



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* (Ahl, 1930)“

Ein Vergleich zwischen harter und weicher Nahrung

verfasst von

Rayno Tchobanov

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2015

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 190 445 299

Studienrichtung lt. Studienblatt: Lehramtstudium UniStG
UF Biologie und Umweltkunde UniStG
UF Psychologie und Philosophie UniStG

Betreut von: Ao. Univ.-Prof. Dr. Doris Nagel

Inhaltsverzeichnis:

1. Einleitung	5
1.1. Allgemeines zu <i>Shinisaurus crocodilurus</i>	6
1.1.1. Systematik	6
1.1.2. Morphologie	7
1.1.3. Lebensraum und Lebensweise	11
1.1.4. Gefährdung und Schutz	14
1.1.5. Zucht und Haltung	15
1.1.6. Forschung	16
1.2. Schädelanatomie der Lepidosauria	17
1.2.1. Schädelevolution	17
1.2.2. Schädelkinetik	18
1.3. Nahrungsaufnahme bei Squamata	21
2. Material und Methoden	25
2.1. Material	25
2.1.1. Systematische Stellung von <i>Shinisaurus crocodilurus</i>	25
2.1.2. Tiere	25
2.1.3. Futtertiere	27
2.1.4. Technische Hilfsmittel	27
2.2. Methoden	29
2.2.1. Anatomische Untersuchung	29
2.2.2. Bewegungsanalyse	29
2.2.3. Rohdaten	31
3. Ergebnisse	34
3.1. Anatomie des Schäfelskeletts	34
3.2. Anatomie der Schädel- und Hyoidmuskulatur	42
3.3. Kinematische Analyse	47
3.3.1. Grasp	48
3.3.2. Intraoral Transport	58
4. Diskussion	81
4.1. Allgemein	81
4.2. Anatomie	83
4.3. Kinematische Analyse	88
4.4. Conclusio	97
4.5. Herausforderungen und Lösungen	98
4.6. Versäumtes	99
5. Zusammenfassung / Summary	101
6. Danksagung	104
7. Literaturverzeichnis	106
8. Abbildungsverzeichnis	110
9. Lebenslauf	111

1. Einleitung:

Die Aufgabenstellung dieser Arbeit ist es, die Nahrungsaufnahme von *Shinisaurus crocodilurus* (Ahl, 1930) zu untersuchen. Diese Art ist weltweit nur noch in einem stark begrenzten und versprengten Gebiet in der Provinz Guangxi (SO-China) und im Nordosten von Vietnam zu finden. Es findet kaum genetischer Austausch zwischen den einzelnen Populationen statt, sie sind stark isoliert und vom Menschen bedroht. Weltweit ist die Zahl freilebender Individuen auf unter 1100 geschrumpft (Van Schingen et al., 2014b).

Es wird untersucht, ob es Unterschiede in der terrestrischen Nahrungsaufnahme zwischen weicher und fester Nahrung gibt. Im Rahmen dieser Arbeit werden ausschließlich nicht invasive Methoden eingesetzt.

Die Kernfrage ist die Analyse des Nahrungserwerbs einer, evolutionsbiologisch betrachtet, relativ ursprünglichen Spezies mit einigen plesiomorphen Merkmalen. Antworten zur Funktion des Schädels und seiner Elemente sowie der am Nahrungserwerb beteiligten Muskulatur sollen gefunden werden. Ein Vergleich zu anderen Spezies aus derselben Ordnung und im speziellen zur Brückenechse, *Sphenodon punctatus*, als Urtyp der Lepidosauria, wird angestrebt. Die Art *Shinisaurus crocodilurus* ist ein Lebensraumspezialist, sie kommt nur an Standorten mit Zugang zu Wasser vor. Vor allem adulte Tiere verbringen einen großen Teil ihres Lebens im Wasser. Somit wird vermutet, dass die Echse auch im Wasser Nahrung zu sich nimmt (zur Übersicht: Bever et al., 2005; Van Schingen et al., 2014a, 2014b). Die primäre Idee dieser Arbeit war der Vergleich zwischen terrestrischer und aquatischer Nahrungsaufnahme. Im Laufe der Datenaufnahme musste der Schwerpunkt jedoch auf den Vergleich zwischen fester und weicher Nahrung verlegt werden. Die für die Untersuchung zur Verfügung gestandenen juvenilen Tiere fraßen unter Wasser nicht. Die Affinität zu Wasser war bei den beobachteten juvenilen Tieren keineswegs so stark ausgeprägt wie bei ihren adulten Artgenossen.

1.1. Allgemeines zu *Shinisaurus crocodilurus* (Ahl, 1930):

1.1.1. Systematik:

Die chinesische Krokodilschwanzechse *Shinisaurus crocodilurus* wurde erstmalig von Ahl (1930) beschrieben. Zunächst als monotypisch eingestuft und als neue Art, Gattung und Familie beschrieben, wurde die Echse aufgrund des Fehlens von Ohröffnungen in Folge für einen Vertreter der Familie der Lanthanotidae gehalten (Nopsca, 1932). Untersuchungen des Schädels und der Beschaffenheit der Haut legten in weiterer Folge eine Verwandtschaft zu den Xenosauridae nahe (McDowell und Bogert, 1954). Weitere Untersuchungen zur Anatomie des Craniums und der cranialen Muskulatur wiesen jedoch darauf hin, dass *Shinisaurus* eine primitivere Spezies ist, und viele morphologische Unterschiede im Vergleich zu Xenosauridae aufweist (Hu et al., 1984; Rieppel, 1980; Wu und Huang, 1986). Die Ergebnisse der Untersuchungen festigten damit die Position von *Shinisaurus crocodilurus* als eigenständige und ursprüngliche Spezies innerhalb der Anguidae (Wu und Huang, 1986).

Direkte Vorfahren von *Shinisaurus crocodilurus* sind fossil bisher kaum gefunden worden. Die letzten Vorfahren von *Shinisaurus crocodilurus* sind *Dalinghosaurus longidigitus* aus der frühen Kreide (Evans und Wang, 2005), *Bahndwivici ammoskius* aus dem Eozän (Conrad, 2006) und *Merkurosaurus ornatus* aus dem unteren Miozän (Klembara, 2008). Diese Fossilien weisen viele Gemeinsamkeiten mit der rezenten Echse auf und bilden dadurch den Stamm der Shinisauria (Conrad, 2008; Conrad et al., 2011).

Mit diesen Funden wurde die geographische Ausbreitung stark ausgeweitet. Gegenwärtig ist *Shinisaurus* nur mehr in Asien zu finden, während *Bahndwivici* in Wyoming (USA), und *Merkurosaurus* in Tschechien (EU) gefunden wurden (Conrad, 2006; Klembara, 2008). Der Fund von *Dalinghosaurus longidigitus* stammt aus der Yixian Formation in China. Ein weiterer Fund (USNM PAL 540708) stammt aus der Green River Formation (Eozän) (Conrad et al., 2014).

Der Fund besteht zum Großteil aus fossilisierter Haut mit wenig knöchigem Anteil. Die Ähnlichkeit zu *Shinisaurus* und *Bahndwivici* ist groß. Es wird auch angenommen, dass USNM PAL 540708 ein Exemplar von *Bahndwivici* ist (Conrad et al., 2014). Beide, *Bahndwivici* und *Shinisaurus*, werden zur Familie der Shinisauridae gezählt

(Conrad, 2008). *Shinisaurus crocodilurus* ist jedoch der einzige rezente Vertreter der Familie der Shinisauridae (Conrad et al., 2014).

Shinisaurus zeichnet sich durch eine extrem lange missing lineage aus. Die beschriebenen Funde verkürzen diese zwar um etliche Millionen Jahre, dennoch scheint *Shinisaurus* seit langem, selbst für ein Reptil, unverändert. Die anatomischen Unterschiede zwischen *Bahndwivici* und dem rezenten Tier sind minimal. Die prämaxillare Region ist bei *Shinisaurus* kürzer und stumpfer. *Bahndwivici* weist zudem nicht einteilige Postorbitofrontale und deutlich mehr Zähne am Pterygoid auf. Außerdem sind geringe Unterschiede am allgemeinen Verhältnis des Schädels festzustellen. Die Gemeinsamkeiten überwiegen aber und betreffen nicht nur das Cranium sondern den gesamten postcranialen Habitus (Conrad, 2006).

Conrad (2008) schlägt vor, Shinisauria als basale Klade der Platynota zu klassifizieren. Platynota sind eine Abstammungsgemeinschaft der Anguimorpha, die Helodermatidae und Varanidae inkludiert (Conrad, 2008). Nach neuester Erkenntnis steht *Shinisaurus crocodilurus* in enger verwandtschaftlicher Beziehung zu *Lanthanotus borneensis* und *Varanus* (Conrad et al., 2011, 2014). Shinisauria sind somit eine Klade innerhalb der Goannasauria, einer Abstammungsgemeinschaft die enger gefasst ist als Platynota und nur Taxa inkludiert, die nähere Verwandtschaft zu *Varanus varius* aufweisen, als zu *Heloderma suspectum* (Conrad et al., 2011, 2014).

1.1.2. Morphologie:

Adulte Shinisauridae sind mittelgroße, robust gebaute Tiere (Ahl, 1930). Sie haben einen keilförmigen, massiven Schädel, mit einer kurzen, stumpfen Schnauze (Wu und Huang, 1986; Zhang, 1991; siehe Abb. 1). Der Schädel ist lateral abgeflacht und lateral und dorsal bzw. ventral betrachtet eher rechteckig. Das Cranium weist keine sichtbaren Ohröffnungen auf. Während das Tympanon bei sehr jungen Individuen noch erkennbar ist, wird es mit der Zeit von Schuppen verdeckt (Bever et al., 2005). Die pleurodonten Zähne sind gleichförmig und regelmäßig auf Maxilla, Mandibel und Pterygoid verteilt. Cranial und postcranial liegen größere Hautknochenplatten, sogenannte Osteodermata, auf, die relativ symmetrisch angeordnet sind und in weiterer Folge dem gesamten Körper bis zur Schwanzspitze mehrreihig aufliegen (Abb. 2). Cranial können sie gekielt, oder aber auch nicht gekielt sein. Der Schädel

geht in einen etwa gleich langen bzw. leicht längeren, röhrenförmigen Hals über (Zhao et al., 1999; siehe Abb. 1).



Abbildung 1: *Shinisaurus crocodilurus* (juvenil). Erkennbar sind die stumpfe Schnauze, das fehlende Tympanon und Osteodermata. Deutlich helle Farbgebung im Vergleich zu Adulttieren.

Die Osteodermata an Rumpf und Schwanz sind typischerweise gekielt und weisen je nach Position unterschiedliche Formen und Größen auf (Abb. 1). Dorsal sind sie am größten, lateral am Rumpf sind sie klein, in vielen Reihen angeordnet und variabel in der Form. Die Hautknochenplatten am Schwanz sind länglich, schmal und zweireihig angeordnet. Der Abstand derselben schmälert sich gegen Ende des Schwanzes (Ahl, 1930; Zhao et al., 1999; siehe Abb. 2).



Abbildung 2: *Shinisaurus crocodilurus* (juvenil): Erkennbar ist der unterschiedliche Aufbau der Osteodermata (cranial, dorsal, caudal) und der im Verhältnis sehr lange und feste Schwanz.

Im Verhältnis zum Torso ist der Schwanz sehr lang. Er ist muskulös und massiv gebaut, lateral abgeflacht und ähnelt in Form und Gestalt dem des namensgebenden Krokodils (Abb. 2). An der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz liegt die Kloake. Die Tiere weisen gut entwickelte Beine mit jeweils fünf Zehen an den Füßen auf. Die Zehen sind lang und mit langen Krallen versehen. Diese dienen dem Festhalten auf dem Untergrund (Zhao et al., 1999). Zum Schwimmen werden sie nicht verwendet. Die Tiere schwimmen in einer horizontalen Schlängelbewegung. Der Vortrieb wird durch den muskulösen Schwanz generiert. Die vorderen Extremitäten sind beim Schwimmvorgang eng an den Körper gedrückt, während die hinteren etwas weiter auseinander stehen. Bei der terrestrischen Fortbewegung liegt das Tier dem Boden eng auf.



Abbildung 3: *Shinisaurus crocodilurus* (adult). Erkennbar ist die intensive Rotfärbung auf den Seiten bis hin zur Schwanzspitze. Die typischen Streifungen an Auge, Kopf und Schwanz sind wie bei juvenilen Tieren.



Abbildung 4: *Shinisaurus crocodilurus* (juvenil): Erkennbar ist der, im Vergleich zum Rücken, deutlich hellere Bauch. Vereinzelt sind dunkle Schuppen zu sehen. Die Streifung am Schwanz ist auch auf der Unterseite vorhanden.

Adulte Tiere sind etwa dreißig bis vierzig Zentimeter lang. Die Farbgebung ist erdig mit dunkelbraunen bis grünen Farbtönen am Rücken. Seitlich weisen die adulten Tiere eine intensive Rotfärbung auf, der Bauch ist hell (Zhao et al., 1999). Markant sind die senkrechten und dunklen bzw. bunten Streifen an Kopf und Schwanz, sowie die sehr dunklen, größeren Flächen, die beidseitig an der Schulter und manchmal auch etwas dahinter zu finden sind. Die dunklen Streifen sind auch lateral am Rumpf auszumachen, jedoch schwächer ausgebildet (Zhao et al., 1999; siehe Abb. 3). Die Augen sind oval, haben gut ausgebildete Augenlider und runde Pupillen (Abb. 1, 3). Um die Augen sind mehrere sternförmig verlaufende Streifen zu erkennen. Die Tiere besitzen auch eine Nickhaut, die aufgrund ihrer stark ans Wasser gebundenen Lebensweise dem Schutz des Auges dient. An der Schläfe ist, nach oben hin abschließend, ein waagrechter dunkler Streifen zu erkennen. Unter diesem fehlt, wie bereits erwähnt, eine von außen sichtbare Ohrenöffnung. Mit Ausnahme der intensiven Rotfärbung sind alle beschriebenen Merkmale auch auf juvenile Individuen zu übertragen. Die senkrechten Streifen am Schwanz sind eher schwach ausgeprägt. Die Jungtiere sind laut Literatur in Summe etwas matter und deutlich schlichter gefärbt (Zhao et al., 1999).

Erkennbare Unterschiede in der Morphologie sind zu gering, um für taxonomische Veränderungen relevant zu sein. Differenzen betreffen die Färbung und leicht veränderte Schuppenanzahl (Zhao et al., 1999). Bestätigt wird die Untrennbarkeit der Populationen durch die große molekulare Ähnlichkeit der mitochondrialen und Mikrosatelliten-DNA von Individuen unterschiedlicher Herkunft (Huang et al., 2014; Ziegler et al., 2008). Vielmehr zeigt sich eine geringe genetische Diversität im Vergleich zu anderen Spezies, die ähnlich gefährdet sind oder in ähnlichen Habitaten vorkommen (Huang et al., 2014).

Auch ein Geschlechtsdimorphismus ist kaum oder gar nicht auszumachen. Die erkennbaren Unterschiede in der Färbung beziehen sich hauptsächlich auf die individuelle Variation. Männliche Tiere haben etwas weitere Scheitel und massivere Halsschuppen. Eine verlässliche Geschlechtsbestimmung nach rein morphologischen Gesichtspunkten ist nicht möglich. Sie ist lediglich über Sondierung zu bewerkstelligen (Ziegler et al., 2008).

1.1.3. Lebensraum und Lebensweise:

In freier Natur bewohnt *Shinisaurus crocodilurus* Landschaften mit kleinen, langsam fließenden Gewässern beziehungsweise Weihern, Tümpeln oder Pfützen. Idealerweise befinden sich diese Wasserstellen in ausgedehnten und schattigen, immergrünen subtropischen Laubwäldern, an anderer Stelle Nadel-Laub-Mischwälder, mit hoher Luftfeuchtigkeit und ganzjährig Wasser. Die Verbundenheit zu Wasser als Lebensraum und Rückzugsort ist bei juvenilen sowie adulten Individuen gegeben. (Huang et al., 2008, Huang et al., 2014; Van Schingen et al., 2014b; Zhao et al., 1999). Adulte Tiere verbringen jedoch längere Zeit im Wasser als juvenile (Bever et al., 2005). Die Vegetation ist dicht und schützt vor direktem Sonnenlicht (Huang et al., 2008, Van Schingen et al., 2014b; Zhao et al., 1999). Die Art ernährt sich terrestrisch hauptsächlich von Insekten und Würmern, aquatisch von Insektenlarven, kleinen Fischen und Kaulquappen (Bever et al., 2005).

Die Tiere verhalten sich eher unauffällig und liegen den Großteil des Tages reglos auf Ästen (Abb. 5) oder am Boden. Die Augen sind dabei oftmals geschlossen (Zhao et al., 1999). Die Spezies ist tagaktiv mit Aktivitätshöhepunkten in der Früh und am Abend (Zhang, 1991). Bei Gefahr oder Störung flüchten die Tiere ins Wasser und können dort bis zu zwanzig Minuten getaucht verbringen. Die Paarungssaison ist

zwischen Juni und August. In dieser Zeit sind die Tiere etwas aktiver. Die Kopulation findet im Wasser statt. Territorialität ist stark ausgeprägt, was häufig zu Paarungskämpfen führt. Verlorene Extremitäten und Teile des Schwanzes können, wenn auch nicht perfekt, wiedergebildet werden. Ein stark geöffnetes Maul und angespannte Körperhaltung sind als Drohgebärde zu verstehen. Im Winter verfällt *Shinisaurus crocodilurus* bei etwa 9°C für vier Monate in Kältestarre. Sie ist ovovivipar mit einer Tragzeit von etwa vier Monaten. In dieser Zeit sind die Weibchen inaktiv und fressen nicht. Im April beginnt die Legezeit. Die Jungtiere sind Nestflüchter. Die Reproduktions- und Überlebensraten sind gering. Die Tiere werden erst sehr spät, mit etwa drei Jahren geschlechtsreif (Zhao et al., 1999; Van Schingen et al., 2014a, 2014b).

Die Vorkommen von *Shinisaurus crocodilurus* begrenzen sich auf Karstgesteinsreiche, gebirgige und isolierte Regionen in Südchina (Provinz Guangxi) und Nordvietnam (Huang et al., 2008, Huang et al., 2014; Van Schingen et al., 2014a, 2014b). Die insgesamt acht Gebiete, in denen die Tiere vorkommen, haben eine geringe Gesamtfläche von etwa 450 km². Die einzelnen Populationen sind mit einer Distanz von mindestens 10 Kilometern voneinander getrennt und somit stark isoliert. Nur drei der Gebiete liegen in Naturschutzreservaten (Huang et al., 2014). Etwa 400 km trennen die vietnamesischen Vorkommen von den Vorkommen in China (Van Schingen et al., 2014a; Ziegler et al., 2008). In vielen Regionen Chinas, wo *Shinisaurus crocodilurus* zuvor vorgekommen ist, ist die Echse bereits ausgestorben. In den Habitaten mit der geringsten Dichte an *Shinisaurus* kommen auf einen Quadratkilometer etwa 2,08 Individuen (Huang et al., 2008).



Abbildung 5: *Shinisaurus crocodilurus* (juvenil). Erkennbar ist die Ruhestellung. Ein Großteil des Tages wird in dieser oder ähnlichen Positionen verbracht.

Diese stark isolierten Vorkommen begrenzen sich auf Regionen zwischen 200 und 1500 Metern Seehöhe. Die durchschnittliche Jahrestemperatur liegt bei etwa 19°C mit geringen Fluktuationen und einem jährlichen Niederschlag von über 2000 mm (zur Übersicht: Van Schingen et al., 2014b; Ziegler et al., 2008).

1.1.4. Gefährdung und Schutz:

Echsen sind stark von der Konstanz ihres Habitats abhängig und tolerieren Veränderungen eher schlecht. Sie gelten als wichtige Indikatoren für Schädigungen der Umwelt. Dies gilt besonders für eine so stark an bestimmte Faktoren angewiesene Spezies wie *Shinisaurus crocodilurus*. Neben geringen Temperaturschwankungen, dichter Vegetation und hoher Luftfeuchtigkeit, ist besonders das permanente Vorhandensein von Wasser essentiell für die Existenz dieser Echse. Die Umweltparameter, unter denen sich Populationen von *Shinisaurus crocodilurus* erhalten können, sind eng gefasst, was sie zu einem Habitatspezialisten macht (Huang et al., 2008, Van Schingen et al., 2014a, 2014b; Zhao et al., 1999; Ziegler et al., 2008).

Der Mensch ist der Hauptgrund für die starke Dezimierung dieser Art. Waren es in den siebziger und achtziger Jahren des letzten Jahrhunderts noch mehrere tausend Individuen, so werden aktuell weit weniger gezählt (zur Übersicht: Van Schingen et al., 2014a, 2014b; Ziegler et al., 2008). Van Schingen et al. (2014b) sprechen von derzeit nur noch 950 Individuen in China und 98 Tieren in Vietnam. Das sind bei weitem zu wenige Tiere, um eine stabile Weiterexistenz der Populationen auf natürlichem Weg zu ermöglichen (Van Schingen et al., 2014b). Der Mensch ist direkter wie indirekter Grund für das Aussterben von *Shinisaurus crocodilurus*. Direkt erfolgt die Dezimierung der Populationen, indem die lokalen Bewohner die Echsen zum Verzehr, zur Herstellung von Medizin oder für den illegalen Tierhandel einfangen. Indirekt erfolgt sie, indem Zerstörung von Lebensraum betrieben wird. Wie bereits beschrieben, braucht *Shinisaurus crocodilurus* dichte Vegetation mit Zugang zu Wasser. Plantagen für Gewürzpflanzen oder Tee, die damit zusammenhängende Abholzung der primären Vegetation, Regulierung von Gewässern, Entwässerung und Düngung, führen unweigerlich zu schwerwiegenden Veränderungen des Lebensraumes. Auch Kohleminen und die damit verbundene Zersplitterung des Lebensraumes durch neu angelegte Zu- und Abfahrtswege, sowie die Verschmutzung der Gewässer, tragen dazu bei (Van Schingen, 2014b).

Erschwerend kommen die hohe Sesshaftigkeit der Art, die späte Fruchtbarkeit, die hohe Sterberate, sowie die teilweise sehr kleinen Subpopulationen von zwanzig Tieren hinzu. Es erfolgt, auch wegen der großen Distanzen, keine Migration zwischen den Populationen und somit kein Genfluss. Auf lange Sicht könnte sich das

verheerend auf den Bestand der Populationen auswirken (Van Schingen et al., 2014a). Die IUCN Red List of Threatened Species listet *Shinisaurus crocodilurus* als EN, endangered (<http://www.iucnredlist.org/details/57287221/0>; April 2015). Programme zur Rettung der Spezies sehen absoluten Schutz, Aufklärung der regionalen Bevölkerung, Verbot des Handels, Unantastbarkeit der Habitate, Ausweitung der Naturschutzreservate und künstliche Zuchtprogramme an internationalen Institutionen vor. Programme zur Aussetzung von markierten Nachzuchten und Markierung von Wildtieren sollen helfen, den Bestand der Art aufrecht zu erhalten (Huang et al., 2008; Van Schingen et al., 2014a; Zhao et al., 1999; Ziegler et al., 2008).

1.1.5. Zucht und Haltung:

Obwohl *Shinisaurus crocodilurus* hohe Ansprüche an natürliche Habitate stellt, ist eine kontrollierte Zucht offenbar gut möglich. Die Tiere stellen keine besonders hohen Anforderungen an die HalterInnen. In Terrarien ist die Haltung von einem oder mehreren Tieren sehr gut möglich, sofern bestimmte Grundanforderungen erfüllt sind. Wichtig sind eine gleichmäßige Temperatur und Luftfeuchtigkeit, UV Licht und Wasser. Ideal wäre ein Paludarium mit ausgiebigen Wasser- und Landteilen. Die Ausmaße des Terrariums müssen in allen Richtungen Vielfache der Gesamtlänge des Tieres sein. Eine mehrmonatige Ruheperiode mit gesenkten Temperaturen ist für die Zucht erforderlich.

Unter der Leitung von Anton Weissenbacher züchtet das Aquarien-/Terrarienhaus im Zoo Schönbrunn erfolgreich *Shinisaurus crocodilurus* nach. Momentan (2015) befinden sich sechs adulte und fünf juvenile Tiere in dieser Einrichtung. Vier adulte Tiere werden in einem großen Schauterrarium in Gesellschaft von *Sacalia quadriocellata* (Geoemydidae, Testudines) und *Zacco platypus* (Cyprinidae, Cypriniformes) gehalten. Die Ausmaße des Paludariums betragen: L x B x H = 350 cm x 85 cm x 140 cm. Das Paludarium besteht hauptsächlich aus Wasserfläche und einigen Inseln. Die Tiere können zwischen Land und Wasser frei wählen.

Zwei adulte Tiere werden in einem kleineren Terrarium gehalten und dienen der Nachzucht. Ihr Terrarium hat die Ausmaße: L x B x H = 100 cm x 60 cm x 80 cm. Fünf juvenile Tiere werden in einem kleinen Terrarium gehalten. Die Ausmaße betragen: L x B x H = 60 cm x 40 cm x 60 cm. Alle Tiere werden mit Heimchen, die

adulten zusätzlich mit jungen Mäusen gefüttert. Mehrmalig am Tag werden die Terrarien mit Wasser besprüht um eine hohe Luftfeuchtigkeit von etwa 70 – 80% zu erreichen. Der Tag-/Nachtzyklus besteht aus 12 Stunden Licht- und 12 Stunden Dunkelperiode. Eine besondere Regulierung der Temperatur ist nicht notwendig.

Die Tiere des Zoos sind sehr fressfaul und müssen zum Fressen animiert werden. Die Gruppenhaltung der Jungtiere führt zu Fressneid und damit auf Dauer zu gesteigertem Appetit. Aus diesem Grund werden die Jungtiere nicht getrennt. Adulte und junge *Shinisaurus crocodilurus* sind sehr territorial und vertreiben Artgenossen mit Bissen. Sichtschutz und Ruhezeiten müssen verfügbar sein. Dennoch liegen vor allem die Jungtiere oftmals auch in Gruppen zusammen. Auch bei adulten Tieren ist regelmäßiger Kontakt zu beobachten. Im Gesellschaftsterrarium verfügen die Tiere über mehrere Inseln, viel Wasserfläche und genug Versteckmöglichkeiten, um Reibereien mit den anderen Terrarienbewohnern zu minimieren.

Das Handling muss mit Vorsicht erfolgen, da alle Tiere zu Bissigkeit und Wehrhaftigkeit neigen. Zur Warnung wird das Maul weit aufgerissen und die Körperspannung sichtlich erhöht. Die Bisse können schmerzhaft sein.

1.1.6. Forschung:

Rezenter Literatur zu *Shinisaurus crocodilurus* ist vorhanden und wurde, sofern Übersetzungen gefunden wurden, auch für diese Arbeit verwendet. Ein großer Teil der Literatur kommt aus dem asiatischen Raum. Arbeiten zu Ökologie, Diversität und Schutz gibt es von folgenden Arbeitsgruppen: Huang et al., Van Schingen et al., Ziegler et al.. Untersuchungen zur Taxonomie und Morphologie gibt es von Hu et al., 1984 und Zhao et al., 1999 und besonders von Conrad, 2006, 2008 und Conrad et al., 2011, 2014. Untersuchungen zur Osteologie gibt es von Bever et al., 2005, Conrad, 2004, Costelly und Hecht, 1971, Hu et al., 1984, Wu und Huang, 1986 und Zhang, 1991. Weitere Literatur ist - auch von einigen der bereits erwähnten AutorInnen - vorhanden, jedoch liegen nicht immer Übersetzungen in englischer Sprache vor. Somit konnte sie nicht zur Erstellung der hier vorliegenden Arbeit verwendet werden.

1.2. Schädelanatomie der Lepidosauria:

1.2.1. Schädelevolution:

Lepidosaurier haben einen abgewandelten, diapsiden Schädel (Abb. 6; Modified diapsid lizard). Im Vergleich zum ursprünglichen diapsiden Schädel, wie er rezent nur noch bei *Sphenodon punctatus* und *Crocodylia* zu finden ist, fehlt die untere Begrenzung zwischen Jugale und Quadratum (Hildebrand und Gaslow, 2004; Kardong, 2012; Schwenk, 2000; Westheide und Rieger, 2010).

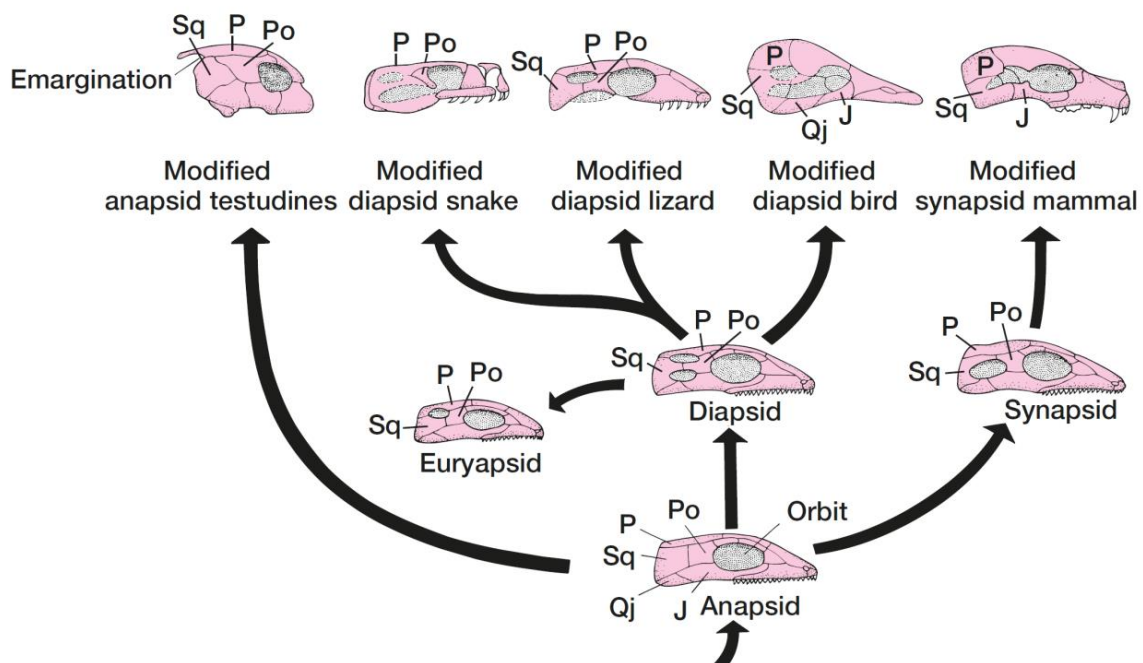


Abbildung 6: Der anapside Schädel tritt bei primitiven Amnioten auf. Zwei Hauptgruppen entwickelten sich unabhängig aus dem anapsiden Schädel - Diapsida und Synapsida (aus Kardong, 2012).

Schläfenfenster helfen Taxonomen unter anderem, phylogenetische Stammbäume der Tetrapoden zu beschreiben. Sie sind Öffnungen des Dermatocraniums. Frühe Amniota hatten zum Großteil Schädel ohne Schläfenfenster (anapsider Zustand). Erst in Folge treten Öffnungen auf. Diapside Schädel zeichnen sich durch zwei temporale Öffnungen aus, so etwa rezent bei *Sphenodon punctatus* und *Crocodylia*. Reduktionen der zwischen den Fenstern liegenden Bögen haben zum modifizierten

diapsiden Schädel geführt. Verschiedene Modifikationen findet man rezent bei Schlangen, Echsen und Vögel (Kardong, 2012; siehe Abb. 6).

Die Schädel der Synapsida zeichnen sich durch die Entstehung nur einer einzigen, der unteren temporalen Öffnung aus. Synapside Schädel findet man rezent nur bei Säugetieren (Abb. 6).

Der Bauplan des Schildkrötenschädels war lange Zeit strittig. Ursprünglich ging man von anapsiden Schädeln aus. Rezente Untersuchungen legen nahe, dass Schildkröten eine Schwestergruppe zu den Archosauria (Krokodile und Vögel) bilden und somit einen abgeleiteten diapsiden Schädel haben, bei dem es sekundär wieder zum Verschluss kam (Kardong, 2012; siehe Abb. 6). Tertiär wurde der Schädel wieder durch Einbuchtung (Emargination) geöffnet.

Die funktionelle Bedeutung der Schläfenfenster ist unklar. Der gängige Konsens ist die Entwicklung stärkerer Adduktoren und somit stärkerer Beißkraft. Die Fenster ermöglichen zum einen ein stärkeres Anschwellen des kontrahierten Muskels und zum anderen eine bessere Fixierung entlang der Ränder. Mit Sicherheit hatte die Entwicklung der Schläfenfenster jedoch keinen negativen Einfluss auf die Schädelstabilität (Kardong, 2012).

1.2.2. Schädelkinetik:

Schädelkinetik bezeichnet nur Bewegungen, die innerhalb des Schädels stattfinden, nicht das Öffnen und Schließen des Unterkiefers, oder Bewegungen des Viszeralapparates. Diese Bewegungen sind bei vielen Taxa eng mit der Nahrungsaufnahme verbunden, und bestehen aus der Bewegung des Oberkiefers, genauer des Oberkiefer-Gaumenkomplexes, gegenüber dem Neurocranium. Die Basis dieser Bewegung ist die getrennte Anlage des primären Kiefers gegenüber dem Neurocranium (Schwenk, 2000; Westheide und Rieger, 2010).

