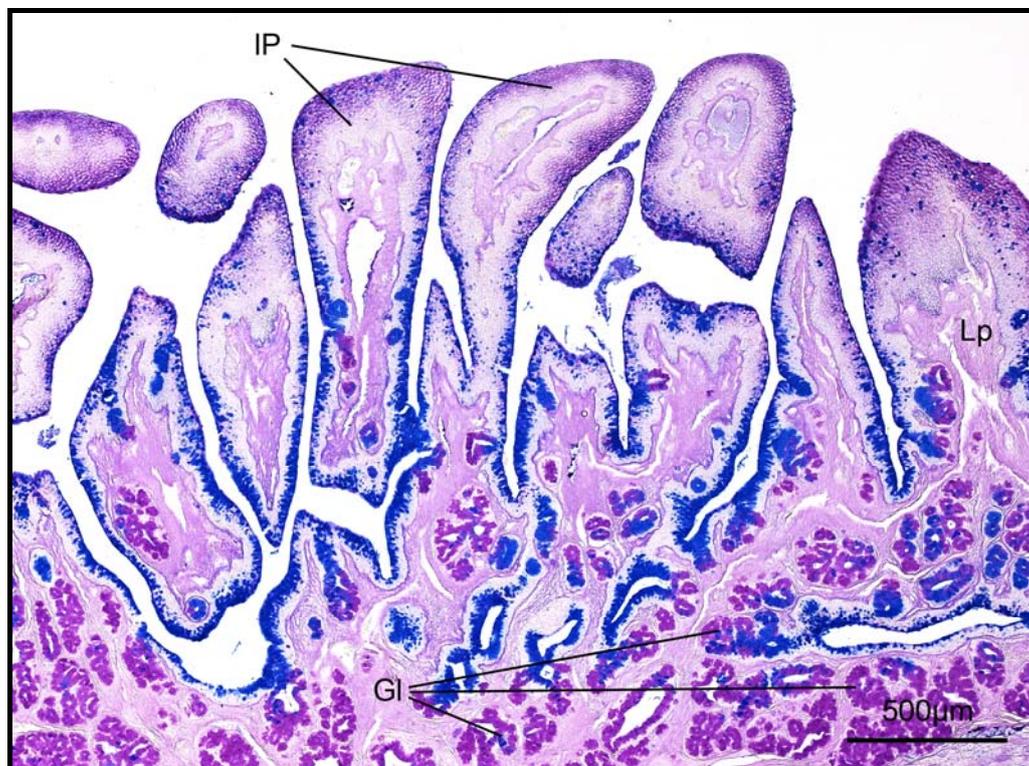


Abb.15: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts durch die lingualen Papillen eines subadulten Individuums von *H. grandis*. Die lingualen Drüsen und deren Ausgänge werden zunehmend komplexer. Die Drüsenfelder an den lateralen Seiten und zwischen den Papillen färben sich stark Alcianblau-positiv an. IP, linguale Papille; Gl, Glandulae linguales; Lp, Lamina propria. Alcianblau-PAS-Kombinationsfärbung

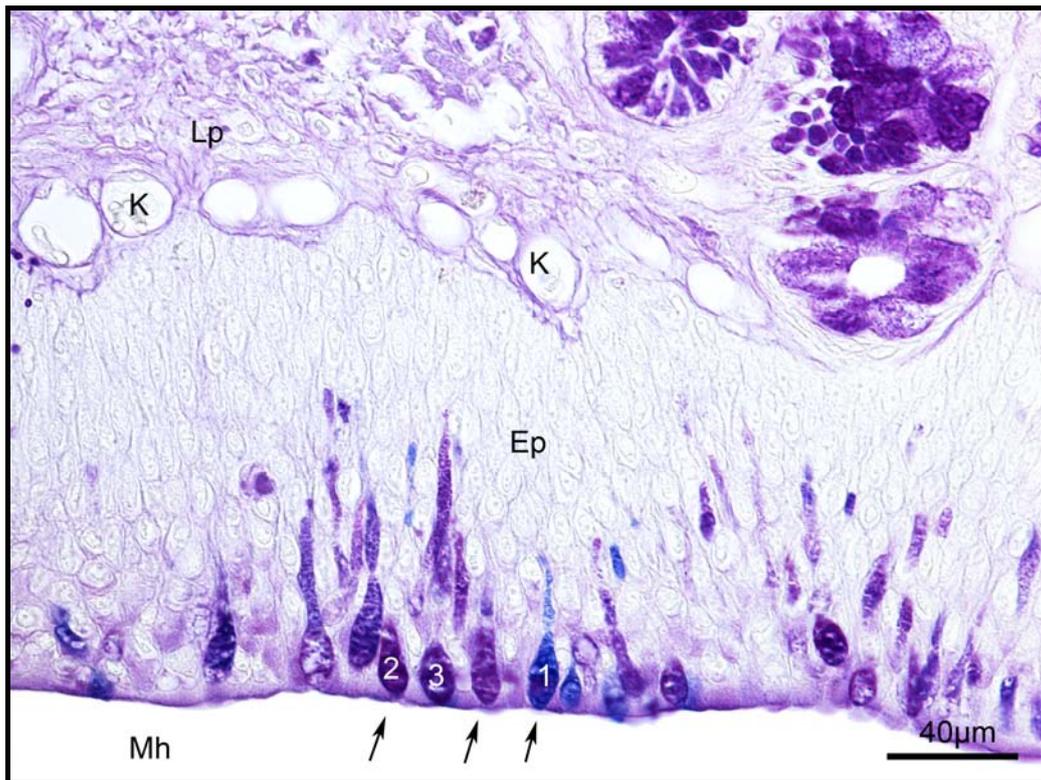


Abb.16: Lichtmikroskopische Detailaufnahme vom Epithel des Munddaches von *H. grandis*. Die verschiedenen Färbungen der Becherzellen (Pfeile) ergeben sich aus den unterschiedlichen Mucosubstanzen, die produziert werden. Saure Mucosubstanzen reagieren blau (1), neutrale Mucosubstanzen reagieren magentarot (2), saure und neutrale Mucosubstanzen reagieren violett (3). Mh, Mundhöhle; Ep, Epithel; K, Kapillaren; Lp, Lamina propria. Alcianblau-PAS-Kombinationsfärbung

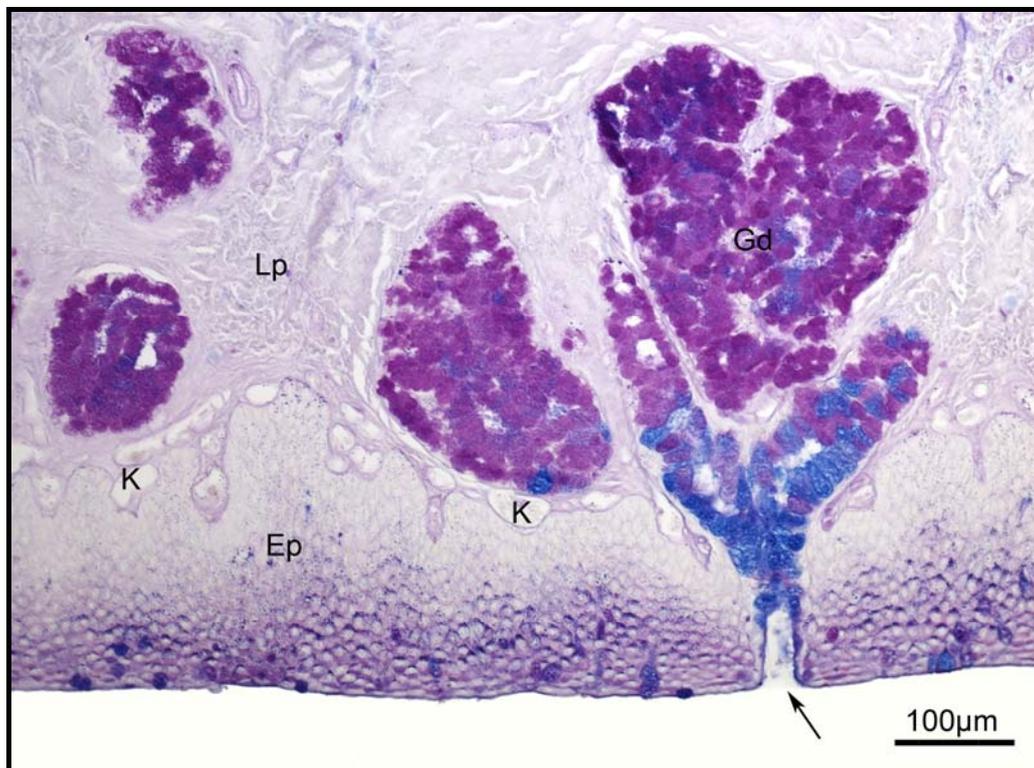


Abb.17: Lichtmikroskopische Aufnahme subepithelial eingesenkter Gaumendrüsen im Munddach einer subadulten *H. grandis*. Die komplexen Drüsenpakete reichen weit in die Lamina propria hinein. Man beachte die zahlreichen, großen Blutgefäße unmittelbar unterhalb der Basalmembran. Gd, Gaumendrüse; Ep, Epithel; K, Kapillaren; Lp, Lamina propria. Alcianblau-PAS-Kombinationsfärbung

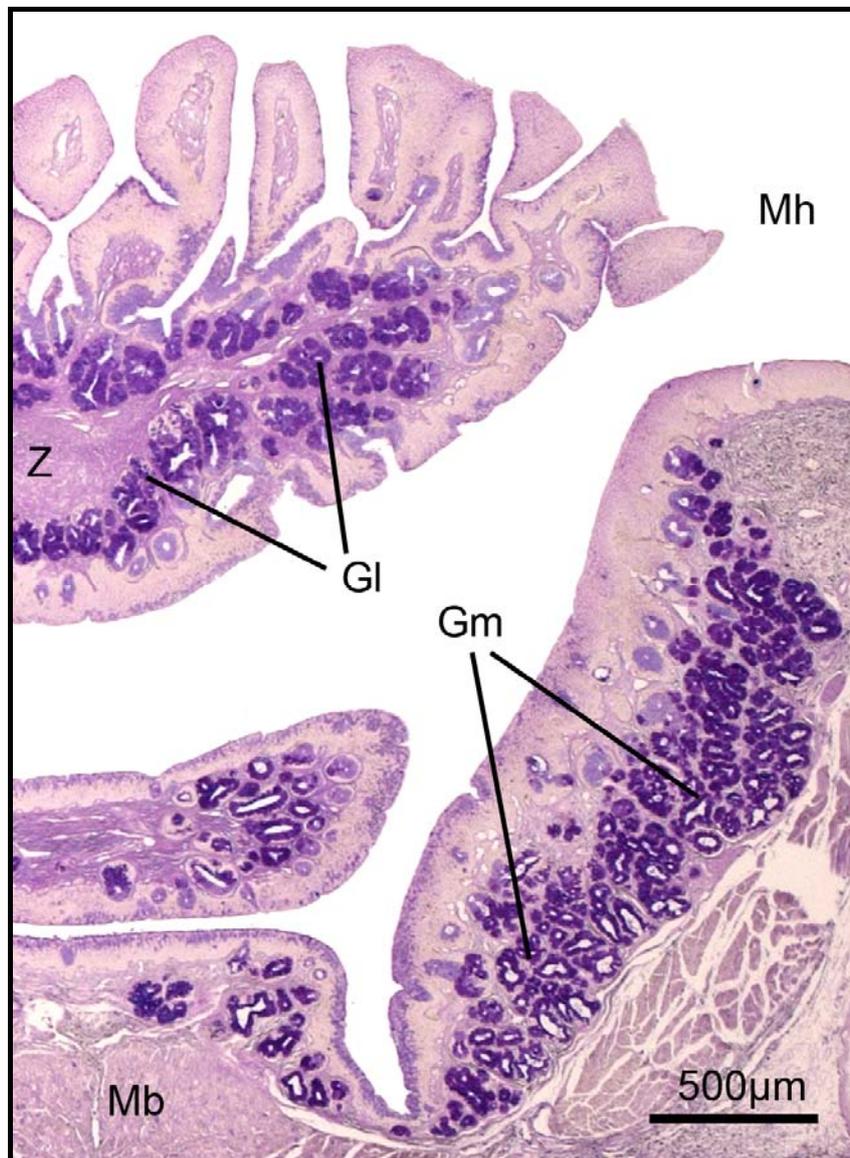


Abb.18: Lichtmikroskopische Aufnahme der Drüsenpakete in Mundboden und Zunge einer juvenilen *H. grandis*. In der Zunge befindet sich die kräftig entwickelte Glandulae linguales. Im Mundboden bilden die paarigen Glandulae mandibulares kräftige Drüsenpakete, die nach hinten zum Mundwinkel ziehen. Gl, Glandulae linguales; Gm, Glandulae mandibulares; Mh, Mundhöhle; Mb, Mundboden; Z, Zunge. Alcianblau-PAS-Kombinationsfärbung

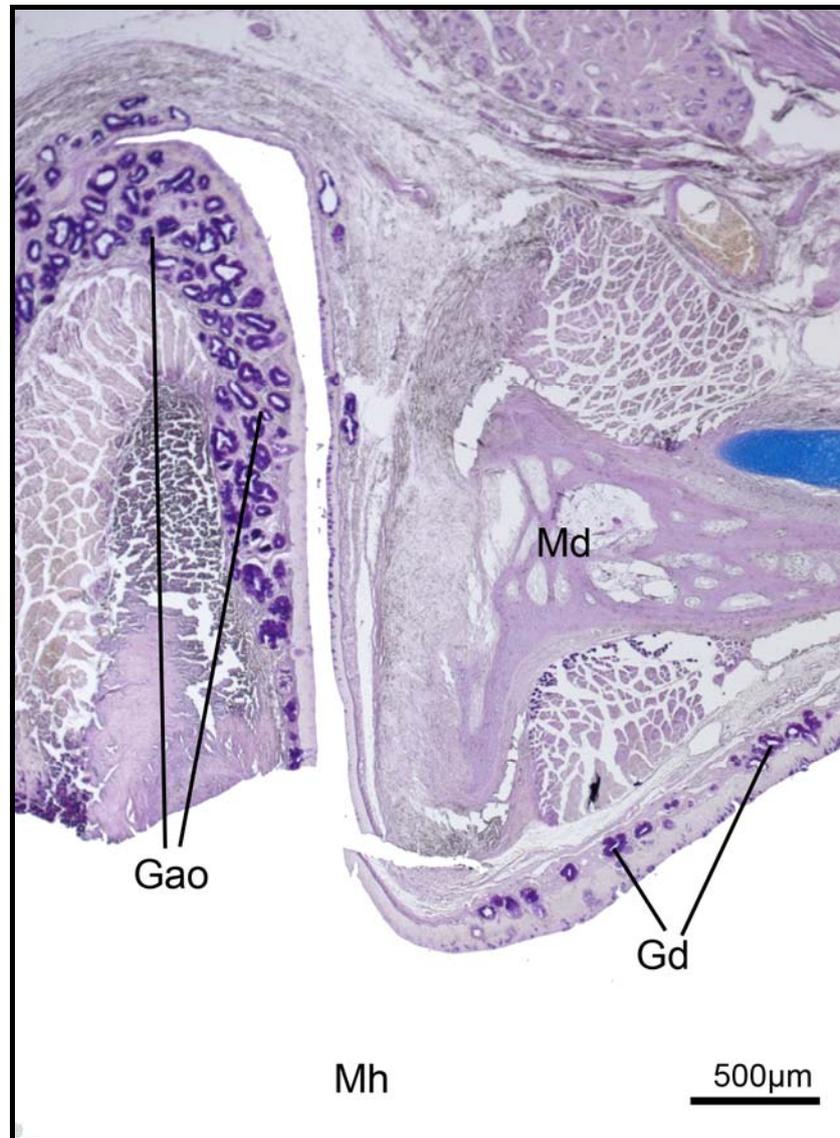


Abb.19: Lichtmikroskopische Aufnahme der Drüsenpakete am Gaumen einer juvenilen *H. grandis*. Im posterioren Teil des Munddaches befinden sich die Gaumendrüsen. Am Mundwinkel befindet sich die Glandula angulioris, die über einen Schleimkanal in die Mundhöhle mündet. Gd, Gaumendrüsen; Gao, Glandula angulioris; Mh, Mundhöhle; Md, Munddach.

3.2.3. Geschmacksknospen

Bei den Geschmacksknospen von *H. grandis* handelt es sich um birnen- bis tonnenförmige Gebilde. Die Geschmacksknospenzellen haben eine schlanke Gestalt und reichen von der Basis des Epithels bis an dessen Oberfläche. Da sie die gesamten Epithelschichten durchziehen, variiert die Größe der Geschmacksknospen mit der Dicke des Epithels. Am distalen Ende der Geschmacksknospe liegt das Rezeptorareal, welches die Enden der Rezeptorzellen mit deren mehr oder weniger großen Mikrovilli umfasst. Bei den meisten Geschmacksknospen ist dieses Areal kraterförmig eingesenkt und kann somit als Geschmackspore bezeichnet werden. Die darin liegenden Mikrovilli stehen in direktem Kontakt mit der Mundhöhle. Zellkerne liegen hauptsächlich im unteren Drittel der Geschmacksknospen (Abb.20).

Geschmacksknospen treten in der gesamten Mundhöhle auf, kommen aber im Munddach anterior der Choanen und auf der Zunge vermehrt vor. In sezernierenden Epithelien sind sie nur vereinzelt und in stark keratinisierten Bereichen gar nicht vorhanden. Treten Geschmacksknospen innerhalb von Drüsenarealen auf, so befinden sich in unmittelbarer Nähe des Rezeptorareals keine sezernierenden Zellen.

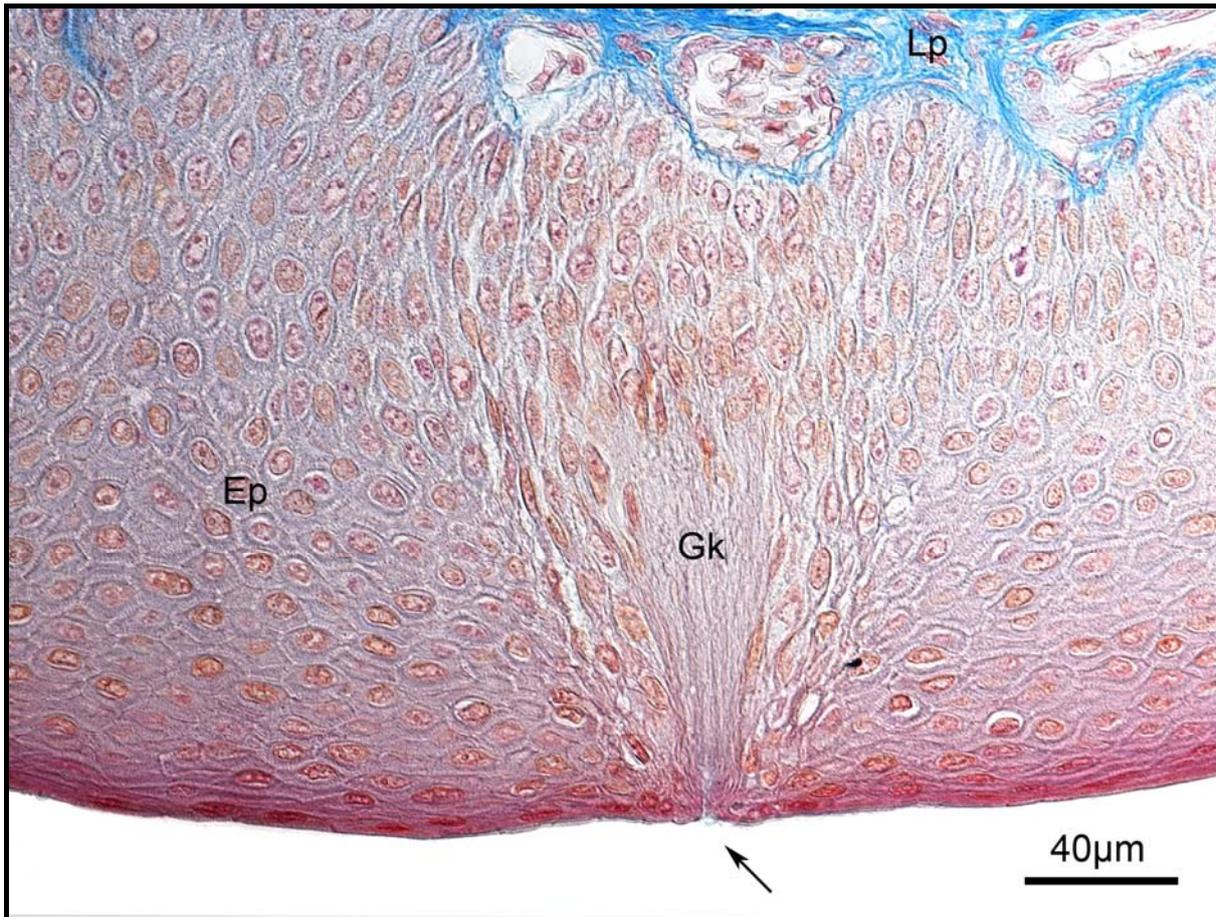


Abb.20: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Querschnitts durch eine Geschmacksknospe am Munddach von *H. grandis*. Die Geschmacksknospenzellen reichen von der Basis des Epithels bis zu dessen Oberfläche. Die Zellkerne dieser Zellen liegen hauptsächlich in den unteren zwei Dritteln der Geschmacksknospe. Der Pfeil zeigt auf die Geschmackspore. Gk, Geschmacksknospe; Ep, Epithel; Lp, Lamina propria. Azanfärbung nach Heidenhain. [180° Drehen]

3.3. MicroCT

Ein virtueller Schnitt durch die Sagitalebene des Schädels von *H. grandis* zeigt, dass das Munddach relativ flach ist. Der Schädel ist höher als bei aquatischen Schildkrötenarten und fällt an der Schnauzenspitze relativ steil ab. An der vordersten Schädelfront sitzen die Nasenöffnungen (Abb.21).

Der Hyoidapparat ist fast vollständig verknorpelt und somit auf dem MicroCT-Bild nicht sichtbar. Lediglich das Cornu branchiale I ist stark ossifiziert. Das Cornu branchiale I hat einen mehr oder weniger runden Durchmesser und erstreckt sich anfänglich nach posterolateral, um dann Richtung dorsal zu ziehen. Zu seinen hinteren Enden hin flacht das Cornu branchiale I zunehmend ab (Abb.21).

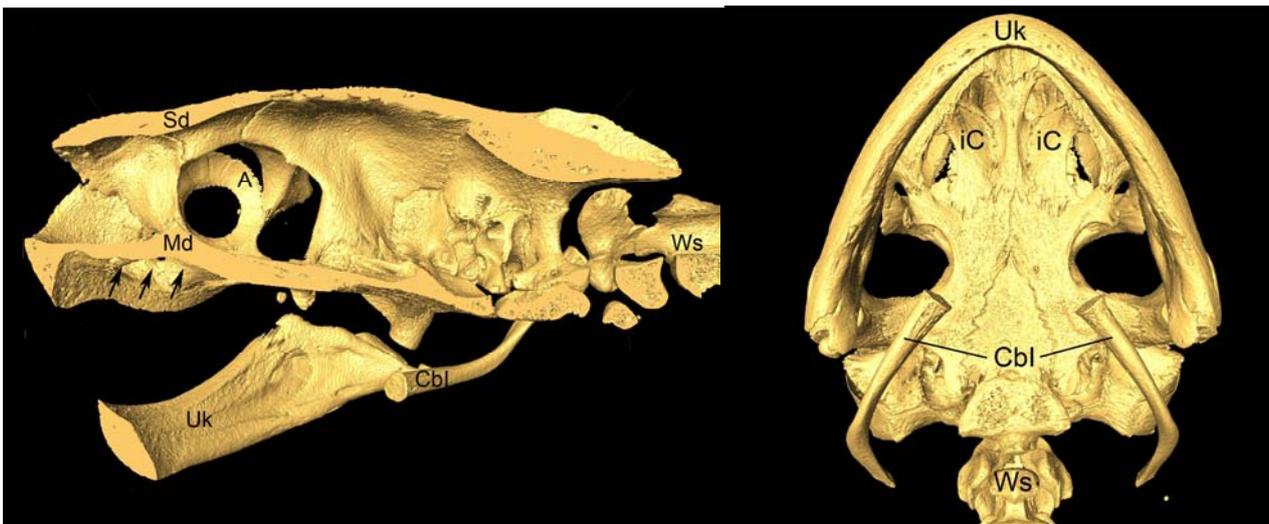


Abb.21: MikroCt des Schädels einer subadulten *H. grandis*. Links: Im virtuellen Sagittalschnitt wird das flache Munddach sichtbar (Pfeile). Rechts: Beim Blick von ventral ist das paarige verknöcherte Ceratobranchiale I erkennbar. Alle knorpeligen Hyoidelemente sind hier nicht sichtbar. Uk, Unterkiefer; Md, Munddach; Sd, Schädeldach; A, Augenhöhle; Cbl, Ceratobranchiale I; Ws, Wirbelsäule; iC, innere Choanenöffnungen.

3.4. Kinematische Untersuchungen

H. grandis ist in allen untersuchten Altersstadien in der Lage sowohl an Land als auch unter Wasser zu fressen und den Fressmechanismus an das jeweilige Medium anzupassen. Die einzelnen kinematischen Bewegungsabläufe unterscheiden sich zwischen den einzelnen Altersstufen nicht mehr als zwischen den einzelnen Individuen. In der vorliegenden Arbeit werden deshalb stellvertretend ein terrestrischer Film und ein aquatischer Film eines juvenilen Tieres analysiert.

3.4.1. Aquatische Nahrungsaufnahme

In Abbildung 22 werden das Ergreifen der Beute und der Weitertransport derselben im Wasser in sechs Einzelbildern dargestellt. Nach Erfassen des Beuteobjektes wird der Kopf, von der Ausgangsposition ausgehend, vorsichtig nach vorne in Richtung Beute bewegt (Abb.22 A). Nach erfolgter Annäherung zur Beute hin erfolgt ein ruckartiges Öffnen des Mauls, unmittelbar gefolgt von einem Vorschnellen des Kopfes (Abb.22 B). Unmittelbar vor Erreichen der maximalen Maulöffnung wird das Hyoid rasch abgesenkt. Die dadurch erzeugte schnelle Volumenzunahme generiert einen Unterdruck im oropharyngealen Raum, was wiederum einen Wasserstrom Richtung Schildkrötenmaul erzeugt. So wird eine Bugwelle, die die Nahrung von der Schildkröte weg schieben würde, verhindert („compensatory suction“) (Abb.22 C, Abb.23).

In den meisten Fällen bewegt sich die Nahrung nicht oder nur minimal in Richtung Schildkröte. Je nach Größe der Nahrung und nach deren Abstand zum Kopf, wirkt die Saugkraft unterschiedlich stark. Lediglich bei sehr kleinen Nahrungsstücken scheint der Wassersog stark genug zu sein, um die Nahrung ohne Beteiligung der Kiefer und der Zunge einzusaugen.

Die maximale Hyoidabsenkung erfolgt kurz nach dem „peak gape“ (maximale Maulöffnung). Die Nahrung wird mit den Kiefern ergriffen („jaw prehension“) (Abb.22 C). Nach dem Ergreifen der Beute kehren Kopf und Hyoid wieder in die Ausgangslage zurück (Abb.22 D). Für den Weitertransport der Nahrung wird die Zunge nach vorne in Richtung Beute bewegt und diese leicht berührt (Abb.22 E). Mit einer schnellen Retraktion der Zunge, erneuter Absenkung des Hyoids und schneller Vorwärtsbewegung des Kopfes wird die Nahrung durch einen erneut generierten Wassersog bis in den Ösophagus befördert (Abb.22 F, Abb.23).

3. Ergebnisse

Beim intraoralen Weitertransport der Nahrung ist die Zunge in unterschiedlichem Maße beteiligt. Es scheinen je nach Größe des Beutestückes Kombinationen aus Zungenbewegung und Saugbewegungen („lingual transport“ und „inertial suction“) verwendet zu werden.