Unter Wirbeltieren haben sich zahlreiche Formen der Schädelkinetik entwickelt, wobei besonders Fische eine hohe Beweglichkeit aufweisen. Auch Sauropsida zeigen eine große Vielfalt an möglicher cranialer Kinetik. Schlangen und Vögel zeichnen sich durch hoch kinetische Schädel aus. Auf einige Echsen trifft das auch zu. Einzig Brückenechsen, Schildkröten und Krokodile sind ausnahmslos durch akinetische Schädel gekennzeichnet. (Kardong 2012; Westheide und Rieger, 2010).

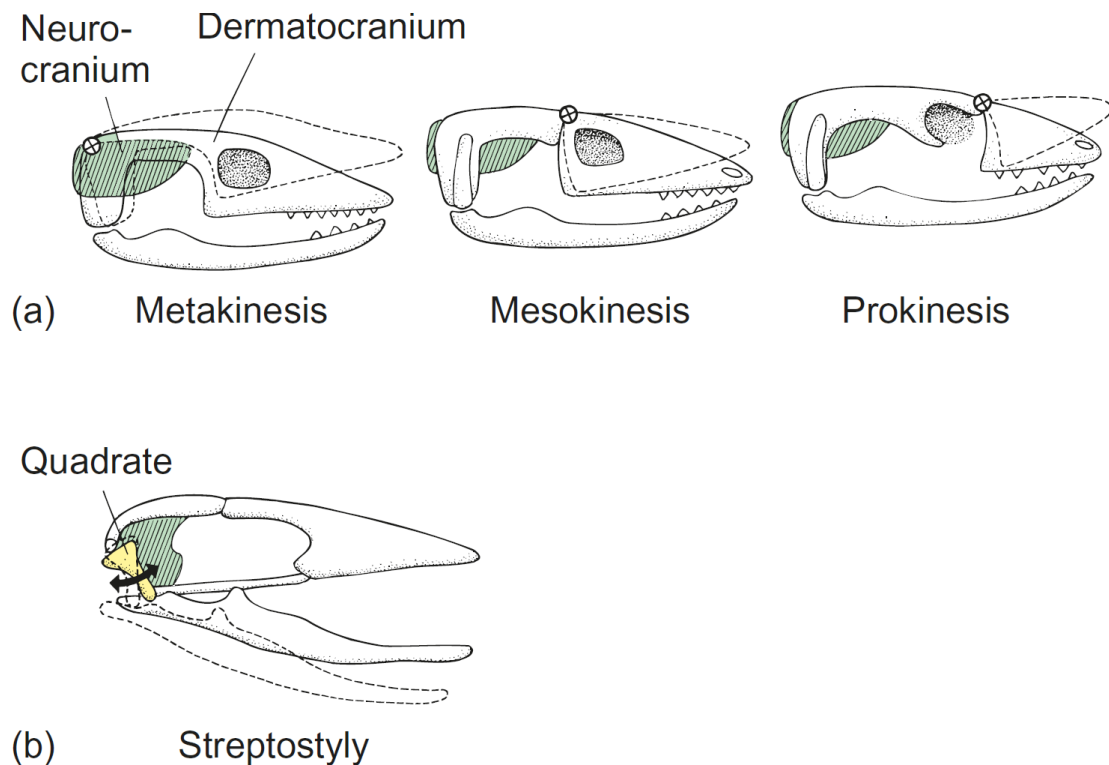


Abbildung 7: Craniale Kinetik bei Squamaten. a: Es gibt drei Formen der Schädelkinetik bei Squamata, die sich alle über ein Scharniergelenk ergeben. Dieses kann hinten am Schädel liegen – Metakinetik, hinter den Orbitae – Mesokinetik, oder vor den Orbitae – Prokinetik. b: Ist das Quadratum beweglich aufgehängt, spricht man von Streptostylie (aus Kardong, 2012).

Die Kinetik bei Schlangen und Echten wird durch ein transversales Scharniergelenk (transcranial joint) ermöglicht. Je nach Position dieses Gelenks werden unterschiedliche Formen der Kinetik möglich. Befindet sich das Gelenk hinten am Schädel, ermöglicht es die Rotation zwischen Neurocranium und Dermatocranium, man spricht von Metakinetik (Abb. 7a).

Befindet sich das Gelenk im Dermatocranium hinter den Augen, spricht man von Mesokinetik, die Bewegung des kompletten Gesichtsbereiches wird somit ermöglicht (Abb. 7a). Mesokinetik allein findet man rezent hauptsächlich bei Amphisbaenia und grabenden Echten.

Befindet sich das Gelenk vor dem Auge, ermöglicht es die Bewegung speziell der oberen Schnauzenhälfte. Man spricht von Prokinetik (Abb. 7a). Unter Squamaten haben vor allem Schlangen prokinetische Schädel.

Monokinetik ist das Vorhandensein einer einzigen Gelenks. Dikinetik oder Amphikinetik beschreibt das gleichzeitige Vorhandensein von Meta- und Mesokinetik, ein Zustand, der bei den meisten modernen Echten vorzufinden ist (Kardong, 2012).

Streptostylie bezeichnet die Beweglichkeit des Quadratum durch sein dorsales Gelenk zum Hirnschädel (Abb. 7b). Unter Squamaten sind die meisten Echten und Schlangen streptostyl (Kardong, 2012). Durch Schädelkinetik wird ein paralleles Ausrichten der Zähne beim Beißvorgang erreicht. Das Ausrichten der Zähne wird durch vier miteinander kooperierende Gelenke erreicht. Die Echse kann dadurch den Beißwinkel verändern. Ein Verlust der Beute durch Verdrängen oder Wegrutschen wird damit verhindert, die Beute bleibt fest zwischen den Zahnreihen fixiert (Kardong, 2012; siehe Abb. 8). Der Schädel von *Shinisaurus crocodilurus* ist streptostyl (Conrad, 2004).

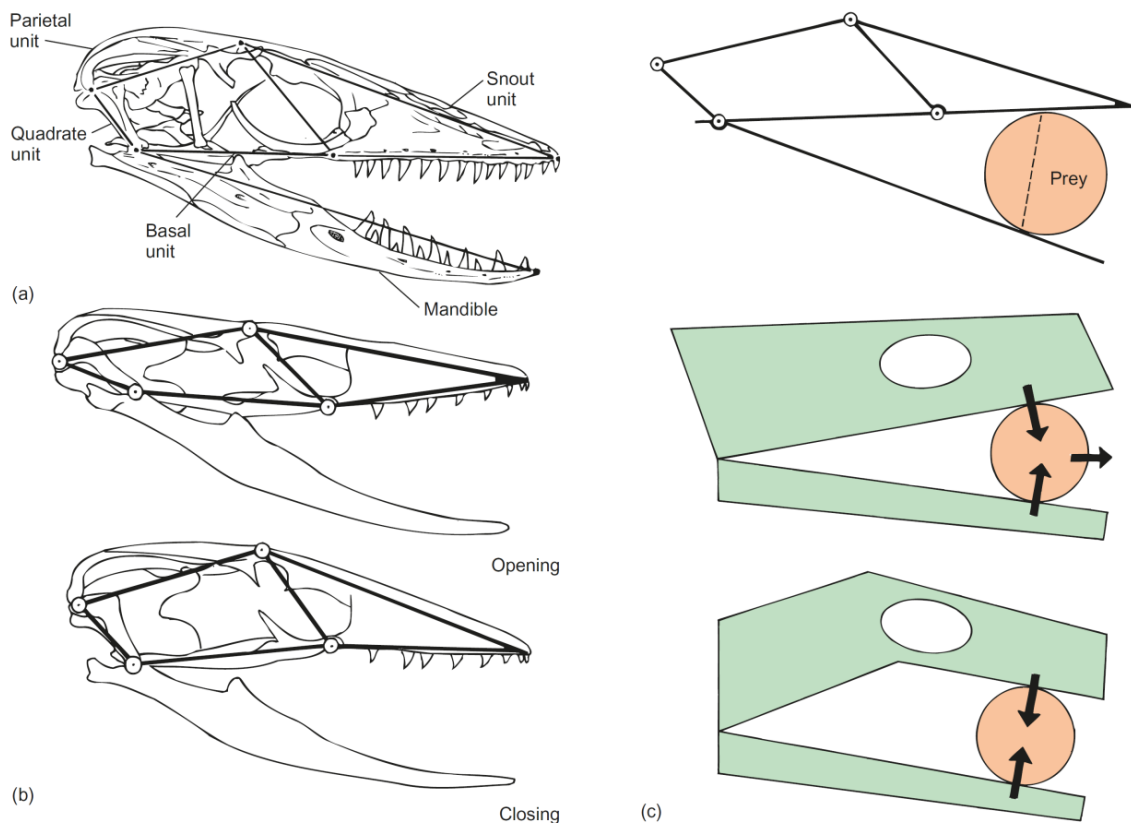


Abbildung 8: Funktion der Schädelkinetik bei Echten. Durch die Schädelkinetik wird ein genaueres Ausrichten der Zähne beim Zubeißen erreicht (rechts unten). Ohne Kinetik wird scherenförmig zubeißen (rechts Mitte). Ein Verlust der Beute ist wahrscheinlicher (aus Kardong, 2012).

1.3. Nahrungsaufnahme bei Squamata:

Die wichtigsten bei der Nahrungsaufnahme involvierten Elemente sind Schädel, Mandibel, Zähne, Hyoidapparat, damit verbundene Muskulatur, sowie Zunge und Sinnesorgane. Wenn vorhanden, unterstützen Zähne die Fixierung und Verarbeitung der Nahrung. Die weitere Manipulation, der Transport und der Schluckvorgang bei Squamaten, sind häufig durch den Einsatz des Hyoidapparats charakterisiert. Dieser ist zuständig für die weitere Fixierung und die Bewegung der Nahrung in Richtung Pharynx (Schwenk, 2000).

Sauropsida haben ein vielfältiges Nahrungsspektrum. Sie können omnivor, carnivor, insectivor oder herbivor sein. Ein Großteil der Arten sind visuelle Prädatoren, aber auch die Zunge, das Vomeronasalorgan, oder auch thermische Rezeptoren spielen nicht selten eine wichtige Rolle im Nahrungserwerb. Zunge, Kiefer und Zähne können je nach Spezies sehr unterschiedlich ausgebildet sein. Das Spektrum an Formen, Entwicklungen und möglichen Spezialisierungen ist groß (Nishikawa und Schwenk, 2001).

Mit Ausnahme der Chamäleons sind alle Schuppenechsen darauf angewiesen, in möglichst geringer Distanz zu ihrer Nahrung zu sein. Mögliche Strategien zur Realisierung des Nahrungserwerbs sind Spezialisierung auf immobile Beute, Lauerjagd oder aktive Bejagung.

Viele Spezies sind während des Nahrungserwerbs verwundbar. Poikilotherme Tiere sind zudem sehr davon abhängig, erfolgreich zu jagen. Lange, kostspielige Bejagung der Beute ist auf Grund der Physiologie wechselwarmer Tiere nur selten möglich. Häufig erfolgt der Nahrungserwerb mobiler Beute mittels „sit and wait“-Strategie. Das heißt, die Tiere sind Lauerjäger, wenn also die Beute in ihre Nähe kommt, schlagen sie mit einer schnellen Bewegung des Schädels in Richtung Beute zu. Aus diesem Grund sind solche Vorgänge oft nur mit speziellen Hilfsmitteln beobachtbar (Schwenk, 2000).

Die Nahrungsaufnahme mobiler Beute kann gegliedert werden in Visualisierung und Lokalisierung derselben. Im Anschluss muss die Beute überwältigt werden. Darauf folgt eine eventuelle Ausrichtung sowie Verarbeitung der Nahrung, anschließend wird geschluckt. Potentielle Nahrung wird instinktiv oder auch durch Erfahrung und Lernvorgänge erkannt.

Um die Nahrungsaufnahme im Detail zu betrachten, wird sie in einige Stufen oder Phasen aufgegliedert, die sich alle im Zusammenspiel der für die Funktion des Nahrungserwerbs wichtigen Elemente unterscheiden. Speziell die Bewegungsmuster von Ober- und Unterkiefer, Zunge und Hyoidapparat sind von Bedeutung. Diese Bewegungsmuster sind prinzipiell sehr stereotyp und können innerhalb des gesamten Stamms der Wirbeltiere beobachtet werden. Die typische Nahrungsaufnahme erfolgt somit intuitiv. Erfahrung kann jedoch eine wichtige Rolle in der Modulation und im Ausbau der Bewegungsmuster spielen. Unterschiedliche Beute erfordert häufig diverse Bewegungsmuster. Spezialisierung auf einen bestimmten Beutetypus ist bei Lepidosauriern selten, vielmehr sind Lepidosaurier in ihrer Beutewahl opportunistisch (Schaerlaeken et al., 2012).

Die Nahrungsaufnahme der Wirbeltiere lässt sich in mehrere Abschnitte unterteilen, die jeweils aus mindestens einem gape cycle bestehen (Tab. 1). Ein gape cycle bezeichnet die Sequenz des Öffnens und Schließens des Mauls. Diese Sequenz ist unterteilt in mehrere Phasen. Ein Fressvorgang besteht aus mehreren, aufeinander folgenden gape cycles (Schwenk, 2000).

Tabelle 1: Abschnitte der Nahrungsaufnahme (Schwenk, 2000).

capture	Die Annäherung und mechanische Aufnahme der Beute wird als prey capture bezeichnet. Ausführende Elemente sind der Ober- und Unterkiefer. Es ist ein kurzer, bei Erfolg einmaliger Vorgang, der meist ausschließlich aus fast open (FO) und fast close (FC) besteht (Tab. 2). Die Zunge und der Hyoidapparat spielen bei vielen Squamata eine wichtige Rolle. Jaw prehension beschreibt das Ergreifen der Beute durch die zahntragenden Kiefer. Es kommt vor allem beim Jagen größerer Beutetiere vor. Die Beute wird dabei mit der Spitze oder der Seite des Mauls ergriffen. Der Weitertransport erfolgt über die Zunge oder über Wurfbewegungen, welche die Trägheit der Beute nutzen. Letzteres wird inertial feeding genannt. Lingual prehension möglicher Beute kommt, außer bei Spezialisten, vor allem beim Jagen kleiner Beutetiere vor. Die sehr schnelle Protrusion von Zunge und Hyoidapparat ist für die linguale Nahrungsaufnahme notwendig. Die Spitze der Zunge ist ventral gerichtet, um die rauere Oberfläche der Zunge in Richtung Beute zu drücken. Das papillen- und drüsenreiche erste Drittel der Zunge wird für den Kontakt zur Beute verwendet. Das Beutetier bleibt meist an ihr haften. Das Rückziehen der Zunge ist - wie auch das Vorschnellen - ein schneller Prozess. Die Beute bleibt im Maul zwischen Gaumen und Zunge oder den beiden Kiefern hängen.
---------	---

	Vorhandene Zähne sind zur Fixierung der Beute notwendig. Der ganze Vorgang ist extrem schnell. Vor und direkt nach der capture sammelt die Zunge über Chemorezeptoren Information über die Beute.
processing	Die mechanische Zerkleinerung der Beute wird als processing bezeichnet. Nicht immer ist dieser Abschnitt vorhanden. Bedarf die Beute keiner Bearbeitung, tritt er nur verkürzt oder gar nicht auf. In ihrer reinsten Form ist processing eine Bewegung, die rein der Verarbeitung der Beute dient. Die Beute wird mit Hilfe der Zähne oder der Zunge mechanisch verändert. Bevor die Verarbeitung beginnen kann, muss die Beute ausgerichtet werden. Dies geschieht bei vielen Echsen mit Hilfe der Zunge. Involvierte Elemente sind der Ober- und Unterkiefer, die Zähne, die Zunge, der Hyoiapparat und das Palatinum bzw. Pterygoid. Häufig kommen fast alle Phasen eines gape cycles in mehr oder weniger stark ausgeprägter Form vor.
intraoral transport	Der intraorale Transport ist in seiner Funktion und Mechanik dem processing sehr ähnlich. Dieselben Elemente werden in diesem Abschnitt benötigt. Im Gegensatz dazu beschreibt der intraorale Transport in seiner Reinform ausschließlich die posteriore Bewegung der Beute in Richtung Pharynx. Diese wird durch inertial feeding oder durch posteriore Bewegungen der Zunge erreicht. Den wichtigsten Beitrag leistet, wie auch schon in der Verarbeitung, der Hyoidapparat. Dieser drückt die Beute gegen den Oberkiefer bzw. gegen das Palatinum oder Pterygoid, oder bewegt die Beute in Richtung Pharynx. Zusätzlich sammelt die Zunge Information über den Zustand und die Ausrichtung der Beute. Processing und intraoraler Transport kommen häufig in Kombination vor und sind dann schwierig voneinander zu unterscheiden.
swallowing	Durch den Hyoidapparat und die Zunge wird die Beute Richtung Pharynx transportiert. Passiert die Beute diesen, wird sie durch die Peristaltik des Ösophagus in Richtung Magen weiter transportiert.

Die Abschnitte aus Tab. 1 bestehen aus einem oder mehreren gape cycles. Diese können wiederum in SO (slow opening), FO (fast opening), FC (fast closing) und SC+PS (slow close + power stroke) gegliedert werden. Diese Phasen stellen eine zeitliche Abfolge im Vorgang des gape cycles dar. Wichtig ist anzumerken, dass das Auftreten oder Fehlen dieser Phasen von Spezies zu Spezies unterschiedlich sein kann. Sie kommen oft in kombinierter oder nahtlos überlappender Form vor, oder fehlen gänzlich (Schwenk, 2000, siehe Tab. 2).

Tabelle 2: Phasen eines gape cycles. Die einzelnen Phasen stellen eine zeitliche Abfolge dar (Schwenk, 2000).

SOI (slow open I) SOII (slow open II)	Der gape cycle wird von SO eröffnet. Dabei wird der Unterkiefer langsam abgesenkt. Zur selben Zeit wird der Hyoidapparat nach vorne geschoben. Während SOII erreicht die Zunge ihre antero-dorsalste Position in der Mundhöhle. Das Volumen der Mundhöhle ist zu diesem Zeitpunkt am geringsten. Weiters kann SOII auch der sensorischen Verarbeitung der Nahrung dienen. Informationen zu ihrem Zustand und ihrer Ausrichtung werden gesammelt.
FO (fast open)	Während FO wird das Maul sehr schnell bis zur, für den gape cycle, maximalen Öffnung aufgerissen. Zeitgleich erfolgt die postero-ventrale Bewegung des Hyoidapparats. Dadurch wird der Raum in der Mundhöhle vergrößert. Bei aquatischer Wasseraufnahme erzeugt diese Bewegung einen Unterdruck, der Wasser und damit die Beute rasch Richtung Pharynx bewegt. Gegen Ende der terrestrischen Nahrungsaufnahme wird die Beute durch die Zunge bzw. den Hyoidapparat posterior bewegt.
FC (fast close)	In dieser Phase wird das Maul bei andauernder, posteriorer Bewegung der Zunge sehr schnell geschlossen. Dies hat zur Folge, dass die Beute ergriffen wird. Die hohe Geschwindigkeit verhindert eventuelles Flüchten der Beute. Während der Manipulation bleibt die Beute durch die hohe Geschwindigkeit im Maul fixiert.
SC+PS (slow close + power stroke)	Der gape cycle kommt durch die letzte Phase SC+PS zum Abschluss. In dieser Phase wird das Maul wieder geschlossen und der Hyoidapparat wandert langsam in seine Ausgangslage zurück. PS dient der mechanischen Bearbeitung der Nahrung. Die beiden Kiefer werden fest aneinander gepresst. Bei capture wird die Beute eventuell getötet, bei manipulation eventuell mechanisch verformt.
stationary phase	Diese Phase ist die Ruhephase zwischen den einzelnen gape cycles. Sie kann mehr oder weniger stark ausgeprägt sein und ist bei Squamaten häufig.

2. Material und Methoden:

2.1. Material:

2.1.1. Systematische Stellung von *Shinisaurus crocodilurus* (nach Conrad et al., 2014):

Unterstamm:	Vertebrata
Klasse:	Reptilia
Ordnung:	Squamata
Unterordnung:	Sauria
Infraordnung:	Anguimorpha
Klade:	Shinisauria
Familie:	Shinisauridae
Gattung:	<i>Shinisaurus</i>
Art:	<i>Shinisaurus crocodilurus</i>

Wie beschrieben, ist die chinesische Krokodilschwanzzeidechse *Shinisaurus crocodilurus* der einzige rezente Vertreter der Familie der Shinisauridae. Fossile Vertreter gibt es aus den USA, Europa und Asien. Untersuchungen der Anatomie und Genetik sprechen für eine enge Verwandtschaft zu *Lanthanotus* und *Varanus* (Conrad, 2008; Conrad et al., 2011, 2014).

2.1.2. Tiere:

Die für diese Arbeit verwendeten juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* sind Nachzuchten aus dem Zoo Schönbrunn in Wien. Fünf juvenile Tiere im Alter von wenigen Monaten standen für die Untersuchungen der Nahrungsaufnahme zur Verfügung. *Shinisaurus* ist ovovivipar und bringt um die zehn Jungtiere zur Welt, die schon von Anfang an auf sich selbst gestellt sind (Zhao et al., 1999).

Die fünf Jungtiere wurden gemeinsam in einem Terrarium, ausgestattet mit Ästen, Kunststoffpflanzen, UV-Beleuchtung und einer Wasserfläche, gehalten. Eine Trennung der Tiere in diesem Alter ist nicht sinnvoll, da sie in Gefangenschaft

schwierige Fresser sind. Der Fressneid, der sich durch die gemeinsame Haltung bildet, unterstützt hier eine erfolgreiche Nachzucht.

Eine starke Territorialität ist den Tieren angeboren. In Ruhezeiten liegen sie oftmals zusammen auf Ästen. Dennoch ist die Territorialität immer dann zu beobachten, wenn die Tiere gefüttert werden. Besonders kräftige Individuen vertreiben durch Biss und Verfolgung ihre Mitbewohner.

Die Geschlechter waren zum Zeitpunkt der Untersuchung nicht bekannt. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt über Sondierung der Kloake. Für die hier vorliegende Untersuchung dürfte die Unbekanntheit der Geschlechter nicht von Bedeutung sein. Wie einleitend beschrieben ist der Geschlechtsdimorphismus bei *Shinisaurus crocodilurus* nicht stark ausgeprägt. Männliche und weibliche Tiere ähneln sich in Größe und Gewicht stark.

Im Schönbrunner Zoo werden sie grundsätzlich mit Heimchen gefüttert. Eine Hand voll Futtertiere wird in das Terrarium geworfen. Das Fressen wird nicht näher kontrolliert. Vor dieser Untersuchung wurden keine anderen Futtertiere verwendet. Die Tiere mussten erst mit anderen Futtertieren vertraut gemacht werden. Genauso mussten sie sich erst an die Anwesenheit von Futterschüssel, Kamera, Licht und beobachtender Person gewöhnen.

Wie vorangehend beschrieben, sind die Tiere territorial und vertreiben einander bei der Nahrungsaufnahme. Das Resultat ist eine nicht gleichmäßig verteilte Futtermenge. Nicht alle Tiere erbeuten gleich viel Nahrung. Besonders augenscheinlich wird das, wenn man sich die Maße und das Gewicht der fünf juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* vor Augen führt (Tab. 3). Der Unterschied zwischen dem größten und dem kleinsten Individuum beträgt im Gewicht fast 40%.

Tabelle 3: Maße und Gewicht der juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* aus dem Tiergarten Schönbrunn (Wien).

Tier	Gewicht	Schädel Länge	Schädel Breite	Schädel Höhe	Schwanzlänge	Gesamtlänge
1	30g	24mm	12mm	13mm	130mm	210mm
2	27g	23mm	12mm	13mm	120mm	200mm
3	24g	22mm	12mm	13mm	130mm	210mm
4	21g	20mm	10mm	12mm	120mm	190mm
5	19g	19mm	10mm	12mm	100mm	170mm

Im Laufe der Untersuchung zur Nahrungsaufnahme war es schwierig, mit freiem Auge festzustellen, welche Tiere am Versuch beteiligt waren und welche nicht. Erst durch die Messungen von Größe und Gewicht konnte festgestellt werden, dass nur die drei größeren Tiere (1, 2 und 3, laut Tab. 3) beim Fressen gefilmt wurden.

2.1.3. Futtertiere:

Für die Untersuchung wurden Heimchen und Regenwürmer verfüttert. Die Heimchen stellen harte, die Regenwürmer weiche Nahrung dar. Die Heimchen hatten eine Größe zwischen zehn und fünfzehn Millimetern, sowie einen Durchmesser von etwa drei Millimeter. Die Regenwürmer wurden vor der Fütterung in kürzere, in etwa den Heimchen entsprechende Stücke zerteilt.

2.1.4. Technische Hilfsmittel:

Die Tiere wurden gemeinsam in einem Terrarium mit den Ausmaßen: L x B x H = 60 cm x 40 cm x 60 cm gefilmt. Als Unterlage für die Futtertiere wurde zunächst ein Teller, später dann ein kleines Meterband verwendet. Durch die Verwendung des Meterbandes konnte eine laterale Ansicht beim Filmen gewährleistet werden. Außerdem verrutschte die Beute nicht so stark, sodass meist nur ein Versuch zur Nahrungsaufnahme notwendig war. Mit demselben Meterband wurden die Tiere vermessen. Eine handelsübliche Küchenwaage, Soehnle 66130 Food Control Easy, wurde zum Wiegen der Tiere verwendet.

Gefilmt wurde mit der Highspeedkamera Fastcam 1024 PCI der Firma Photron und der Steuerungs - Software Fastcam Viewer (PFV_v351_64bit). Als Objektiv wurde ein Makro Objektiv der Firma Nikon verwendet. Als Beleuchtung wurden die übliche UV-Lampe des Terrariums, sowie das Raumlicht verwendet.

Die Filme wurden mittels eines MATLAB Programms getrackt, das auf einer in MATLAB implementierten Digitalisierungs-Software von Ty Hedrick basiert (Hedrick, 2008). Weitere Analysen und Berechnungen wurden mit MATLAB Programmen, erstellt in MATLAB R2012b, durchgeführt, die von Dr. Christian Beisser und Dr. Patrick Lemell entworfen und von Dr. Christian Beisser programmiert wurden, und mir von ihnen dankenswerterweise zur Verfügung gestellt wurden. Diese Programme befinden sich gerade in Entwicklung und die Anwendung in dieser Diplomarbeit ist

unter anderem eine Testphase. Mit Microsoft EXCEL wurden die Ergebnisse in graphischer Form dargestellt, Die Verläufe der Grafiken wurden zur besseren Erkennbarkeit an ihren Minimalwerten gleichgesetzt. Außerdem wurden die jeweiligen Spitzen eines gape cycles für die Mittelwertkurven übereinandergelegt. Die Werte in den Tabellen 4 – 7 entsprechen den Realwerten aus den Einzelfilmanalysen.

Um die Anatomie des Schädels von *Shinisaurus crocodilurus* zu untersuchen, wurden Präparate aus dem Naturhistorischen Museum Wien ausgeliehen. Ein juveniles Exemplar (Inv.Nr. 40141) wurde mittels MicroCT (SkyScan 1173) gescannt, ein adultes Tier (Inv Nr. 16866) mit einem multi-slice helical CT (Siemens Somatom Emotion). Das Jungtier stammt aus dem Tierhandel und ist angeblich ein Wildfang aus Vietnam. Nach Angaben des Naturhistorischen Museums Wien, stammt das adulte Präparat aus Yaoshan Kwangsi in China. Es wurde über das Naturhistorische Museum in Peking erworben. Die Geschlechter sind in beiden Fällen unbekannt.

2.2. Methoden:

2.2.1. Anatomische Untersuchung:

Zur Untersuchung des Schädelskeletts und der Schädelmuskulatur mittels Mikro-Computertomographie (μ CT) wurde das juvenile Tier (Inv.Nr. 40141) in eine 1% Iod in 100% Ethanol - Lösung zur Kontrastierung des weichen Gewebes gelegt. Einen Tag vor dem Scan wurde das Präparat zur Reinigung in reinen Alkohol gelegt (Metscher, 2009). Das zur anatomischen Untersuchung verwendete Tier ist etwas jünger als die für die Analyse der Nahrungsaufnahme verwendeten Tiere. Der μ CT-Scan wurde am Institut für Paläontologie (Universität Wien) von Frau Dr. Cathrin Schwarz mit einem SkyScan 1173 durchgeführt. Die Voxelgröße betrug $16 \times 16 \times 16 \mu\text{m}$. Der CT-Scan des adulten Tieres (Inv Nr. 16866) wurde von Ass. Prof. Dr. Michaela Gumpenberger (Veterinärmedizinische Universität Wien, Klinische Abteilung für Bildgebende Diagnostik) mit einem multi-slice helical CT (Siemens Somatom Emotion) durchgeführt. Die Voxelgröße betrug $750 \times 750 \times 750 \mu\text{m}$. Die Bilder wurden mit Drishti visualisiert. Es wurden Schnappschüsse aus der dorsalen, lateralen und ventralen Ansicht des Schädelskeletts erstellt. Weiters wurde die craniale Muskulatur und die Muskulatur des Hyoidapparates mit Amira 5.6 visualisiert.

2.2.2. Bewegungsanalyse:

Drei der fünf *Shinisaurus crocodilurus* wurden für die Analyse der Bewegung während der Nahrungsaufnahme herangezogen. Gefilmt wurden die Tiere von lateral in ihrem eigenen Terrarium. Eine Trennung war nicht notwendig, da die Tiere, wenn überhaupt, niemals gleichzeitig an den angebotenen Futtertieren interessiert waren. Wie bereits erwähnt, wurden Heimchen und Regenwürmer verfüttert. Als Futterstelle wurde ein kleines Meterband verwendet. Dieses konnte für die spätere Filmauswertung auch als Größenmarker (bzw. Kalibrator) genutzt werden. Dadurch konnten einige laterale Aufnahmen gefilmt werden.

Um das Terrarium ausleuchten zu können, wurde es zu Beginn mit zwei Kaltlichtlampen der Marke COOLH Dedocool beleuchtet. Die Tiere konnten jedoch auch nach mehreren Durchläufen nicht an die starke Lichtquelle gewöhnt werden.

Somit wurden für die weiteren Filmaufnahmen die UV-Lampen des Terrariums verwendet. Glücklicherweise erwies sich, bei der gewählten Auflösung und Framerate, die Beleuchtung als ausreichend.

Gefilmt wurde mit einer Auflösung von 1024 x 512 Pixel und einer Geschwindigkeit von 500 Bildern pro Sekunde. In Summe wurden dreißig Videos gefilmt, achtzehn Videos davon waren auswertbar, je neun pro Beutetiertyp. Mittels der Software Photron Fastcam Viewer wurden die Gesamtfilme in einzelne, der Nahrungsaufnahme zuordenbare Abschnitte geschnitten, um eine leichtere Auswertung zu ermöglichen. Diese Kurzsequenzen stellen immer einen kompletten gape cycle dar. Somit wurden pro Beutetiertyp neun Filme von capture analysiert. Die Analyse des intraoral transports war umfangreicher. Pro Beutetiertyp wurden siebenundzwanzig Filmausschnitte ausgewertet, je neun vollständige gape cycles für ein frühes, ein mittleres und ein spätes Stadium der Transportphasen. Die frühen Stadien zeigen immer den ersten intraoral transport nach capture, die mittleren Stadien sind Aufnahmen aus dem Mittelteil, die späten Stadien zeigen den letzten intraoral transport vor dem Schlucken. Alle drei Stadien wurden jeweils einem Gesamtvideo entnommen. Die einzelnen Filmausschnitte, sowohl für Nahrungsaufnahme als auch Transportphasen, sind meist deutlich unter einer Sekunde lang, und somit nur einige hundert Einzelbilder groß. Die Auswahl der mittleren intraoral transports erfolgte subjektiv. Es wurden zentrale Bereiche gewählt, wo eine auffällige posteriore Bewegung der Beute zu sehen war.

Die Auswertung der Filme erfolgte mittels eines MATLAB Scripts. Um die Bewegungen zu analysieren, wurden die Tiere im Programm an ausgewählten Stellen markiert: Oberkiefer, Unterkiefer, Mundwinkel, Auge, Hyoid Marker, Hyoid, Transportmarker und Beute (Abb. 9). Die Auswertung der prinzipiellen Abläufe capture und intraoral transport richtet sich nach der aktuellen Forschung (zur Übersicht: Delheusy und Bels, 1999; Elias et al., 2000; Montuelle et al., 2012).