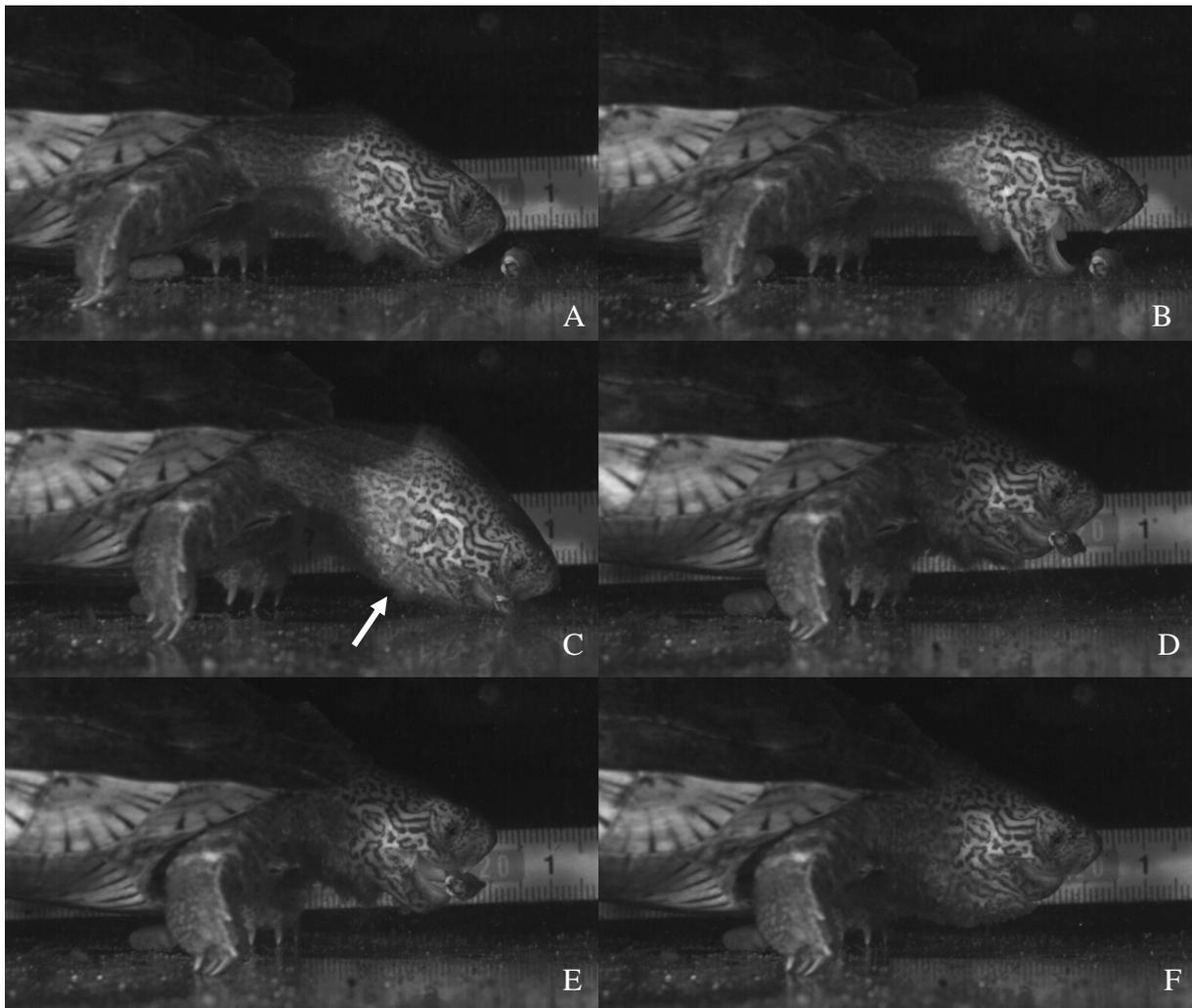


Abb.22: Darstellung der aquatischen Nahrungsaufnahme („prey capture“ und „prey transport“) einer juvenilen *H. grandis*. Der Pfeil zeigt die maximale Hyoidausdehnung beim Ergreifen der Nahrung. Die Aufnahme erfolgte mit einer Bildfrequenz von 1000 Bildern pro Sekunde. A) Ausgangsposition B) Bewegung des Kopfes zur Beute hin C) Ergreifung der Beute mit den Kiefern und maximale Hyoidausdehnung D) Rückkehr in die Ausgangsposition E) Weitertransport der Nahrung F) Endposition

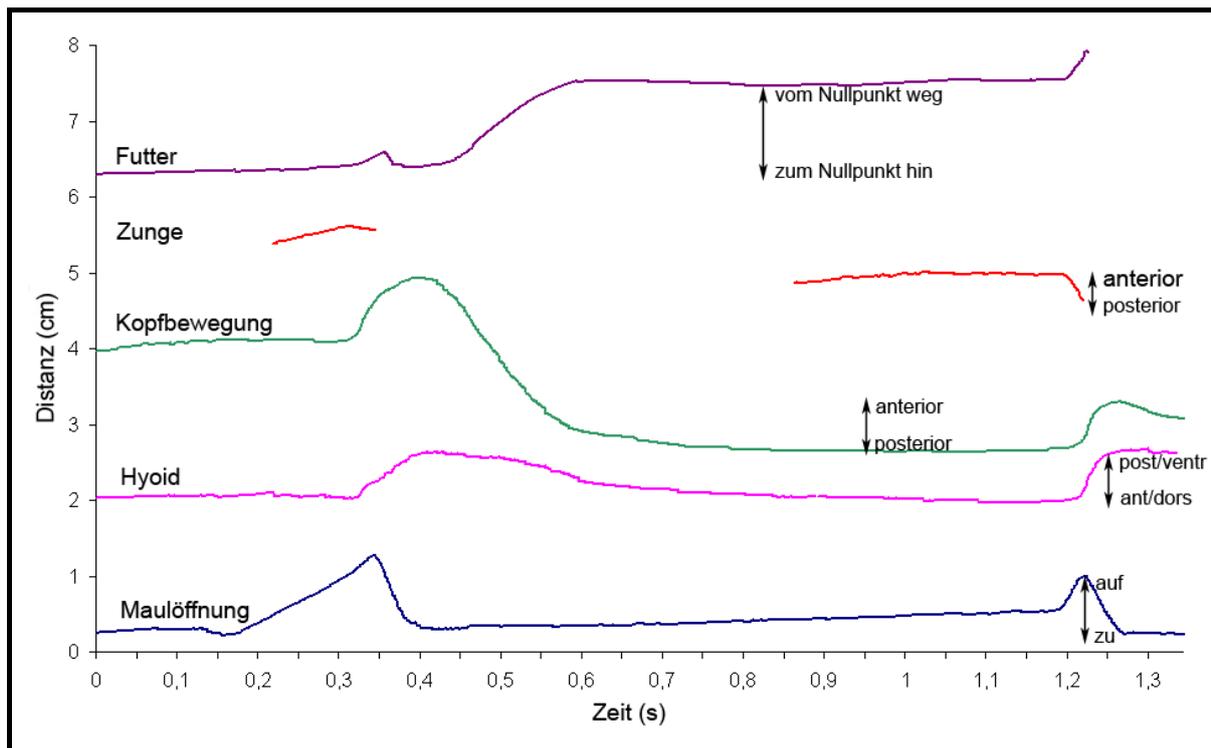


Abb.23: Grafische Darstellung des kinematischen Profils einer repräsentativen aquatischen Nahrungsaufnahme („prey capture“ und „prey transport“) einer juvenilen *H. grandis*. Auf der x-Achse ist die Zeit in Sekunden, auf der y-Achse die Distanz in Zentimetern angegeben. Der Nullpunkt (x0/y0) ist ein gewählter Fixpunkt, zu welchem die anderen Variablen in Bezug gesetzt werden.

3.4.2. Terrestrische Nahrungsaufnahme

In Abbildung 24 werden das Ergreifen der Beute und der Weitertransport derselben an Land in sechs Einzelbildern dargestellt. Von der Ausgangsposition ausgehend wird der Kopf nach vorne in Richtung Beute bewegt wobei das Maul geöffnet wird (Abb.24 A & B; Abb. 25). Unmittelbar vor der maximalen Maulöffnung (=„peak gape“) kommt es zu einer leichten Absenkung des Hyoids (Abb. 25). Nach Erreichen des „peak gapes“ wird das Maul schnell geschlossen und das Beutestück mit den Kiefern ergriffen (=„jaw prehension“). Die maximale Hyoidabsenkung wird kurz nach dem „peak gape“ (Abb.24, C) erreicht. Nach dem Ergreifen der Beute kehren Kopf und Hyoid wieder in deren Ausgangslage zurück (Abb.25).

Für den intraoralen Weitertransport der Nahrung wird die Zunge unter die Beute nach vorne geschoben, um diese am Oberkiefer zu fixieren (Abb.24, D). Der Unterkiefer wird langsam geöffnet, worauf eine kurze statische Phase folgt. Gleichzeitig mit einer schnellen Retraktion des Zungenapparates wird der Kopf ruckartig nach vorne bewegt, ohne dass die Beute den Kontakt mit der Zunge verliert (Abb.24, E). Zunge, Kopf und Hyoid kehren nach dem

intraoralen Weitertransport der Nahrung bis in den Ösophagus in ihre Ausgangslage zurück (Abb.24, F). Je nach Größe der Beute kann es zu unterschiedlich vielen Transportzyklen kommen.

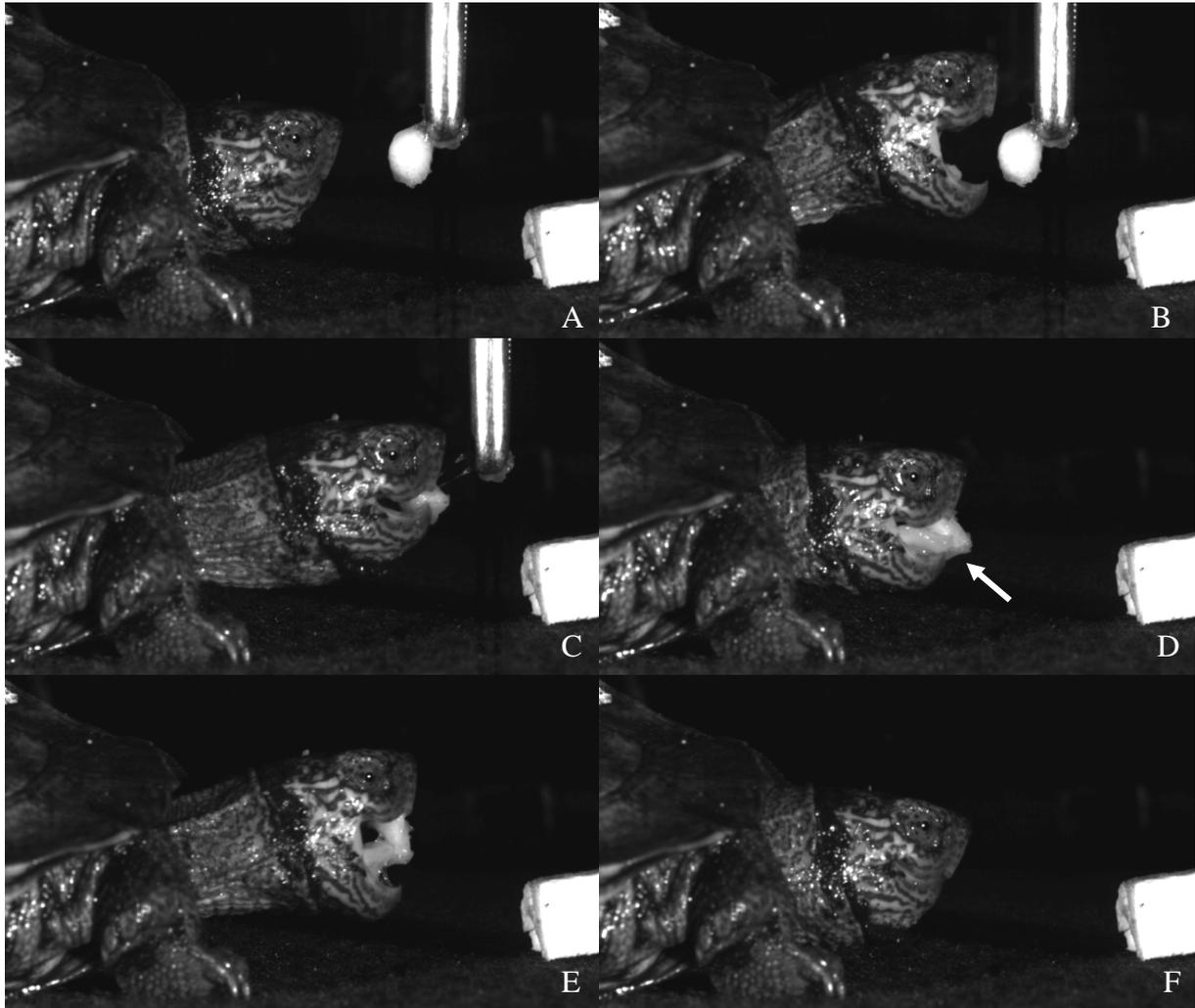


Abb.24: Darstellung der terrestrischen Nahrungsaufnahme („prey capture“ und „prey transport“) bei einer juvenilen *H. grandis*. Der Pfeil markiert die Beteiligung der Zunge beim intraoralen Weitertransport der Nahrung. Die Aufnahme erfolgte mit einer Bildfrequenz von 500 Bildern pro Sekunde. A) Ausgangsposition B) maximale Maulöffnung C) Ergreifung der Beute mit den Kiefern D) Rückkehr in die Ausgangsposition und erneute Bewegung der Zunge unter die Beute E) Weitertransport der Nahrung F) Endposition

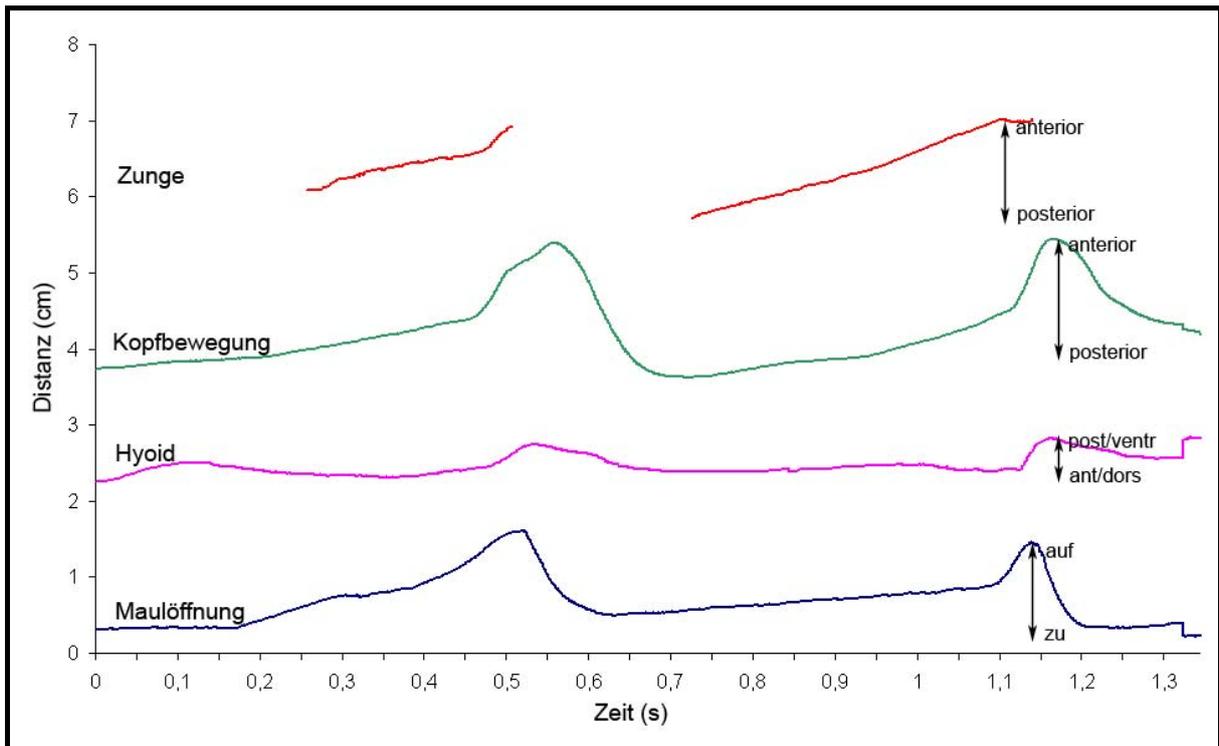


Abb.25: Grafische Darstellung des kinematischen Profils einer repräsentativen terrestrischen Nahrungsaufnahme („prey capture“ und „prey transport“) einer juvenilen *H. grandis*. Auf der x-Achse ist die Zeit in Sekunden, auf der y-Achse die Distanz in Zentimetern angegeben. Der Nullpunkt (x0/y0) ist ein gewählter Fixpunkt, zu welchem die anderen Variablen in Bezug gesetzt werden.

4. DISKUSSION

Im Zuge ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung zeigten Schildkröten eine große Vielfalt von Anpassungen. Durch die Besiedelung von rein terrestrischen bis hin zu rein aquatischen Habitaten (Pritchard, 1979; Ernst & Barbour, 1989; Claude et al., 2003; Bonin, 2006; Scheyer, 2007; Heiss et al., 2008; Natchev et al., 2009; Natchev et al., 2010) entwickelten sich eine Reihe von unterschiedlichen morphologischen Merkmalen des Nahrungsaufnahmeapparates. So weisen rein terrestrisch lebende Schildkröten andere anatomische Merkmale auf als rein aquatische (Bramble und Wake, 1985). Schildkröten, deren Fressmechanismus aufgrund ihrer Biologie nicht an ein bestimmtes Medium gebunden ist, sind zum Teil fähig an Land und im Wasser zu fressen (Winokur, 1988; Summers et al., 1998; Natchev et al., 2008, 2010). Tiere mit einer solchen semiaquatischen bzw. semiterrestrischen Lebensweise zeigen sowohl Merkmale rein aquatischer, als auch rein terrestrischer Arten (Lemell et al., 2000; Heiss et al., 2008) und nehmen somit eine Stellung zwischen beiden Extremen ein. *H. grandis* stellt eine solche semiterrestrische Art dar.

Reptilienzungen zeichnen sich im Allgemeinen durch eine enorme Variabilität in ihrer Morphologie und Funktion aus (Iwasaki, 2002). Entsprechend ihrer unterschiedlichen Aufgaben, die von olfaktorischen Fähigkeiten bei Schlangen und Varaniden (Kahmann, 1932; McDowell, 1972; Gillingham und Clark, 1981) bis hin zu hochkomplexen Schleudermechanismen bei der Nahrungsaufnahme von Chamäleons (Rabinowitz und Tandler, 1986; Herrel, 2000; Herrel et al., 2001) reichen, unterscheidet sich die Form und Struktur der Zunge zwischen den einzelnen Arten erheblich (Iwasaki, 2002). Laut Winokur (1973; 1988) ist es möglich anhand morphologischer Merkmale des Nahrungsaufnahmeapparates und der oralen Mucosa Rückschlüsse auf die Anpassungen der Tiere bezüglich ihres Habitats oder ihrer Fressgewohnheiten zu machen. Basierend auf der Morphologie der Mundhöhle unterscheidet Winokur (1988) bei Schildkröten fünf große Kategorien: „aquatic carnivores“, „terrestrial herbivores“, „generalized omnivores“, „buccopharyngeal breathers“ und „marine turtles“. Aufgrund der Form und Gestalt ihrer Zunge kann *H. grandis* klar der Gruppe der „omnivoren Generalisten“ zugeordnet werden. Sie besitzt eine große, fleischige und drüsenreiche Zunge, deren Papillen relativ lang sind und keine Muskulatur aufweisen. Es ist ihr somit möglich nicht nur im Wasser, sondern auch an Land zu fressen.

Um Nahrung an Land effizient weitertransportieren zu können, muss deren Trägheitsmoment überwunden werden. Dafür ist eine ausreichende Haftung zwischen Nahrung und Zunge notwendig. Diese entsteht einerseits durch Verzahnung der beiden Oberflächen („interlocking effect“) und andererseits durch eine bindende Flüssigkeit zwischen den beiden Oberflächen („wet adhesion“). Gut entwickelte linguale Drüsen sorgen durch Produktion von Mucus dafür, dass die Zunge hierfür ausreichend mit Schleim bedeckt wird (Bramble und Wake, 1985).

Bei *H. grandis* lassen sich im dorsalen Zungenepithel zwei Areale unterscheiden. Das apikale Epithel der Zungenpapillen ist nahezu drüsenfrei, während das laterale und interpapilläre Zungenepithel einzellige Drüsen in hoher Konzentration aufweist. Beisser et al. (1998) beschreiben dieses Phänomen für *Trachemys scripta elegans*. Auch rein terrestrische Schildkröten, wie *Testudo hermanni*, besitzen prominente Drüsen zwischen den Papillen (Kochva, 1978; Weisgram et al., 1989). Bei den aquatischen Arten *Malayemis subtrijuga* (Iwasaki, 1996d) und *Platemys pallidipectoris* (Beisser et al., 1995) hingegen fehlen einzellige Drüsen im Zungenepithel ganz. Bei *Geoclemys reevesii* und *Clemys japonica* (semiaquatisch) sind Becherzellen über die apikale und laterale Oberfläche der Zungenpapillen gleichmäßig verteilt (Iwasaki, 1992; Iwasaki et al., 1992). Auch im Zungenepithel von *P. castaneus* kommen einzellige Drüsen sowohl an der apikalen Oberfläche der Papillen, als auch zwischen den Papillen vor. In den interpapillären Bereichen steigt ihre Anzahl zwar leicht, die Unterschiede zwischen den beiden Arealen sind aber im Verhältnis zu anderen Schildkröten gering (Beisser et al., 2001). Durch die Anhäufung der Becherzellen in den Bereichen zwischen den Papillen, wird die Schleimproduktion zum größten Teil auf diese interpapillären Regionen beschränkt. Die eigentlich drüsenfreie apikale Seite der Papillen ist mit kubischem Epithel ausgestattet und somit besser gegen jegliche mechanische Beanspruchung geschützt. Bei vielen terrestrischen Arten weist die apikale Seite der Zungenpapillen eine zusätzliche Verhornung auf (Winokur, 1988). Eine Verhornung der Zungenpapillen kommt bei *H. grandis* nur an der Zungenspitze vor.

Die Entwicklung von oralen Drüsen ging mit der Besiedelung terrestrischer Habitats der ersten Amphibien einher (Fahrenholz, 1937). Gut entwickelte linguale Drüsen erleichtern, bzw. ermöglichen den gesamten Fressprozess im Medium Luft (Bramble und Wake, 1985). In den oralen sekretorischen Strukturen von Reptilien lassen sich alle Entwicklungsstufen der Drüsen beobachten (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978). Zwischen den einzelnen Schildkrötenarten variiert die Größe und Komplexität der Schleimdrüsen sehr stark (Fahrenholz, 1937). Zahlreiche Untersuchungen haben ergeben, dass Schleimdrüsen in der Mundhöhle von Schildkröten je nach Habitatpräferenz unterschiedlich komplex ausgebildet

sind (Fahrenheit, 1937; Kochva, 1978; Pritchard, 1979; Bramble und Wake, 1985; Weisgram, 1985; Weisgram et al., 1989; Iwasaki, 1992; Beisser et al., 1995; Wochesländer et al., 1999; Beisser et al., 2004; Heiss et al., 2008). Prominente Drüsen zwischen den Papillen, wie man sie bei terrestrischen und semiterrestrischen Arten, wie *T. hermanni* (Weisgram, 1985; Weisgram et al., 1989; Wochesländer et al., 1999), *Manouria emys* (Heiss, pers. Mitteilung), und *H. grandis* findet, sind bei aquatischen Schildkröten überflüssig. Orale Drüsen sind nur schwach entwickelt oder fehlen ganz. Ein Schutz vor Austrocknung ist hier nicht nötig. Ebenso kommt es bei der aquatischen Nahrungsaufnahme, anders als an Land, zu keinem „wet adhesion“-Effekt. Die Bindung zwischen Zunge und Nahrung erfolgt ausschließlich über eine Verzahnung der Oberflächen. Die starke Ausbildung der Munddrüsen bei den vorwiegend herbivoren, terrestrischen Schildkröten erklärt sich unter anderem durch die spröde und trockene Beschaffenheit der Nahrung (Fahrenheit, 1937).

Die Ausprägung der oralen Mucosa erlaubt also Rückschlüsse auf die Habitatpräferenzen von Schildkröten (Winokur, 1985). Bei *H. grandis* sind die lingualen Drüsen (Glandulae linguales) und die Drüsen des Mundbodens (Glandula sublingualis) sehr gut entwickelt. Im Munddach beschränken sich komplexe Drüsen auf das posterior liegende Drüsenareal (Gaumendrüsen). Intraepithelial liegende Drüsenzellen und einfache Krypten im mittleren Gaumenbereich werden nach posterior sukzessive von subepithelial eingesenkten Drüsen ersetzt. Laut Fahrenheit (1937) und Kochva (1978) weisen terrestrische Schildkröten wie *Testudo* sp., *Gopherus* sp. und *Geochelone* sp. gut entwickelte Drüsen im Munddach auf. Im Gegensatz dazu bleibt bei rein aquatischen Schildkröten die Schleimproduktion im Munddach auf einzellige Drüsenzellen, Drüsenfelder und intraepitheliale Krypten beschränkt (Weisgram et al., 1989; Heiss et al., 2008). Durch die Einsenkung der Drüsen in die Lamina propria wird bei terrestrischen Schildkröten die Schleimproduktion von der Oberfläche weg nach Innen verlagert. Das kubische Epithel mit intraepithelial eingelagerten Becherzellen wird immer mehr durch rein kubisches Epithel oder Plattenepithel ersetzt, in welches subepitheliale Drüsen eingelagert sind. Durch die räumliche Verlagerung der Drüsen unter die Oberfläche erreicht das Oberflächenepithel eine höhere mechanische Widerstandsfähigkeit.

Orale Drüsen von Testudiniden, wie zum Beispiel *T. hermanni* (Weisgram, 1985; Weisgram et al., 1989; Wochesländer, 1999) oder der sehr basalen Art *M. emys* (Heiss, pers. Mitteilung), sind im Vergleich zu *H. grandis* deutlich komplexer ausgebildet. Trotzdem kann man vor allem im Drüsenareal des Munddaches von *H. grandis* einen deutlichen Unterschied zu rein aquatischen Schildkröten erkennen (Fahrenheit, 1937; Kovcha, 1978; Heiss et al., 2010). Der Geoemydid *Cuora amboinensis*, zeigt im Gegensatz zu *H. grandis* lediglich intraepitheliales

Drüsengewebe im Munddach (Heiss et al., 2008). Die oralen Drüsen dieser beiden semiaquatischen Arten spiegeln deren Ökologie wieder. Während *C. amboinensis* zwar eine semiaquatische Lebensweise führt aber ganz klar aquatisches Milieu bevorzugt, hält sich *H. grandis* vermehrt an Land auf (Ernst & Barbour, 1989).

Wie bereits Fahrenholz (1937) für einige Arten beschreibt, zeigen auch die Drüsen von *H. grandis* eine Polarität, hinsichtlich der Art der Mucosubstanzen, welche produziert werden. Zellen im proximalen Bereich reagieren PAS positiv, während sich distale Zellen AB positiv färben. Funktionelle Unterschiede zwischen neutralen und sauren Mucosubstanzen sind laut Fontana et al. (2005) nur sehr vage beschrieben. Getchell et al (1984) weisen darauf hin, dass saure Mucosubstanzen zähflüssiger sind. Zäher Schleim bietet einen hohen mechanischen Schutz. Auch eine antibakterielle Wirkung von sauren Mucosubstanzen wird nicht ausgeschlossen (Fahrenholz, 1937; Alakomi et al., 2000). Die äußere Membran vor allem von Gram-negativen Bakterien kann durch die Säure angegriffen und somit zerstört werden (Alakomi et al., 2000). Im Laufe dieser Arbeit konnte festgestellt werden, dass subadulte Tiere deutlich mehr saure Mucosubstanzen produzieren. Da diese zähflüssiger sind und einen höheren mechanischen Schutz bieten, ist es durchaus möglich, dass *H. grandis* mit zunehmendem Alter härtere und sprödere Nahrung zu sich nimmt und somit diesen zusätzlichen Schutz benötigt.

Die orale Schleimhaut von *H. grandis* kann in drei Schichten unterteilt werden. Einer basalen Schicht folgen eine intermediäre (basale intermediäre Schicht, superfizielle intermediäre Schicht) und eine superfizielle Schicht. Diese drei Schichten entsprechen denen im Gaumenepithel von *C. amboinensis* (Heiss et al., 2008) und im Zungenepithel von *Geoclemys reevesii* (Iwasaki, 1992), *Malayemys subtrijuga* (Iwasaki et al., 1996b) and *T. scripta elegans* (Beisser et al., 1998). Die Unterteilung der intermediären Schicht in eine basale und superfizielle intermediäre Schicht ist im Mundraum von *H. grandis* allein durch lichtmikroskopische Aufnahmen nicht immer möglich. Die Dicke der einzelnen Schichten und somit des gesamten Epithels variiert zwischen den unterschiedlichen Regionen.