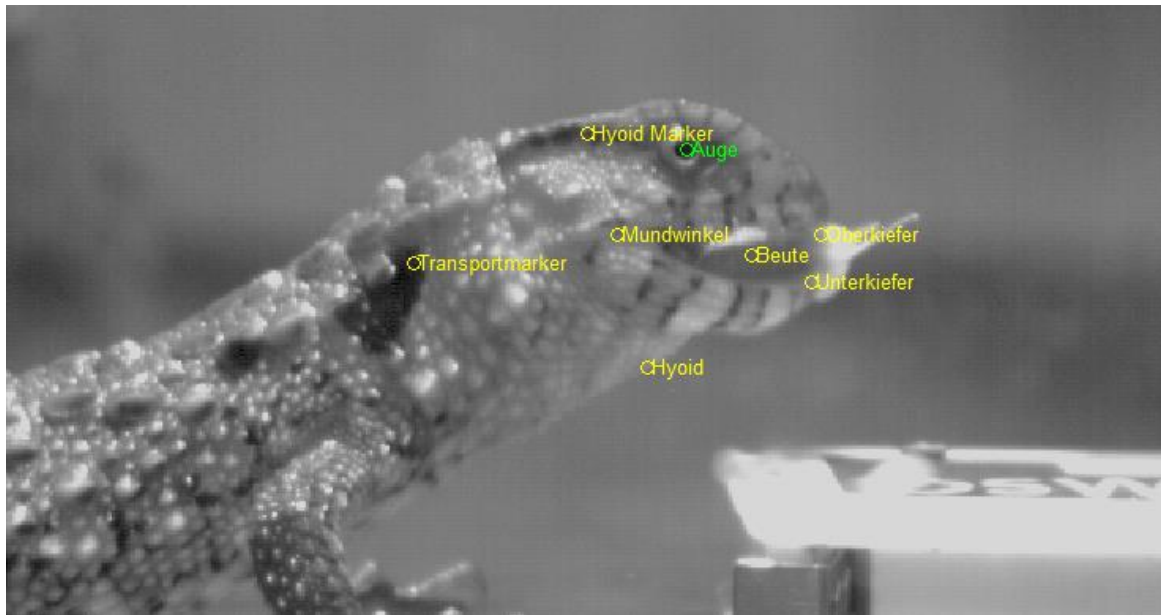


Abbildung 9: Darstellung, der für die Bewegungsanalyse bedeutenden Punkte anhand eines Einzelframes der Nahrungsaufnahme eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus*: Auge, Beute, Oberkiefer, Unterkiefer, Mundwinkel, Hyoid, Hyoid Marker und Transportmarker.

2.2.3. Rohdaten:

Zur Analyse der Nahrungsaufnahme wurden folgende Variablen mit Hilfe des MATLAB Scripts gemessen und analysiert:

- **Anzahl gape cycles:** Um zu ermitteln, wie viele gape cycles zur Verarbeitung des Heimchens bzw. des Wurms notwendig sind, wurde die Anzahl der Manipulationsbewegungen gezählt.
- **gape distance:** ist die Maulöffnungsweite in Millimeter. Als Bezugspunkte wurden die Marker *Oberkiefer* und *Unterkiefer*, jeweils die anteriore Spitze des Kiefers, verwendet. Die gape distance wurde als Verlauf sowie zu drei speziellen Zeitpunkten gemessen. Minimale gape distance zu Beginn und am Ende, maximale gape distance zum Zeitpunkt der maximalen Maulöffnung. Zusätzlich wurden die Geschwindigkeiten der Öffnung und des Schließens ermittelt. Ermittelt wurden die durchschnittliche und die maximale Geschwindigkeit der jeweiligen Phasen.

- **gape angle:** ist der Winkel der Maulöffnung in Grad. Als Bezugspunkte wurden die Marker *Oberkiefer* und *Unterkiefer* verwendet. Als Scheitelpunkt des zu messenden Winkels wurde der Marker *Mundwinkel* verwendet. Wieder wurden ein Verlauf und drei gesonderte Zeitpunkte gemessen. Minimaler gape angle zu Beginn und am Ende, und maximaler gape angle zum Zeitpunkt der maximalen Maulöffnung der jeweiligen Abschnitte. Die Geschwindigkeiten der Winkelveränderung entsprechen natürlich den Geschwindigkeiten, die schon bei gape distance ermittelt wurden.
- **hyoid depression:** ist die Bewegung des Hyoidapparates während der Nahrungsaufnahme. Als Marker wurden zwei Punkte verwendet. Der Punkt *Hyoid Marker* dient als Kontrollpunkt und befindet sich zentral auf der bei allen zur Untersuchung verwendeten Tieren vorhandenen Schläfenzeichnung. Der Marker *Hyoid* stellt den am meisten ventral liegenden Punkt des Hyoids dar. Eine Vergrößerung dieser Distanz bedeutet eine ventral bzw. rückwärts gerichtete Bewegung des Hyoidapparates. Eine Verkürzung dieser Distanz bedeutet eine dorsal bzw. vorwärts gerichtete Bewegung. Dabei wird die Zunge tief in die Mundhöhle, bzw. weit aus der Mundhöhle geschoben. Die Bewegung wurde als Verlauf gemessen.
- **grasp:** ist die ruckartige Bewegung von *Shinisaurus crocodilurus*, die zur Erfassung der Beute dient. Als Bezugspunkte wurden die Marker *Auge* und *Beute* genommen. Gemessen wurde die Bewegung als Verlauf, sowie die maximale und minimale Distanz. Zusätzlich dazu wurden die durchschnittliche und die maximale Geschwindigkeit der Beuteannäherung ermittelt.
- **transport:** ist die Bewegung der Beute während des intraoralen Transports. Als Bezugspunkte dienen die Marker *Beute* und *Transportmarker*. Gemessen wurde die Bewegung als Verlauf sowie durchschnittliche und maximale Geschwindigkeiten des Transports.
- **Mesokinetik:** vorhandene Mesokinetik wurde Anhand des Winkels der Achsen Endpunkt der Schläfenzeichnung – Auge und Auge – Schnauzenzeichnung gemessen (Abb. 10). Die Differenz zwischen Winkel zum Zeitpunkt der

maximalen Maulöffnungsweite und der minimalen Maulöffnungsweiten zu Beginn und am Ende der gape cycles stellen die Winkeländerung beim Öffnen und Schließen des Mauls am transversal joint dar.

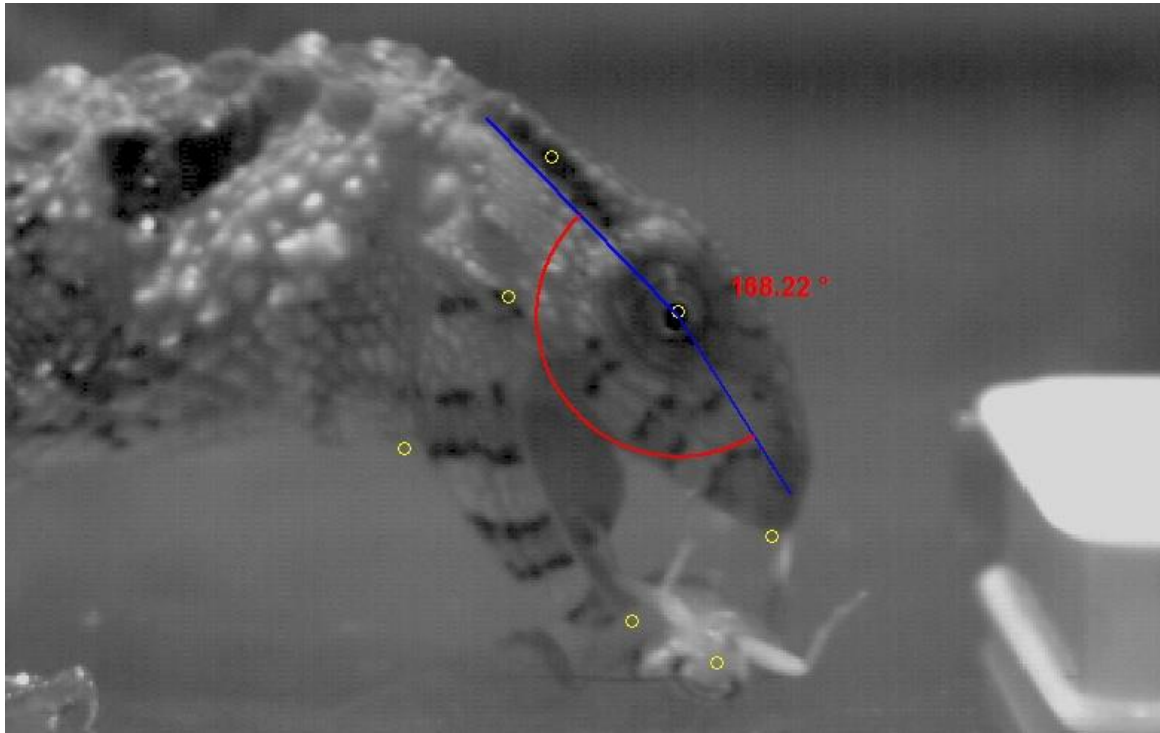


Abbildung 10: Darstellung, der für die Analyse der Mesokinetik notwendigen Achsen anhand eines Einzelframes bei maximaler Maulöffnung eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus*.

Mit Hilfe dieser Variablen lässt sich eine genaue Analyse der Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* durchführen. Der Vergleich der Erfassung und Verarbeitung von harter, mobiler, bzw. weicher, immobiler Nahrung ist in jedem Bereich möglich. Anpassungen an den jeweiligen Beutetypus sind anhand der Ergebnisse der Berechnungen feststellbar.

3. Ergebnisse

3.1. Anatomie des Schädelskeletts:

Im Umfang dieser Arbeit werden hier nur die für die Nahrungsaufnahme essentiellen Schädelelemente im Detail beschrieben. Grundsätzlich ist festzustellen, dass *Shinisaurus crocodilurus* einen relativ langen Schädel besitzt. In der lateralen Ansicht ist die Verbindung von Quadratum und Articulare zum primären Kiefergelenk deutlich zu erkennen. Die Temporalregion ist in etwa quadratisch. Die dorsale Begrenzung des unteren Schläfenfensters, bestehend aus Postorbitofrontale und Squamosum, senkt sich beim juvenilen Tier in Richtung caudal flach ab. Beim adulten Tier bleibt sie in Relation zum Frontale auf derselben Ebene. Das Schläfenfenster ist nach ventral hin offen. Die Schnauze ist kurz und relativ stumpf. Sie macht nur etwa ein Fünftel der Schädelgesamtlänge aus. Im Verhältnis zur Schädelregion ist die Gesichtsregion dieser Echse, trotz der kurzen, stumpfen Schnauze relativ lang. Die Ossifikation des Schädels ist schon weit fortgeschritten aber nicht abgeschlossen. Die typisch homodonten Zähne von *Shinisaurus crocodilurus* sind groß, scharf und rückwärts gewölbt. Sie sind pleurodont (Abb. 11; 12 und 13.).

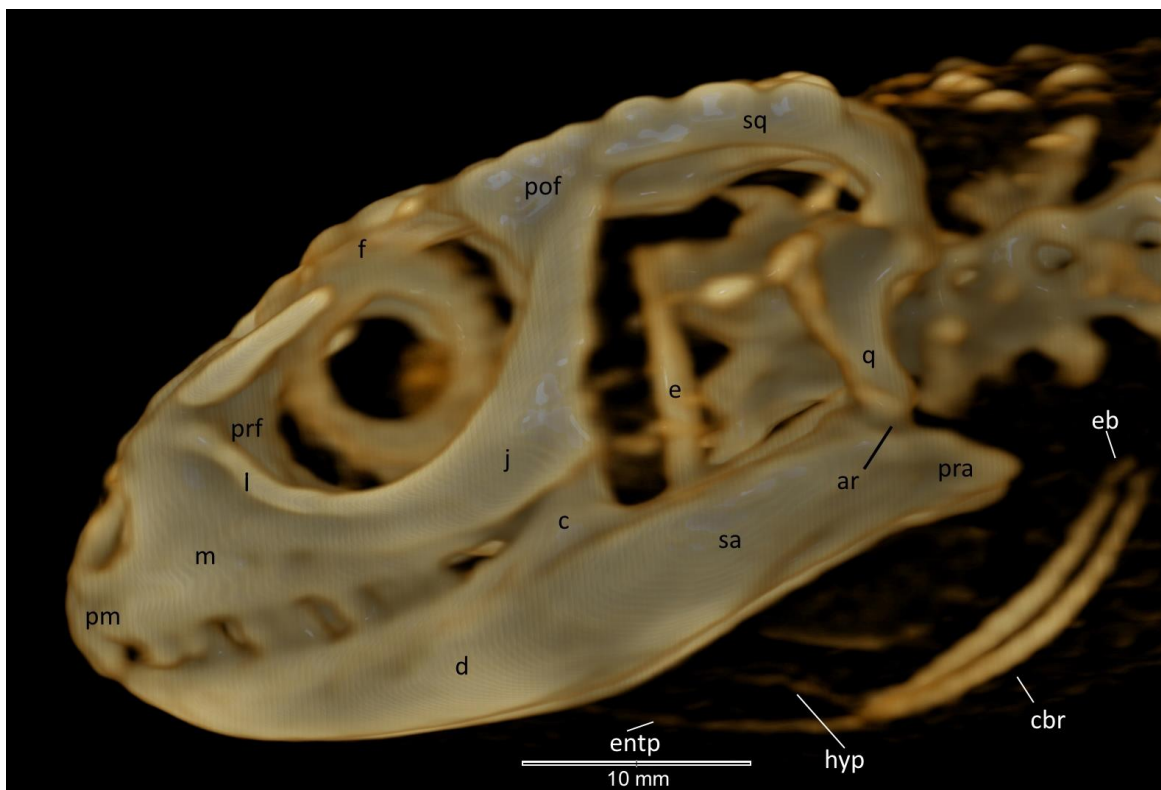


Abbildung 11: Laterale Ansicht von *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141 - juvenil, oben; Inv Nr. 16866 - adult, unten). c = Coronoid; cbr = Ceratobranchiale; d = Dentale; e = Epipterygoid; eb = Epibranchiale; entp = Entoglossaler Prozess; f = Frontale; hyp = Hypohyale; j = Jugale; l = Lacrimale; m = Maxillare; p = Parietale; pm = Praemaxillare; pof = Postorbitofrontale; pra = Praeartulare; prf = Praefrontale; pt = Pterygoid; q = Quadratum; sa = Surangulare; sq = Squamosum. Maßstab: 10 mm.

Zahntragende Elemente des Oberkiefers sind die Prämaxilla, Maxilla und das Pterygoid (Abb. 11; 12 und 13). Beim juvenilen Tier ist die Zahnreihe noch nicht geschlossen. Die Prämaxilla ist schmal, lateral kaum zu erkennen und umfasst nur die äußerste Spitze der Schnauze. Sieben Zähne, vom zentralen Zahn aus lateral jeweils drei, haben auf der schmalen Prämaxilla Platz. Sie sind etwas kleiner und schmaler als die Zähne der Maxilla. Die Maxilla ist groß und lateral stark abgeflacht. Der prominenteste Teil der Maxilla ist der zahntragende Abschnitt. Anterior reicht der zahntragende Teil der Maxilla fast bis zur Schnauzenspitze und hat ein stumpfes Ende. Das posteriore Ende ist spitz und reicht bis zentral unter das Auge. Nach dorsal verjüngt sie sich und hat eine entfernt trapezoide Form. Lateral über dem zahntragenden Bereich sind einige Foramina zu finden. Posteriore Foramina sind größer als anteriore. Die vorliegenden Maxillen tragen um die neun Zähne, manche noch nicht vollständig ausgebildet. Etwa sieben sind beim juvenilen Tier prominent ausgebildet. In der ventralen Ansicht ist zu erkennen, dass sie pleurodont sind. Sie wachsen aus der Innenseite der Maxilla heraus. Das untere Schläfenfenster ist nach ventral offen (Abb. 11, 12 und 13). Die oberen Kanten des Postorbitofrontale und Squamosum sind beim adulten Tier nach oben hin kammartig gewölbt und bilden somit den höchsten Punkt des adulten Schädels (Abb. 12, unten). Beim juvenilen Tier ist die Wölbung kaum bis gar nicht ausgebildet. Den höchsten Punkt des Schädels bildet das Parietale (Abb. 12, oben).



Abbildung 12: Frontale Ansicht von *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141 - juvenil, oben; Inv Nr. 16866 - adult, unten). c = Coronid; cbr = Ceratobranchiale; d = Dentale; entp = Entoglossaler Prozess; f = Frontale; hyp = Hypohyale; j = Jugale; l = Lacrimale; m = Maxillare; n = Nasale; pof = Praeorbitofrontale. Maßstab: 10mm.



Abbildung 13: Ventrale Ansicht von *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141 - juvenil, oben; Inv Nr. 16866 - adult, unten). bs = Basisphenoid; bsh = Basihyale; cbr = Ceratobranchiale; d = Dentale; eb = Epibranchiale; entp = Entoglossaler Prozess; hyp = Hypohyale; j = Jugale; m = Maxillare; pl = Palatinum; pm = Praemaxillare; pra = Praearticulare; pt = Pterygoid; sa = Surangulare. Maßstab: 10 mm.

Das Pterygoid besteht aus zwei medial separierten Teilen. Jedes Pterygoid ist dreistrahlig. Das Pterygoid ist länglich und schmal gebaut. Ventral verlaufen entlang des anterioren Strahls kleine, nach posterior gekrümmte Zähne. Ihre Ausbreitung erstreckt sich bis fast zur ersten lateralen Verzweigung des Pterygoids. Die Zähne am Pterygoid sind deutlich kleiner und stärker posterior gewölbt als die Zähne auf Prämaxilla und Maxilla. Pro Pterygoid finden sich bei Inv Nr. 40141 acht bis zehn Zähne (Abb. 13). Die Verbindungen zum Palatinum sind durch eine große, knorpelige Lücke gekennzeichnet. Auch die Verbindungen zum Basisphenoid zum Quadratum und zum Ectopterygoid sind lückenhaft. Sie bilden Gelenke, die eine Bewegung zulassen. Beim adulten Tier sind diese Lücken nicht zu erkennen. Vor allem Pterygoid und Palatinum bilden ein gemeinsames, fest verwachsenes Element (Abb. 13).

Der Unterkiefer von *Shinisaurus crocodilurus* ist massiv, robust und steif. Das zahntragende Element, das Dentale, überlappt weitläufig mit den daran anliegenden Elementen. Es macht beinahe die Hälfte der Mandibellänge aus und zieht sich bis zum Coronoid. Jedes mandibulare Element ist Träger von vierzehn bis fünfzehn Zähnen, wobei rechts zwölf und links zehn große zu sehen sind. Sie unterscheiden sich in Form und Größe nicht von den maxillaren Zähnen (Abb. 11 und 12).

Die Ossifikation des Hyoids ist beim juvenilen Tier nicht weit fortgeschritten. Bis auf die beiden Ceratobranchialen ist kein anderes Element mineralisiert (Abb. 11 und 13 oben). Im Gegensatz dazu, sind beim adulten Tier alle Elemente des Hyoids erkennbar. Die Unterscheidung vom Entoglossalen Prozess, den Hypohyalen, dem Basihyale und sogar den Epibranchialen ist möglich.

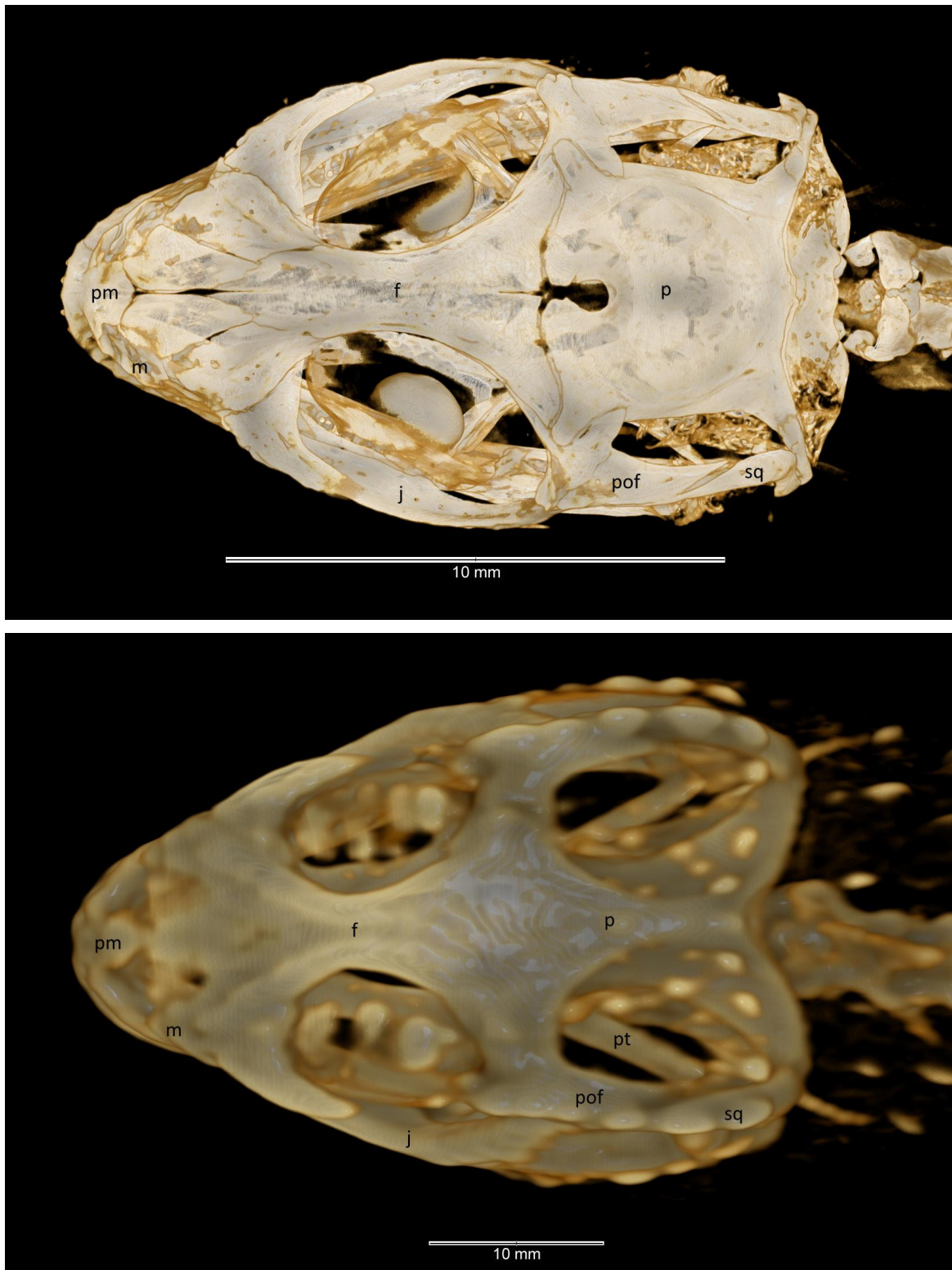


Abbildung 14: dorsale Ansicht von *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141 - juvenil, oben; Inv Nr. 16866 - adult, unten). f = Frontale; j = Jugale; m = Maxillare; p = Parietale; pm = Praemaxillare; pof = Postorbitofrontale; pt = Pterygoid; sq = Squamosum. Maßstab: 10 mm.

Der juvenile Schädel ist in Relation zu seiner Länge schmal. Im Bereich der Jochbeine unter den Orbitae ist der Schädel am breitesten. Durch die hohe Kompaktheit des hinteren Drittels wirkt er massiver. Die oberen Schläfenöffnungen sind schmal und rechteckig. Im Vergleich dazu sind die oberen Schläfenfenster des adulten deutlich größer und runder. Sie haben eine ovale Form. Das Parietale des juvenilen Tieres ist im Vergleich zu den restlichen dorsal sichtbaren Schädelementen, massiv und in seiner Form, wenn man von den Fortsätzen absieht, beinahe quadratisch. Die Suture zwischen Frontale und Parietale ist gekurvt, aber glatt. Die Öffnung des Parietalauges ist beim juvenilen deutlich zu erkennen (Abb. 14, oben). Die breiteste Stelle des adulten Schädels findet sich auf Höhe der Subangulare. Der Schädel ist von dorsal pfeilförmig und caudal deutlich breiter als rostral. Das Parietale wirkt verhältnismäßig schmal und mit den Fortsätzen hat es eine entfernt sanduhrförmige Gestalt (Abb. 14, unten). Weiters ist vor allem von dorsal aber auch von frontal (Abb. 12 und 14, unten) zu erkennen, dass große Teile des Schädels von verknöcherten Osteodermata überzogen sind.

3.2. Anatomie der Schädel- und Hyoidmuskulatur:

Die zur Nahrungsaufnahme wichtigsten Muskeln des Schädels werden hier vorgestellt. Nicht alle Muskeln konnten bei der Rekonstruktion identifiziert werden. Somit ist die Darstellung nicht komplett.

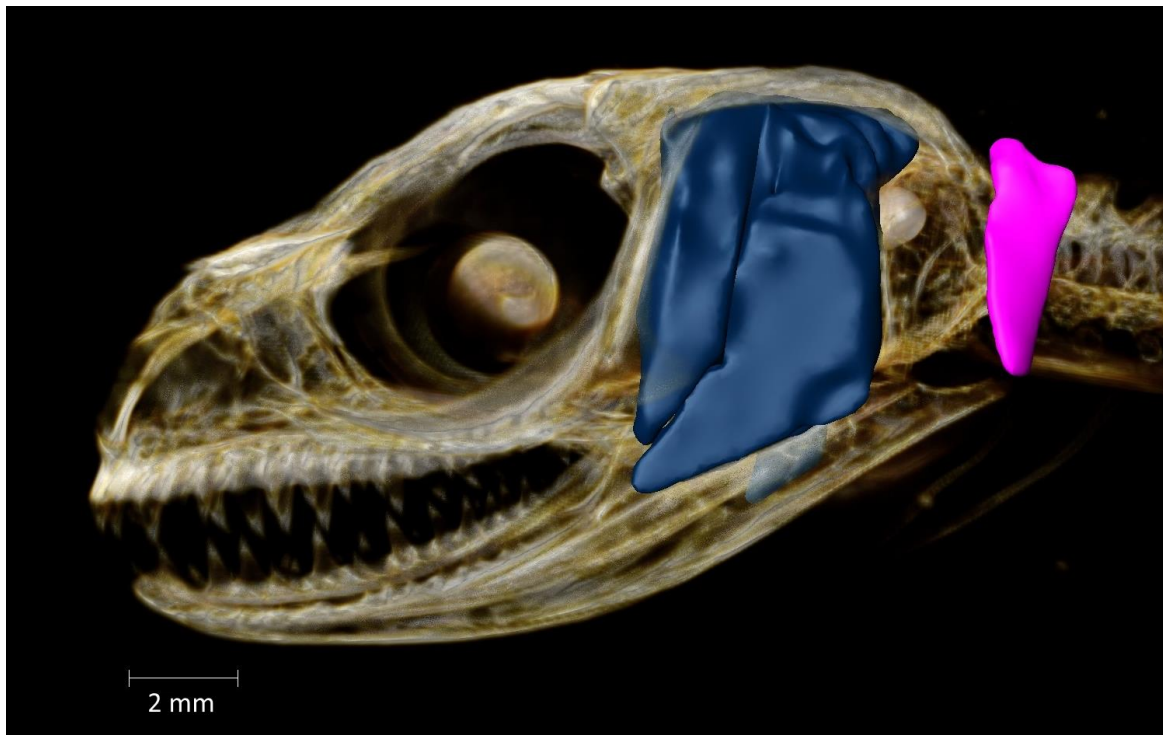


Abbildung 15: Adductor mandibulae externus (blau) und M. depressor mandibulae (rosa) eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141). Maßstab: 2 mm.

Der Adductor mandibulae externus (AME) ist ein sehr komplexes Muskelsystem, das hier nicht in die einzelnen Untermuskeln aufgegliedert wird. Das Muskelsystem ist sehr groß und lateral gelegen. Der dorsale Ansatz ist am Parietale und am oberen Schläfenfenster. Ventral reicht der Muskel bis zur Mandibula in die Nähe des Coronoids. Bei *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141) ist er massiv ausgebildet und überdeckt posterior zur Orbita beinahe die gesamte Temporalregion bis fast zum hinteren Ende des Schädels (Abb. 15). Der M. depressor mandibulae ist ein im Vergleich einfach gebauter Muskel der bei Inv Nr. 40141 dorsal an den hinteren Fortsatz des Parietale bzw. am Squamosum beginnt und bis zum retroarticular Fortsatz der Mandibel führt. Er dient dem Öffnen des Mauls durch Absenken des Unterkiefers (Abb. 15).

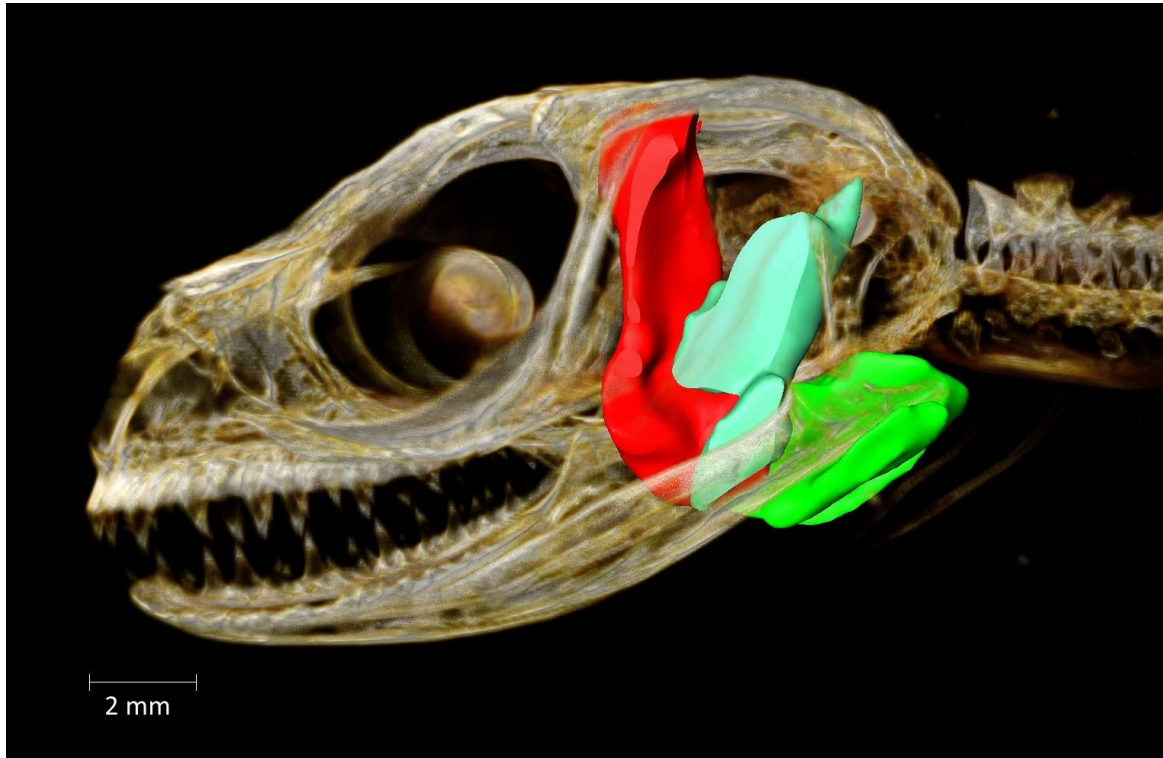


Abbildung 16: Adductor mandibulae internus bestehend aus M. pterygoideus (hellgrün) und M. pseudotemporalis (rot) und Adductor mandibulae posterior (grün) eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141). Maßstab: 2 mm.

Der Adductor mandibulae internus (AMI) besteht aus zwei Muskeln, M. pterygoideus und M. pseudotemporalis. Der M. pterygoideus ist ein großer Muskel, der beim vorliegenden Präparat vom Pterygoid zum hinteren Teil der Mandibel führt. Dort setzt er lateral und zum Teil medial an. Von den internen Adduktoren ist er der massivste. Der M. pseudotemporalis beginnt dorsal am Parietale und anterior am oberen Schläfenfenster und führt nach ventral bis zur inneren Seite des Unterkiefers. Er liegt medial vom AME und ist deutlich kleiner als dieser. Er überdeckt nur etwa die Hälfte der Temporalregion. Der A. mandibulae posterior (AMP) führt dorsal vom Quadratum bis zur medialen Seite der Mandibel und überdeckt somit die andere Hälfte der Temporalregion (Abb. 16).

Die bisher beschriebenen Adduktoren (Abb. 15 und 16) dienen dem Schließen, bzw. Öffnen des Mauls. Sie bilden in Summe ein mächtiges Muskelsystem, welches die Aufgabe hat, die Mandibel an die Maxilla zu drücken.

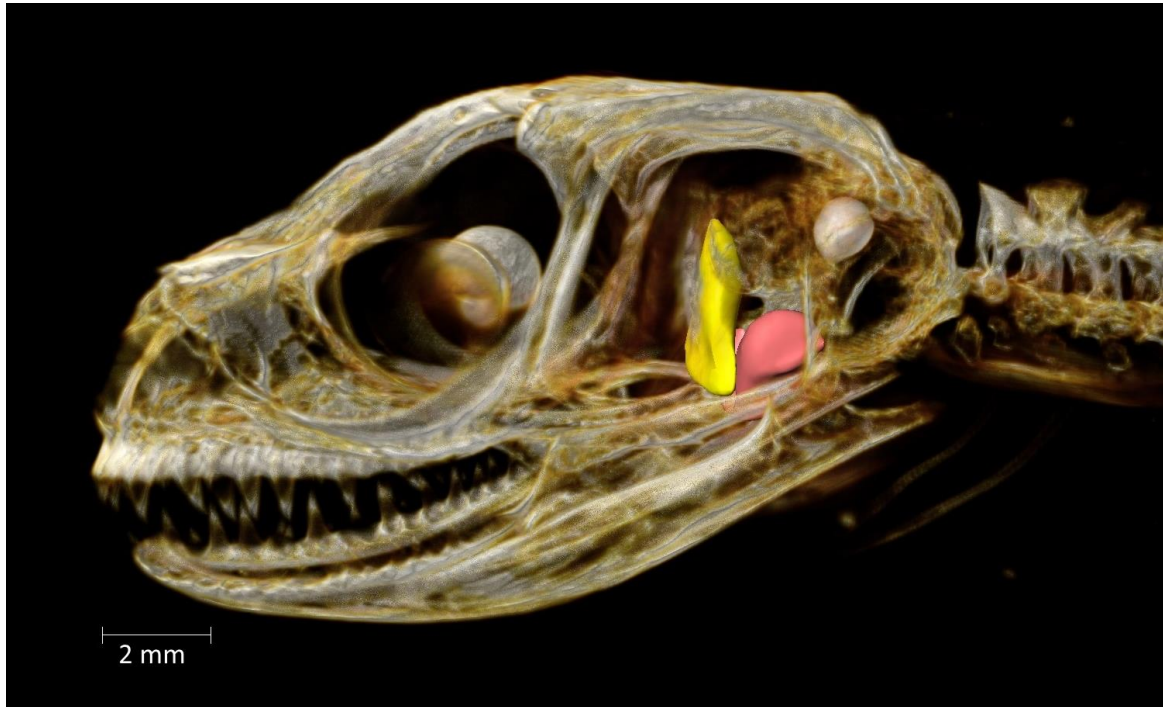


Abbildung 17: Constrictor internus dorsalis eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141). M. levator pterygoidei (gelb) und M. protractor pterygoidei (rosa). Maßstab: 2 mm.

Der Constrictor internus dorsalis besteht aus dem M. levator pterygoidei und dem M. protractor pterygoidei (Abb. 17). Er liegt tief im Schädel. Der Levator beginnt an der Unterseite des Parietale und führt bis zum namensgebenden Pterygoid. Der Protractor setzt dorsal an der Unterseite des Neurocraniums an und führt ebenfalls zum Pterygoid. Im Vergleich zu den anderen hier beschriebenen Muskeln und Muskelgruppen von *Shinisaurus crocodilurus* sind sie wenig prominent ausgebildet.

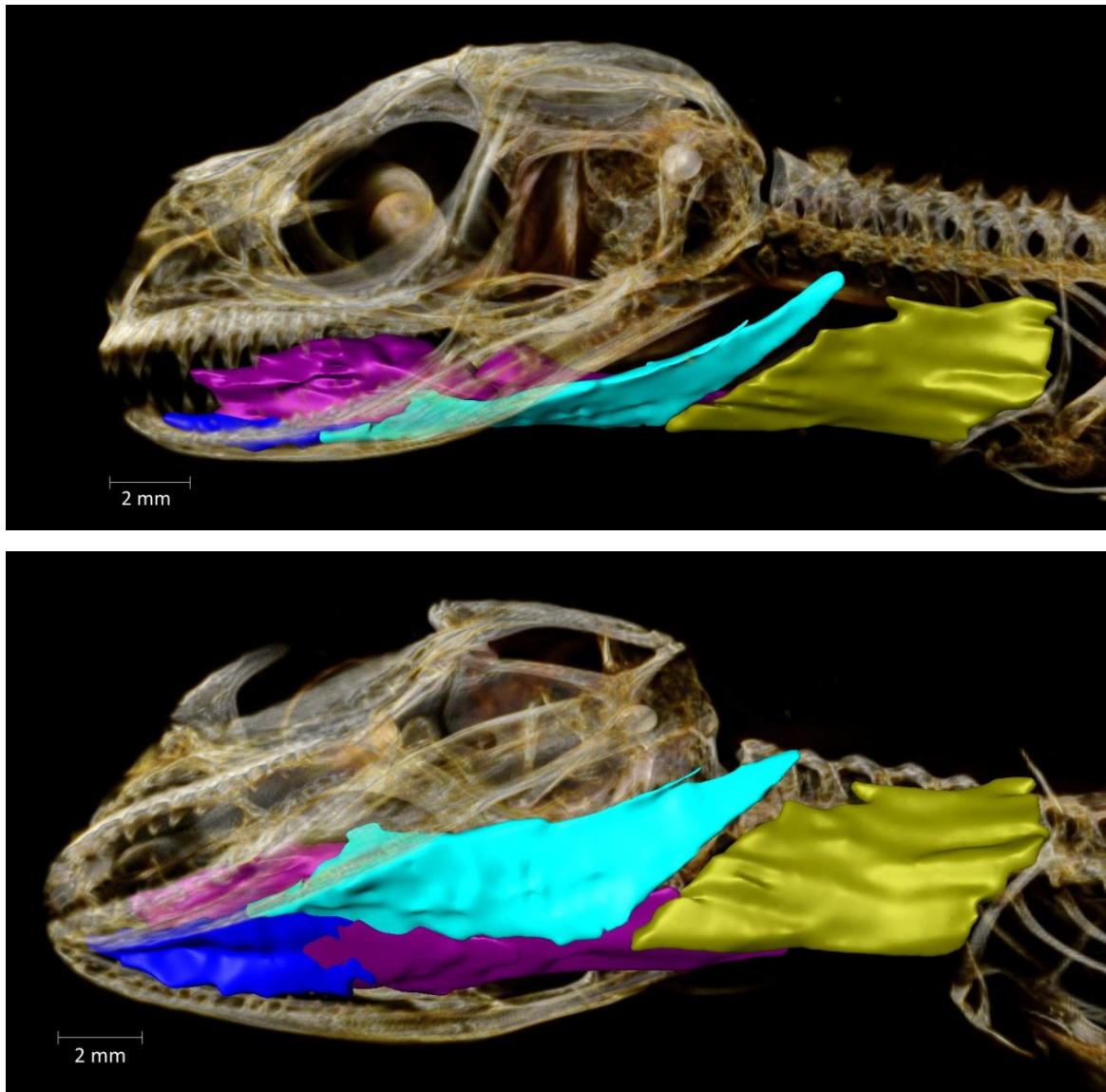


Abbildung 18: Zunge (violett), M. genioglossus (blau) und Hyoidmuskulatur eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* (Inv Nr. 40141) von lateral (oben) und lateroventral (unten). Die Hyoidmuskulatur besteht aus M. mandibulohyoideus (türkis) und M. sternohyoideus (gelb). Maßstab: 2 mm.

Die Zunge von *Shinisaurus crocodilurus* reicht von der Mundhöhle bis zum Pharynx. Sie ist ein recht mächtiges und komplexes Element aus vielen Muskeln, auf die hier nicht im Einzelnen eingegangen wird (Abb. 18). Sie wird vom entoglossalen Fortsatz getragen. Die Zungenspitze ist leicht gegabelt und im lebenden Tier dunkel. Der Großteil der Zunge liegt um den entoglossalen Fortsatz und ist rosa. Der M. genioglossus dient der Protraktion der Zunge. Die analysierte Hyoidmuskulatur besteht aus zwei mächtigen Anteilen. Anterior des Ceratobranchiale liegt der M. mandibulohyoideus. Dieser zieht von der Mandibel bis zum Ceratobranchiale. Bei

Kontraktion zieht er den Hyoidapparat nach vorne. Posterior zum Ceratobranchiale liegt der M. sternohyoideus. Dieser zieht vom Sternum ebenfalls zum Ceratobranchiale. Bei Kontraktion zieht dieser Muskel den Hyoidapparat nach posterior. Beide Muskeln sind prominent ausgebildet. Andere Muskeln des Hyoidapparates konnten nicht genau unterschieden werden (Abb. 18).

3.3. Kinematische Analyse:

Die vorliegenden Ergebnisse sind die durchschnittlichen Werte und Standardabweichungen aus jeweils neun analysierten Videoaufnahmen pro Futtertier. Zur besseren Übersichtlichkeit und Vergleichbarkeit werden alle Verläufe zusammen dargestellt. Unterschiede oder Gemeinsamkeiten sollen somit auf den ersten Blick erkennbar sein. Die Verläufe in den vorliegenden Grafiken wurden an ihren minimalen Werten gleichgesetzt um bessere Vergleichbarkeit zu erreichen. Weiters wurde zu jedem Verlauf ein point of alignment (POA) gewählt, der alle Verläufe anhand der maximalen gape distance ausrichtet. Reale Zahlen sind in den Tabellen 4 (capture), 5 (intraoral transport früh), 6 (intraoral transport mitte) und 7 (intraoral transport spät) zusammengefasst.

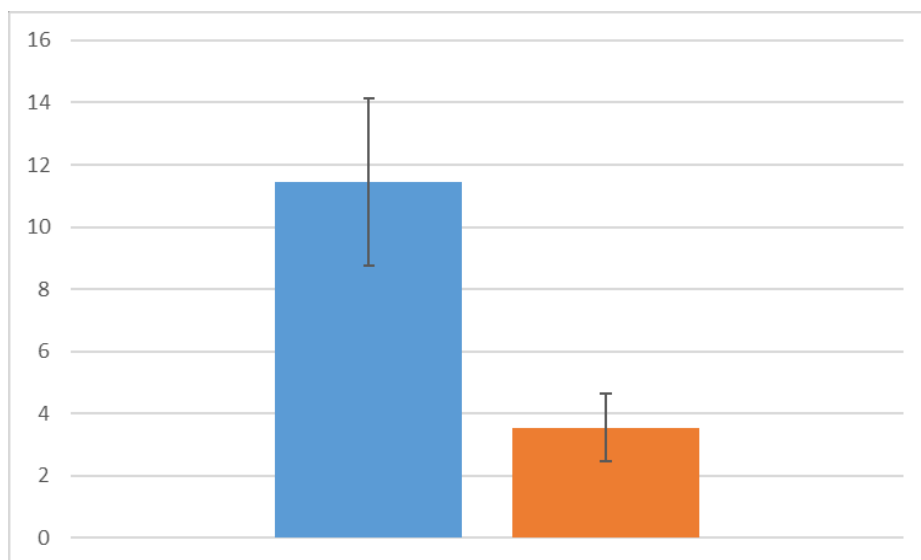


Abbildung 19: Durchschnittliche Anzahl und Standardabweichung der gape cycles bei juvenilen *Shinisaurus crocodilurus*. Futtertiere: Heimchen (blau) und Wurm (orange). N=9

Pro Nahrungsaufnahme waren beim Fressen von Heimchen im Durchschnitt etwas unter zwölf gape cycles notwendig, bis die Beute geschluckt wurde. Diese gezählten gape cycles beinhalten processing und intraoral transport der Beute. Capture und swallowing wurden hier nicht mitgezählt.

Signifikant weniger gape cycles waren beim Fressen von Würmern notwendig. Im Durchschnitt waren unter vier gape cycles zum Fressen eines Wurms ausreichend (Abb. 19).

Der Fressvorgang von *Shinisaurus crocodilurus* besteht aus drei Bereichen: capture, intraoral transport und swallowing. Die kinematische Analyse dieser Arbeit widmet sich der Betrachtung von capture und intraoral transport. Reines processing ist bei dieser Analyse kaum vorgekommen, sondern fast ausschließlich in Kombination mit intraoral transport.

3.3.1. Grasp:

Grasp bei *Shinisaurus crocodilurus* begann mit der visuellen Ortung der Beute. Hierfür war es notwendig, dass die Beute aktiv war, um von der Echse wahrgenommen zu werden. Komplett inaktive Beute wurde selten angenommen. Die Echse näherte sich der Beute und blieb in einer Distanz von wenigen Zentimetern vor der Beute stehen. In den meisten Fällen folgte eine Protrusion der Zunge, um eine chemische Ortung der Beute durch den vomeronasalen Sinn zu ermöglichen. Die Echse näherte sich mit meist leicht geöffnetem Maul der Beute. Die vorderen Gliedmaßen wurden gestreckt, um den Kopf über die Beute empor zu heben. Anschließend ließ sich *Shinisaurus* nach vorne fallen, wobei sich das Maul zu öffnen begann. Die maximale gape distance wurde erreicht noch bevor die Beute berührt wurde. Die Mandibel geriet in beinahe allen Fällen zuerst in Kontakt mit der Beute und dem Untergrund. Im Anschluss fiel die Maxilla auf die Beute und der Unterkiefer wurde durch die Adduktor-Muskulatur geschlossen. Es folgte ein fester Biss, der eine primäre Beschädigung der Beute hervorrufen sollte. Bei der Fütterung von Heimchen und Würmern wurden keine weiteren Bewegungen, etwa Totschütteln der Beute, beobachtet.

Die Zunge spielte bei capture außer zur Ortung der Beute keine Rolle. Erkennbar war, dass sie retrahiert wurde, sobald die Spitzen von Unter- und Oberkiefer die Beute berührt haben. Das weiche Gewebe wurde nach posterior gezogen. Selten kam es bei capture zum Kontakt von Beute und Zunge.

Das Ergreifen der Beute geschah bei juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* rein durch jaw prehension. Capture bestand im Wesentlichen aus einer Öffnung und einer Schließung des Mauls. Die Bewegung des Öffnens und Schließens des Mauls waren extrem schnelle Prozesse, die mit freiem Auge nicht im Detail beobachtbar sind. Die Mesokinetik, bedingt durch die bewegliche Vergelenkung von Parietale und Frontale, wurde auch gemessen. Eine detaillierte Analyse und damit die Feststellung

möglicher Unterschiede bei capture zweier unterschiedlich beschaffener Beutetiere erfolgte durch die kinematische Untersuchung von capture, die in Folge für die Mittelwertkurven beschrieben wird.

Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* - Ergebnisse

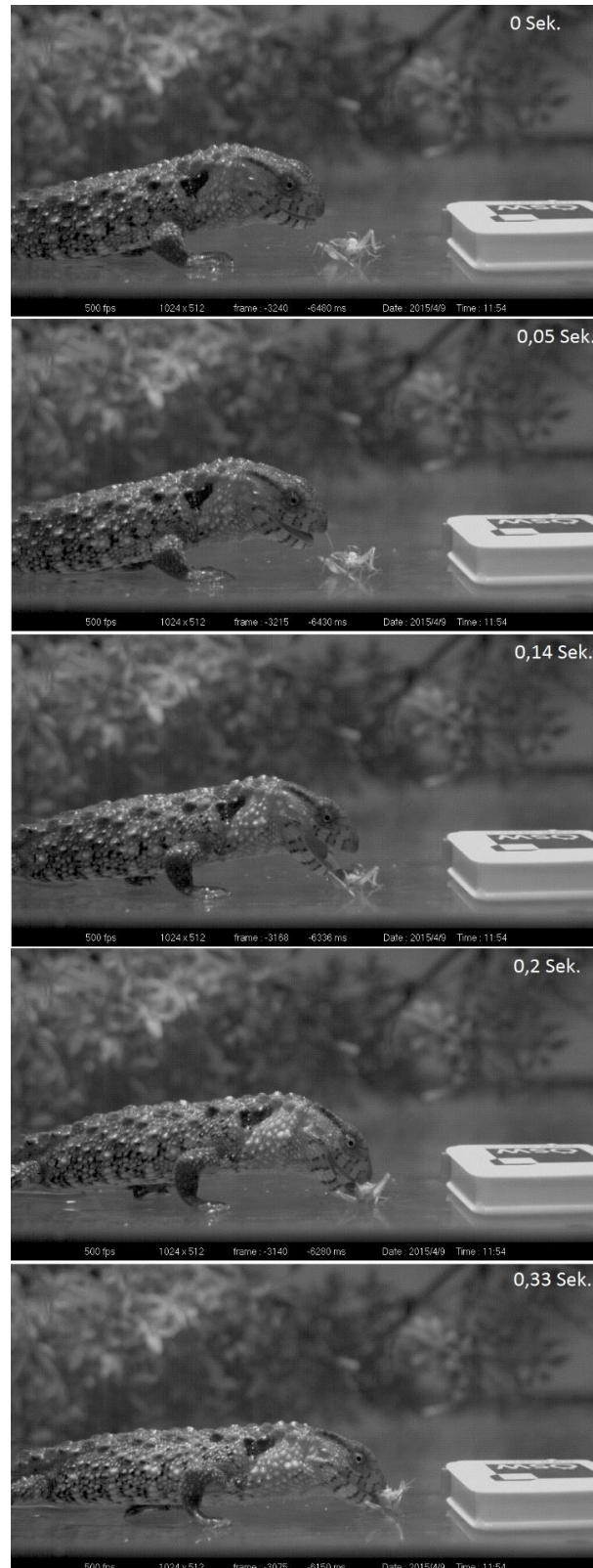


Abbildung 20: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* während der capture eines Heimchens. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), Beginn FO (0,05 Sek.), max. gape und Beginn FC (0,14 Sek.), Beginn SC (0,2 Sek.), Ende SC+PS (0,33 Sek.).

Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* - Ergebnisse



Abbildung 21: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) eines juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* während der capture eines Regenwurms. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), Beginn FO (0,04 Sek.), max. gape und Beginn FC (0,11 Sek.), Beginn SC (0,17 Sek.), Ende SC+PS (0,2 Sek.).

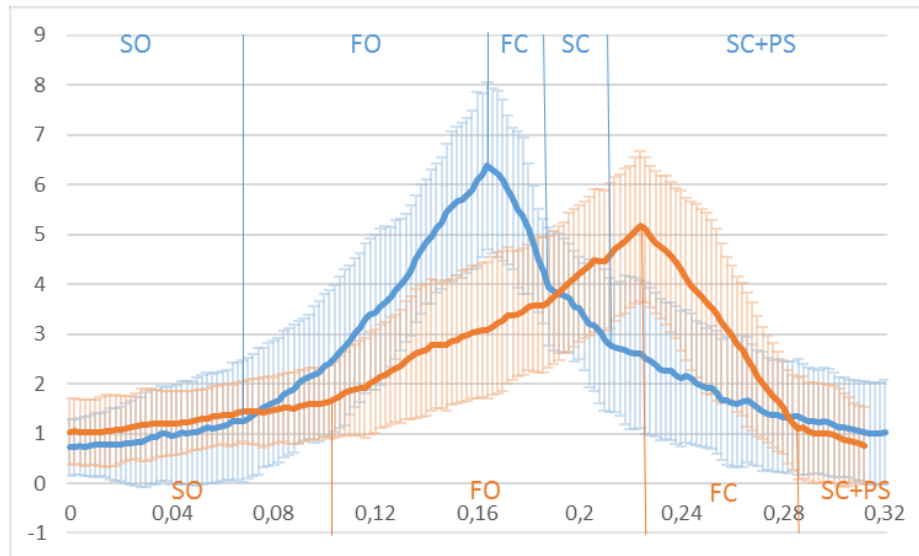


Abbildung 22: Durchschnittlicher Verlauf der gape distance juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Die Gesamtdauer einer capture dauerte bei beiden Futterobjekten im Durchschnitt etwa gleich lang, wobei zu erwähnen ist, dass die Standardabweichung beim Wurm mit 0,2 Sekunden doppelt so groß war, wie die bei Heimchen (Tab. 4). Sowohl bei der Nahrungsaufnahme von Heimchen als auch bei der von Würmern war das Maul nicht immer komplett geschlossen. Die geringe Öffnung zu Beginn ergab sich durch die häufige, der capture vorangehenden Ortung der Beute mit der Zunge. Bei beiden war die anfängliche Maulöffnung mit fast 1 mm gleich groß (Abb. 22; Tab. 4). Von da an begannen sich die beiden Kurven zu unterscheiden. Obwohl bei beiden Beuteobjekten eine SO-Phase deutlich zu erkennen war, ging sie bei capture von Heimchen rascher in eine FO-Phase über. Die maximale Maulöffnung wurde beim Fressen von Heimchen wesentlich schneller erreicht und war mit durchschnittlich 7,52 mm deutlich größer als beim Fressen von Würmern. Dort betrug sie im Durchschnitt 5,47 mm (Tab. 4). Somit ergab sich auch eine deutlich höhere Öffnungsgeschwindigkeit. Wie zu erkennen, wurde bei beiden Futtertieren das Maul sofort wieder geschlossen, es gab keinerlei Plateauphase der Maulöffnung. Auch beim Maulschliessen waren deutliche Unterschiede zu erkennen. Bei capture von Heimchen schien es 2 Abschnitte einer SC-Phase zu geben. Nach einem raschen FC erfolgte eine deutlich langsamere SC-Phase, die schließlich von einer noch langsameren SC+PS-Phase abgeschlossen wurde, in der das Beuteobjekt an den

Gaumen gepresst wurde. Beim Fressen von Würmern waren nur zwei Schließphasen zu erkennen, eine FC-Phase und eine SC+PS-Phase (Abb. 22). Am Ende der jeweiligen SC+PS-Phasen sah man, dass bei capture von harter Nahrung das Maul in etwa die gleiche Öffnung wie zu Beginn zeigte, bei weicher Nahrung wurde das Maul weiter geschlossen. Insgesamt konnte festgestellt werden, dass die Übergänge von SO zu FO in beiden Fällen eher undeutlich waren, die Übergänge von FC und SC+PS waren jedoch deutlich zu erkennen. Bei capture von Heimchen sah man, dass die maximale Maulöffnung in der Mitte des gesamten gape cycles war, wohingegen beim Fressen von Würmern das Maximum erst nach etwa 2/3 des gesamten Verlaufes erreicht wurde (Abb. 22). Daraus ergab sich ein schnelleres Schließen als Öffnen. Der transversal joint zwischen Parietale und Frontale flachte, durch die Hebung der Gesichtsregion beim Erbeuten von Heimchen beim Öffnen des Mauls, deutlich geringer ab als beim Erbeuten von Würmern. Auch das Verkleinern des Winkels, hervorgerufen durch die Senkung der Gesichtsregion nach der maximalen gape distance, war bei Würmern stärker (Tab. 4).

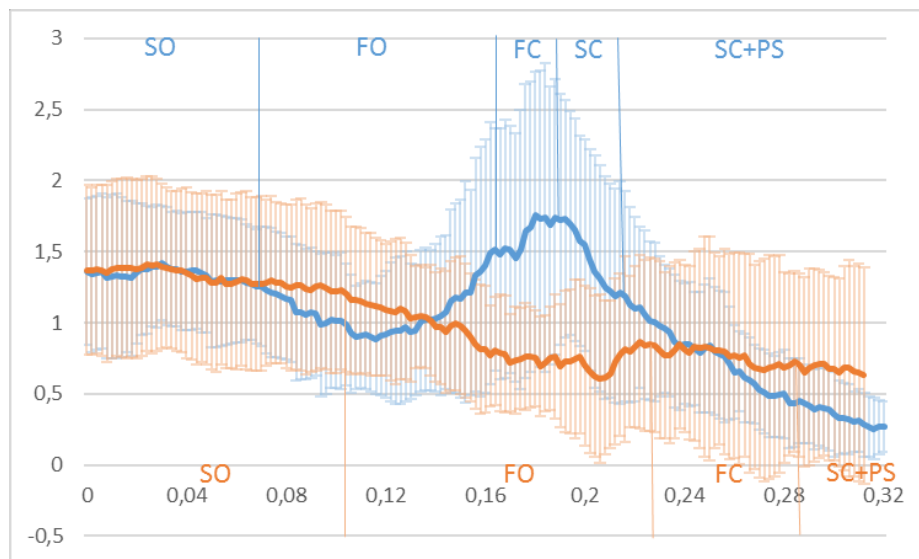


Abbildung 23: Durchschnittlicher Verlauf der hyoid depression juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Die Ausgangsposition des Hyoidapparates war bei beiden Futtersorten ident. Der Hyoidapparat war in einer relativ posteroventralen Position. Die Verläufe unterschieden sich jedoch stark. Bei capture von Würmern kam es zu einer

gleichmäßigen und relativ langsamen Verschiebung in Richtung anterior. Beim Fressen von Heimchen wurde der Hyoidapparat zunächst leicht anterior bewegt, um im Anschluss, nach etwa der Hälfte des gesamten gape cycles, eine starke Verschiebung in Richtung posterior zu erfahren. Diese maximal posteriore Position war stärker ausgeprägt als davor. Der Hyoidapparat war zu diesem Zeitpunkt in seiner posteroventralsten Position. Dieses Maximum fand zum Zeitpunkt des Wechsels von FC-Phase zu SC-Phase statt. Es kam im Anschluss zu einer, im Vergleich zur capture von Würmern, starken, jedoch auch gleichmäßigen Verschiebung nach vorne, die sich über die gesamte SC- und SC+PS-Phase erstreckte. In beiden Fällen war die Endposition die anterodorsalste Position des Hyoidapparates. Besonders beim Fressen von Heimchen war die Zunge am Ende des gape cycles tief in die Mundhöhle gezogen worden (Abb. 23; Tab. 4).

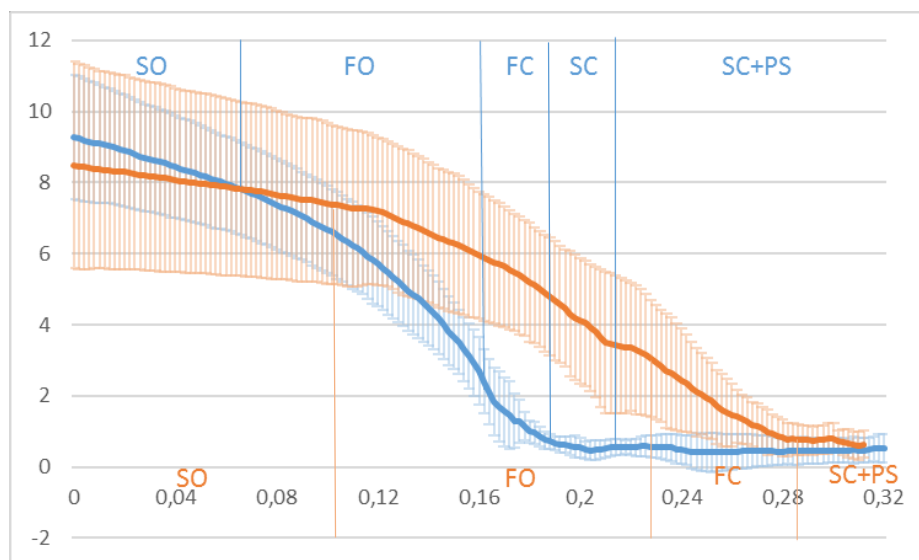


Abbildung 24: Durchschnittlicher Verlauf der grasp Bewegung juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Vor der schnellen grasp Bewegung orteten die Tiere ihre Beute mit Hilfe ihrer Augen und in weiterer Folge mit ihrer chemischen Sinneswahrnehmung über die Zunge. In geringer Distanz zur Beute wurde für wenige Sekunden meist eine stationäre Position gehalten. Erst dann wurde capture eingeleitet.

In beiden Fällen wurde capture bei einer Distanz von unter einem Zentimeter eingeleitet. Der Großteil der Annäherung fand in der SO- und FO-Phase statt. Weit

mehr als die Hälfte des Weges wurde bereits zurückgelegt, als die FC-Phase begann. Die Annäherung an Heimchen erfolgte mit einer deutlich höheren Geschwindigkeit als die Annäherung bei Würmern. Diese verlief deutlich langsamer und gleichmäßiger. Die Ergebnisse bei Würmern wiesen jedoch eine doppelt so hohe Standardabweichung auf wie die Ergebnisse bei Heimchen. Am Ende der FC-Phase war die grasp Bewegung abgeschlossen, da die Beute im Maul fixiert war (Abb. 24; Tab. 4).

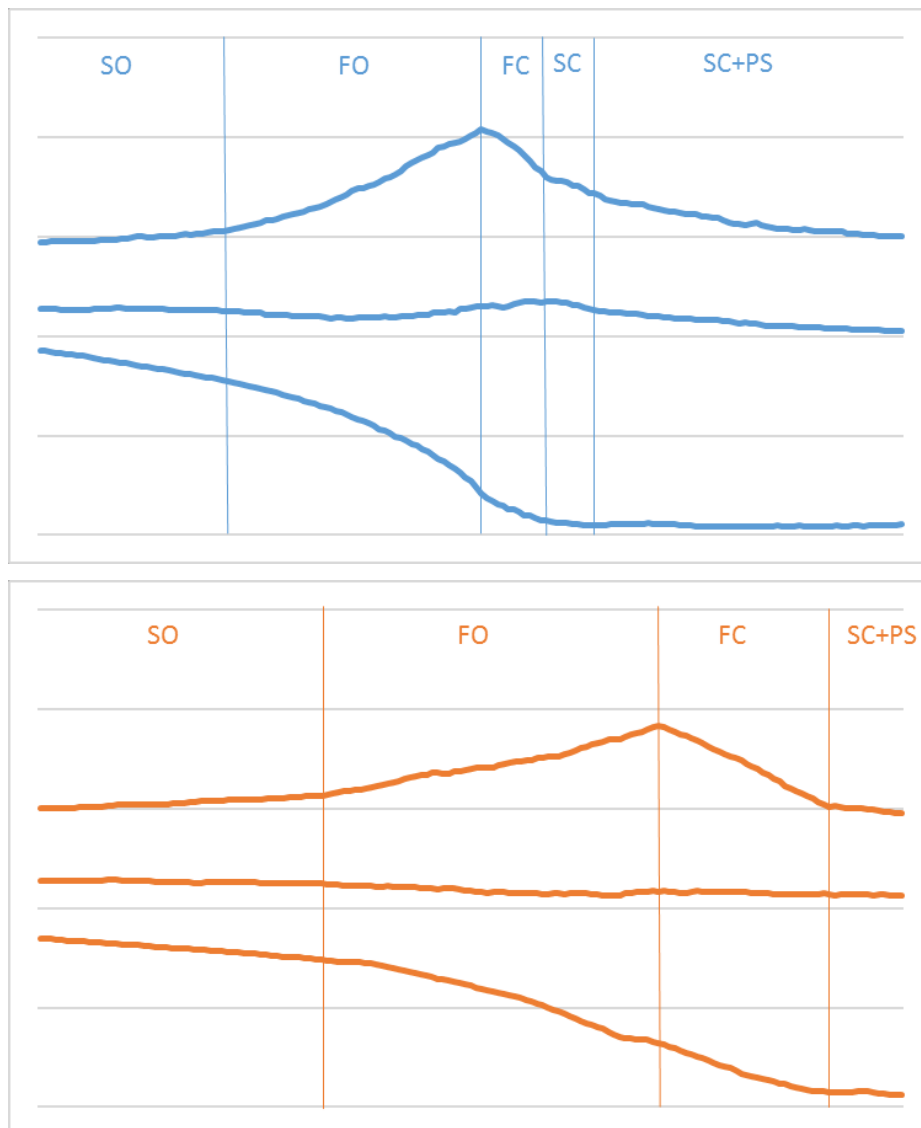


Abbildung 25: Durchschnittliche Verläufe von gape distance, hyoid depression und capture juveniler *Shinisaurus crocodilurus* in kombinierter Form. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Oben, blau, die Verläufe von capture Heimchen. Unten, orange, die Verläufe von capture Wurm. N=9

Betrachtet man die Verlaufskurven der Bewegungen in Kombination, so fallen einige Gemeinsamkeiten sofort ins Auge (Abb. 25). FO begann in beiden Fällen bei einer ähnlichen Entfernung zur Beute und zum Zeitpunkt der maximalen Maulöffnung war die Beute in beiden Fällen schon fast vollständig im Maul. Der Unterschied liegt allein in der Geschwindigkeit.

Außerdem befand sich der Hyoidapparat zu Beginn von capture in einer posteroventralen Position. Mit zunehmender Annäherung zur Beute verschob sich dessen Position nach anterior. Während bei capture von Heimchen nach einer anfänglichen anterioren Verschiebung eine starke Verschiebung nach posterior folgte, wurde der Hyoidapparat beim Fressen von Würmern gleichmäßig nach vorne verschoben, bis er mit Ende von capture seine anterodorsalste Position erreichte (Abb. 25). Der Hyoidapparat wurde dort um etwa einen Millimeter angehoben.