Die unterhalb des Epithels liegende Lamina propria lässt sich in eine papilläre und eine retikuläre Schicht unterteilen, welche je nach Region unterschiedlich stark ausgebildet sind. Sie besteht aus einer amorphen Grundsubstanz, in welche Zellen, Blutgefäße, neurale Elemente und Fasern eingebettet sind. In der papillären Schicht der Lamina propria kommen vermehrt Blutgefäße vor, die sich direkt unterhalb der Basalmembran zu einem stark verzweigten Kapillarnetz aufspalten (Squier und Finkelstein, 2003). *H. grandis* zeigt eine sehr

ausgeprägte Verzweigung des Kapillarnetzes direkt unterhalb des Epithels. Die Kapillaren sind relativ groß und liegen sehr dicht nebeneinander. Eine hohe Vaskularisierung der oralen Mucosa stellt eine morphologische Voraussetzung für Gasaustausch über die Mundhöhle dar (Dunson, 1960; Gage and Gage, 1886; Winokur, 1988; Wang et al., 1989). Bei vielen Arten, geht dies mit einer zusätzlichen Oberflächenvergrößerung in Form von Papillen einher (Winokur, 1988; Heiss et al., 2010). Aquatischer Gasaustausch über die Mundhöhle wurde bei Schildkröten z.B. von Dunson (1966) für die Familie der Trionychidae beschrieben. Aber auch die aquatische Moschusschildkröte *Sternotherus odoratus* weist große Papillen im Oropharynx auf, die der aquatischen Respiration dienen (Heiss et al., 2010). Eine gut durchblutete orale Mucosa bietet auch die Möglichkeit der Thermoregulation über die Mundhöhle. Druzisky und Brainerd (2001) beschreiben die Abkühlung des Organismus als Folge der Buccoszillation bei Schildkröten. Da sich *H. grandis* hauptsächlich an Land aufhält, ist die Fähigkeit zum aquatischen Gasaustausch nicht sehr wahrscheinlich. Allerdings kann die große Anzahl an Blutgefäßen unterhalb des Epithels von *H. grandis* sehr wohl auf eine Thermoregulation über die Mundhöhle hindeuten.

Eine teilweise Verhornung des oralen Epithels bietet einen mechanischen Schutz und ist ein klassisches Merkmal für Säugetiere (Farbman, 1970; Iwasaki et al., 1987; Toyoda et al., 1998). Auch terrestrische Reptilien weisen diese Eigenschaft auf. (Iwasaki, 2002). Nachdem Amphibien ausnahmslos keine Keratinisierung der Zungenoberfläche zeigen (Iwasaki und Kobayashi, 1989; Iwasaki et al., 1989a, 1989b; Iwasaki, 2002), geht man davon aus, dass es sich um eine Anpassung an das trockene Landleben bei Amnioten handelt (Iwasaki, 2002).

Keratinozyten sind in den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von *H. grandis* deutlich als dachziegelartig angeordnete Zellen erkennbar. Mit der lichtmikroskopischen Analyse konnte hingegen gezeigt werden dass diese keratinisierte Schicht stark in ihrer Dicke variiert, wahrscheinlich abhängig von der mechanischen Belastung, welcher die jeweilige Region ausgesetzt ist. Bei diesen Bereichen handelt es sich um die unmittelbar an die Rhamphotheken angrenzenden Regionen und dem anterior der Choanen liegenden Bereich. Heiss et al. (2008) beschreiben dieses Phänomen auch für das Munddach von *C. amboinensis*. Da Schildkröten richtige Zähne fehlen, übernehmen die Rhamphotheken deren Aufgabe. Sie spielen eine wichtige Rolle beim Ergreifen und Manipulieren der Beute (Pritchard, 1979; Ernst & Barbour, 1989), sowie beim Paarungsverhalten und der Verteidigung (Heiss et al., 2008).

Die Verhornung des Zungenepithels variiert zwischen den einzelnen Schildkrötenarten sehr stark und ist habitatsabhängig (Iwasaki, 2002). Bei Süßwasserschildkröten ist das Zungenepithel nicht verhornt (Iwasaki, 1992a; Beisser et al., 1995; Beisser et al., 1998). Im Gegensatz dazu weisen terrestrische (Winokur, 1988) und marine Arten (Iwasaki et al., 1996a; Iwasaki et al., 1996c) ein zum Teil stark verhorntes Epithel auf. In einigen Fällen ist die apikale Region der Papillen oft stärker verhornt als die laterale, während die Basis keinerlei Verhornungen zeigt (Iwasaki & Miyata, 1985; Iwasaki, 1990). Bei *H. grandis* ist die Zunge lediglich an ihrer Spitze verhornt, was auf eine terrestrische Habitatspräferenz dieser im Grunde semiaquatischen Art hinweisen könnte.

Geschmacksknospen sind wichtige chemosensorische Organe in der Mundhöhle von fast allen Vertebraten. Der ursprüngliche Typ dieser multizellulären Chemorezeptoren ist im Querschnitt zwiebel- bis tonnenförmig und weist vier verschiedene Zelltypen auf. Rezeptorzellen reichen von der Basis der Geschmacksknospe bis zu deren apikalen Oberfläche, wo sie in mehreren Mikrovilli (Typ I) oder einem großen Mikrovillus (Typ II) enden. Afferente Fasern an der Basis dieser Zellen leiten den Reiz weiter. Die direkt oberhalb der Basalmembran liegenden, serotoninreichen Basalzellen (Typ III) sind diskusförmig und stehen oft in unmittelbarem Kontakt mit den innervierenden Nervenfasern. Sie enthalten eine Vielzahl kleiner Vesikel. Reptilien weisen einen zusätzlichen Typ an Zellen auf, der mitotisch aktiv ist und somit als Stammzellen bezeichnet wird (Typ IV) (Northcutt, 2004). Geschmacksknospen können in ihrer Form interspezifisch sehr stark variieren (Uchida, 1980). Während bei Vögeln drei unterschiedliche Morphotypen zu finden sind (Berkhoudt, 1985), weisen Reptilien nur einen tonnenförmigen Typus auf (Uchida 1980, Schwenk 1985). Auch die Geschmacksknospen von *H. grandis* zeigen diese typische tonnenförmige Gestalt. Uchida (1980) beschreibt für die Geschmacksknospen von Reptilien drei Typen von Zellen, die im Wesentlichen jenen von Northcutt entsprechen.

Ähnlich wie in der Morphologie gibt es auch in der Verteilung von Geschmacksknospen eine sehr hohe Variabilität (Reuter und Witt, 1993; Finger 1997). Bei Schildkröten und vielen Echsen kommen Geschmacksknospen im gesamten Oropharynx vor (Uchida 1980). Heiss et al. (2008) vertreten die Theorie, dass das Areal mit der höchsten Konzentration an Geschmacksknospen jenem Bereich entspricht, über den der erste Kontakt mit der Nahrung erfolgt. *C. amboinensis* benutzt bei der Nahrungsaufnahme an Land und im Wasser jaw-prehension (Heiss et al., 2008; Natchev et al., 2009). Der Unterkiefer drückt die Nahrung an den anterioren Bereich des Munddaches, wo sich am meisten Geschmacksknospen befinden.

Die Nahrung wird somit unmittelbar nach dem Ergreifen überprüft und für gut oder schlecht empfunden (Heiss et al., 2008). Untersuchungen an Iguaniden Echsen zeigen, dass die höchste Konzentration von Geschmacksknospen an der Zungenspitze zu finden ist (Schwenk et al., 1985). Da Iguania ihre Nahrung über lingual-prehension aufnehmen, erfolgt der erste Kontakt mit der Zungenspitze (Delheusy et al., 1994; Schwenk, 2000c; Schwenk und Wagner, 2001; Meyers et al., 2002; Schwenk and Rubega, 2005; Schaerlaekan et al., 2007). Diese Tatsache unterstützt die Hypothese von Heiss et al. (2008). Auch bei *H. grandis* korreliert die Verteilung der Geschmacksknospen mit der Art der Nahrungsergreifung. *H. grandis* nutzt wie *C. amboinensis* „jaw prehension“ und interessanterweise wurde auch bei dieser Art die höchste Konzentration von Geschmacksknospen im anterioren, praechoanal Bereich des Munddaches, genauso wie zwischen und lateral der Choanen gefunden.

Das Munddach von *H. grandis* zeichnet sich durch eine sehr geringe Wölbung und eine glatte, homogene Oberfläche aus. Diese Merkmale entsprechen laut Bramble and Wake (1985) im Wesentlichen jenen aquatischer Schildkröten. Ein flacher, glatter und wenig strukturierter Gaumen erlaubt einen reibungslosen Wassereinstrom, der beim Saugschnappen unter Wasser („suction-feeding“) nötig ist (Bramble und Wake, 1985; Lemell, 2002, 2010). *H. grandis* verwendet bei der Nahrungsaufnahme im Wasser kein reines „suction feeding“, sondern „compensatory suction“.

Für terrestrische Schildkröten ist ein gewölbter Gaumen charakteristisch, welcher mehr Platz für die relativ große, oft den gesamten Mundraum einnehmende Zunge schafft (Bramble & Wake, 1985). Die Zunge von *H. grandis* ist zwar für semiaquatische Arten relativ groß, unterscheidet sich aber bezüglich Form und Papillenlänge von jenen terrestrischer Arten. Sie ist im Vergleich zur Zunge von z.B. *T. hermanni* relativ klein, weniger langgestreckt und besitzt weniger hohe Papillen. Eine Wölbung des Munddaches, um Platz zu schaffen ist deshalb wahrscheinlich nicht nötig. Das Munddach der rein terrestrischen Art *T. hermanni* (Weisgram et al., 1989) weist außerdem eine stärkere Strukturierung auf, die aus reliefartigen Rinnen besteht und eine Fixierung der Nahrung am Gaumen erleichtert (Weisgram, 1985b; 1989). Obwohl *H. grandis* die Nahrung für den Weitertransport an Land am Gaumen fixiert, konnten keine ähnlichen Strukturen am Munddach erkannt werden.

Eine entscheidende Rolle bei der Nahrungsaufnahme von Schildkröten spielt die Beschaffenheit des Hyoidapparates (siehe van Damme und Aerts, 1997; Wochesländer und Weisgram, 1999; Lemell et al., 2000, 2002, 2010; Richter et al., 2007; Natchev et al., 2009,

2010). Da die Fressmechanismen im Wasser und an Land sehr stark variieren (Bramble und Wake, 1985; Wochesländer und Weisgram, 1999; Lemell et al., 2000), gibt es große Unterschiede in Form und Funktion des Hyoidapparates (Bramble und Wake, 1985; Richter et al., 2007). Der Hyoidapparat aquatischer Schildkröten ist generell größer, massiver, stärker verknöchert und viel muskulöser innerviert als jener terrestrischer Arten. Dies sind Voraussetzungen, um einen möglichst raschen Unterdruck beim Saugschnappen im Wasser zu erzeugen (Siebenrock, 1898; Bramble und Wake, 1985; Lemell, 2002, 2010).

Laut Richter et al. (2007) unterscheidet sich die Form des Hyoids innerhalb der Geoemydidae nur gering. Unterschiede gibt es aber im Grad der Verknöcherung, abhängig von Alter und Art. Während bei juvenilen Tieren meist nur das erste Branchialhorn (Cornu branchiale I) verknöchert ist, verknöchert mit zunehmendem Alter auch der Hyoidkörper und das zweite Branchialhorn (Cornu branchiale II) (Siebenrock, 1898; Richter et al., 2007). Die Analyse eines MicroCt-Scans einer juvenilen *H. grandis* zeigte ausschließlich Verknöcherungen am ersten Branchialhorn. Verknorpelte Elemente waren aufgrund des Kontrastes nicht sichtbar. Wie schon bei anderen Geoemydiden beschrieben (Richter, 2007), verknöchert das Hyoid von *H. grandis* also mit zunehmendem Alter. Die Form und Gestalt des Hyoids sind mit jenen anderer Geoemydiden vergleichbar.

Die hohe Flexibilität des wenig verknöcherten Hyoidkörpers von *H. grandis* gewährleistet eine hohe Beweglichkeit der großen, fleischigen Zunge (Wochesländer et al., 1999). Eine große, bewegliche Zunge ist Voraussetzung für die Nahrungsaufnahme an Land, behindert aber gleichzeitig die Nahrungsaufnahme im Wasser (Weisgram, 1985). Durch ihre Größe nimmt sie viel Platz im Mundraum ein, der anderenfalls zur Volumserweiterung beim Saugschnappen genutzt werden könnte. Eine zusätzliche Wirbelbildung, nicht zuletzt durch die vielen Papillen, verhindert zudem einen gleichmäßigen Wassereinstrom. *H. grandis* ist in der Lage ihren Fressmechanismus an das jeweilige Medium anzupassen. Die Amplitude der Hyoidabsenkung ist bei der Nahrungsaufnahme im Wasser größer als bei jener an Land. Die Retraktion des Hyoids bei der aquatischen Nahrungsaufnahme erfolgt zeitgleich mit dem Vorschnellen des Kopfes. Da sich die Beute nicht bzw. nur minimal Richtung Schildkröte bewegt, kann man davon ausgehen, dass die Erweiterung des oropharyngealen Raums und der damit verbundene Wassereinstrom lediglich die entstehende Bugwelle kompensiert („compensatory suction“). Durch die Kombination von „ram“- und „suction-feeding“ kann *H. grandis* zwar Nahrung im Wasser aufnehmen und weitertransportieren, die Effizienz

aquatischer Spezialisten, wie *Chelodina longicollis* (Van Damme and Aerts, 1997) und *Chelus fimbriatus* (Lemell, 2002, 2010), wird aber bei weitem nicht erreicht.

Je nach Größe der Nahrung und nach ihrer Entfernung zum Maul kann bei *H. grandis* in einzelnen Fällen eine durch das Saugschnappen induzierte Bewegung der Nahrung Richtung Maul beobachtet werden. In einem einzigen Fall war *H. grandis* sogar in der Lage sehr kleine Beute einzusaugen, ohne sie dabei mit den Kiefern oder der Zunge zu berühren. Summers et al. (1998) beschreiben in ihrer Arbeit ohne Ausnahme „compensatory suction“ für *H. grandis*. Die Bildfrequenz von 125f/s ist aber wesentlich niedriger und die Ergebnisse daher ungenauer als in den vorliegenden Untersuchungen. Zudem kann es sein, dass die Beute im Verhältnis zum Tier größer war.