Tabelle 4: Mittelwerte und Standardabweichungen der wichtigsten Variablen von capture juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. N=9

	Heimchen	Wurm
gape cycle duration (sek.)	0,33 +/- 0,09	0,37 +/- 0,2
time to max. gape (sek.)	0,17 +/- 0,09	0,27 +/- 0,2
time to min. gape (sek.)	0,16 +/- 0,04	0,09 +/- 0,03
open/close (%)	51,5 / 48,5	72,9 / 27,1
min. gape distance start (mm)	1,16 +/- 0,4	0,9 +/- 0,53
SO duration (sek.)	0,11 +/- 0,09	0,22 +/- 0,2
mean vel. SO (mm/sek.)	24,1 +/- 18,6	12,94 +/- 9,67
max. vel. SO (5) (mm/sek.)	97,13 +/- 23,2	89,87 +/- 25,61
FO duration (sek.)	0,06 +/- 0,02	0,07 +/- 0,03
mean vel. FO (mm/sek.)	78,6 +/- 35,6	40,91 +/- 14,1
max. vel. FO (5) (mm/sek.)	185,04 +/- 74,09	142,24 +/- 37,91
max. gape distance (mm)	7,52 +/- 1,34	5,47 +/- 1,64
max. gape angle (°)	26,98 +/- 5,3	18,83 +/- 5,52
FC duration (sek.)	0,03 +/- 0,01	0,06 +/- 0,02
mean vel. FC (mm/sek.)	111,43 +/- 51,7	81,00 +/- 52,76
max. vel. FC (5) (mm/sek.)	245,9 +/- 97,62	196,2 +/- 65,01
SC duration (sek.)	0,052 +/- 0,01	NA
mean vel. SC (sek.)	23,27 +/- 6,82	NA
max. vel. SC (5) (sek.)	146,99 +/- 54,33	NA
SC+PS duration (sek.)	0,07 +/- 0,03	0,03 +/- 0,01
mean vel. SC+PS (mm/sek.)	19,63 +/- 14,83	34,86 +/- 29,94
max. vel SC+PS (5) (mm/sek.)	126,7 +/- 40,49	80,28 +/- 28,92
min. gape distance ende (mm)	1,54 +/- 1,1	0,4 +/- 0,5
SO/FO/FC/SC/SC+PS (%)	34,2 / 18,6 / 9,3 / 16,1 / 21,7	57,9 / 18,4 / 15,8 / NA / 7,9
Capture duration (sek.)	0,22 +/- 0,08	0,31 +/- 0,2
mean capture vel. (mm/sek.)	60,53 +/- 36,44	40,46 +/- 23,14
max. capture vel. (5) (mm/sek.)	262,39 +/- 179,3	129,82 +/- 38,14
transversal joint angle start (°)	165,9 +/- 2,8	164,4 +/- 5,5
transversal joint angle max. gape (°)	167,9 +/- 2,4	168,6 +/- 4,6
transversal joint angle ende (°)	164,7 +/- 2,7	164,1 +/- 3,9
Winkeldifferenz min -> max (°)	1,9 +/- 1,1	3,1 +/- 2,2
Winkeldifferenz max -> min (°)	4,3 +/- 1,9	4,5 +/- 3,5

3.3.2. Intraoral Transport:

Der Fressvorgang von *Shinisaurus* besteht außer aus capture auch noch aus weiteren gape cycles, bei welchen die Beute ausgerichtet, verarbeitet und in Richtung Pharynx bewegt wird, um das Schlucken zu ermöglichen. In dieser Analyse werden das processing und der intraoral transport nicht getrennt behandelt. Es wurden nur Filme verwendet, in denen eine deutlich wahrnehmbare posteriore Bewegung der Beute durch die Zunge vorhanden war. Nicht alle gape cycles des processing, jedoch der Großteil beinhaltete bei Heimchen eine posteriore Bewegung der Beute. Bei Würmern war bei jedem gape cycle eine Transportbewegung zu sehen (Abb. 26). Nicht immer war diese Bewegung deutlich bzw. stark ausgebildet. In fast allen Fällen wurden Heimchen mit dem Kopf voran geschluckt. Die Beute wurde vor dem Schlucken beim intraoral transport bearbeitet, das heißt ausgerichtet und gequetscht. Nicht immer war sie beim Schlucken tot.

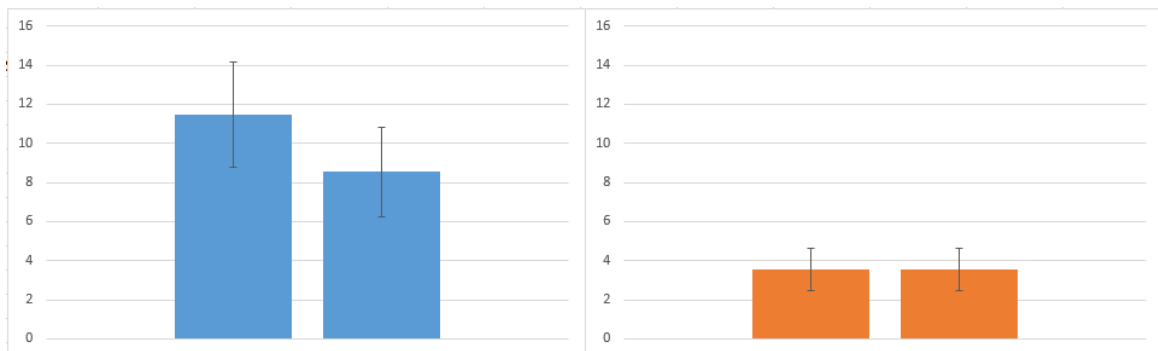


Abbildung 26: Durchschnittliche gape cycles und Standardabweichungen des intraoral transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Der linke Balken ist die Gesamtzahl an gape cycles, der rechte Balken ist die Zahl an gape cycles bei denen intraoral transport stattfindet. N=9.

Rein durch Betrachtung der Filme zu intraoral transport waren kaum Unterschiede feststellbar. Die gape cycles, die dem Transport dienten, bestanden aus einem schnellen Öffnen und Schließen des Mauls und einer bei Heimchen häufig deutlich wahrnehmbaren SC+PS-Phase. Kurz nach maximaler gape distance folgte ein posteriores Zurückziehen der Beute. Das Zurückziehen der Beute wurde durch das Absenken des Hyoidapparates und der damit verbundenen Bewegung der Zunge erzielt. Auch wenn die Zunge durch die aufliegende Beute kaum zu sehen war, so war deutlich zu erkennen, dass sie die Beute nach posterior trug. Inertial feeding

konnte nicht beobachtet werden. Das Öffnen und Schließen des Mauls wurde durch ein minimales Anheben bzw. Senken der Schnauzenspitze begleitet.

Die Ergebnisse der Manipulation wurden in drei Bereiche aufgeteilt. *Früh* betrifft die absolut erste Manipulation nach der Schnappbewegung. *Mitte* betrifft eine Manipulation, die zentral in der gesamten Nahrungsaufnahme stattfand und bei der eine deutliche posteriore Bewegung der Beute zu erkennen war. *Spät* betrifft die absolut letzte Manipulation vor dem eigentlichen Schlucken. Wieder wurde auch die Winkelveränderung zwischen Frontale und Parietale beim Öffnen bzw. Schließen des Mauls analysiert.

Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* - Ergebnisse



Abbildung 27: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus* während des frühen intraoral transport eines Heimchens. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,08 Sek.), Ende des gape cycle (0,19 Sek.).



Abbildung 28: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus* während des mittleren intraoral transport eines Heimchens. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,14 Sek.), Ende des gape cycle (0,19 Sek.).



Abbildung 29: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus* während des späten intraoral transport eines Heimchens. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,14 Sek.), Ende Maulöffnung (0,26 Sek.).

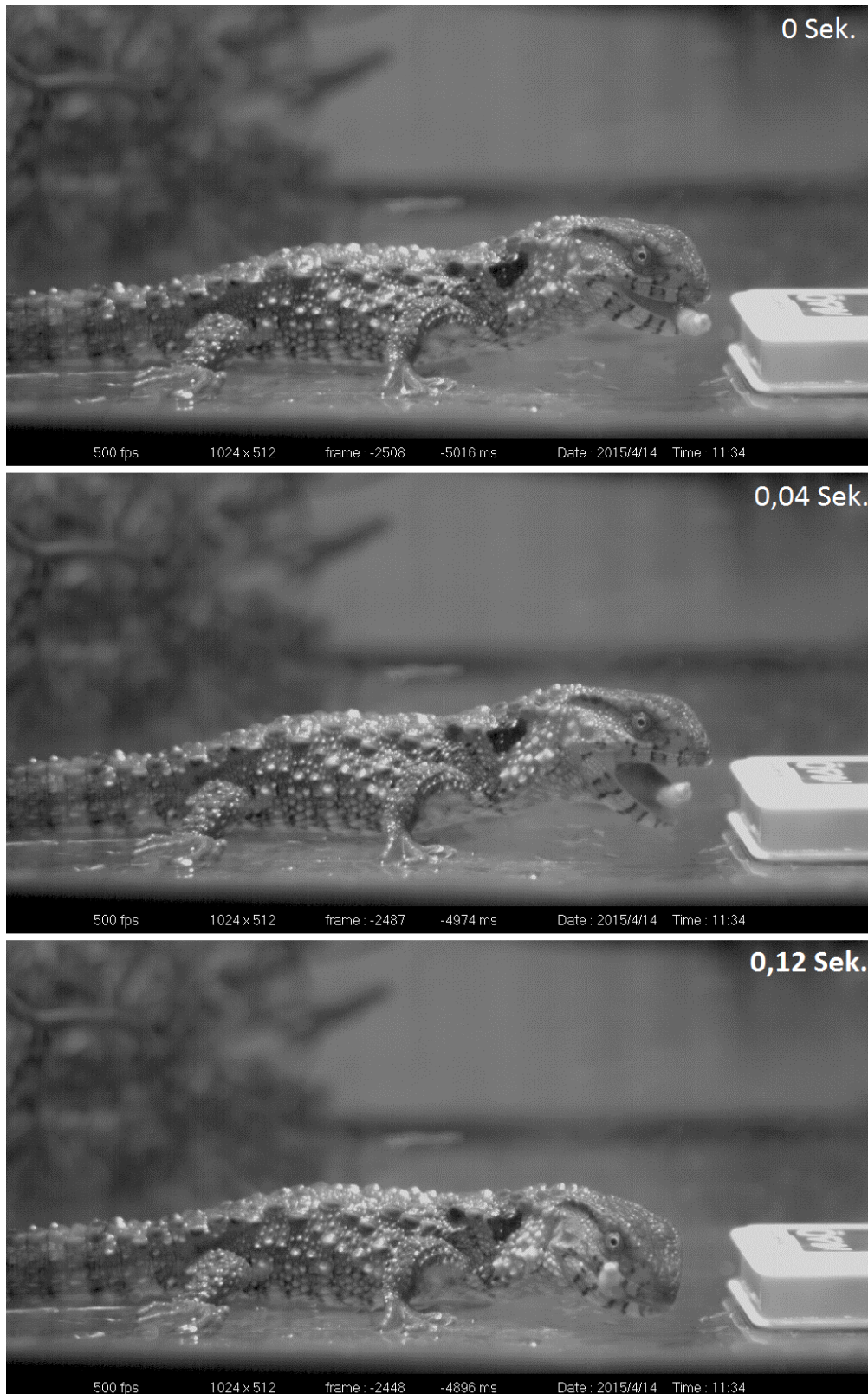


Abbildung 30: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus*, während des frühen intraoral transport eines Wurms. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,04 Sek.), Ende des gape cycle (0,12 Sek.).

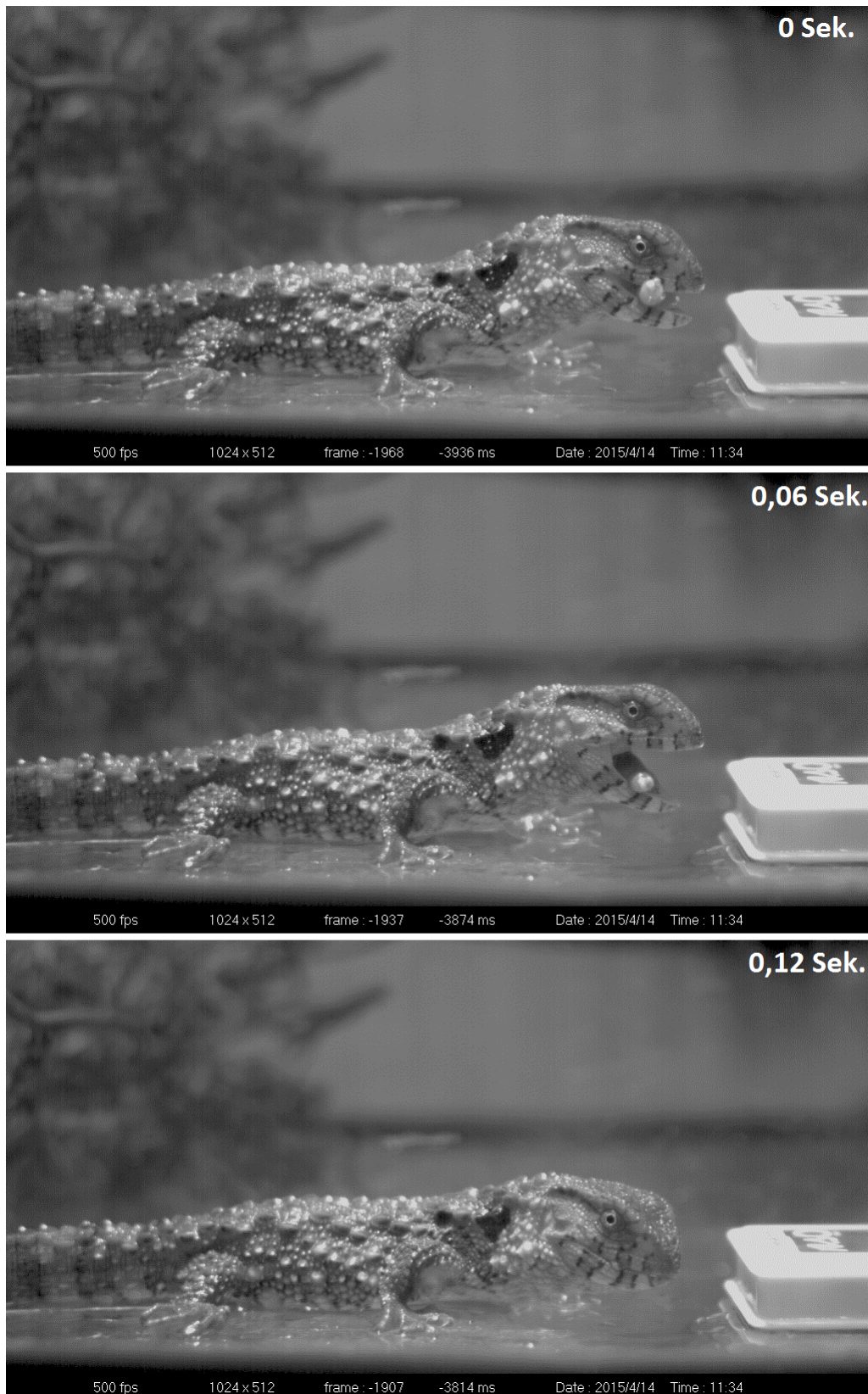


Abbildung 31: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus* während des mittleren intraoral transport eines Wurms. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,06 Sek.), Ende des gape cycle (0,12 Sek.).

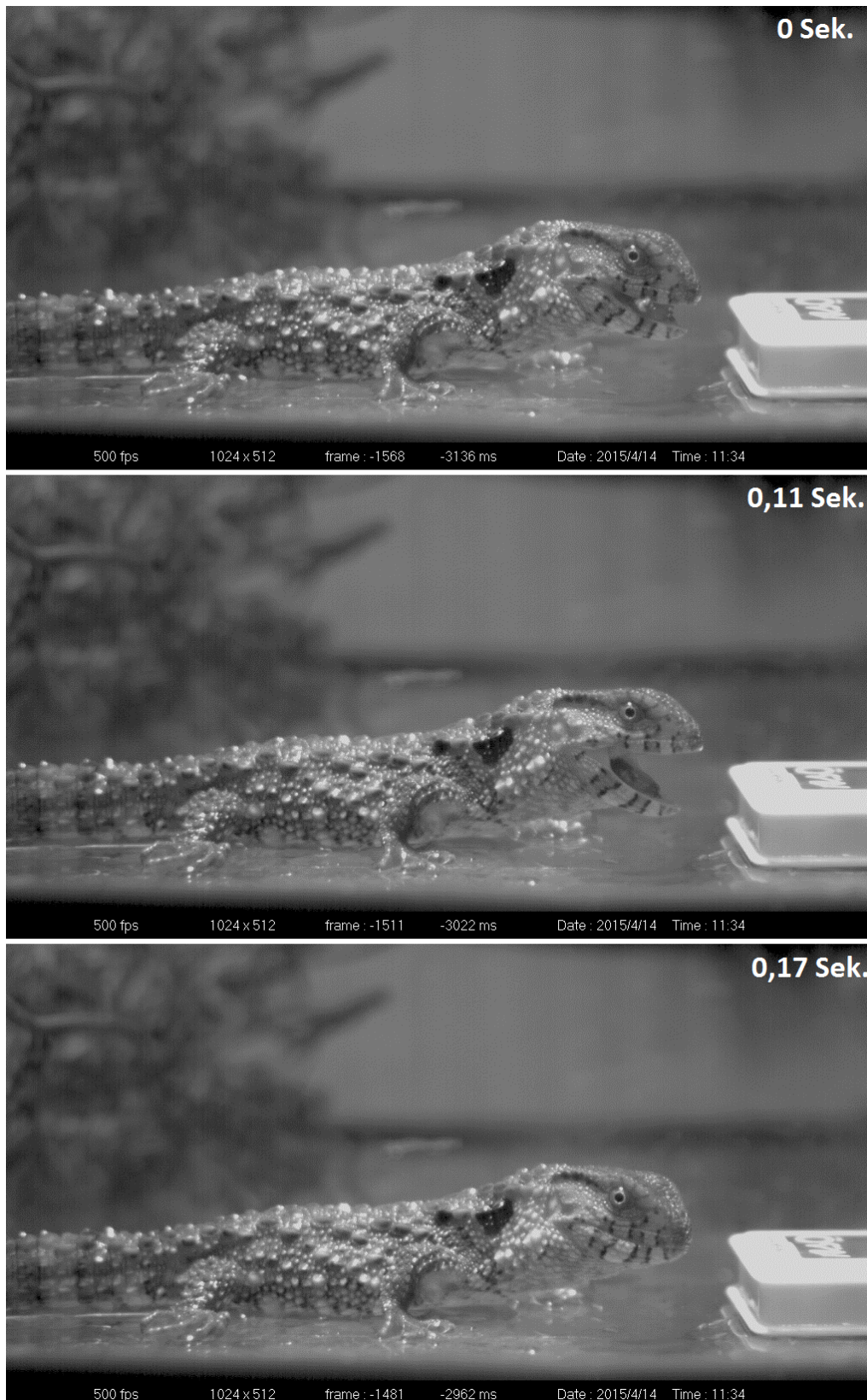


Abbildung 32: Einzelbilder einer Highspeedsequenz (500 Bilder/s) juveniler *Shinisaurus crocodilurus* während des späten intraoral transport eines Wurms. Zeitpunkte sind rechts oben angeführt. Von oben nach unten: Start Maulöffnung (0 Sek.), maximale Maulöffnung (0,11 Sek.), Ende des gape cycle (0,17 Sek.).

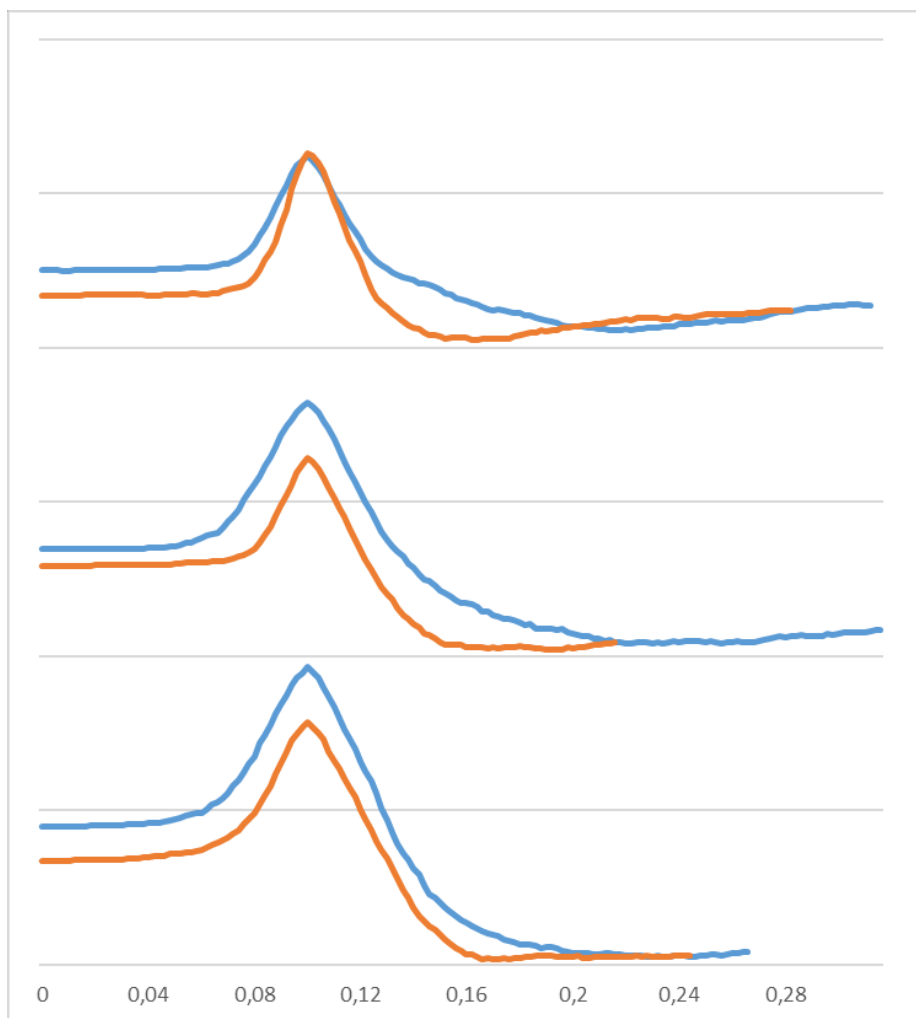


Abbildung 33: Darstellung des durchschnittlichen intraoral transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Die Verläufe weisen sehr uniforme Transportphasen auf. Die Reihenfolge ist von oben nach unten - früh, mitte, spät. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Zeitpunkte der maximalen gape distances gleichgestellt. Die Y-Achse ist dimensionslos. N=9

Die Verläufe des intraoral transport waren äußerst uniform. Einer stationary phase folgte ein gape cycle, der ausschließlich aus FO-, FC- und SC+PS-Phase bestand. FO und FC waren prominent ausgeprägt. Die SC+PS-Phase beim intraoral transport von Heimchen dauerte länger und war durch einen flacheren Verlauf gekennzeichnet. Die SC+PS-Phase bei den Transportphasen des Wurms waren kürzer und steiler. Nach den SC+PS-Phasen folgte in den frühen und mittleren Verläufen ein erneutes, leichtes Öffnen des Mauls. Dieses fehlte bei den späten intraoral transport Bewegungen (Abb. 33).

Die stationary phases wurden nicht speziell bearbeitet. Die Dauer erstreckte sich von einigen Millisekunden bis mehrere Sekunden. In diesen stationary phases war ein

leichtes, sehr langsames Öffnen des Mauls zu beobachten. Nicht immer gab es zwischen den intraoral transports stationary phases. Es wurden auch rasche, kurz aufeinander folgende Transportphasen beobachtet. Diese waren jedoch selten.

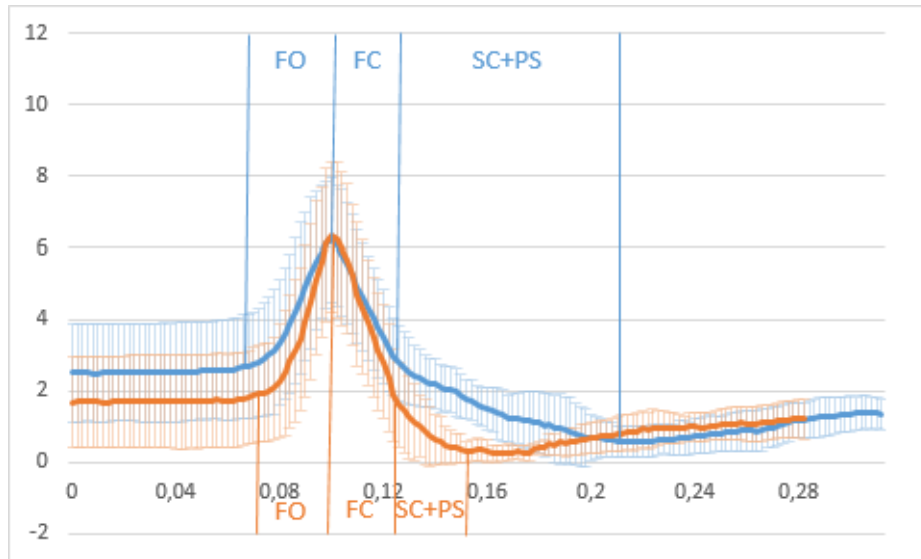


Abbildung 34: Durchschnittlicher Verlauf der frühen gape distance juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

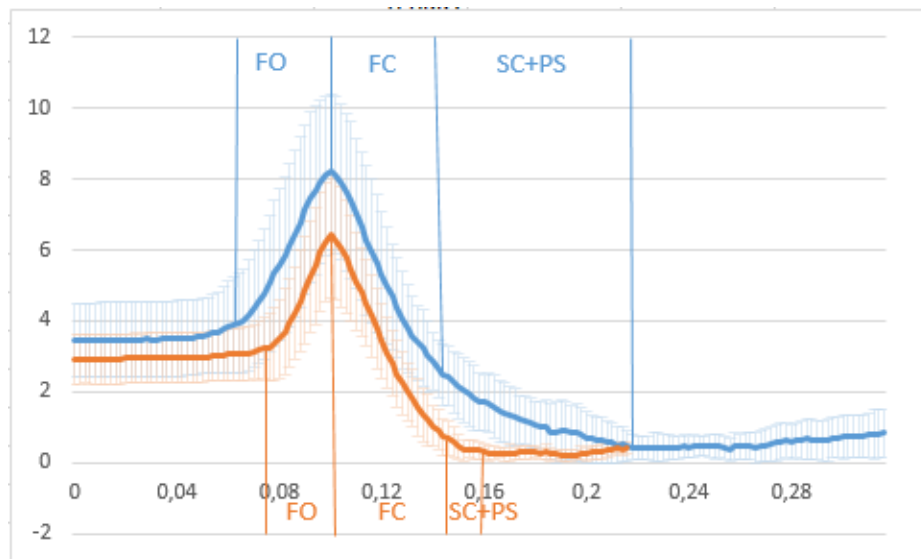


Abbildung 35: Durchschnittlicher Verlauf der mittleren gape distance juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

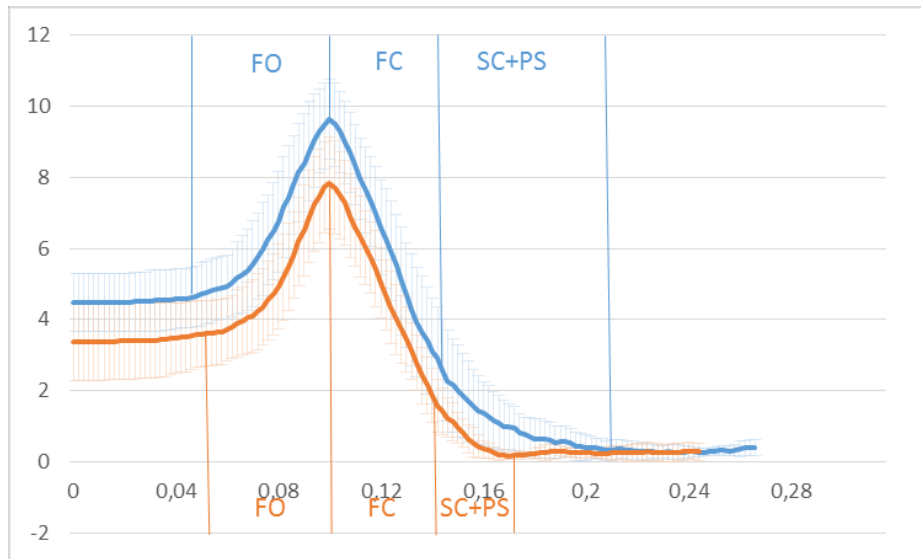


Abbildung 36: Durchschnittlicher Verlauf der späten gape distance juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau) und Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Die Verläufe der gape distances des frühen, mittleren und späten intraoral transport waren bei Heimchen und Würmern relativ kurz. Die intraoral transports bei Heimchen dauerten im Schnitt etwa halb so lang wie die capture. Der Unterschied zwischen capture und intraoral transport bei Würmern war noch größer. Der intraoral transport dauerte gemessen ab dem Beginn der FO-Phase etwa ein Viertel von capture, wobei zu beachten ist, dass die Standardabweichung bei letzterem hoch war (Tab. 5). Die intraoral transports bestanden aus klar differenzierbaren FO-, FC- und SC+PS-Phasen. Davor und danach fand eine stationary phase statt.

Die Maulöffnungsweite zu Beginn des frühen intraoral transports war bei beiden Futterobjekten unterschiedlich. Bei Heimchen als Futtertier betrug sie fast 4 mm, bei Würmern als Futtertier betrug sie etwas über 3 mm (Tab. 5). Die FO-Phase dauerte bei beiden in etwa gleich lang. Bei Würmern war sie jedoch schneller, da das Maul zu Beginn geschlossener war. Die maximale gape distance war mit einem Mittelwert von etwa 7,6 mm ident (Tab. 5). FC war in beiden Fällen wieder in etwa gleich lang. Jedoch war FC bei Heimchen langsamer. Sowohl beim Verzehr von Heimchen als auch von Würmern folgte der FC-Phase eine SC+PS-Phase. Bei Heimchen war sie relativ lang und langsam. Auch begann die SC+PS-Phase bei Heimchen bei einer größeren gape distance. Die SC+PS-Phase bei Würmern hingegen war deutlich kürzer und schneller (Abb. 34; Tab. 5). Die Winkelveränderungen des

mesokinetischen Gelenks waren bei Heimchen sowohl beim Öffnen als auch beim Schließen des Mauls deutlich größer (Tab. 5).

Die Verläufe des mittleren intraoral transports bestanden in beiden Fällen wieder aus klar differenzierbaren FO-, FC- und SC+PS-Phasen. Davor und danach fand wieder eine stationary phase statt. Die Maulöffnungsweite zu Beginn war bei beiden Futterobjekten nun etwas höher. Das Maul war beim Fressen vom Heimchen etwa 5 mm und beim Wurm 4 mm weit offen (Tab. 6). Eine ganz kurze SO-Phase geht der FO voran. Die FO-Phase war dieses Mal nicht gleich lang. Beim Heimchen war sie nun um etwa ein Drittel länger. Das Maulöffnen beim Heimchen begann früher, dauerte länger und war mit einer deutlich höheren maximalen Maulöffnung verbunden. Die maximale gape distance beim Fressen von Heimchen betrug fast 10 mm, wohingegen sie beim Wurm mit beinahe 8 mm der gape distance des frühen intraoral transport entsprach (Tab. 6). Die Standardabweichungen waren aber in beiden Fällen relativ hoch. FC unterschieden sich kaum. Sie waren in etwa gleich schnell, dauerte beim Heimchen jedoch minimal kürzer. Sowohl beim Verzehr von Heimchen als auch von Würmern folgte der FC-Phase eine SC+PS-Phase. Diese begann beim mittleren intraoral transport in beiden Fällen bei einer gape distance von etwas über 1,5 mm. Beim Heimchen war sie länger und langsamer (Abb. 35; Tab. 6). Die Winkeländerungen des transversalen Gelenks beim Öffnen und Schließen des Mauls waren beim Heimchen kleiner als im frühen intraoral transport. Beim Wurm entsprachen die Winkelveränderungen jenen des frühen intraoral transports (Tab. 6).

Der Aufbau der gape distance im späten intraoral transport entsprach in etwa den vorangegangenen intraoral transports. Die Maulöffnungsweite zu Beginn war bei beiden Futterobjekten im Vergleich zum vorangegangenen intraoral transport wieder etwas größer (Abb. 36). Das Maul war beim Fressen vom Heimchen im Schnitt 4,7 mm und beim Wurm über 3,5 mm weit offen (Tab. 7). FO- und FC-Phase dauerte in beiden Fällen etwa gleich lang. FC beim Heimchen war etwas schneller. Die maximale gape distance war diesmal in beiden Fällen der gape distance des mittleren intraoral transports ähnlich. Beim Heimchen betrug sie wieder fast 10 mm, beim Wurm waren es um die 8 mm (Tab. 7). Bei einer gape distance von etwa 2 mm begann in beiden Fällen die SC+PS-Phase. Diese war, wie schon zuvor, beim Fressen von Heimchen länger und flacher, beim Verzehr von Würmern kurz und schnell. Nach SC+PS war das Maul noch minimal weit offen (Abb. 36; Tab. 7). Beim

Fressen vom Heimchen wurden beim intraoral transport vor allem beim Schließen des Mauls, die geringsten Winkelveränderungen am Transversalgelenk gemessen. Im Gegensatz dazu waren die Winkelveränderungen an der Naht von Frontale und Parietale beim Wurm die deutlich größten (Tab. 7).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die intraoral transports relativ uniforme Bewegungen hatten. Beim Fressen von Heimchen dauerten sie um die 0,15 sek., bei Würmern etwa 0,1 sek.. Die Bewegungen der stationary phase wurden im Umfang dieser Arbeit nicht analysiert. Die Maulöffnung, die darin stattfindet, war passiv und wahrscheinlich nicht muskulär bedingt.