Beim Großteil der analysierten aquatischen Filmaufnahmen erfolgt der intraorale Transport der Nahrung ohne Beteiligung der Zunge. Die Zunge wird zwar nach vorne in Richtung Beute bewegt, aber kurz vor dem Ergreifen derselben zusammen mit dem Hyoidapparat retrahiert. Die Nahrung wird dabei in den meisten Fällen nicht berührt. Der intraorale Weitertransport im Wasser scheint also hauptsächlich auf hydrodynamische Prozesse zu basieren. In einigen Fällen kommt es jedoch zum Kontakt zwischen Nahrung und Zunge. Dieser Kontakt resultiert anders als an Land ausschließlich durch Verzahnung der Oberflächen („interlocking effect“). Die Hyoidausdehnung von *H. grandis* ist beim intraoralen Weitertransport der Nahrung annähernd gleich groß wie jene bei der Ergreifung derselben. Man kann deshalb annehmen, dass die aus der Absenkung resultierende Volumsänderung auch hier einen Wasserstrom in Richtung Schildkrötenmaul erzeugt. Je nach Größe der entstehenden Saugkraft verliert die Nahrung mehr oder weniger den Kontakt mit der Zunge. Natchev et al. (2010) beschreiben für *Cuora galbinifrons* einen lingualen intraoralen Weitertransport im Wasser bei großer Beute. Die erzeugten Saugkräfte sind hier zu gering, um die Nahrung von der Zunge abzuheben und in Richtung Pharynx zu befördern. Auch im Fall von *H. grandis* ist es wahrscheinlich, dass die Größe der Nahrung eine entscheidende Rolle für die Beteiligung der Zunge am intraoralen Weitertransport spielt.

An Land benutzt *H. grandis* anders als rein terrestrische Schildkröten kein „lingual prehension“. In einigen Ausnahmefällen konnte beobachtet werden, dass die Beute vor dem Ergreifen mit den Kiefern kurz mit der Zunge berührt wurde. Die Anzahl der Berührungen mit der Zunge ist allerdings vernachlässigbar gering, sodass man davon ausgehen kann, dass sie nicht aktiv an der Ergreifung der Nahrung beteiligt ist. Bels et al. (1997) vermutet in seiner Arbeit, dass die Beteiligung der Zunge bei semiterrestrischen Schildkröten von der Art bzw. Größe der Beute abhängt. Während für das Fressen von beweglicher Beute „jaw prehension“

benutzt werden soll, erfolgt bei dem Ergreifen herbivorer Nahrung der erste Kontakt mit der Zunge. Bei *H. grandis* tritt ein erster Kontakt der Nahrung mit der Zunge nur bei relativ großer Beute auf. Dies kann ein Hinweis darauf sein, dass die Art der Nahrungsaufnahme tatsächlich von der Größe, bzw. Art der Beute abhängt. Um diese Hypothese zu bestätigen sind allerdings noch weiterführende Untersuchungen notwendig.

H. grandis ergreift sowohl im Wasser als auch an Land ihre Beute mit den Kiefern („jaw prehension“). Alle bis jetzt untersuchten Testudinidae benutzen beim Fressen an Land „lingual prehension“ (Weisgram et al., 1989; Wochesländer et al. 1999, Bels et al. 2008). Eine Ausnahme stellt hierbei eine sehr basale Art der Testudinidae, *Manouria emys*, dar, welche die Beute mit den Kiefern ergreift (Heiss, pers. Mitteilung). *H. grandis* benutzt bei der Nahrungsaufnahme an Land, genauso wie der Emydid *T. carolina* (Bels et al., 1997; Summers et al., 1998) und die beiden Geoemydiden *C. amboinensis* und *Cuora flavomarginata* (Natchev et al., 2009), „jaw prehension“. Diese Art der Nahrungsaufnahme ist typisch für Schildkröten, die unter Wasser fressen (Summers et al. 1998) und entspricht dem ursprünglichen Zustand aller rezenten Schildkröten. Offensichtlich scheint es sich hierbei um ein Relikt des rein aquatischen Ancestors zu handeln, welches durch die Weiterentwicklung und die Anpassung an das reine Landleben bei den rein terrestrischen Testudiniden verloren ging.

Die Phylogenie der Schildkröten ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen und wird bis heute kontrovers diskutiert. Die älteste bekannte Schildkröte, *Odontochelys semitestacea*, stammt aus dem oberen Trias (ca. 220 Mio. a) und war eine rein aquatische Form. Phylogenetische Untersuchungen haben ergeben, dass es sich wahrscheinlich um eine Schwesterngruppe aller fossilen und heute lebenden Schildkröten handelt (Li et al., 2008). Fossile Funde der etwas jüngeren Schildkröten *Proganochelis quenstedti* und *Palaeochersis talampayensis* weisen darauf hin, dass die Lebensweise dieser basalen Schildkröten hingegen semiterrestrisch bis rein terrestrisch war (Gaffney und Kitching, 1994; Rougier et al., 1995; Joyce und Gauthier, 2004; Scheyer und Sander, 2007). Da die direkten Vorfahren aller heute lebenden Schildkröten laut Joyce and Gauthier (2004) aber eine rein aquatische Lebensweise führten, kann man davon ausgehen, dass sich die terrestrische Lebensweise und die damit verbundene terrestrische Nahrungsaufnahme bei heute lebenden Schildkröten sekundär entwickelt haben. Während alle Vertreter aus der Überfamilie der Pleurodira (Halswender) rein aquatisch sind, haben sich innerhalb der Cryptodira (Halsberger) einige Arten an das Leben an Land angepasst (Joyce und Gauthier, 2004, Gaffney, 1984). Das Fressen an Land hat sich ausschließlich innerhalb der Überfamilie der Testudinoidea entwickelt. Auch wenn

die Verwandtschaftsverhältnisse der Chelonier noch nicht gänzlich geklärt sind, so ist es doch unumstritten, dass es sich bei den Testudinoidea um eine monophyletische Gruppe handelt, die zusätzlich zu den Testudinidae die Geoemydidae und die Emydidae umfasst (Gaffney und Meylan, 1988; Joyce und Gauthier, 2004; Spinks et al., 2004). Rein terrestrische Arten gibt es nur innerhalb der hochentwickelten Testudinidae. Innerhalb der Emydidae und der Geoemydidae treten sowohl aquatische als auch semiaquatische Formen auf, die zum Teil fähig sind in beiden Medien zu fressen.

H. grandis ist eine solche semiaquatische Form, und zählt zur Familie der Geoemydidae. Fasst man alle morphologischen Daten dieser Art zusammen, zeigt sich, dass der Nahrungsaufnahmeapparat sowohl terrestrische als auch aquatische Merkmale in sich vereint. Laut Bonin et al. (2006) lebt *H. grandis* im oder in der Nähe von Wasser, hält sich aber auch vermehrt an Land auf. Betrachtet man den Nahrungsaufnahmeapparat, so findet man in seiner Morphologie eine weit stärkere Anpassung an das Fressen an Land als z.B. bei *C. amboinensis* (Heiss et al., 2008; Natchev et al., 2009), einem nah verwandten Geoemydiden. Obwohl *C. amboinensis* als semiaquatische Art aquatisches Milieu bevorzugt, sehr stark ist, ist diese Schildkröte in der Lage in beiden Medien zu fressen. Dies wird durch eine bewegliche und fleischige Zunge gewährleistet (Natchev et al., 2009). Im Unterschied zu *H. grandis* kommen im Epithel des Munddachs aber keine subepithelial eingesenkten Drüsen vor (Heiss et al., 2008).

Geht man davon aus, dass sich bei Schildkröten das Fressen an Land sekundär entwickelt hat, so stellen die rein terrestrisch lebenden Testudiniden, wie z.B. *T. hermanni*, eine Seitenlinie mit der „höchsten“ evolutionären Entwicklungsstufe dar. Im Laufe der Evolution haben sie die Fähigkeit verloren Nahrung im Wasser aufzunehmen. Die basale Art *M. emys* hält sich zwar noch öfters im oder in der Nähe von Wasser auf, lebt aber hauptsächlich an Land und bevorzugt eine hohe Luftfeuchtigkeit (Bonin et al., 2006). Sie weist die typischen Merkmale für Testudiniden auf: große Zungenpapillen, sehr prominente orale Drüsen in Zunge, Mundboden und Munddach, einen stark gewölbten Gaumen und eine relativ hohe Schädelform. Obwohl sie sich gelegentlich auch im Wasser aufhält, ist sie nicht in der Lage dort Nahrung zu sich zu nehmen (Heiss pers. Mitteilung). Der „Point of no return“ wurde in diesem Fall bereits überschritten. Sowohl *C. amboinensis* (Heiss et al., 2008; Natchev et al., 2009), als auch *H. grandis* haben Merkmale entwickelt, die es ihnen ermöglichen an Land zu fressen. Trotzdem scheint die Entwicklung den „Point of no return“ noch nicht erreicht zu haben. *H. grandis* stellt mit ihrer starken Anpassung an das terrestrische Habitat ein weiteres theoretisches Bindeglied in der Entwicklung terrestrischer Nahrungsaufnahme bei

Schildkröten dar. Die Erlangung der Fähigkeit an Land zu fressen ist ein entscheidender Schritt vom Wasser unabhängiger zu werden und neue Lebensräume zu erschließen. Auch wenn die Nahrungsaufnahme im Wasser nicht so effizient ist wie bei aquatischen Spezialisten (Weisgram, 1985a; 1985b; Lauder und Prendergast, 1992; Lemell et al., 2002), macht die Fähigkeit von *H. grandis*, Nahrung in beiden Medien aufnehmen zu können, sie ökologisch flexibler und so schafft es diese Art sich schnell an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen.

Juvenile Vertreter der Gattung *Heosemys* verbringen im Gegensatz zu den Adulttieren die meiste Zeit im Wasser (Pritchard, 1970; Mertens, 1971; Netten, 1983; Ernst & Barbour, 1989; Rogner, 1995; Iskandar, 2004; Mitchell et al., 2004;). Laut Beobachtungen in Gefangenschaft und freier Wildbahn trifft diese Tatsache auch auf die Art *H. grandis* zu (Gemel, pers. Mitteilung). Auch bei den Tieren (juvenil und subadult), die für die vorliegende Arbeit in einem Aquaterrarium gehalten wurden, konnte ein solcher „ökologischer Shift“ zum Teil beobachtet werden. Juvenile Tiere hielten sich weit öfter im Wasser auf als ältere.

Alle in dieser Arbeit untersuchten Altersstufen von *H. grandis* sind aber in der Lage sowohl im Wasser als auch an Land zu fressen. Im Ablauf der kinematischen Bewegungsmuster gibt es von juvenilen, über subadulte bis hin zu adulten Tieren keine wesentliche Unterschiede. Die zunehmende Verknöcherung des Hyoids, die zunehmende Produktion von sauren Mucosubstanzen und die Zunahme der Komplexität von Drüsen und Zungenpapillen mit dem Alter stellen morphologische Unterschiede dar, die allerdings keinerlei Auswirkung auf den Ablauf des Fressmechanismus an sich zu haben scheinen. Den Tieren ist es möglich aktiv in den Fressprozess einzugreifen, und den Ablauf der kinematischen Bewegungsmuster an das jeweilige Medium anzupassen.

Fasst man die Ergebnisse dieser Arbeit zusammen, wird deutlich, dass die morphologischen Merkmale des Nahrungsaufnahmeapparates von *H. grandis* eine Zwischenstellung zwischen semiaquatischen und terrestrischen Merkmalen einnehmen. Ernst und Barbour (1989) beschreiben für *H. grandis* das Vorkommen in beiden Medien mit einer stärkeren Tendenz zum Landleben. Die funktionsmorphologischen Untersuchungen bestätigen diese Lebensweise. Ein Wechsel der Habitatpräferenz innerhalb der Ontogenie konnte anhand der funktionsmorphologischen Untersuchungen in dieser Arbeit nicht eindeutig nachgewiesen werden. Um genauere Aussagen darüber treffen zu können, sind weitergehende Studien, auch in freier Wildbahn, notwendig und absolut wünschenswert.

5. SUMMARY

The feeding mechanisms of vertebrates depend on the physical constraints of the surrounding medium: water or air. The low density and viscosity of air precludes water-based feeding mechanics (suction feeding).

Turtles inhabit terrestrial habitats as well as aquatic ones and all levels in between. The primitive mode of prey capture in “modern turtles” is considered to be aquatic, while terrestrial feeding has developed secondary over the course of evolution. The change from aquatic to terrestrial feeding implicates numerous changes in the feeding apparatus.

Only a small number of vertebrates is able to feed underwater as well as on land. Within chelonians, this ability has been investigated only in few cases: the species *Terrapene carolina* and three members of the genus *Cuora*. Also *Heosemys grandis* (Geoemydidae) is able to feed on land as well as underwater.

The aim of this study is to investigate the feeding biology of *H. grandis* by using (micro-) anatomical as well as morphofunctional methods: Light Microscopy, scanning electron microscopy (SEM), MicroCT and high-speed video analysis.

All investigated ontogenetic stages were able to feed underwater as well as on land. The small differences in the morphology of the oral cavity did not influence the sequences of feeding mechanisms. The animals are capable of adapting their feeding movements to the respective medium. Even if many of the established features in the oral cavity are characteristic for terrestrial turtles (large, muscular tongue with tall papillae, well developed oropharyngeal glands, low-ossified hyoid skeleton) some are so for aquatic ones (flat palate). This enables *H. grandis* to feed in both media.

The ancestor of all living turtles was an aquatic form. Terrestrial feeding developed secondary in only one superfamily: the Testudoidea which comprises the families Emydidae, Geoemydidae and Testudinidae. While Emydidae and Geoemydidae are aquatic to semiaquatic, the Testudinids are purely terrestrial forms. During long-time evolution, the testudinids lost the ability to feed under water. By contrast *H. grandis* has not reached such a “point of no return” and is still able to feed in both media.



6. ZUSAMMENFASSUNG

Die Fressmechanismen von Vertebraten sind abhängig vom Medium in welchem sie leben. Aufgrund der geringen Dichte und Viskosität der Luft ist das Einsaugen der Nahrung – die eigentlich am weitesten verbreitete Strategie für das Fressen unter Wasser (Lauder, 1985) – an Land energetisch nicht rentabel.

Rezente Schildkröten besiedeln rein aquatische bis rein terrestrische Habitate, sowie alle Zwischenstufen. Im Laufe ihrer Phylogenie hat sich das Fressen an Land innerhalb der Überfamilie der Testudinoidea (Geoemydidae, Emydidae, Testudinidae) sekundär entwickelt. Diese Änderung der Nahrungsaufnahme von aquatisch zu terrestrisch setzt grundlegende Veränderungen in der Anatomie des Nahrungsaufnahmeapparates voraus.