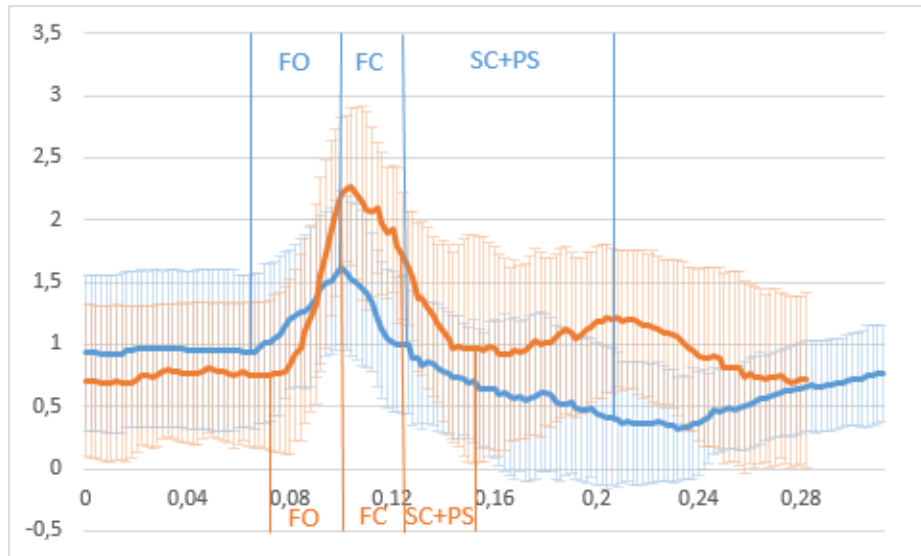


Abbildung 37: Durchschnittlicher Verlauf der frühen hyoid depression juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

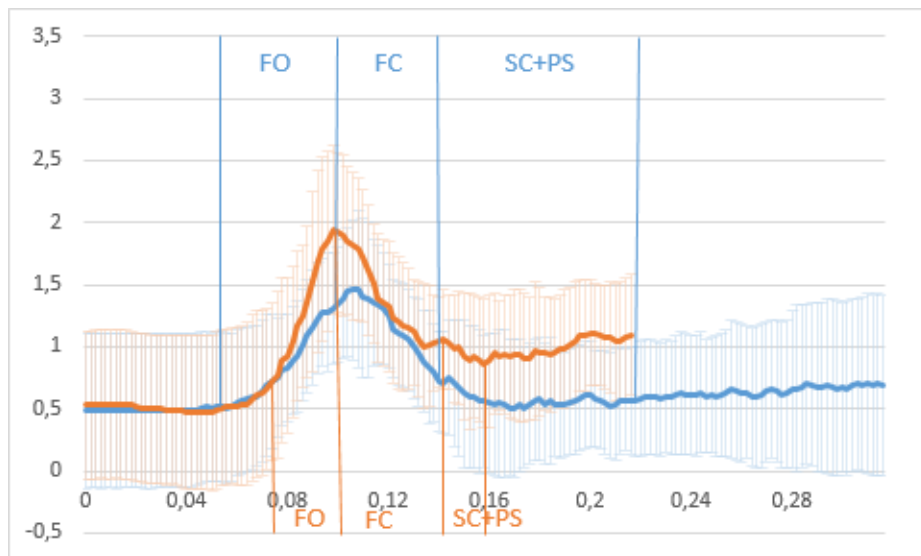


Abbildung 38: Durchschnittlicher Verlauf der mittleren hyoid depression juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

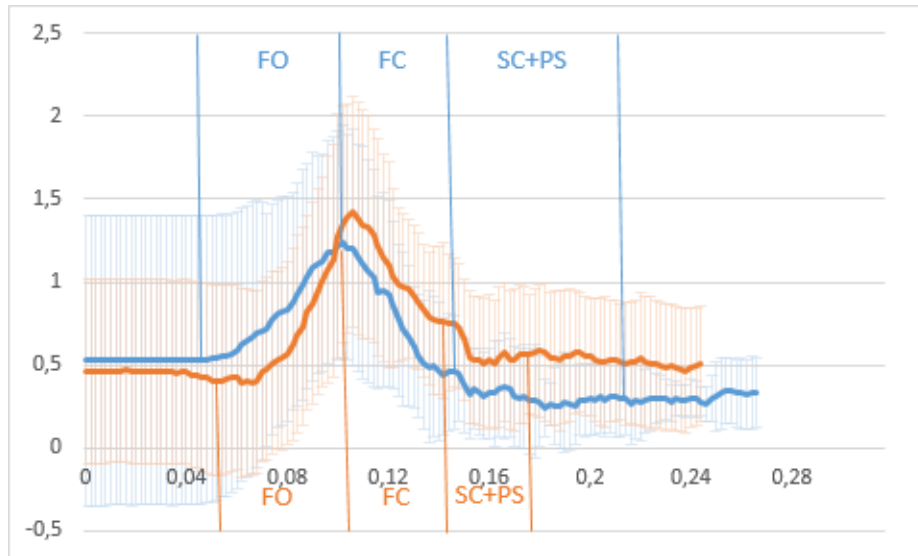


Abbildung 39: Durchschnittlicher Verlauf der späten hyoid depression juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Die Abbildungen 37, 38 und 39 zeigen die hyoid depression im Detail. Die Abbildung 40 zeigt die Gegenüberstellung zu den Verläufen der gape distances. Auffallend ist, dass die Verläufe der gape distances und die Verläufe der hyoid depression sehr ähnlich waren. Zum Zeitpunkt der maximalen gape distance schien auch die maximale posteriore Verschiebung des Hyoidapparats stattzufinden. Die gemessenen hyoid depressions und die gape distances ähnelten sich in ihren Verläufen sehr. Leider wurde der Ausschlag des Hyoidmarkers nach posterior nicht nur durch das Hyoid selbst, sondern auch durch die Öffnung der Unterkiefer erzeugt. Aus diesem Grund stellen die gemessenen hyoid depressions nicht die realen Bewegungen des Hyoidapparates dar, sondern eher Bewegungen des Unterkiefers (Abb. 37, 38, 39, 40).

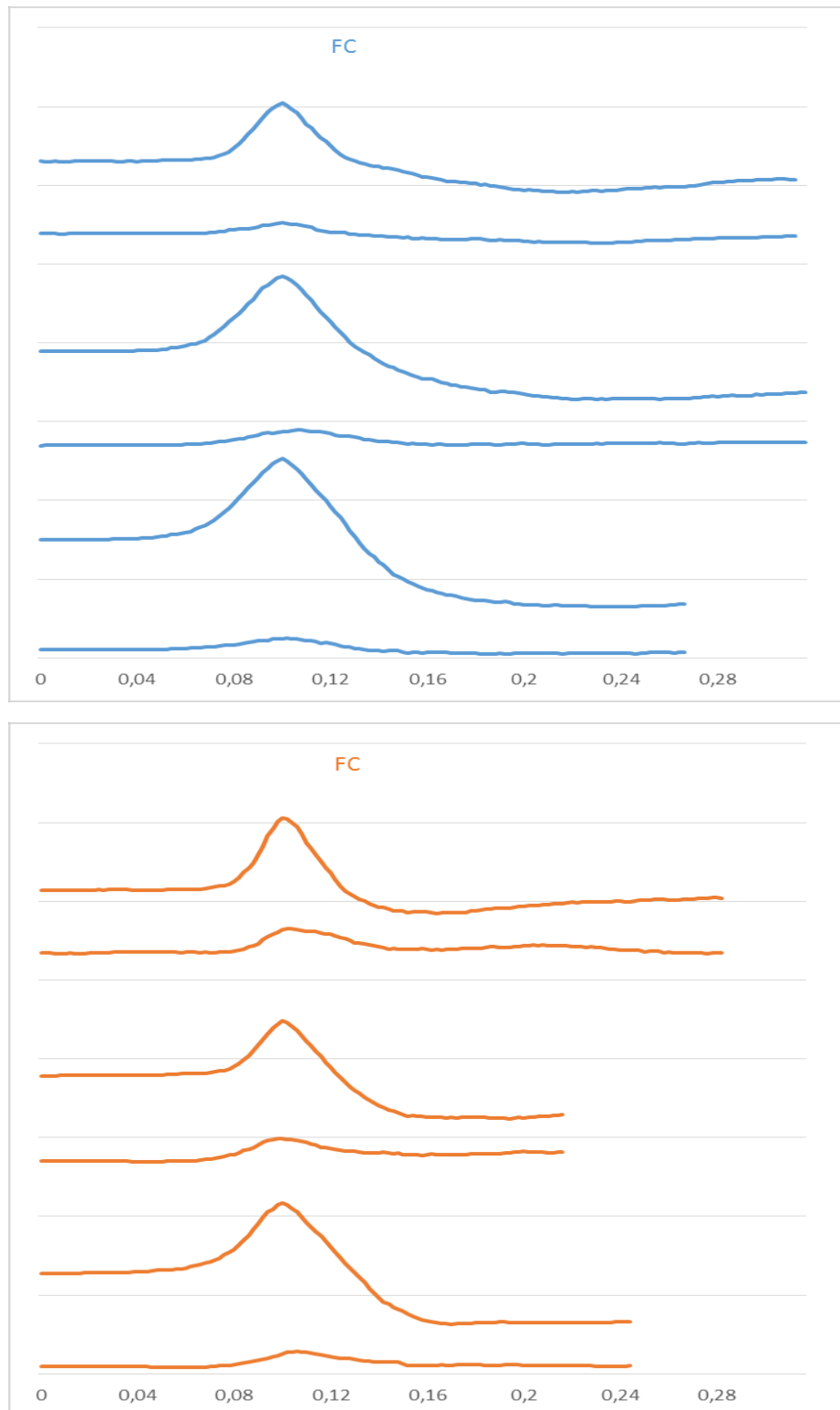


Abbildung 40: Vergleichende Darstellung der Verläufe von gape distance und hyoid depression juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Die Verläufe der frühen gape cycles sind oben, die Verläufe der mittleren in der Mitte, die Verläufe der späten gape cycles sind ganz unten dargestellt. Die X-Achsen stellen die Zeit in Sekunden dar. Die Y-Achsen sind dimensionslos. N=9

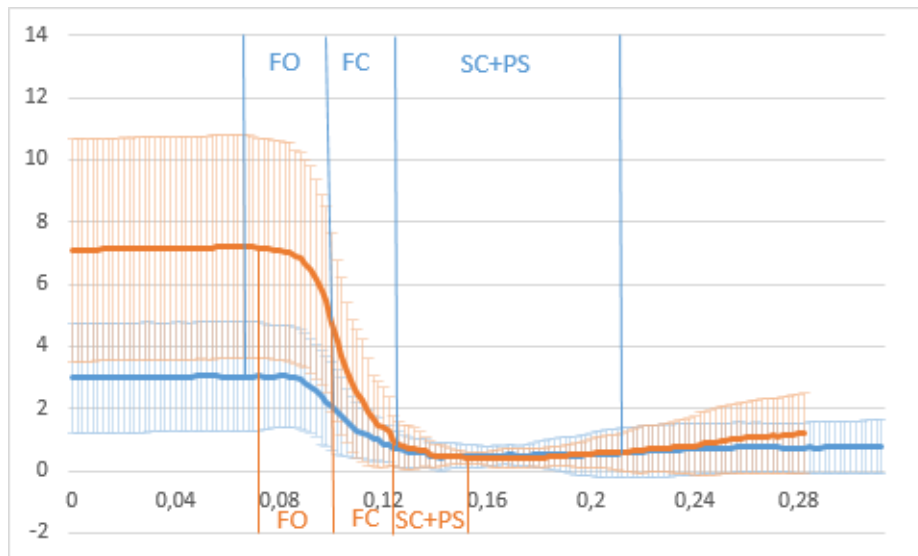


Abbildung 41: Durchschnittlicher Verlauf des frühen transports juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

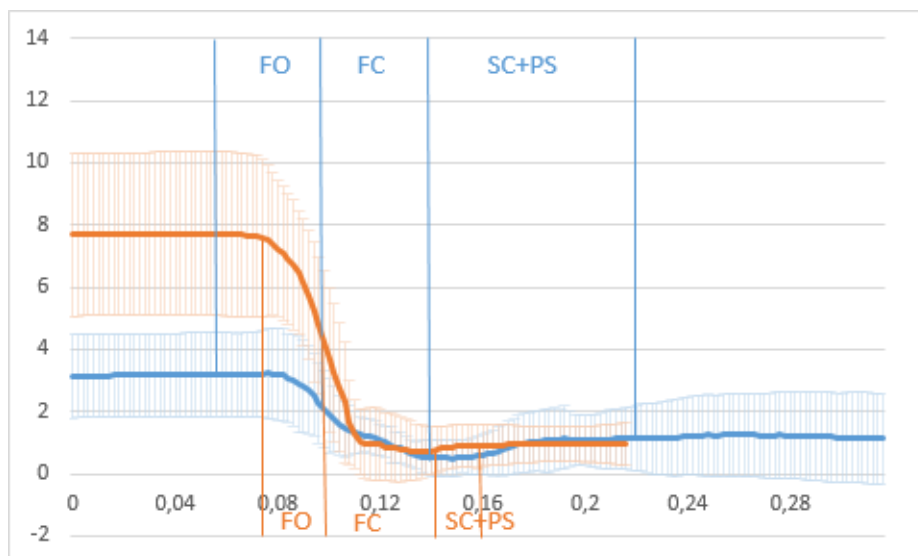


Abbildung 42: Durchschnittlicher Verlauf des mittleren transports juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

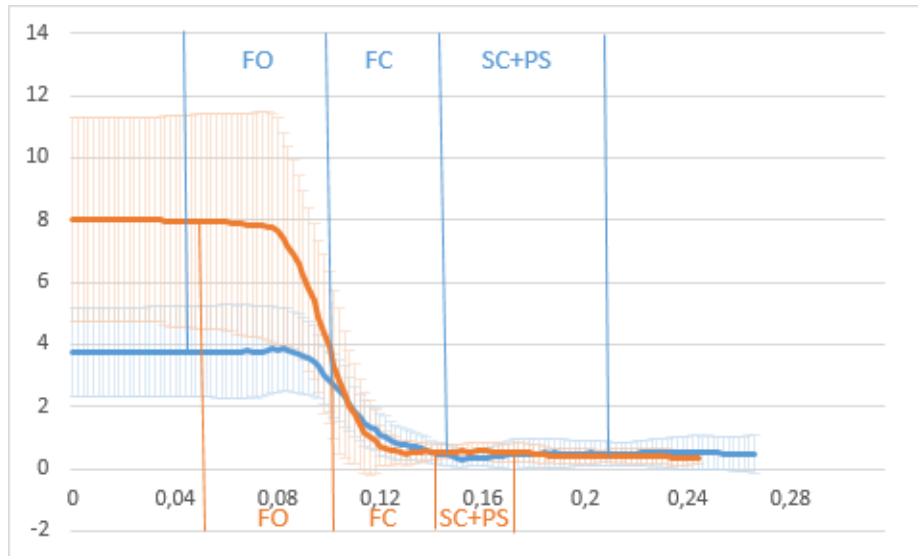


Abbildung 43: Durchschnittlicher Verlauf des späten transports juveniler *Shinisaurus crocodilurus* mit aufgetragener Standardabweichung. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Zur besseren Übersicht wurden die einzelnen gape cycle Phasen eingezeichnet. Die X-Achse ist die Zeit in sek., die Y-Achse die Distanz in mm. N=9

Die Verläufe des frühen transport waren bei Heimchen und Würmern unterschiedlich. Der Transport des Beutetieres dauerte bei Heimchen im Schnitt 0,08 sek. und bei Würmern im Schnitt 0,05 sek. (Tab. 5). Es fand zu diesem Zeitpunkt jedoch noch keine Bewegung der Beute statt. Etwa nach der Hälfte der FO-Phase begann die posteriore Bewegung der Beute. Der Unterschied in der Beutebewegung war groß. Während Heimchen in der frühen Transportbewegung nur etwa 3 mm posterior bewegt wurden, wurden Würmer etwa 7 mm rückwärts bewegt (Abb. 41, Tab. 5). Zum Zeitpunkt der maximalen gape distance, zwischen FO- und FC-Phase war in beiden Fällen die Hälfte des Transportweges erledigt. Mit dem Ende der FC-Phase war die rückwärtige Beutebewegung bereits vollständig abgeschlossen. Es folgte die SC+PS-Phase, in der die Beute gar nicht in Richtung Pharynx bewegt, sondern mechanisch manipuliert wurde (Abb. 41; Tab. 5).

Der Transport des Beutetieres im mittleren gape cycle dauerte bei beiden Beutetieren wieder etwa 0,05 sek. (Tab. 6). Die Bewegung der Beute fand wieder erst nach der Hälfte der FO-Phase bei Heimchen statt. Im Vergleich dazu begann der Transport von Würmern, die Bewegung der Beute in Richtung posterior, mit dem Beginn der FO-Phase. Zum Zeitpunkt der maximalen gape distance war beim Heimchen erst 1/3 der Bewegung vorbei, während die Bewegung des Wurms bereits etwa zur Hälfte abgeschlossen war. Mit Ende von FC fand keine Bewegung der

Beutetiere in Richtung Pharynx mehr statt. Heimchen wurden zum mittleren intraoral transport im Durchschnitt wieder etwa 3 mm, Würmer im Durchschnitt 7 mm rückwärts transportiert (Abb. 42; Tab. 6)

Der späte intraoral transport war wieder sehr ähnlich und dauerte etwa 0,06 sek. (Tab. 7). FO setzte bei Heimchen und auch bei Würmern deutlich vor Beginn der posterioren Beutebewegung ein. Heimchen wurden im Durchschnitt 4,7 mm und Würmer fast 9 mm posterior bewegt (Tab. 7). Mit dem Zeitpunkt der maximalen gape distance war die Hälfte dieser rückwärtigen Bewegung bereits erledigt. Mit Abschluss der FC-Phase fand keine Beutebewegung in Richtung Pharynx mehr statt (Abb. 43; Tab. 7).

Im Vergleich zu den jeweiligen gape distances war festzustellen, dass das Einsetzen des transports relativ einheitlich war. Etwa nach der Hälfte von FO wurde mit dem posterioren Bewegen der Beute begonnen. In allen Fällen war bei maximaler gape distance die Hälfte der posterioren Bewegung der Beute abgeschlossen. Noch vor dem Beginn der SC+PS-Phase war die Bewegung der Beute Richtung Pharynx komplett abgeschlossen (Abb. 41, 42, 43, 44)

Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* - Ergebnisse

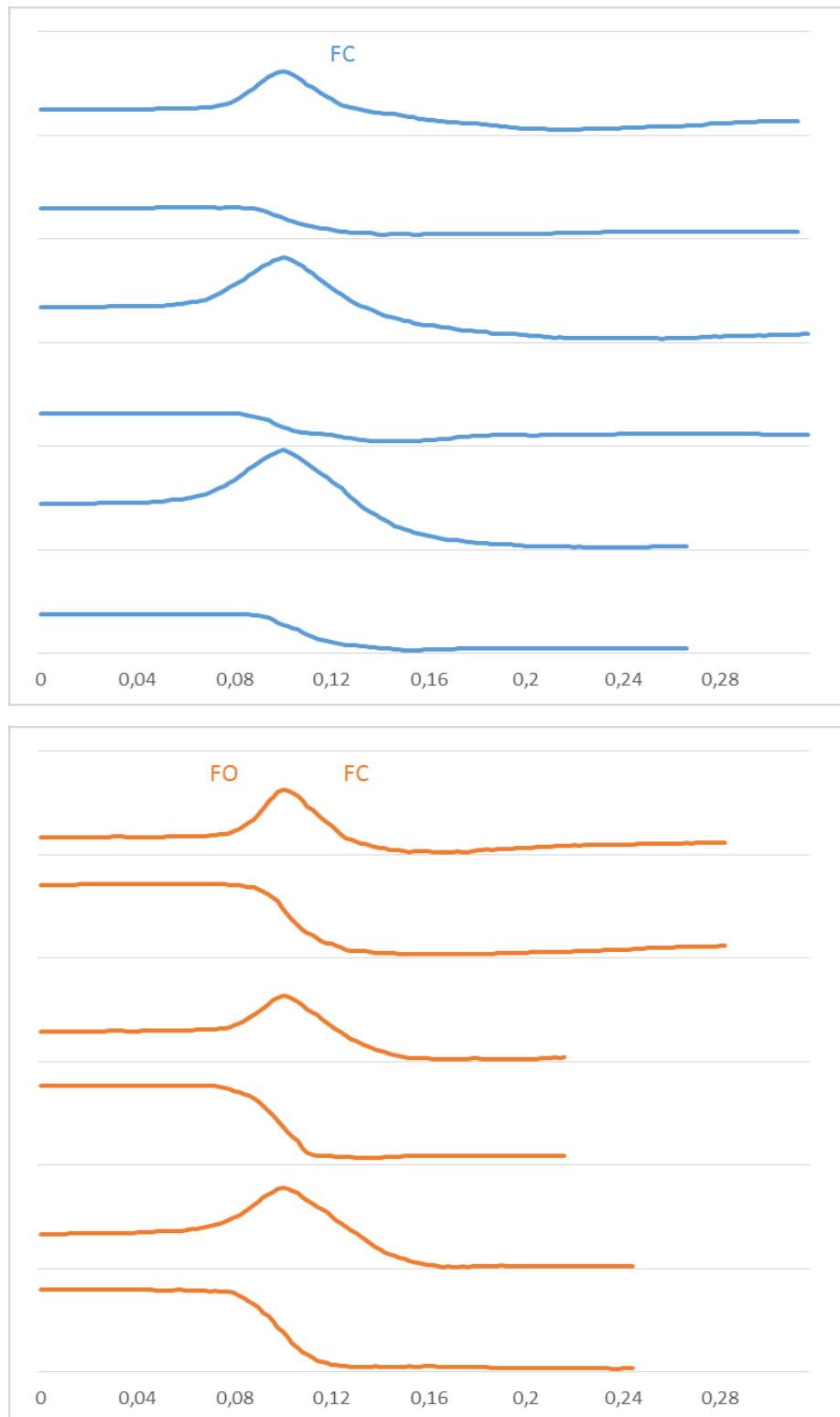


Abbildung 44: Vergleichende Darstellung der Verläufe von gape distance und transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. Futtertiere: Heimchen (blau), Würmer (orange). Die Verläufe der frühen gape cycle sind oben, die Verläufe der mittleren gape cycle sind in der Mitte, die Verläufe der späten gape cycle sind unten. Die X-Achse ist die Zeit in sek. Die Y-Achse ist dimensionslos. N=9

Tabelle 5: Mittelwerte und Standardabweichungen der wichtigsten Variablen des frühen intraoral transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. N= 9

	Heimchen	Wurm
gape cycle duration (sek.)	0,14 +/- 0,03	0,09 +/- 0,03
time to max. gape (sek.)	0,03 +/- 0,01	0,03 +/- 0,01
time to min. gape (sek.)	0,11 +/- 0,03	0,06 +/- 0,02
open/close (%)	21,43 / 78,57	33,3 / 66,66
min. gape distance start (mm)	3,96 +/- 1,23	3,04 +/- 1,3
FO duration (sek.)	0,037 +/- 0,01	0,03 +/- 0,01
mean vel. FO (mm/sek.)	107,68 +/- 37,18	139,41 +/- 61,41
max. vel. FO (5) (mm/sek.)	223,75 +/- 43,95	286,74 +/- 81,48
max. gape distance (mm)	7,64 +/- 1,76	7,63 +/- 1,83
max. gape angle (°)	28,28 +/- 8,15	29,63 +/- 7,43
FC duration (sek.)	0,04 +/- 0,01	0,035 +/- 0,01
mean vel. FC (mm/sek.)	100,96 +/- 30,96	158,17 +/- 40,05
max. vel. FC (5) (mm/sek.)	209,22 +/- 46,8	287,45 +/- 65,81
SC+PS duration (sek.)	0,06 +/- 0,03	0,03 +/- 0,01
mean vel. SC+PS (mm/sek.)	25,36 +/- 10,33	29,87 +/- 25,53
max. vel SC+PS (5) (mm/sek.)	112,73 +/- 42,74	100,51 +/- 27,88
min. gape distance ende (mm)	1,65 +/- 1,06	1,34 +/- 1,08
FO/FC/SC+PS (%)	27,0 / 29,2 / 43,8	31,6 / 36,8 / 31,6
transport distance (mm)	2,95 +/- 1,56	6,9 +/- 3,47
transport duration (sek.)	0,08 +/- 0,03	0,05 +/- 0,02
mean transport vel. (mm/sek.)	38,14 +/- 23, 48	132,26 +/- 46,01
max. transp. vel. (5) (mm/sek.)	144,27 +/- 64,52	331,04 +/- 121,76
transversal joint angle start (°)	160,33 +/- 3, 59	162,63 +/- 2,14
transversal joint angle max. gape (°)	165,98 +/- 3,25	167,05 +/- 2,99
transversal joint angle ende (°)	160,32 +/- 2,33	163,51 +/- 3,32
Winkeldifferenz min -> max (°)	5,65 +/- 3,16	4,42 +/- 3,16
Winkeldifferenz max -> min (°)	5,05 +/- 2,94	3,54 +/- 1,96

Tabelle 6: Mittelwerte und Standardabweichungen der wichtigsten Variablen des mittleren intraoral transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. N=9

	Heimchen	Wurm
gape cycle duration (sek.)	0,16 +/- 0,03	0,1 +/- 0,02
time to max. gape (sek.)	0,046 +/- 0,01	0,033 +/- 0,01
time to min. gape (sek.)	0,11 +/- 0,04	0,07 +/- 0,01
open/close (%)	28,75 / 71,25	33 / 67
min. gape distance start (mm)	5,12 +/- 0,1	4,3 +/- 0,1
FO duration (sek.)	0,046 +/- 0,01	0,034 +/- 0,01
mean vel. FO (mm/sek.)	104,28 +/- 31,17	110,83 +/- 54,25
max. vel. FO (5) (mm/sek.)	209,51 +/- 51,98	199,07 +/- 71,58
max. gape distance (mm)	9,84 +/- 2,04	7,79 +/- 1,33
max. gape angle (°)	35,04 +/- 5,06	32,26 +/- 9,3
FC duration (sek.)	0,04 +/- 0,01	0,05 +/- 0,01
mean vel. FC (mm/sek.)	126,94 +/- 29,81	129,57 +/- 33,33
max. vel. FC (5) (mm/sek.)	250,18 +/- 55,5	225,8 +/- 50,7
SC+PS duration (sek.)	0,07 +/- 0,03	0,03 +/- 0,013
mean vel. SC+PS (mm/sek.)	34,15 +/- 11,97	23,68 +/- 14,00
max. vel SC+PS (5) (mm/sek.)	129,84 +/- 19,32	83,74 +/- 37,07
min. gape distance ende (mm)	1,75 +/- 0,93	1,39 +/- 1,08
FO/FC/SC+PS (%)	29,5 / 25,6 / 44,9	31,2 / 41,3 / 27,5
transport distance (mm)	3,35 +/- 1,39	7,18 +/- 2,51
transport duration (sek.)	0,06 +/- 0,02	0,05 +/- 0,01
mean transport vel. (mm/sek.)	58,14 +/- 30,13	146,51 +/- 41,91
max. transp. vel. (5) (mm/sek.)	175,79 +/- 69,36	377,55 +/- 99,9
transversal joint angle start (°)	162,48 +/- 2,74	161,75 +/- 3,4
transversal joint angle max. gape (°)	165,87 +/- 2,47	166,09 +/- 1,4
transversal joint angle ende (°)	161,24 +/- 3,12	162,15 +/- 2,1
Winkeldifferenz min -> max (°)	3,39 +/- 1,86	4,34 +/- 3,11
Winkeldifferenz max -> min (°)	4,63 +/- 2,72	3,94 +/- 2,74

Tabelle 7: Mittelwerte und Standardabweichungen der wichtigsten Variablen des späten intraoral transport juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. N=9

	Heimchen	Wurm
gape cycle duration (sek.)	0,13 +/- 0,03	0,11 +/- 0,03
time to max. gape (sek.)	0,05 +/- 0,012	0,048 +/- 0,02
time to min. gape (sek.)	0,08 +/- 0,03	0,068 +/- 0,014
open/close (%)	38,46 / 61,54	43,63 / 56,36
min. gape distance start (mm)	4,7 +/- 0,85	3,65 +/- 1,2
FO duration (sek.)	0,05 +/- 0,01	0,05 +/- 0,02
mean vel. FO (mm/sek.)	100,48 +/- 21,01	102,22 +/- 39,92
max. vel. FO (5) (mm/sek.)	226,23 +/- 36,56	215,1 +/- 77,38
max. gape distance (mm)	9,81 +/- 1,07	8,06 +/- 1,35
max. gape angle (°)	37,57 +/- 2,76	31,03 +/- 6,41
FC duration (sek.)	0,06 +/- 0,02	0,055 +/- 0,01
mean vel. FC (mm/sek.)	147,68 +/- 25,22	134,44 +/- 32,77
max. vel. FC (5) (mm/sek.)	261,26 +/- 43,80	244,11 +/- 45,08
SC+PS duration (sek.)	0,055 +/- 0,035	0,024 +/- 0,01
mean vel. SC+PS (mm/sek.)	37,41 +/- 8,95	26,65 +/- 14,41
max. vel SC+PS (5) (mm/sek.)	111,39 +/- 36,75	66,38 +/- 31,71
min. gape distance ende (mm)	0,31 +/- 0,018	0,3 +/- 0,2
FO/FC/SC+PS (%)	30,3 / 36,4 / 33,3	38,8 / 42,6 / 18,6
transport distance (mm)	4,69 +/- 2,28	8,72 +/- 3,33
transport duration (sek.)	0,07 +/- 0,02	0,06 +/- 0,04
mean transport vel. (mm/sek.)	68,76 +/- 33,23	174,9 +/- 98,35
max. transp. vel. (5) (mm/sek.)	196,48 +/- 72,72	398,38 +/- 164,79
transversal joint angle start (°)	158,91 +/- 2,67	161,95 +/- 3,63
transversal joint angle max. gape (°)	163,75 +/- 3,11	167,21 +/- 2,28
transversal joint angle ende (°)	161,51 +/- 2,87	161,66 +/- 4,09
Winkeldifferenz min -> max (°)	4,84 +/- 2,09	5,26 +/- 2,27
Winkeldifferenz max -> min (°)	2,23 +/- 1,38	5,54 +/- 3,60

4. Diskussion:

4.1. Allgemein:

Zum Überleben ist die erfolgreiche Nahrungsaufnahme für heterotrophe Organismen ein entscheidender Punkt. Ein sporadischer Verlust der Beute ist für ein poikilothermes Tier im Normalfall kurzfristig zwar nicht von großer Bedeutung, längerfristig jedoch ist erfolgreiches Jagen überlebenswichtig. Die Mechanismen und Modi der Nahrungsaufnahme von Echsen wurden in dieser Arbeit im Ansatz bereits besprochen. Besonders häufig kommt bei Squamata die Lauerjagd vor (zur Übersicht: Nishikawa und Schwenk, 2001; Schwenk, 2000).

Dennoch gibt es nicht immer eine klare Abgrenzung, und die Verhältnisse zwischen Lauerjagd und aktiver Jagd variieren womöglich auf individueller Basis. Je nach Futterangebot, Beschaffenheit des Ortes und auch anderer Variablen wechselt der Modus des Jagens (vgl. Butler, 2005).

Ingestion wird unterschiedlich erledigt. Ernährt sich das Tier terrestrisch, kommen unter Squamaten zwei Formen des Nahrungserwerbs vor. Man spricht von tongue prehension, wenn die Beute mit der Zunge ergriffen wird, und im Anschluss mit derselben zum Kiefer bewegt wird. Jaw prehension ist die Form der Nahrungsaufnahme, in der die Kiefer das ausführende Element des Beuteerwerbs sind und den primären Kontakt zur Beute herstellen (zur Übersicht: Nishikawa und Schwenk, 2001; Schwenk, 2000). Diese Form des Nahrungserwerbs findet man bei der chinesischen Krokodilschwanzedeichse. Da *Shinisaurus crocodilurus* semiaquatisch lebt, wird angenommen, dass die Echse auch im Wasser zum Nahrungserwerb befähigt ist (Bever et al., 2005; vgl. Muñoz et al., 2015). Vermutlich passiert das durch suction feeding (zur Übersicht: Kardong, 2012; Schwenk, 2000).

Weitere wichtige Elemente sind die Ortung der Beute und die Annäherung an diese. Vor allem optische, aber auch chemische Ortung spielen eine zentrale Rolle im erfolgreichen Nahrungserwerb von Squamaten (zur Übersicht: Schwenk, 2000). Auch die Art und Weise, wie sich ein Prädator an seine Beute annähert, wirkt sich in weiterer Folge auf die Kinematik der prey prehension, besonders bei jaw prehension, aus (Montuelle et al., 2009b, 2010). Als skleroglossoide Art ortet *Shinisaurus* seine Beute mit den Augen und mit Hilfe des vomeronasalen Organs über die Zunge.

Nicht zuletzt wird unterschieden, wie die Beute in Richtung Pharynx bewegt wird. Es gibt die Möglichkeit des inertial feeding, durch posterior gerichtete Wurfbewegungen des Bissens, oder lingual transport, also Transport durch Zunge und Hyoidapparat (zur Übersicht: Schwenk, 2000). Letzteres verwendet das hier untersuchte Tier.

Unter Echsen sind echte Nahrungsspezialisten selten (Schaerlaeken et al., 2011, 2012). Vielmehr sind die meisten Echsen euryphag, also flexibel und angepasst an eine große Variation möglicher Beute. Sie müssen einen großen Pool an möglichen Bewegungsabläufen beherrschen, um Beute aller Art verzehren zu können (Montuelle et al., 2008, 2009a, 2009b, 2012). Gleiches trifft auch auf die Echse *Shinisaurus crocodilurus* zu. Zu ihrem Speiseplan gehören terrestrische Insekten und Kleinsäuger, aber auch aquatische Evertibraten und Vertebraten (Bever et al., 2005). Ihre Lebensweise verlangt somit ein breites Spektrum an möglichen Mustern des Nahrungserwerbs. Die Beschaffenheit und Aktivität der Beute wirkt sich gravierend auf die Abläufe des Ergreifens derselben aus (Montuelle et al., 2010). Ob dies auch auf *Shinisaurus* zutrifft, wird in weiterer Folge noch diskutiert.