Die Nahrungsaufnahme in beiden Medien wurde innerhalb der Chelonia bislang nur bei dem Emydid *Terrapene carolina* (Summers et al., 1998) und drei Vertretern der Gattung *Cuora* (Geoemydidae) explizit untersucht. Als Vertreter der Geoemydidae ist auch *Heosemys grandis* in der Lage ihren Nahrungsaufnahmemechanismus dem jeweiligen Medium anzupassen.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Nahrungsaufnahme von *H. grandis* mit histologischen (LM), rasterelektronenmikroskopischen (REM) und kinematischen Methoden funktionsmorphologisch untersucht.

Alle untersuchten Altersstufen (juvenil, subadult, adult) von *H. grandis* sind in der Lage sowohl im Wasser als auch an Land zu fressen. Die geringen Unterschiede in der Morphologie des Nahrungsaufnahmeapparates scheinen keinerlei Auswirkung auf den Ablauf der Fressmechanismen haben. Den Tieren ist es möglich aktiv in den Fressprozess einzugreifen, und den Ablauf der kinematischen Bewegungsmuster an das jeweilige Medium anzupassen. Eine relativ große, gut strukturierte Zunge, gut ausgebildete Drüsen in der oralen Mucosa und das nur schwach verknöcherte Hyoid von *H. grandis* sind charakteristische Merkmale für das Fressen an Land, die die Nahrungsaufnahme im Wasser zwar beeinträchtigen aber nicht unmöglich machen.

Der direkte Vorfahre aller rezenten Schildkröten war rein aquatisch. Fressen an Land hat sich nur innerhalb der Familie der Testudinoidea (Emydidae, Geoemydidae, Testudinidae) sekundär entwickelt. Während die Emydidae und die Geoemydidae aquatische bis semiaquatische Arten enthalten, umfasst die Familie der Testudinidae nur rein terrestrische Formen. Die Testudiniden haben im Zuge ihrer Entwicklung die Fähigkeit verloren im Wasser zu fressen. Bei der Art *H. grandis* (Geoemydidae) scheint dieser „Point of no return“

noch nicht überschritten zu sein. In einem theoretischen Modell zur Evolution der Nahrungsaufnahme bei Schildkröten nimmt *H. grandis* morphologisch und funktionell gesehen eine Zwischenstellung zwischen semiaquatischen und terrestrischen Schildkröten ein und ist somit zur Nahrungsaufnahme in beiden Medien fähig.

7. CURRICULUM VITAE

Name: Monika Lintner
Geburtsdatum: 23.02.1982
Geburtsort: Brixen
Staatsangehörigkeit: italienisch
Familienstand: ledig

Hauptwohnsitz: Bergweg 18, 39040 Lajen, Italien/Südtirol
Studienadresse: Lange Gasse 5-7/28, 1080 Wien

Bildungsweg

1988 - 1993 Volksschule Lajen
1993 - 1996 Mittelschule Klausen
1996 - 1999 Realgymnasium „J.Ph.Phallmerayer“ Brixen
1999 - 2002 Fachschule für Floristik „Savoy“ Meran
20.06.2002 Absolvierung der Gesellenprüfung
2002 - 2004 Handelsoberschule Brixen (Abendschule im zweiten Bildungsweg)
30.06.2004 Absolvierung der Reifeprüfung (Matura)
seit 2004 Diplomstudium der Zoologie an der Universität Wien (Abschluss des 1. Studienabschnittes am 30.06.2006)

SS 2009 Tutorium an der Universität Wien für die Lehrveranstaltung „Baupläne der Tiere II“ (LV-Nr.: 300146)
SS 2010 Tutorium an der Universität Wien für die Lehrveranstaltung „Baupläne der Tiere II“ (LV-Nr.: 300146)
SS 2010 Tutorium an der Universität Wien für die Lehrveranstaltung „Embryologisches Praktikum - Morphologisches Spezialpraktikum: Vergleichende Embryologie“ (LV-Nr.: 300002)



8. DANKSAGUNG

In erster Linie möchte ich meinem Diplomarbeitsbetreuer Prof. Dr. Josef Weisgram danken. Mit der Aufnahme in seine Arbeitsgruppe begann eine sehr lehrreiche, spannende und vor allem unterhaltsame Zeit in meinem Studium. Er und sein kleiner Wirbelwind Polly haben für einige heitere Stunden gesorgt und mir immer wieder ein Lächeln ins Gesicht gezaubert.

Die Mitglieder der Turtle cracker group haben mich sofort in ihr Team aufgenommen und sowohl persönlich als auch durch Literatur und fachliche Tipps in meiner Arbeit unterstützt. Ein ganz besonderer Dank gilt dabei Mag. Egon Heiss für seine nicht endende Geduld im Erklären von Arbeitsschritten, Weitergeben von Erfahrungen, Erteilen von Ratschlägen und und und... Ohne ihn und seine Hilfe wären ich und meine Schildkröten wohl nicht da, wo wir jetzt sind. Ein Danke auch an Mag. Dr. Nikolay Natchev (Allzu früh ist er wieder nach Bulgarien geflüchtet, aber der Liebe wegen sei es ihm verziehen!), für die Einweisung im Umgang mit seiner heißgeliebten Highspeedkamera. Bedanken muss ich mich natürlich auch bei Stevie, der immer wieder als Mediator zwischen mir und meinem Computer fungierte und somit nicht unwesentlich zum Zustandekommen meiner Diplomarbeit beigetragen hat. Außerdem hat er damit mich vor einigen Nervenzusammenbrüchen und den Computer vor dem sicheren Tod bewahrt. Dem Sonnenschein Marion zu danken würde hier den Rahmen sprengen. Aber soviel sei gesagt: Ihre Freundschaft und ihr heiteres Gemüt machen alle Tiefs nicht mehr ganz so tief und alle Hochs noch höher...ein Dreamteam bleibt ein Dreamteam...was braucht's der Worte mehr!

Ein Danke auch meiner Freundin und Mitbewohnerin Claudia. Sie hatte die außergewöhnliche Ehre, meine Auf und Abs der Diplomarbeit tagein und tagaus, auf der Uni und zuhause, mitzuerleben und wurde trotzdem nie müde mich immer wieder aufzumuntern und zu unterstützen.

Allen oben genannten und allen anderen, die auf der Abteilung so rumwuseln (Patrick, Schwaha, Tschiggi, Stefan, Alex, Nora, Walter, und und und...) möchte ich ganz herzlich für die vielen lustigen und äußerst unterhaltsamen „Beisammenseins“ auf der Uni und auch außerhalb danken. Mir werden so einige Begebenheiten in guter Erinnerung bleiben.

Bedanken möchte ich mich bei allen Labormitarbeitern der Histologie und der Ultrastruktur für die gute Zusammenarbeit. Ein besonderer Dank gilt Daniela für die geduldigen Erklärungen und Ratschläge, was die Benutzung der Geräte anbelangt.

Ein großes Dankeschön auch an Anton Weissenbacher und Roland Halbauer (Tiergarten Schönbrunn) für die freundliche, stets unkomplizierte Unterstützung und Zusammenarbeit, an

8. Danksagung

Dr. Martin Glösmann (Veterinärmedizinische Universität Wien) für die Durchführung des μ Ct-Scans und an Richard Gemel (Naturhistorisches Museum Wien) für die zur Verfügung gestellte Literatur.

Der größte Dank gilt aber den vielen Menschen im Hintergrund. Allen voran meinen Eltern Karl und Leni und meinen Geschwistern Claudia und Hannes, von denen jeder einzelne auf seine Art dazu beigetragen hat, dass ich die bin, die ich heute bin. Ihr bedingungsloser Rückhalt und ihre Liebe machten es mir möglich die für mich richtigen Entscheidungen zu treffen und meine Ziele zu verfolgen. Auf meinen größeren und kleineren Irrwegen, die mich schließlich hierher geführt haben, waren sie stets für mich da und haben mich in dem, was ich tat bestärkt. Danke für all das und noch vieles mehr.

Ich danke meinem Freund Tom, dass er mir den Endspurt meiner Diplomarbeit durch sein bloßes Dasein versüßt hat und mir geholfen hat die eine oder andere sprachliche Hürde zu überwinden.

Last but not least bedanke ich mich bei meinen Freunden in Wien und im fernen Südtirol. Die gemeinsam verbrachte Freizeit war der ideale Ausgleich zur Diplomarbeit. Vor allem die Aufenthalte im schönen Südtirol ließen mich immer wieder neue Kraft und Energie schöpfen, um meine Arbeit zügig zu beenden.

DANKE!

9. LITERATUR

- AERTS P, VAN DAMME J, HERREL A. 2001. Intrinsic mechanics and control of fast cranio-cervical movements in aquatic feeding turtles. *Am. Zool.* 41: 1299–1310.
- ALAKOMI HL, SKYTTÄ E, SAARELA M, MATTILA-SANDHOLM T, LATWA-KALA K, HELANDER IM. 2000. Lactic acid permeabilizes gram-negative bacteria by disrupting the outer membrane. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 66: 5. 2001-2005.
- BEISSER CJ, WEISGRAM J, SPLECHTNA H. 1995. The dorsal lingual epithelium of *Platemys pallidipectoris* (Pleurodira, Chelidae). *J. Morphol.* 226: 267–276.
- BEISSER CJ, WEISGRAM J, HILGERS H, SPLECHTNA H. 1998. Fine structure of the dorsal lingual epithelium of *Trachemys scripta elegans* (Chelonia: Emydidae). *Anat. Rec.* 250: 127–135.
- BEISSER CJ, LEMELL P, WEISGRAM J. 2001. Light and transmission electron microscopy of the dorsal lingual epithelium of *Pelusios castaneus* (Pleurodira: Chelidae) with special respect to its feeding mechanics. *Tissue Cell* 33: 63–71.
- BEISSER CJ, LEMELL P, WEISGRAM J. 2004. The dorsal lingual epithelium of *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Chelonia, Cryptodira). *Anat. Rec.* 277A: 227–235.
- BELS VL, DAVENPORT J, DELHEUSY V. 1997. Kinematic analysis of the feeding behavior in the box turtle *Terrapene carolina* (L.), (Reptilia: Emydidae). *J. Exp. Biol.* 277: 198–212.
- BELS VL, BAUSSART S, DAVENPORT J, SHORTEN M, O'RIORDAN RM, RENOUS S, DAVENPORT J. 2008. Functional Evolution of feeding behaviour in turtles. In: *Biology of turtles* (ed. Wyneken J, Godfrey MH, Bels V). CRC Press Taylor & Francis Group. 189-212 (chapter 8).
- BERKHOUDT H. 1985. Structure and function of avian taste receptors. In: *Form and function in birds* (ed. King AS, McLelland J). Vol. 3. London: Academic Press. p 463–496.
- BONIN F, DEVAUX B, DUPRE A. 2006. *Turtles of the world*. A& C Black London.
- BRAMBLE DM. 1973. Media dependent feeding in turtles. *Am. Zool.* 13: 1342 (abstract).
- BRAMBLE DM, WAKE DB. 1985. Feeding mechanisms of lower tetrapods. In: *Functional vertebrate morphology* (ed. Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB). London: Belknap Press of Harvard University Press. 230–261.

- CLAUDE J, PARADIS E, TONG H, AUFRAY J-C. 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 485-501.
- CRUMLY CR. 1984. A hypothesis for the relationship of land tortoise genera (family Testudinidae). *Studia Geologica Salmanticensia Vol. especial 1 (Studia Palaeocheloniologica I)*:115-124.
- DELHEUSY V, TOUBEAU G, BELS VL. 1994. Tongue structure and function in *Oplurus cuvieri* (Reptilia: Iguanidae). *Anat. Rec.* 238: 263–276.
- DRUZISKY KA, BRAINERD EL. 2001. Buccal oscillation and lung ventilation in a semi-aquatic turtle, *Platysternon megacephalum*. *Zoology* 104: 143-152.
- DUNSON WA. 1960. Aquatic respiration in *Trionyx spinifer asper*. *Herpetologica* 16: 277-283.
- DUNSON WA. 1966. Relation of the rate of hyoid movement to body weight and temperature in divin soft-shell turtles. *Comp. Biochem. Physiol.* 19: 597–601.
- ERNST CH, BARBOUR RW. 1989. *Turtles of the world*. Smithsonian Inst.Press, Wash. D.C.
- FAHRENHOLZ C. 1937. Drüsen der Mundhöhle. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* (ed. Bolk L, Goppert E, Kallius E, Lubosch W). Vienna: Urban u. Schwarzenberg. Vol. 3. 115–155.
- FARBMANN AI, YONKERS JD. 1971. Fine structure of the taste bud in the mud puppy, *Necturus maculosus*. *Amer. J. Anat.* Vol. 131: 353-370.
- FINGER TE. 1997 Evolution of taste and solitary chemoreceptor cell systems. *Brain Behav. Evol.* 50: 234–243.
- FONTANA MF, ASK KA, MACDONALD RJ, CARNES AM, STAUB NL. 2005. Loss of traditional mucous glands and presence of a novel mucus-producing granular gland in the plethodontid salamander *Ensatina eschscholtzii*. *Biol. J. of the Linnean Society.* 87: 469-477.
- GAGE SH, GAGE SP. 1886. Aquatic respiration in soft-shelled turtles: a contribution to the physiology of respiration in vertebrates. *Amer Natur* 20: 233-236.
- GAFFNEY ES. 1984. Historical analysis of theories of chelonian relationship. *Systematic Zoology* 33: 283–301.
- GAFFNEY ES, MEYLAN PA. 1988. A Phylogeny of Turtles. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1, Amphibians, Reptiles, Birds.* (ed Benton J). Syst. Assoc. ,spec. vol. Oxford: Claredon Press, 157-219.