4.2. Anatomie:

Der Schädel des juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* weist erwartungsgemäß einige Unterschiede im Vergleich zum Schädel eines adulten Tieres auf (nach Conrad, 2004). Zum einen ist die Ossifikation des juvenilen Schädels noch nicht vollständig abgeschlossen. Besonders auffällig ist die noch unvollständige Ossifikation an der Kontaktstelle von Palatinum und Pterygoid und am großteils knorpeligen Hyoidapparat. Zusätzlich dazu war die Suture des juvenilen Tieres zwischen Frontale und Parietale glatt und nur leicht gekurvt. Gemeinsam mit der offensichtlich relativ beweglichen Aufhängung des Pterygoids ergibt es die mechanische Möglichkeit cranialer Kinetik (vgl. Iordansky, 2011, Mezzasalma et al., 2014), die beim juvenilen Tier im Umfang dieser Arbeit festgestellt wurde. Beim adulten Tier ist die Verbindung zwischen Palatinum und Pterygoid fix. Zwischen Ectopterygoid und Pterygoid wurde wie auch beim juvenilen Tier ein Gelenk festgestellt. Die Verbindung zwischen Frontale und Parietale beim adulten Tier ist in ihrer Beschaffenheit bei Conrad nicht beschrieben. Der Schädel wirkt jedoch massiv, die oberen Schläfenfenster sind ausladend, die Suture ist am präparierten Schädel erkennbar aber gezackt (Conrad, 2004). Dadurch wird eine Mesokinetik beim adulten Tier vermutlich nicht vorhanden sein. Die stärkere Verknöcherung, die prominenten Schläfenbögen und die Verwachsung von Pterygoid mit anliegenden Elementen nimmt vermutlich die Möglichkeit zur Bewegung (vgl. Iordansky, 2011). Adulte *Shinisaurus crocodilurus* müssen aber in Hinblick auf mögliche Schädelkinetik noch untersucht werden (Mezzasalma et al., 2014).

Besonders das Hyoid des juvenilen Tieres unterscheidet sich von dem des adulten in seiner Ossifikation. Während durch die Visualisierung des Skeletts vom juvenilen *Shinisaurus* die Ceratobranchiale erkennbar wurden, blieb der Rest des Hyoids verborgen (Abb. 11 ff, oben). Der entoglossale Fortsatz, das Basihyale, die Hypohyale und die Epibranchiale sind nur beim adulten Tier komplett verknöchert. Dies ist selbst bei der geringen Auflösung des visualisierten adulten Individuums sichtbar. Der gesamte Hyoidapparat ist mehrere Zentimeter lang und posteroventral am Cranium gelegen. Die Verbindung zwischen dem Basihyale und den Hypohyale bzw. den Ceratobranchialen (Conrad, 2004, Abb. 11 ff., unten) ist knorpelig. Der Verlauf der Ossifikation bei *Shinisaurus* entspricht dem Verlauf der Ossifikation, wie sie bei *Varanus panoptes* (Varanidae) festgestellt wurde (Werneburg et al., 2015).

Das Dermatocranium und das Neurocranium sind fast vollständig ossifiziert. Wie auch bei *Varanus panoptes* ist das Hyoid bei sehr jungen Individuen nicht oder nur unvollständig ossifiziert. Dies nimmt mit zunehmendem Alter zu (Werneburg et al., 2015).

Weitere auffällige Unterschiede betreffen die Morphologie. Aus der lateralen Perspektive ist zu erkennen, dass beim juvenilen *Shinisaurus* eine leichte Absenkung des Squamosums stattfindet. Diese ist beim adulten Tier so nicht zu finden. Das Squamosum wandert caudal relativ zum Frontale auf derselben Ebene. Auch die oberen Schläfenfenster unterscheiden sich stark. Beim juvenilen sind sie schmal und rechteckig, beim adulten Tier sind sie oval. Das von dorsal quadratische Parietale zeigt sich sanduhrförmig beim adulten Tier. Der Abstand zwischen Parietale und dem oberen Schläfenfensterbogen wird größer. Dadurch erscheint das Fenster oval. Eine Vergrößerung und Verstärkung der Muskulatur ist mit zunehmendem Alter zu erwarten. Um die Muskulatur auch aufnehmen zu können, ist diese Heranreifung des Schädels beim adulten Tier notwendig. Am Schädel der Gesichtsregion ändert sich in Relation zwischen juvenil und adult wenig. Das juvenile Tier gleicht in diesem Bereich dem Adulten.

Schädelanatomie ist von großer Bedeutung für die systematische Einordnung der Wirbeltiere. Im Falle der Lepidosauria ist der urtümlichste rezente Vertreter *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae). Mit seinem diapsiden Schädel bildet er den Prototypen der Lepidosauria (zur Übersicht: Schwenk, 2000). Der Schädel von *Sphenodon punctatus* zeichnet sich im Unterschied zu *Shinisaurus* durch zwei vollständig umrandete Schläfenfenster aus. Das untere Schläfenfenster ist noch nicht reduziert und das Quadratojugale ist noch vorhanden (Herrel et al., 2007). Weiters ist bei *Sphenodon* die Verbindung von Pterygoid und den umgebenden Schädelementen knöchig und nicht wie beim juvenilen *Shinisaurus* und vielen anderen Squamaten knorpelig mit mehr oder weniger stark ausgeprägter Beweglichkeit (Moazen et al., 2009). Bei adulten *Shinisaurus* ist zumindest die Verbindung zum Ectopterygoid gelenkig.

Die systematische Stellung von *Shinisaurus crocodilurus* war, wie bereits beschrieben, lange Zeit strittig. Aufgrund der verhornten Zunge ist die Echse ein Skleroglossa (zur Übersicht: Vidal und Hedges, 2005). Innerhalb der Gruppe der Skleroglossa wurde *Shinisaurus* lange zur Familie der Xenosauridae gezählt (zur Übersicht: Conrad, 2008). Rieppel (1980) spricht von einer 74 prozentigen

Übereinstimmung der Schädel von *Xenosaurus* und *Shinisaurus*. Er stellt auch eine 64,5 prozentige Ähnlichkeit zu Schädeln aus der Familie der Gerrhonotinae fest. Die aussagekräftigsten Gemeinsamkeiten berufen sich auf die Zusammensetzung des Frontale und auf die dreieckige, caudoventral gelegene Fortführung des Jugale in die Temporalregion, die möglicherweise ein Überbleibsel des unteren Schläfenbogens ist. Weitere Synplesiomorphien sind, um einen Überblick zu verschaffen, die konvexe Ausstülpung des Frontale in die Orbita, die große laterale Sichtbarkeit des Lacrimale und die weitläufige Überlappung von Ectopterygoid und Pterygoid (Conrad, 2004, 2008; Rieppel, 1980).

Conrad (2004) widerspricht der gängigen Annahme der großen Ähnlichkeiten von *Shinisaurus* und *Xenosaurus*. Die Unterschiede betreffen das Pterygoid, das Präfrontale, die Prämaxilla und andere Elemente des Craniums. Offensichtliche Unterschiede, die schon früher festgestellt wurden, sind die bei *Shinisaurus* existente Bezahnung des Pterygoids, welche *Xenosaurus* fehlt, das kürzere Dentale oder die fehlende Vergelenkung zwischen Präfrontale und Squamosum der chinesischen Krokodilschwanzzeidechse.

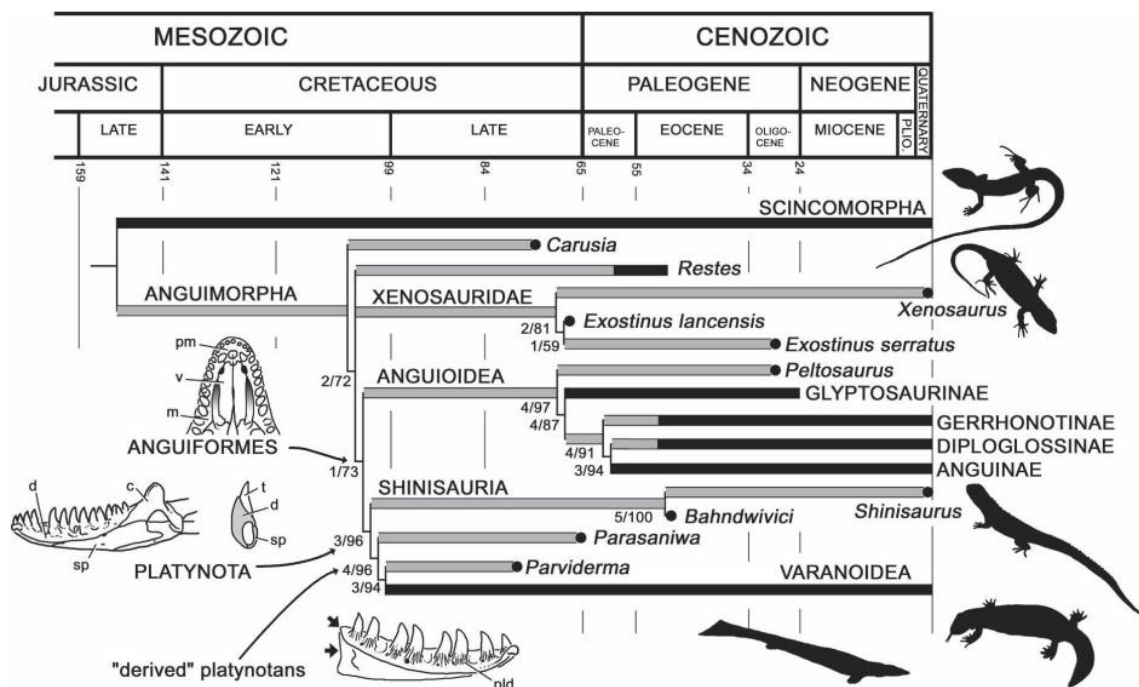


Abbildung 45: Stammbaum der Anguimorpha. Die nähere Verwandtschaft zu Varanoidea und die frühe Trennung von Xenosauridae sind dem vorliegenden Stammbaum zu entnehmen. (Conrad, 2006).

Shinisaurus ist ein sehr basaler Vertreter der Klade der Platynota, die sich etwa am Ende der frühen Kreide von den Xenosauridae und Anguidae abgespalten haben muss (Abb. 45). Gemeinsamkeiten zu Platynota sind am Ansatz der Adduktor-Muskulatur, an den Zähnen und am Aufbau der Mandibel abzuleiten. Unterschiede zu den Platynota sind an den Pterygoidzähnen und an der Ausbildung der Zähne allgemein festzustellen (Conrad, 2006).

Lange wurde eine extrem lange missing lineage für *Shinisaurus crocodilurus* angenommen. Die Funde von *Dalinghosaurus longidigitus* (Shinisauria) (Evans und Wang, 2005), *Merkurosaurus ornatus* (Shinisauria) (Klembara, 2008) und *Bahndwivici ammoskius* (Shinisauridae) (Conrad, 2006) sowie USNM PAL 540708 (vermutlich Shinisauridae) (Conrad et al., 2014), füllen diese missing lineage jedoch auf. Die genaue systematische Einordnung derselben ist zwar nicht restlos geklärt, Conrad et al. (2011, 2014) sprechen sich jedoch dafür aus, dass keine engere Verbindung zwischen Shinisauridae und Xenosauridae besteht. Vielmehr steht *Shinisaurus* in enger Verwandtschaft zu *Lanthanotus* und *Varanus*, einem Stamm (Goannasauria) innerhalb der Infraordnung Anguimorpha, der Arten inkludiert, die nahe verwandt sind mit *Varanus varius* (Conrad et al., 2011, 2014).

Dennoch sind auch Unterschiede zu den Schädeln der Varanidae zu erkennen. Bei *Shinisaurus* ist eine pterygoide Bezahnung vorhanden, die Verbindung zwischen Jugale und Postorbitofrontale ist ausgebildet, die Schnauze ist deutlich stumpfer und im Vergleich zur Schädellänge auch kürzer. Weitere Unterschiede betreffen die oberen Schläfenfenster. Bei Varanidae sind sie schmaler und der Schläfenbogen ist feiner während dieser bei *Shinisaurus* in Relation zum restlichen Schädel durchaus massiv wirkt. Der Schädel eines Varans ist kinetisch (Frazetta, 1962), während vorhandene Kinetik bei der chinesischen Krokodilschwanzedeichse im Umfang dieser Arbeit nur für juvenile Individuen gemessen wurde. Eine weitere Familie ohne Verbindung von Postorbitale und Jugale und vorhandener cranialer Kinetik sind Geckos. Gekkonidae zeichnen sich im Weiteren auch dadurch aus, dass die Schläfenbögen komplett reduziert sind (Herrel et al., 2007; Mezzasalma, 2014).

Die Muskulatur des Kauapparates ist komplex. Sie ist in ihrer detaillierten Ausbildung artspezifisch, entspricht im Allgemeinen jedoch der zu erwartenden Muskulatur von Schuppenkriechtieren (zur Übersicht: Herrel et al., 1997; Rieppel, 1980). Besonders die Hyoidmuskulatur entspricht der anderer Echsen. Sie besteht aus einem mehrschichtigen M. mandibulohyoideus zwischen Mandibel und Hyoid und einem

genauso mehrschichtigen M. sternohyoideus, der das Sternum mit dem Hyoid verbindet (Herrel et al., 1997; 2007).

Der Schädel von *Shinisaurus crocodilurus* wirkt massiv. Die Mandibel ist prominent und die Bezahnung ist vor allem beim juvenilen Tier im Verhältnis zum restlichen Schädel groß. Die semiaquatische Lebensweise dieser Echse legt nahe, dass auch harte Beute in Form von Schnecken oder anderen hartschaligen Tieren verspeist werden kann. Anpassungen an widerstandsfähige Beute bedeuten einen massiven Kauapparat, starke Zähne und große Muskulatur (Schaerlaeken et al., 2012). Die verkürzte Schnauze von *Shinisaurus* und die im Vergleich dazu relativ lange Adduktor-Auflagefläche weist möglicherweise auch darauf hin, dass die Echse über große Beißkraft verfügt. Die gemessene craniale Kinetik würde dem widersprechen, da sie zu einer Verminderung der Beißkraft führt (vgl. Herrel et al., 2007). Für juvenile Individuen könnte sie dennoch von Vorteil sein. Frazetta (1962) meint dazu, dass craniale Kinetik zur Schockabsorption beim Zubeißen dienen könnte. Bedenkt man die geringe Ossifikation des Schädels des untersuchten juvenilen Tieres, die allgemein geringe Größe und ihre vielfältige Diät, bedingt durch den artenreichen Lebensraum und vor allem durch die terrestrische und potentiell aquatische Beute, erscheint die craniale Kinetik bei Juvenilen von Vorteil. Sie würde die Geschicklichkeit beim Beutefang steigern. Adulte Tiere sind durch ihren ohnehin massiven Schädel nicht davon betroffen, Schwierigkeiten mit ihrer Beute zu haben. Um dazu genauere Aussagen zu treffen und Vergleiche zu haben, müsste man die Beißkraft von *Shinisaurus crocodilurus* messen. Die Zähne sind groß und nach hinten gedreht, weisen jedoch keine weiteren Spezialisierungen auf. Sie sind geeignet, um eine große Bandbreite an Beute zu fressen. Verbunden mit einer möglicherweise starken Beißkraft, wäre es für *Shinisaurus crocodilurus* möglich, vielfältige terrestrische und auch aquatische Nahrung zu sich zu nehmen (vgl. Muñoz et al., 2015).

4.3. Kinematische Analyse:

In Übereinstimmung mit der gängigen Lehliteratur über Nahrungsaufnahme-Mechanismen bei Squamaten weist capture von *Shinisaurus* in ihrem kinematischen Profil keine besonderen Überraschungen auf (zur Übersicht: Nishikawa und Schwenk, 2001; Schwenk, 2000). Als skleroglossoide Art ist der Modus der Nahrungsergreifung erwartungsgemäß jaw prehension. Die Zunge wird vor dem Ergreifen der Beute ausschließlich als Sinnesorgan verwendet. Sie dient nur der Ortung, wie auch bei anderen Tieren dieser Gruppe (zur Übersicht: Elias et al., 2000; Montuelle et al., 2009b; 2012; Schaerlaeken et al., 2012).

Mit Beginn der Maulöffnung bis zur Vollendung des gape cycle lassen sich klar differenzierbare Abschnitte identifizieren. Die Echse näherte sich ihrer Beute langsam und benutzte die Augen und ihre Zunge zum Orten der Beute. SO setzte nach der Ortung der Beute und Erreichen einer zur Beuteaufnahme notwendigen Mindestdistanz (etwa 1 cm) ein. Zu Beginn von FO waren drei Viertel der Prädator – Beute Distanz bereits bewältigt. Die Beute war schon fast vollständig im Maul als FC einsetzte. Im Anschluss folgten SC- bzw. SC+PS-Phasen. Dieser Verlauf von capture entspricht im Grundsätzlichen der Abfolge der gape cycle Phasen anderer Lepidosaurier (zur Übersicht: Delheusy und Bels, 1999; Schaerlaeken et al., 2011; Schwenk, 2000).

Die zur Hyoidbewegung gesammelten Daten, sowohl für capture als auch für die intraoral transports, waren leider nur bedingt verwertbar. Der Verlauf der Hyoidbewegung während capture von Heimchen war der einzige unverfälschte Verlauf. Alle anderen Verläufe waren eher unbrauchbar, da die Haut unter dem Kiefer so weitläufig ist, dass sie die Hyoidbewegung unkenntlich machte. Die Ergebnisse der Bewegung des Hyoidapparates der intraoral transports konnten überhaupt nicht sinnvoll verwertet werden. Sie folgen in ihrem Bewegungsmuster exakt den Bewegungen der Maulöffnung. Daher kann die Kinematik des Hyoidapparates im Umfang dieser Arbeit nicht sinnvoll diskutiert werden. Eine weitere Analyse mittels Röntgenfilm wäre dafür notwendig.

Anhand des brauchbaren Hyoidverlaufs zur capture von Heimchen, lässt sich dennoch eine Bewegung des Hyoidapparates erkennen. Mit Beginn von SO schob es sich nach anterior. Bei *Shinisaurus crocodilurus* spielte die Zunge zur Ergreifung der Beute keine Rolle. Das ist auch daran zu erkennen, dass die Zunge etwa nach

der Hälfte von FO stark nach posterior gezogen wurde. Dies geschah vermutlich um die Mundhöhle von der Zunge frei zu halten, welche der Beute ansonsten im Weg stünde. Mit der Fixierung der Beute während SC schob sie sich unter die Beute stark nach anterior bis sie vor dieser lag. Diese Bewegung ist notwendig, da in weiterer Folge die Zunge für den posterioren Transport der Beute notwendig wird.

Gorniak et al. (1982) analysierten die Nahrungsaufnahme von *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae), dem Urtyp der rezenten Lepidosaurier. Verfüttert wurden Heimchen, Kakerlaken und neugeborene Mäuse. Damit *Sphenodon* auf die Beute aufmerksam wurde, musste diese aktiv sein. Auch musste sich das Tier der Beute sehr annähern. Der Kopf wurde auf die Beute ausgerichtet und capture wurde eingeleitet. Insekten wurden von der Brückenechse mittels lingual prehension, Mäuse ausschließlich über jaw prehension aufgenommen. *Shinisaurus* brauchte genauso wie *Sphenodon* den Impuls aktiver Beute um aufmerksam zu werden. Die Aufnahme der Beute erfolgte jedoch ausschließlich über jaw prehension.

Delheusy und Bels (1999) stellten beim Gecko *Phelsuma madagascariensis* (Gekkonidae) eine capture fest, die der von *Shinisaurus crocodilurus* ähnelt. Capture beim Gecko wurde durch Fütterung mit Heimchen und Mehlwürmern analysiert. Ähnlich zu *Shinisaurus* wurde capture bei einer Distanz von 1 cm zur Beute gestartet. Es folgte ein Verlauf der anders als bei *Shinisaurus* nicht in Abschnitte geteilt wurde, sondern nur aus Öffnen und Schließen des Mauls bestand. Die Verläufe der beiden Echsen ähneln sich darin, dass beim Fressen von Heimchen die maximale Maulöffnung etwa zur Hälfte des gape cycles stattfand, während bei Würmern bzw. bei Mehlwürmern, die sich in ihrer Gestalt ähneln, die maximale Maulöffnung erst nach etwa zwei Drittel des gape cycles erfolgte. Mit durchschnittlich 0,2 Sekunden dauerte capture bei *Phelsuma madagascariensis* deutlich kürzer als die von *Shinisaurus*. Durch die geringere Größe der Geckos, waren diese gezwungen das Maul um jeweils etwa 10° weiter zu öffnen als es *Shinisaurus* tat.

Montuelle et al. (2009a, 2010, 2012) verglichen die prey prehension von *Gerrhosaurus major* (Scincidae), *Tupinambis merianae* (Teiidae) und *Varanus niloticus* bzw. *Varanus omatus* (Varanidae) in mehreren Studien miteinander. Mit *Gerrhosaurus* wurde ein omnivorer Squamat, mit dem Teju sowie den Varanen drei Vertreter miteinander verglichen, die, wie auch *Shinisaurus* die Zunge zum Orten, nicht aber zur Aufnahme der Beute, verwenden. Der allgemeine Aufbau der gape

cycles setzte sich in allen vier Arten wie bei *Shinisaurus crocodilurus* aus SO-, FO-, FC- und SC-Phasen zusammen.

Gerrhosaurus wies zwei Formen der prey prehension auf. Fast ausschließlich jaw prehension kam beim Fressen von Grashüpfern und Mäusen vor, während lingual prehension beim Fressen von Früchten und Mehlwürmern vorkam (Montuelle et al, 2009a, 2010). Diese Flexibilität des Nahrungsaufnahmemodus wurde bei *Shinisaurus* nicht festgestellt. *Gerrhosaurus* begann relativ spät, das heißt kurz vor der Beute, mit der Öffnung des Mauls (Montuelle et al, 2012). Die maximalen Maulöffnungswinkel von *Gerrhosaurus* beim Fressen von Grashüpfern und Mehlwürmern sind mit den Maulöffnungswinkeln, die bei *Shinisaurus* während der capture gemessen wurden, beinahe ident. Beim Fressen von Grashüpfer betrug der maximale gape angle $26,6^\circ$ während er beim Fressen von Mehlwürmern $18,6^\circ$ betrug. Im Vergleich dazu betrug der gape angle bei *Shinisaurus* fast 27° beim Fressen von Heimchen, bzw. fast 19° beim Fressen von Würmern.

Die Varane begannen schon früh, das heißt ab einer Distanz von zehn Zentimetern damit, das Maul aufzureißen. Wie bei *Shinisaurus* und auch *Tupinambis* wurde beim Maulöffnen der Varane nur zwischen SO und FO unterschieden (Montuelle et al., 2012). Anders als bei anderen Echsen (zum Überblick: Schwenk, 2000) wurde keine SOI und SOII identifiziert. Die Maulöffnungsweiten bei capture dieser großen Echsen lagen um die 30° . Alle vier, *Gerrhosaurus major*, *Tupinambis merianae* und *Varanus niloticus* bzw. *Varanus omatus* zeigten schnelle grasp Bewegungen beim Fressen von Grashüpfern die zwischen 17 und 19 cm/sek. lagen (Montuelle et al., 2012). Damit sind sie um ein Vielfaches schneller als die grasp Bewegungen juveniler *Shinisaurus*. Diese führten die Bewegung mit einer Geschwindigkeit von durchschnittlich 6 cm/sek. (Heimchen) bzw. 4 cm/sek. (Würmern) aus.

Zghikh et al. (2012) verfütterten in absteigender Größe Mäuse, Heimchen und Mehlwürmer an *Pogona vitticeps* (Agamidae). Als Agame und Mitglied der Familie der Leguanartigen wurde die Beute durch lingual prehension ergriffen. Die Distanz, aus der capture begann, betrug 1,2 – 1,5 cm. Die Maulöffnung war beim Fressen von Mäusen und Heimchen ähnlich und jeweils größer als bei Mehlwürmern. Ähnlich sieht es bei *Shinisaurus crocodilurus* aus. Die Echse hat bei Heimchen die größere Maulöffnung als bei Mehlwürmern und Würmern, die sich in ihrer Form ähneln. Interessant ist, dass *Pogonas* capture sich nicht in die gängigen Phasen SO, FO, FC und SC aufteilen lässt. Vielmehr sprechen die Autoren von einer predatory phase, in

der die Ortung stattfindet und einer anschließenden capture phase, dem eigentlichen Fressvorgang (Zghikh et al., 2012). Bei *Shinisaurus* geschieht die Ortung, optisch und auch chemisch weit vor der eigentlichen capture.

Vergleicht man capture von *Shinisaurus* bei Heimchen mit der capture bei Würmern, so sind sie nicht ident. Capture von Heimchen zeichnete sich im Vergleich zur capture von Würmern allgemein durch kürzere Dauer, meist größere Geschwindigkeiten und größerer maximaler Maulöffnung aus.

Deutliche Unterschiede gab es bei der Dauer von SO und FC. Diese waren bei Heimchen weitaus kürzere und somit schnellere Prozesse. SC+PS dauerte bei Heimchen jedoch deutlich länger, auch wenn der Vorgang in beiden Fällen ein sehr schneller Prozess war. Interessant ist, dass bei Heimchen zwischen FC und SC+PS eine zusätzliche SC-Phase auszumachen war. Während bei Würmern die Fixierung und mechanische Verarbeitung derselbe Prozess war, wurde dieser Vorgang beim Fressen von Heimchen in zwei Abschnitten erledigt. SC diente anscheinend rein der Fixierung des Beutetieres, während SC+PS der mechanischen Bearbeitung des widerstandsfähigen Exoskeletts diente. In Summe dauerte SC und SC+PS beim Fressen von Heimchen vier Mal so lang wie SC+PS beim Fressen von Würmern. Dieser Unterschied ist deutlich.

Bei *Shinisaurus* sind im Detail Unterschiede in der Ergreifung von harter und weicher Beute festzustellen. Metzger (2009) meint dazu, dass die Beschaffenheit der Beute Einfluss auf die Kinematik des Prädators ausübt. Härtere Beute führt in Metzgers Studie zu kürzeren gape cycles. Das würde den Ergebnissen dieser Arbeit entsprechen. Heimchen sind härtere Nahrung, der gape cycle bei ihrem Verzehr ist minimal kürzer.

Nimmt man an, dass die Echse aufgrund ihrer Erfahrung Heimchen als mobile und schnelle Beute identifizierte, während Würmer für die getesteten Tiere zwar neu waren, sich aber dennoch als eher immobil herausstellten, muss man den Einfluss der Beutemobilität mitbedenken. Diese hat ebenso einen großen Einfluss auf die Kinematik des Prädators (Montuelle et al., 2010). Diese Veränderungen betreffen nicht nur den Schädel, sondern das gesamte postcraniale Skelett und auch das Verhalten. Alles wird darauf ausgerichtet, die Beute schneller fangen zu können.

Ein weiterer Einfluss auf die Kinematik von capture ist die Größe der Beutetiere (Montuelle et al., 2010). Zunehmende Größe geht Hand in Hand mit den Änderungen, die größere Mobilität der Beutetiere hervorrufen. Laut dieser Studie an

Gerrhosaurus major wirken sich größere, mobilere Beutetiere dahingehend aus, dass ihre zunehmende Größe eine Steigerung der gape distance bewirkt und den gape cycle schneller werden lässt. In dieser Studie waren beide Beutetiere in etwa gleich groß. Capture von Heimchen war schneller, vermutlich auch, weil für *Shinisaurus* Heimchen als schnellere Beute gilt.

In dieser Untersuchung wurden die Unterschiede zwischen den verfütterten Heimchen und Würmern in Hinblick auf ihre Größe so gering wie möglich gehalten. Es sind Parallelen zu Montuelles Ergebnissen (2010) zu finden. Bei Heimchen wurde das Maul weiter geöffnet, und die damit verbundenen Geschwindigkeiten waren deutlich größer. Von Vorteil könnte diese Beschleunigung des Prozesses sein, wenn man annimmt, dass größere Beute möglicherweise wehrhafter ist. Auch höhere Geschwindigkeiten bei der Aufnahme von mobiler Beute sind vorteilhaft. Je schneller und überraschender capture ist, desto geringer ist die Chance, auch für ein schnelles Beutetier, zu flüchten.

Ob die Mobilität der Beute auch gravierenden Einfluss auf die postcraniale Kinetik und das Verhalten des Prädators hat, wie es Montuelle (2010) für *Gerrhosaurus major* festgestellt hat, bleibt offen. Diese Parameter wurden in der vorliegenden Analyse nicht betrachtet.

Im Gegensatz dazu stellte Herrel et al. (1996) bei *Agama stellio* (Agamidae) fest, dass sich größere Beute verlängernd auf den gape cycle auswirkt, ohne gravierende Unterschiede in der Maulöffnung zu erwirken. Herrels Theorie konnte für capture von *Shinisaurus crocodilurus* nicht bestätigt werden, da die Beutetiere gleich groß waren.

Die Verläufe der intraoral transports sind deutlich einfacher. In fast allen Fällen bestanden die gape cycle nur aus FO-, FC- und SC+PS-Phasen, die unmittelbar aufeinander folgten. Zwischen den einzelnen gape cycles waren stationary phases. Diese sind üblicherweise gekennzeichnet von einer geringen Öffnung des Mauls, hervorgerufen durch die Verdrängung der Beute. Des Weiteren wird in dieser Phase der Hyoidapparat samt Zunge in seine Ruheposition zurückgeführt (vgl. Schwenk, 2000). Diese stationary phases wurden in dieser Analyse nicht weiter untersucht und bedürfen weiterer Analyse (vgl. *Phelsuma madagascariensis* bei Delheusy und Bels, 1999).

Durch das Fehlen einer SO unterscheiden sich die vorgefundenen gape cycles von den standardisierten Modellen in der Lehliteratur (zur Übersicht: Schwenk 2000) oder auch von Analysen anderer Tiere.

Bei *Sphenodon punctuatus* wurden drei, der capture folgenden, gape cycle Typen unterschieden, die immer aus SO, FO, FC und SC bestanden (Gorniak et al., 1982). Reducing movements dienten der mechanischen Verarbeitung der Beute und wurden drei bis viermal wiederholt bis es zu einem Seitenwechsel, den repositioning movements kam. Darauf folgten wieder reducing movements. Die repositioning movements dienten dem Seitenwechsel der Beute, denn *Sphenodon* kaute abwechselnd links oder rechts. Die Zunge war beim Fressen von Insekten in diesen Abschnitten von großer Bedeutung, während beim Fressen von Mäusen die Beute durch inertial movements (inertial transports) bewegt wurde (Gorniak et al., 1982). Die dritte und letzte Phase vor dem Schlucken nannte Gorniak terminal phase. Diese ist dem bei *Shinisaurus* festgestellten intraoral transport am ähnlichsten. Darin wurde die Beute Richtung Pharynx transportiert. Diese terminal phases dauerten im Schnitt 0,89 Sekunden bei Heimchen, 1,07 Sekunden bei Schaben und 1,3 Sekunden bei jungen Mäusen (Gorniak et al., 1982), also deutlich länger als die intraoral transports von Heimchen, und intraoral transports von Würmern bei *Shinisaurus*.

Mit voranschreitender Zahl der gape cycles, wurden die cycles von *Sphenodon punctatus* kürzer und die Bewegungen der Kiefer kleiner (Gorniak et al., 1982). Beim juvenilen *Shinisaurus* ist interessant, dass die Maulöffnungen beim intraoral transport mit zunehmender Bewegung der Beute in Richtung Pharynx zunahmen. Weiter geschah der Transport der Beute immer mit Hilfe der Zunge.

Delheusy und Bels (1999) stellten bei *Phelsuma madagascariensis* keine SC+PS-Phase in der Transportphase fest. Dafür waren die Transportphasen bei *Phelsuma madagascariensis* sehr lang und bestanden zu 88% (Heimchen) und zu 92% (Mehlwürmer) aus SO-Phasen, denen kurze FO- und FC-Phasen folgten.

In dieser SO-Phase wurden wiederum eine SOI-Phase und eine SOII-Phase unterschieden. Die SOII-Phase bei *Phelsuma madagascariensis* ähnelt in ihrer Beschreibung den bei *Shinisaurus* festgestellten stationary phases. Sie dauerte sehr lang und war mit einer nur geringen Zunahme der gape distance verbunden (Delheusy und Bels, 1999). Ob es sich bei *Shinisaurus crocodilurus* stationary phases wirklich um stationary phases oder um extrem lang andauernde SO-Phasen handelt, muss noch analysiert werden.

Bei *Phelsuma madagascariensis* wurden die Heimchen zunächst sehr schnell, um mit zunehmender Nähe zum Pharynx nur mehr langsam posterior bewegt zu werden. Die posteriore Bewegung der Mehlwürmer wurde kontinuierlich langsamer (Delheusy und Bels, 1999). Im Vergleich dazu wurden Heimchen bei *Shinisaurus* nur sehr langsam posterior bewegt, wohingegen Würmer extrem schnell nach posterior transportiert wurden.

Bei den Analysen von Elias et al. (2000) wurde der Transport bei *Tupinambis teguixin* (Teiidae) und *Varanus exanthematicus* (Varanidae) analysiert. Vor dem Transport wurde die Beute (Maus) in beiden Fällen angebissen, gequetscht und befeuchtet. Der Transport ließ sich in drei Bereiche aufteilen - reiner inertial transport zu Beginn, darauf folgender kombinierter inertial und lingual transport und abschließender lingual transport vor dem Schlucken. In mehr als 80% erfolgt der intraoral transport unter Zuhilfenahme der Zunge (Elias et al., 2000). Bei juvenilen *Shinisaurus* wurde kein inertial transport beobachtet, sehr wohl aber vereinzelt, dafür intensives Bewegen des Kopfes nach dorsal. Ob bei *Shinisaurus* inertial feeding vorkommt lässt sich nicht ausschließen. Vor allem für adulte Tiere, die ein vermutlich abwechslungsreicheres Beutespektrum als die juvenilen haben, wäre es denkbar.

Schaerlaeken et al. (2012) untersuchten die Kinematik von Echsen, denen es möglich ist, hartschalige Beute zu fressen. Als Echse die stark an Wasser gebunden ist, ist es *Shinisaurus* vermutlich möglich und auch notwendig, hartschalige Beute zu knacken. Eines der von Schaerlaeken et al. (2012) untersuchten Tiere war *Dracaena guianensis* (Teiidae), ein Spezialist für hartschalige Beute. Spannend ist, dass *Dracaena* sich als sehr geschickt im Umgang mit dem Beutetier erwiesen hat. Die Schale wird nach dem Knacken über die Zunge aus dem Maul verdrängt. Bei gape cycles von *Dracaena guianensis*, die Knacken von Schnecken schalen beinhalten, ist die längste Phase SC+PS (Schaerlaeken et al., 2012). Auch bei *Shinisaurus* ist die prominenteste Phase des intraoral transports beim Fressen von Heimchen meist die SC+PS-Phase. Das hängt mit der Härte der Beute zusammen. Ob *Shinisaurus* fähig ist, hartschalige Beute zu fressen, muss noch erforscht werden. In Kombination mit der semi-aquatischen Lebensweise, wäre es jedoch ein großer Vorteil für das Tier.

Herrel et al. (1996) analysierten den intraoral transport von *Agama stellio*. Die Echse braucht deutlich mehr gape cycles als *Shinisaurus*, um die Beute, einen Grashüpfer, zu verarbeiten und posterior zu bewegen, damit sie geschluckt werden kann. Während *Agama stellio* etwa 30 gape cycles bis zum Schlucken brauchte (Herrel et

al., 1996), waren es bei *Shinisaurus* beim Fressen nicht einmal zwölf, und beim Fressen von Würmern gerade einmal unter vier gape cycles die zwischen capture und swallowing lagen. Mit 711 ms dauert der intraoral transport bei *Agama stellio* ein Vielfaches der gemessenen Zeiten von *Shinisaurus crocodilurus*. 52 % des gape cycles macht SO aus, die in einer längeren SOI- und einer kürzeren SOII-Phase unterteilt wurden (Herrel et al., 1996).

Bei *Shinisaurus* wurde in dieser Untersuchung für den intraoral transport cycle keine SO-Phase gefunden. Die stationary phase könnte, wie bereits erwähnt, möglicherweise eine solche überlange SO-Phase sein. Jedoch geschieht bei *Shinisaurus* innerhalb der stationary phase keine bemerkbare und für das Fressen relevante Bewegung. Die Rückführung der Zunge konnte aufgrund der nicht aussagekräftigen Daten zu Hyoidbewegung nicht analysiert werden.

FO und FC waren bei *Agama stellio* relativ kurz und werden von einer SC+PS-Phase gefolgt die 26% des gesamten gape cycle ausmachte. Der maximale gape angle war mit 30° ähnlich zum Winkel bei *Shinisaurus* beim Fressen von Würmern.

Die bereits erwähnten Kriterien, die Einfluss auf die Kinematik von capture hatten, wirkten sich auch auf die intraoral transports aus. Während das Kriterium der Beutemobilität bei bereits toter Beute vermutlich vernachlässigbar wird, bleiben Härte und Größe derselben weiterhin relevant.

Der Unterschied in der Anzahl von intraoral gape cycles zwischen capture und swallowing beim Verzehr von Heimchen und Würmern war bei *Shinisaurus* signifikant. Auch war die Geschwindigkeit, mit der die Beute posterior bewegt wurde, bei Würmern signifikant schneller. Dies entspricht den Feststellungen von Herrel et al. (1996) und Montuelle et al. (2010), dass harte Beute mit einer intensiveren Verarbeitung bis zum Schlucken verbunden ist. Gleiches gilt für die Größe der Beute. Auch wenn die Größe zwischen den verfütterten Heimchen und Würmern recht ähnlich war, wirkte auch sie sich, ähnlich wie die Beschaffenheit, auf die intraoral transports aus.

Eine Variable, die bisher nicht besprochen wurde, sich aber beim intraoral transport als bedeutend erweisen muss, ist die Masse der Beutetiere. Laut Metzger (2009) hat das Gewicht großen Einfluss auf die Kinematik. Wenn die Beute schwerer ist, dann ist der gape cycle, im Vergleich zu einer leichteren Beute, länger. In der vorliegenden Untersuchung wurden die Futtertiere nicht gewogen. Heimchen waren härter und geringfügig größer als Würmer. Betrachtet man die Ergebnisse der intraoral

transports, so ist festzustellen, dass in jedem Fall die Dauer des gape cycles bei Heimchen signifikant größer war. Im frühen und mittleren Transport ist sie sogar um fünfzig Prozent größer, als die bei Würmern.

Im Unterschied zu manch anderen Squamaten, vor allem aber großer Skleroglossa (vgl.: Elias et al., 2000; Montuelle et al.; 2009b; Schaerlaeken et al., 2011), verlief der Beutetransport nach posterior bei *Shinisaurus* ausschließlich lingual. Auch wenn die Zunge kaum oder meist gar nicht zu sehen war, war anhand der Beutebewegung zu erkennen, dass die Zunge für den Transport verantwortlich war. In den stationary phases, zwischen den gape cycles des intraoral transports, wurde die Beute mit der Zunge gegen den Gaumen gepresst. Dieses Pressen setzte mit dem Beginn von SC+PS ein und hörte mit Beginn der FO auf. Als Widerhaken gegen das erneute Vorrutschen nach anterior dienten bei *Shinisaurus* vor allem die Pterygoidzähne.

Vergleicht man die intraoral transports untereinander, so ist festzustellen, dass mit zunehmender Nähe der Beute zum Pharynx, die maximale Maulöffnung sowohl beim Verzehr von Heimchen als auch von Würmern zunimmt. Weiter nimmt die Distanz des Beutetransports mit zunehmender Nähe zum Pharynx zu. Dennoch ist anzumerken, dass bei Würmern der Transport mit drei bis vier Transportbewegungen erledigt ist, während Heimchen in vielen kleinen Schritten, manchmal auch vor und zurück transportiert werden. Notwendig ist das, um das harte Exoskelett des Heimchens schluckfähig zu machen. Im Gegensatz dazu sind Würmer von Beginn an weich und durch ihre feuchte, glattere Oberfläche reibungsärmer.

4.4. Conclusio:

Der Schädel des juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* zeichnet sich durch Mesokinetik aus, die bei adulten Individuen eher unwahrscheinlich ist. Die stärkere Ossifikation des adulten Schädels spricht gegen eine craniale Beweglichkeit, trotz der nahen Verwandtschaft zu Varanidae wo Schädelkinetik vorzufinden ist (Mezzasalma et al., 2014). Eventuell ermöglicht diese craniale Beweglichkeit dem juvenilen *Shinisaurus* eine größere Bandbreite an unterschiedlicher Beute zu verzehren. Die von Frazetta (1962) vorgeschlagene Pufferwirkung der cranialen Kinetik erscheint für ein juveniles Tier, welches möglicherweise harte Beute verzehrt, sinnvoll.

Die capture juveniler *Shinisaurus crocodilurus* unterscheidet sich nicht signifikant von der capture ähnlich großer Echsen, wie zum Beispiel *Phelsuma madagascariensis* (adult) (Delheusy und Bels, 1999). Unterschiede in der Dauer des gape cycles oder in der Maulöffnungsweite, sind dennoch artspezifisch. Genauso wie die nahe verwandten Varane, ortet *Shinisaurus* die Beute mit der Zunge (Montuelle et al., 2012). Anders als bei Varanen jedoch (Elias et al., 2000), erfolgt der Weitertransport der Beute in Richtung Pharynx, ausschließlich durch lingual transport. Inertial transport wurde bei juvenilen Tieren nicht beobachtet, ist für adulte Tiere jedoch nicht auszuschließen. Ansonsten ist der intraoral transport unauffällig. Er besteht aus sehr kurzen Öffnungen und Schließungen des Mauls, welche durch lange Ruhephasen miteinander verbunden sind. Merkmale der Beute, wie Härte, Größe und Wehrhaftigkeit, wirken sich verlängernd auf den intraoral transport aus.

Daher ist die terrestrische Nahrungsaufnahme von *Shinisaurus crocodilurus* als eher unauffällig einzustufen. Sie erscheint als flexibel genug, um eine große Diversität an potentieller Beute bewältigen zu können. Betrachtet man die eng ans Wasser gebundene Lebensweise, so scheint Flexibilität in der Nahrungsaufnahme auch notwendig und vorteilhaft.

4.5. Herausforderungen und Lösungen:

Das Filmen der Tiere erwies sich vor allem zu Beginn, entgegen der Erwartungen, als schwierig. Die juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* mussten erst an die kontrollierte Fütterungssituation gewöhnt werden. Die ersten Filmaufnahmen erwiesen sich als ergebnislos. Während die Präsenz eines Tellers, später dann ein Meterband, im Terrarium akzeptiert wurde, verhielten sich die Tiere den Kaltlichtlampen gegenüber sehr scheu. Nur zweimal konnte eine Nahrungsaufnahme mit eingeschalteten Kaltlichtlampen beobachtet und erfolgreich aufgenommen werden. Zum Glück reichte die normale Beleuchtung für die Filmaufnahmen aus, bei Frameraten über 500/s wäre dies jedoch nicht möglich gewesen.

Ein weiteres Problem stellte die glatte Oberfläche des Tellers dar. Durch die Glätte waren die Tiere gezwungen, ihren Kopf sehr stark zu verdrehen oder mehrmals nach der Beute zu schnappen, bis capture erfolgreich war. Durch den Einsatz eines Meterbandes als Ablagefläche der Beute konnten laterale Aufnahmen erzielt werden. Die besten Ergebnisse wurden jedoch dadurch erzielt, dass die Beute auf den Terrarienboden normal zur Echse gelegt wurde. *Shinisaurus crocodilurus* näherte sich dem Futter ohne den Kopf zu verdrehen. Die Aufnahme war komplett lateral. Gute Sichtbarkeit für alle relevanten Punkte war vorhanden.

Zu Beginn waren die juvenilen Tiere nicht an Würmer als Beute gewöhnt. Es dauerte mehrere Versuche, bis sich die Tiere an diese Beute gewöhnten und sie akzeptierten. Im weiteren Verlauf wurden die Würmer sogar eher akzeptiert als die Heimchen. Auch erwies sich das Füttern am Morgen als weit weniger erfolgreich als das Füttern am Nachmittag. Im Zoo werden die Terrarien nachmittags gereinigt. Nach dieser täglichen Reinigung wird das Futter den Tieren ins Terrarium geworfen.

4.6. Versäumtes:

Neben der Untersuchung der Nahrungsaufnahme der juvenilen *Shinisaurus crocodilurus* und dem Vergleich zwischen harter und weicher Nahrung war auch ein Vergleich zur Nahrungsaufnahme adulter Tiere, im speziellen eine Untersuchung der potentiellen aquatischen Nahrungsaufnahme, geplant. Dafür sollte ein *Shinisaurus* Pärchen welches nicht in der Ausstellung ist, gefilmt werden. Dieses wird getrennt von den anderen Tieren in einem zu diesem Zeitpunkt relativ kühlen Raum gehalten. Zu den adulten Individuen ist zu sagen, dass sie bei der Nahrungsaufnahme noch wählerischer und zurückhaltender erscheinen. Mehrere Filmversuche verliefen ergebnislos. Grundsätzlich werden die adulten Tiere im Zoo Schönbrunn zwei Mal pro Woche mit Insekten oder auch Mäusen gefüttert. Häufig jedoch verzichten die Tiere darauf zu fressen. Erschwerend kommt noch hinzu, dass im April und März gefilmt wurde. Zu diesem Zeitpunkt endet ihre Hibernation. Während dieser winterlichen Ruhepause wird nicht gefressen. Zeugnis von ihrer Appetitlosigkeit ist die terrarieneigene Heimchenpopulation, die mehrere dutzend Tiere groß ist. Auch ist das Terrarium sehr dicht mit pflanzlichen Material befüllt. Möglicherweise wäre die Untersuchung erfolgreicher gewesen, wenn die Tiere im Sommer gefilmt worden wären.

Anders wäre es möglicherweise mit den Tieren in der Ausstellung gegangen. Diese werden bei ganzjährig konstanten Temperaturen in einem Gesellschaftsaquarium mit Schildkröten und Fischen gehalten. Leider war es nicht möglich, diese Tiere für die Untersuchung heranzuziehen.

Bedauerlich ist, dass aquatische Nahrungsaufnahme selten beobachtet wurde, und somit auch nicht gefilmt wurde. In der Literatur wird oftmals eine aquatische Nahrungsaufnahme erwähnt (Bever et al., 2005; Conrad et al., 2004; Van Schingen et al., 2014a, 2014b). Beobachtet wurde ein unmittelbar der capture folgendes Zurückziehen der Beute ins Wasser, ähnlich der Nahrungsaufnahme von Krokodilen, und sehr sporadisches Erfassen der Beute an der Wasseroberfläche. Beides wurde nur einige wenige Male beobachtet und konnte nicht gezielt wiederholt werden. Somit waren derartige Filmaufnahmen im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich. Auch die Pflegerinnen und Pfleger wussten von einer aquatischen Nahrungsaufnahme nichts.

Ein für die kinematische Analyse kritischer Teil wurde auch nur ungenügend erfasst. Die Bewegungen des Hyoids, besonders zum Zeitpunkt des intraoral transports, wurden durch die Bewegungen des Unterkiefers verfälscht. Entweder war die Bewegung des Hyoidapparats im Zuge der terrestrischen Nahrungsaufnahme minimal, oder aber die Haut, die sich über die Kehle zieht, verdeckt die Bewegungen des Hyoidapparats. Ein Vergleich zur aquatischen Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* hätte möglicherweise für Klarheit gesorgt.

Um eine genaue Analyse der Bewegungen des Hyoidapparats während der terrestrischen Nahrungsaufnahme zu ermöglichen, würde eine kinematische Analyse anhand von Video-Röntgen-Aufnahmen vorteilhaft sein (vgl. Montuelle et al., 2009). Festzuhalten bleibt, dass den Tieren eine aquatische Nahrungsaufnahme möglicherweise antrainiert werden kann. Der möglicherweise angeborene Reflex der aquatischen Nahrungsaufnahme muss eventuell durch gezielte Reize ausgelöst werden. Wahrscheinlich ist auch eine lebendige oder aktive Beute für die aquatische Nahrungsaufnahme notwendig. In der Natur lebt *Shinisaurus crocodilurus* meist an zumindest leicht fließenden Gewässern. Vermutlich ist statische Beute unter Wasser nicht Reiz genug. Ein größerer zeitlicher Rahmen und eine kontrolliertere Umgebung würden möglicherweise zu einem Erfolg führen. Leider blieb dieser im Umfang der vorliegenden Untersuchung verwehrt. Im Allgemeinen würde eine Untersuchung der Nahrungsaufnahme anhand von Video-Röntgen-Aufnahmen vieles erleichtern. Die Erfassung der Bewegungen der einzelnen cranialen Elemente wäre exakter.

5. Zusammenfassung / Summary:

Shinisaurus crocodilurus ist eine charismatische Echse, die rezent stark vom Aussterben bedroht ist. Sie kommt nur in einer begrenzten, jedoch versprengten Region in der Provinz Guangxi (SO-China) und im Nordosten von Vietnam vor. Sie lebt eng gebunden ans Wasser und zeichnet sich durch ihr besonderes Aussehen aus. Vor allem der Schwanz und die zahlreichen Osteodermen erinnern an ein Krokodil.

Diese Untersuchung widmet sich der Schädelanatomie (juvenil und adult) und der kinematischen Analyse der Nahrungsaufnahme juveniler *Shinisaurus crocodilurus*. Im Besonderen wird hier der Vergleich der Auswirkungen auf die Kinematik beim Fressen harter und weicher Nahrung angestrebt.

Zu diesem Zweck wurden μ CT-Scans der Schädel eines juvenilen und eines adulten Individuums gemacht. Anhand der Bilder wurde ein Vergleich zwischen den unterschiedlichen Altersstufen und der engeren Verwandtschaft angestellt. Weiters wurden mit Hilfe von High-Speed Kameraaufnahmen Analysen der Nahrungsaufnahme möglich gemacht. Die Nahrungsaufnahme bei *Shinisaurus crocodilurus* unterscheidet sich nicht grundsätzlich von der Nahrungsaufnahme anderer Echten. Sie ist denselben Änderungen unterworfen, bedingt durch den Härtegrad, die Mobilität, die Beschaffenheit und auch Größe der Beute. Vielmehr zeichnet sich eine Flexibilität aus, die es *Shinisaurus crocodilurus* ermöglicht, eine große Bandbreite an potenzieller Beute zu konsumieren.

Shinisaurus crocodilurus is a charismatic lizard strongly threatened by extinction. Extant specimens are found today only in a limited and scattered region in Guangxi (SE-China) and NE-Vietnam. The species lives strongly bound to water and is characterized by its osteoderms and its resemblance to crocodiles, especially in the caudal region.

This study devotes itself to the cranial anatomy of juvenile and adult specimens and to the kinematic analysis of feeding in juvenile *Shinisaurus crocodilurus*, particularly the comparison of the consumption of hard and soft prey.

For these purposes, μ CT-scans of the cranial region were made. A comparison between juvenile and adult specimen as well as related lacertids was done. Furthermore, feeding was analyzed, using videos, filmed with a high-speed camera. Feeding in *Shinisaurus crocodilurus* does not differ fundamentally from feeding in other lizards. It is subdued to the same rules, regarding stiffness, mobility, texture and size of the consumed prey. *Shinisaurus* seems to be flexible in feeding, a condition that allows and promotes a varied diet.

6. Danksagung:

Zuallererst möchte ich mich bei Prof. Dr. Doris Nagel bedanken, die mich offiziell als Diplomand angenommen hat und somit das Projekt Abschluss ermöglichte. Ich danke Ihnen auch dafür, dass es möglich war es in so kurzer Zeit durchzubringen.

Weiter möchte ich mich bei Prof. Dr. Michaela Gumpenberger, Dr. Cathrin Schwarz und Dr. Thomas Schwaha für die technische Unterstützung bedanken. Ohne diese Hilfe, wäre die Anatomie nur halb so ausführlich.

Dank gebührt auch Anton Weissenbacher und seinem Team vom Zoo Schönbrunn für die Zurverfügungstellung der Räumlichkeiten und juvenilen Tiere für die Untersuchung. Nicht vergessen darf ich Georg Gassner aus dem Naturhistorischen Museum Wien, der mir die Präparate und auch Literatur zur Verfügung stellte.

Der mit Abstand größte Dank gebührt jedoch Dr. Christian Beisser und Dr. Patrick Lemell, die das Ganze erst möglich gemacht haben. Ohne eure, beinahe tägliche Hilfe, wäre meine Abschlussarbeit niemals das geworden, was sie jetzt ist. Ich danke euch für eure Kompetenz, eure Geduld, eure Geräte, für das MATLAB Script und die Literatur!

Ganz besonders möchte ich dabei Patrick danken. Du hast mich mit deiner hervorragenden Lehre und Ausstrahlung als Vortragender dazu inspiriert, mich für tierische Anatomie zu interessieren und in weiterer Folge, diese Arbeit zu schreiben. Ohne deine permanente Unterstützung, von A - Z, wäre die Diplomarbeit gar nicht erst möglich gewesen. Ich danke dir dafür, dass du mein Ansuchen akzeptiert hast bei dir zu schreiben und auch, dass du Zeit und Geduld aufbringen konntest, dich um alles zu kümmern, was mir Schwierigkeiten und Kopfzerbrechen bereitete oder schlicht und einfach notwendig war.

Die Unterstützung, die ich von euch beiden bekommen habe, war sicher nicht selbstverständlich und einfach nur fantastisch. Ich habe sehr viel von euch gelernt!

Danke!

Ihr könnt aufatmen, es ist vorbei.

Auf inoffizieller Seite möchte ich zuallererst meiner Mutter, Gergina Tchobanova, meinem Vater, Ilia Tchobanov, meiner Tante, Aleksana Panayotova und meinem Bruder, Kiril Tchobanov danken. Ohne euch wäre nichts von dem jemals möglich gewesen. Ich möchte mich bei euch für die Geduld, die Zeit und die Zuwendung bedanken, die ich täglich von euch erfahre.

Ganz besonders möchte ich meiner Mutter danken, die mich immer gefördert hat, dazu gebracht hat zu studieren und mit allem Geduld hatte. Einige Studienwechsel waren vielleicht überflüssig, aber du hast an mich geglaubt und alles unterstützt und erduldet! Ich danke dir, dass du mich einfach machen hast lassen!

Weiters möchte ich meiner Freundin, Lisa Wellinger danken, die mich in den letzten Monaten unterstützte und aufmunterte. Ich weiß es war nicht immer lustig und ich hatte wenig Zeit, aber es ist vorbei! Bald können wir Urlaub machen!

Einen wichtigen Teil meines Lebens machen meine Freunde aus. Ganz besonders möchte ich hier Mario Stolevski, Martin Peter, Michael Fischer, Sascha Wagner, Simon Prinz und Sebastian Zivota danken. Ich kenne fast alle von euch schon mehr als mein halbes Leben lang. Es wäre dreist zu behaupten, ihr hättet keinen Einfluss auf mich gehabt. Im Grunde seid ihr es, die mich über die Jahre formten und mich in guten, wie auch in schlechten Zeiten, unterstützten. Danke!

Während des Studiums habe ich einige sehr liebe Freundschaften geschlossen, die mich hoffentlich die nächsten Jahrzehnte begleiten werden. Ganz besonders möchte ich Markus Sehnal, Christoph Winter und Felix Kreinecker danken. Ich hatte vor allem mit euch, eine geile Studienzeit. Ich hoffe wir verlieren uns nicht aus den Augen!

Vielen Dank!

7. Literaturverzeichnis:

Ahl, E., 1930. Beiträge zur Lurch- und Kriechtierfauna Kwangsi's: Section 5, Eidechsen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft der naturforschenden Freunde* vom 1. April 1930, Berlin: 329-331.

Bever, G. S., Bell, C. J., Maisano, J. A., 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Palaentologia Electronica* Vol. 8, Issue 1; 4A.

Butler, M. A., 2005. Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: a challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm?. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 797-808.

Conrad, J. L., 2004. Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 141: 399-434.

Conrad, J. L., 2006. An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, U.S.A.. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 113-126.

Conrad, J. L., 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310.

Conrad, J. L., Ast, J. C., Montanari, S., Norell, M. A., 2011. A combined evidence phylogenetic analysis of Anguimorpha (Reptilia: Squamata). *Cladistics* 27: 230-277.

Conrad, J. L., Head, J. J., Carrano, M. T., 2014. Unusual soft-tissue preservation of a crocodile lizard (Squamata, Shinisauria) from the Green River Formation (Eocene) and Shinisaur relationships. *The Anatomical Record* 297: 545-559.

Costelli, J. Jr., Hecht, M. K., 1971. The postcranial osteology of the lizard *Shinisaurus*: The Appendicular Skeleton. *Herpetologica* 27: 87-98.

Delheusy, V., Bels, V. L., 1999. Feeding kinematics of *Phelsuma madagascariensis* (Reptilia: Gekkonidae): testing differences between Iguania and Scleroglossa. *The Journal of Experimental Biology* 202: 3715-3730.

Elias, J. A., McBrayer, L. D., Reilly, S. M., 2000. Prey transport kinematic in *Tupinambis teguixin* and *Varanus exanthematicus*: conservation of feeding behavior in 'chemosensory-tongued' lizards. *The Journal of Experimental Biology* 203: 791-801.

Evans, S. E., Wang, Y., 2005. The early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. *Acta Palaeontologica polonica* 50: 725-742.

Frazetta, T. H., 1962. A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *Journal of Morphology* 111: 287-319.

- Gorniak, G. C., Rosenberg, H. I., Gans, C., 1982. Mastication in the Tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): structure and activity of the motor system. *Journal of Morphology* 171: 321-353.
- Hedrick, T. L. (2008), Software techniques for two- and three-dimensional kinematic measurements of biological and biomimetic systems. *Bioinspiration & Biomimetics* 3: 034001.
- Herrel, A., Cleuren, J., De Vree, F., 1996. Kinematics of feeding in the lizard *Agama stellio*. *The Journal of Experimental Biology* 199: 1727-1742.
- Herrel, A., Cleuren, J., De Vree, F., 1997. Quantitative analysis of jaw and hyolingual muscle activity during feeding in the lizard *Agama stellio*. *The Journal of Experimental Biology* 200: 101-115.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Meyers, J. J., Metzger, K. A., Ross, C. F., 2007. The evolution of cranial design and performance in squamates: consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative and Comparative Biology* 47: 107-117.
- Hildebrand, M., Goslow, G. E., 2004. Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Hu, Q., Jiang, Y., Zhao, E., 1984. A study on the taxonomic status of *Shinisaurus crocodilurus*. *Acta Herpetologica Sinica* 3: 1-7.
- Huang, C. M., Yu, H., Wu, Z. J., Li, Y. B., Wei, F. W., Gong, M. H., 2008. Population and conservation strategies for the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in China. *Animal Biodiversity and Conservation*, 31: 63-70.
- Huang, H., Wang, H., Li, L., Wu, Z., Chen, J., 2014. Genetic diversity and population demography of the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in China. *PLoS ONE* 9(3): e91570.
- Iordansky, N. N., 2011. Cranial kinesis in lizards (Lacertilia): Origin, Biomechanics, and Evolution. *Biology Bulletin* 38: 852-861.
- Kardong, K. V., 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. McGraw-Hill. New York.
- Klembara, J., 2008. A new anguimorph lizard from the lower Miocene of north-west Bohemia, Czech Republic. *Palaeontology* 51: 81-94.
- McDowell, S. B., Bogert, C. B., 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguimorph lizards. *Bulletin of the American Museum Of Natural History* 105: 1-142.
- Metscher, B. D., 2009. MicroCT for developmental biology: a versatile tool for high-contrast 3D imaging at histological resolutions. *Developmental Dynamics* 238: 632-640.

- Metzger, K. A., 2009. Quantitative analysis of the effect of prey properties on feeding kinematics in two species of lizards. *The Journal of Experimental Biology* 212: 3751-3761.
- Mezzasalma, M., Maio, N., Guarino, F. M., 2014. To move or not to move: cranial joints in European gekkotans and lacertids, an osteological and histological perspective. *The Anatomical Record* 297: 463-472.
- Moazen, M., Curtis, N., O'Higgins, P., Evans, S. E., Fagan, M. J., 2009. Biomechanical assessment of evolutionary changes in the lepidosaurian skull. *PNAS* 106: 8273-8277.
- Montuelle, S.J., Daghfous, G., Bels, V. L., 2008. Effect of locomotor approach on feeding kinematics in the Green Anole (*Anolis carolinensis*). *The Journal of Experimental Zoology* 309A: 563-567.
- Montuelle, S. J., Herrel, A., Libourel, P., Reveret, L., Bels, V. L., 2009a. Locomotor-feeding coupling during prey capture in a lizard (*Gerrhosaurus major*): effects of prehension mode. *The Journal of Experimental Biology* 212: 768-777.
- Montuelle, S. J., Herrel, A., Schaerlaeken, V., Metzger, K. A., Mutuyeyezu, A., Bels, V. L., 2009b. Inertial feeding in the teiid lizard *Tupinambis merianae*: the effect of prey size on the movements of hyolingual apparatus and the cranio-cervical system. *The Journal of Experimental Biology* 212: 2501-2510.
- Montuelle, S. J., Herrel, A., Libourel, P., Reveret, L., Bels, V. L., 2010. Separating the effects of prey size and speed on the kinematics of prey capture in the omnivorous lizard *Gerrhosaurus major*. *Journal of Comparative Physiology A* 196: 491-499.
- Montuelle, S. J., Herrel, A., Libourel, P., Daillie, S., Bels, V. L., 2012. Prey capture in lizards: differences in jaw-neck-forelimb coordination. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 607-622.
- Muñoz, M. M., Crandell, K. E., Campbell-Staton, S. C., Fenstermacher, K., Frank, H. K., Van Middlesworth, P., Sasa, M., Losos, J. B., Herrel, A., 2015. Multiple paths to aquatic specialization in four species of Central American Anolis lizards. *Journal of Natural History* 49: 1717-1730.
- Nishikawa, K. C., Schwenk, K., 2001. Ingestion in reptiles and amphibians. In *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Nopsca, F., 1932. Zur systematischen Stellung von *Shinisaurus*. *Zoologischer Anzeiger, Leipzig* 97: 185-187.
- Rieppel, O., 1980. The phylogeny of anguimorph lizards. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 94.
- Schaerlaeken, V., Montuelle, S. J., Aerts, P., Herrel, A., 2011. Jaw and hyolingual movements during prey transport in varanid lizards: effects of prey type. *Zoology* 114: 165-170.

- Schaerlaeken, V., Holanova, V., Boistel, R., Aerts, P., Velensky, P., Rehak, I., Andrade, D. V., Herrel, A., 2012. Built to bite: feeding kinematics, bite forces, and head shape of a specialized durophagous lizard, *Dracaena guianensis* (Teiidae). The Journal of Experimental Zoology 317A: 371-381.
- Schwenk, K., 2000. Feeding. Form, function and evolution in tetrapod vertebrates. Academic Press. San Diego, London.
- Van Schingen, M., Ihlow, F., Quang Nguyen, T., Ziegler, T., Bonkowski, M., Wu, Z. & Rödder, D., 2014a. Potential distribution and effectiveness of the protected area network for the crocodile lizard, *Shinisaurus crocodilurus* (Reptilia: Squamata: Sauria). Salamandra 50: 71-76.
- Van Schingen, M., Pham, C. T., Thi, H. A., Bernardes, M., Hecht, V., Nguyen, T. Q., Bonkowski, M., Ziegler, T., 2014b. Current status of the crocodile lizard *Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930 in Vietnam with implications for conservation measures. Revue Suisse De Zoologie 121. 425-439.
- Vidal, N., Hedges, S. B., 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. C. R. Biologies 328: 1000-1008.
- Werneburg, I., Polachowski, K. M., Hutchinson, M. N., 2015. Bony skull development in the Argus monitor (Squamata, Varanidae, *Varanus panoptes*) with comments on developmental timing and adult anatomy. Zoology, in press.
- Westheide, W., Rieger, G., 2010. Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg.
- Wu, C., Huang, Z., 1986. Morphological comparison of *Shinisaurus crocodilurus* and *Xenosaurus grandis*. Sinozoologia 4: 41-50.
- Zghikh, L. N. Legreneur, P., Nonclercq, D., Remy, C., Bels., V. L., 2012. Prey effect on capture kinematics in *Pogona vitticeps* (Iguania, Squamata). Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering 15: 135-136.
- Zhang, Y., 1991. *Shinisaurus*: The Chinese crocodilian lizard (Osteology). China Forestry Publishing House.
- Zhao, E., Zhao, K., Zhou, K., et al., 1999. Shinisauridae. A major project of the national natural science foundation of China. FAUNA SINICA, Reptilia Vol. 2. 205-209.
- Ziegler, T., Quyet, L. K., Thanh, V. N., Hendrix, R., Böhme, W., 2008. A comparative study of crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus* AHL, 1930) From Vietnam and China. The Raffles Bulletin of Zoology. 56: 181-187.

8. **Abbildungsverzeichnis:**

Sofern nicht anders angegeben, stammen alle Fotos und Abbildungen von Rayno Tchobanov.

Abbildungen 6, 7 und 8:

Kardong, K. V., 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 6. Edition. McGraw-Hill. New York. Figures: 7.34; 7.36 & 7.40.

Abbildung 45:

Conrad, J. L., 2006. An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, U.S.A.. Journal of Vertebrate Paleontology 26: 113-126. Figure: 8.

9. Lebenslauf:

Persönliche Daten

Name: Rayno TCHOBANOV
Geburtsort: Sofia, Bulgarien
Geburtsdatum: 15.11.1987
Staatsangehörigkeit: Österreich

Ausbildung

1994-1998 GTVS 15
Reichsapfelgasse 30
A-1150 WIEN

1998–2006 Goethe-Gymnasium
Astgasse 3
A-1140 WIEN

2007-laufend Universität Wien
Universitätsring 1
A-1010 WIEN

2007: Bachelorstudium Biologie

2008-2011: Bachelorstudium Kultur- und Sozialanthropologie

2010-2015: Lehramtstudium UF Biologie und Umweltkunde; UF Psychologie und Philosophie