- GAFFNEY ES, KITCHING JW. 1994. The most ancient African turtle. *Nature* 369: 55–58.
- GETCHELL ML, FAFOLS JA, GETCHELL TV. 1984. Histological and histochemical studies of the secretory components of the salamander olfactory mucosa: effects of isoproterenol and olfactory nerve secretion. *Anat. Rec.* 208: 553-565.
- GILLINGHAM JC, CLARK DL. 1981. Snake tongue-flicking: Transfer mechanics to Jacobson's organ. *Can. J. Zool.* 59: 1651–1657.
- HEISS E, PLENK H, WEISGRAM J. 2008. Microanatomy of the Palatal Mucosa of the Semiaquatic Malayan Box Turtle, *Cuora amboinensis*, and Functional Implications. *Anat. Rec.* 291: 876-885.
- Heiss E, Natchev N, Beisser C, Lemell P, Weisgram J. 2010. The Fish in the Turtle: On the Functionality of the Oropharynx in the Common Musk Turtle *Sternotherus Odoratus* (Chelonia, Kinosternidae) Concerning Feeding and Underwater Respiration. *Anat. Rec.* (online)
- HERREL A. 2000. The mechanics of prey prehension in chameleons. *J. of Exp. Biol.* 203. Issue 21: 3255-3263.
- HERREL A, MEYERS JJ, AERTS P, NISHIKAWA KC. 2001. Functional implications of supercontracting muscle in the chameleon tongue retractors. *J. of Exp. Biol.* 204: 3621-3627.
- ISKANDAR DT. 2004. The amphibians and reptiles of Malinau Region, Bulungan Research Forest, East Kalimantan: annotated checklist with notes on the ecological presence of the species and local utilization. Edited by Douglas Sheil and Meilinda Wan, CIFOR. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- IWASAKI S, MIYATA K. 1985. Scanning electron microscopy of the lingual dorsal surface of the Japanese lizard, *Takydromus tachydromoides*. *Okajimas Folia Anat. Jpn.* 62: 15–26.
- IWASAKI S, MIYATA K, KOBAYASHI K. 1987. Comparative studies of the dorsal surface of the tongue in three mammalian species by scanning electron microscopy. *Acta Anat.* 128: 140–146.
- IWASAKI S, KOBAYASHI K. 1989. Fine structure of the lingual dorsal epithelium in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Zool. Sci.* 6: 259–267.
- IWASAKI S, MIYATA K, KOBAYASHI K. 1989A. Fine structures of the filiform papillar epithelium in the tongue of the frog, *Rana nigromaculata*. *Zool. Sci.* 5: 61–68.
- IWASAKI S, MIYATA K, KOBAYASHI K. 1989B. Fine structures of the lingual dorsal epithelium of the Japanese toad, *Bufo japonicus*. *Zool. Sci.* 6: 681–689.

- IWASAKI S. 1990. Fine structure of the dorsal lingual epithelium of the lizard, *Gekko japonicus* (Lacertilia, Gekkonidae). *Am. J. Anat.* 187: 12–20.
- IWASAKI S. 1992. Fine structure of the dorsal epithelium of the tongue of the freshwater turtle, *Geochlemys reevesii* (Chelonia, Emydidae). *J. Morphol.* 211: 125–135.
- IWASAKI S, ASAMI T, ASAMI Y, KOBAYASHI K. 1992. Fine structure of the dorsal epithelium of the tongue of the Japanese terrapin, *Clemmys japonica* (Chelonia, Emydinae). *Arch. Histol. Cytol.* 55: 295–305.
- IWASAKI S, ASAMI T, WANICHANON C. 1996A. Fine structure of the dorsal lingual epithelium of the juvenile Hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata bissa*. *Anat. Rec.* 244: 437-443.
- IWASAKI S, WANICHANON C, ASAMI T. 1996B. Ultrastructural study of the dorsal lingual epithelium of the Asian snail-eating turtle, *Malayemys subtrijuga*. *Ann. Anat.* 178: 145-152.
- IWASAKI S, WANICHANON C, ASAMI T. 1996C. Histological and ultrastructural study of the lingual epithelium of the juvenile Pacific ridley turtle, *Lepidochelys olivacea* (Chelonia, Cheloniidae). *Ann. Anat.* 178: 243-250.
- IWASAKI S. 2002. Evolution of the structure and funktion of the vertebrate tongue. *J. Anat.* 201:1–13.
- JOYCE W, GAUTHIER J. 2003. Paleoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 271: 1-5.
- KAHMANN H. 1932. Sinnesphysiologische Studien an Reptilien. 1. Experimentelle Untersuchungen über das Jakobsonische Organ der Eidechsen und Schlangen. *Zool. Physiologie Tiere.* 51: 173–238.
- KARNOVSKY MJ. 1965. A formaldehyde-glutaraldehydefixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *J.Cell.Biol.* Vol. 27: 137A
- KOCHVA E. 1978. Oral glands of the reptilia. In: *Biology of the reptilian* (ed. Gans C). London: Academic Press. Vol. 8: 43–161.
- LAUDER, G.B. 1985. Aquatic feeding in lower vertebrates. In: *Functional Vertebrate Morphology* (ed. Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, and London, 210–229.
- LAUDER G, PRENDERGAST T. 1992. Kinematics of aquatic prey capture in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. *J. Exp. Biol.* 164: 55-78.

- LAUDER GV, SHAFFER HB. 1993. Design of feeding systems in aquatic vertebrates: major patterns and their evolutionary interpretations. In: The skull, 3(ed. Hanken J, Hall BK). Chicago: University of Chicago Press. 113–149.
- LEMELL P, LEMELL C, SNELDERVAARD P, GUMPENBERGER M, WOCESLÄNDER R, WEISGRAM J. 2002. Feeding patterns of *Chelus fimbriatus* (Pleurodira: Chelidae). J. Exp. Biol. 205: 1495–1506.
- LEMELL P, WEISGRAM J. 1997. Feeding patterns of *Pelusios castaneus* (Chelonia: Pleurodira). Neth. J. Zool. 47: 429–441.
- LEMELL P, BEISSER CJ, WEISGRAM J. 2000. Morphology and function of the feeding apparatus of *Pelusios castaneus* (Chelonia; Pleurodira). 244: 127–135.
- LEMELL P, LEMELL C, SNELDERVAARD P, GUMPENBERGER M, WOCESLÄNDER R, WEISGRAM J. 2002. Feeding patterns of *Chelus fimbriatus* (Pleurodira: Chelidae). J. Exp. Biol. 205: 1495–1506.
- LEMELL P, BEISSER CJ, GUMPENBERGER M, SNELDERWAARD P, GEMEL R, WEISGRAM J. 2010. The feeding apparatus of *Chelus fimbriatus* (Pleurodira, Chelidae) - adaptation perfected? Amphibia-Reptilia 31:97-107.
- LI C, WU XC, RIEPPEL O, WANG L-T, ZHAO LJ. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. Nature 456: 497-501.
- MCDOWELL SB. 1972. The evolution of the tongue in snakes and its bearing on snake Origins. Evol. Biol. 6: 191-273.
- MEYERS JJ, HERREL A, BIRCH J. 2002. Scaling of morphology, bite force and feeding kinematics in an iguanian and scleroglossan lizard. In: Topics in functional and ecological vertebrate morphology (ed. Aerts P, D'aout K, Herrel A, Van Damme R). Maastricht: Shaker Publishing. 47–62.
- MERTENS R. 1971. Die Stachelerschildkröte (*Heosemys spinosa*) und ihre Verwandten. Salamandra 25: 41-46.
- MITCHELL JC, TUBERVIELLE TD, BUHLMANN KA. 2004. *Heosemys grandis* (Giant Asian pond turtle). Herp. Rev. 35: 55.
- NATCHEV N, HEISS E, LEMELL P, STRATEV D, WEISGRAM J. 2009. Analysis of prey capture and food transport kinematics in two Asian box turtles, *Cuora amboinensis* and *Cuora flavomarginata* (Chelonia, Geoemydidae), with emphasis on terrestrial feeding patterns. Zoology. 112: 113-127.

- NATCHEV N, LEMELL P, HEISS E, BEISSER C, WEISGRAM J. 2010. Aquatic feeding in a terrestrial turtle: a functional-morphological study of the feeding apparatus in the Indochinese box turtle *Cuora galbinifrons* (Testudines, Geoemydidae). *Zoomorphology* 129:111-119.
- NETTEN H. 1983. Notes on *Heosemys grandis*. *Lacerta* 42: 25-27.
- NORTHCUTT RG. 2004. Taste Buds: Development and Evolution *Brain. Behav. Evol.* 64: 198–206
- NORTON SF, BRAINERD EL. 1993. Convergence in the feeding mechanics of ecomorphologically similar species in the Centrachidae and Cichlidae. *J. Exp. Biol.* 176: 11-29.
- PRITCHARD PCH. 1979. *Encyclopedia of turtles*. Neptune, NJ: TFH Publications, Inc, Neptune NJ. 895.
- RABINOWITZ T, TANDLER B. 1986. Papillary morphology of the tongue of the American chameleon: *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.* 216: 483–489.
- REUTTER K, WITT M. 1993. Morphology of vertebrate taste organs and their nerve supply. In: *Mechanisms of Taste Transduction* (ed. Simon SA, Roper SD). Boca Raton, FL: CRC Press. 30–82.
- RICHTER S, AUER M, FRITZ U. 2007. Variation of hyoid morphology in geoemydid terrapins. *Amphibia-Reptilia*. Volume 28. 148-153(6).
- ROGNER M. 1995. *Schildkröten*, Bd. 1 + 2. Heidi Rogner Verlag.
- ROMEIS B. 1989. *Mikroskopische Technik* (ed. P. Böck). München, Wien, Baltimore: Urban u. Schwarzenberg. 215, 235, 441-444.
- ROUGIER GW, DE LA FUENTE MS, ARCUCCI AB. 1995. Late Triassic turtles from South America. *Science* 268: 855–858.
- SCHAERLAEKEN V, MEYERS JJ, HERREL A. 2007. Modulation of prey capture kinematics and the role of lingual sensory feedback in the lizard *Pogona vitticeps*. *Zoology* 110: 127–138.
- SCHEYER TM, SANDER PM. 2007. Terrestrial palaeoecology for basal turtles indicated by shell bone histology. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 274: 1885–1893.
- Schwenk K. 1985. Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia* 1985: 91–101.

- SCHWENK K. 2000B. A bibliography of turtle feeding. In: Feeding - form, function and evolution in tetrapod vertebrates (ed. Schwenk K). San Diego: Academic Press. 169–171.
- SCHWENK K. 2000C. Feeding in lepidosaurs. In: Feeding - form, function and evolution in tetrapod vertebrates (ed. Schwenk K). San Diego: Academic Press. 175–291.
- SCHWENK K, WAGNER GP. 2001. Function and the evolution of phenotypic stability: Connecting pattern to process. *Am. Zool.* 41(3):552-563.
- SCHWENK K, RUBEGA M. 2005. Diversity of vertebrate feeding systems. In: Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates (ed. Starck JM, Wang T. Enfield, NH). Science Publishers. 1–41.
- SIEBENROCK, F. 1898. Über den Bau und die Entwicklung des Zungenbein-Apparates der Schildkröten. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 13: 424-437, pls. 17-18.
- SPINKS PQ, SHAFFER HB, IVERSON JB, MCCORD WP. 2004. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. *Mol. Phyl. Evol.* 32: 164-182.
- SQUIER CA, KREMER MJ. 2001. Biology of Oral Mucosa and Esophagus. *Journal of the National Cancer Institute Monographs*, 29: 7-15
- SQUIER CA, FINKELSTEIN MW. 2003. Oral mucosa. In: Ten Cate's oral histology: development, structure, and function (ed. Nanci A). 6th ed. St. Louis, MO: CV Mosby. 329–375.
- SUMMERS AP, DAROUIAN KF, RICHMOND AM, BRAINERD EL. 1998. Kinematics of aquatic and terrestrial prey capture in *Terrapene carolina*, with implications for the evolution of feeding in cryptodire turtles. *J. Exp. Zool.* 281: 280–287.
- TOYODA M, SAKITA S, KAGOURA M, MOROHASHI M. 1998. Electron microscopic characterization of filiform papillae in the normal human tongue. *Arch. Histol. Cytol.* 61: 253–268.
- UCHIDA T. 1980. Ultrastructural and histochemical studies on the taste buds in some reptiles. *Arch. Histol. Jpn* 43: 459–478.
- VAN DAMME J, AND AERTS P. 1997. Kinematics and functional morphology of aquatic feeding in Australian side-necked turtles (Pleurodira: Chelodina), *J. of Morphol.* 233: 113-125.
- VAN WASSENBERGH S, HERREL A, ADRIAENS D, HUYSENTRUYT F, DEVAERE S, AERTS P. 2006A. Evolution: a catfish that can strike its prey on land. *Nature* 440: 881.
- Wang ZX, Sun NZ, Sheng WF. 1989. Aquatic respiration in soft-shelled turtles, *Trionyx sinensis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 593-598.

- WEISGRAM J. 1985A. Feeding mechanics of *Claudius angustatus* Cope 1865. In: Fortschritte der Zoologie (ed. Duncker H, Fleischer G). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. p 257-260.
- WEISGRAM J. 1985B. Zum Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei Schildkröten. Eine vergleichend- funktionsanatomische Studie an *Claudius angustatus* COPE 1865, *Pseudemys scripta elegans* WIED 1839 und *Testudo hermanni hermanni* GMELIN 1789. [phD]. Vienna: University of Vienna. 130 p.
- WEISGRAM J, DITRICH H, SPLECHTNA H. 1989. Comparative functional anatomical study of the oral cavity in two turtle species. Plzen. Lek. Sborn. Suppl. 59: 117–122.
- WINOKUR RM. 1973. Adaptive modifications of the buccal mucosae in turtles. Am. Zool. 13: 1347-1348.
- WINOKUR RM. 1988. The buccopharyngeal mucosa of the turtles (testudines). J. Morphol. 196: 33–52.
- WIROT N. 1979. The turtles of Thailand. Mitbhadung Press, Bangkok.
- WOCESLÄNDER R, HILGERS H, WEISGRAM J. 1999. Feeding mechanism of *Testudo hermanni boettgeri* (Chelonia, Cryptodira). Neth. J. Zool. Vol. 49 (1): 1–13.
- WOCESLÄNDER R, GUMPENBERGER M, WEISGRAM J. 2000. Intraoral food transport in *Testudo hermanni* (Chelonia, Cryptodira) - A radiographic video analysis. Neth. J. Zool. 50: 445–454.

10. ANHANG

Rezepte der verwendeten Fixierlösungen:

modifiziert nach Karnovsky (1965):

20 ml 25% Glutaraldehyd
40 ml 10% Formaldehyd
100 ml 0,2 M Cacodylatpuffer
40 ml Aqua bidest.
pH= 7,4

10 % Formaldehyd

5 g Formaldehyd
50 ml Aqua bidest.
1N NaOH zum Depolymerisieren

0,2 M Cacodylatpuffer

8,56 g Cacodylat
8 g Zucker
200 ml Aqua bidest.

0,1 M Cacodylat-Spüllösung

100 ml 0,2 M Cacodylatpuffer
100 ml Aqua bidest.

Buoin (Romeis 1989):

150 ml Pikrinsäure
50 ml Formalin (35%)
10 ml Essigsäure