



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Vergleichende Untersuchungen zur Ultrastruktur und  
Histologie der oropharyngealen Mucosa der Schildkrötenarten  
*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) und  
*Sternotherus odoratus* (Latreille, 1801)

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasser:	Kummer Stefan
Matrikel-Nummer:	0330728
Studienrichtung /Studienzweig (lt. Studienblatt):	A 439 Diplomstudium Zoologie
Betreuer:	Ao. Univ. Prof. Dr. Josef Weisgram

Wien, im

Juni 2009



---

# Inhaltsverzeichnis

Abstract .....	5
<b>1. Einleitung</b>	
1.1. Allgemeine Mechanismen der Nahrungsaufnahme .....	7
1.2. Zungengröße, Papillenform und Hyoidstruktur .....	9
1.3. Orale Mucosa .....	11
1.4. Geschmacksknospen .....	11
1.5. Drüsen .....	12
1.6. Ökologie von <i>Emys orbicularis</i> .....	14
1.7. Ökologie von <i>Sternotherus odoratus</i> .....	14
1.8. Ziele der vorliegenden Arbeit .....	15
<b>2. Material und Methoden</b>	
2.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen .....	17
2.2. Histologische Untersuchungen .....	18
<b>3. Ergebnisse</b>	
3.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen	
3.1.1. Oberflächenstruktur der Zunge und des Mundbodens .....	21
3.1.2. Oberflächenstruktur des Gaumens .....	26
3.2. Histologische Untersuchungen	
3.2.1. Zunge und Zungenpapillen .....	31
3.2.2. Orale Mucosa .....	35
3.2.3. Geschmacksknospen .....	36
3.2.4. Drüsen .....	38
<b>4. Diskussion</b>	
4.1. Zungengröße, Papillenform und Hyoidstruktur .....	43
4.2. Orale Mucosa .....	46
4.3. Geschmacksknospen .....	48
4.4. Drüsen .....	49
<b>5. Zusammenfassung .....</b>	<b>53</b>

<b>Literaturverzeichnis .....</b>	<b>57</b>
<b>Danksagung .....</b>	<b>63</b>
<b>Curriculum Vitae .....</b>	<b>65</b>
<b>Anhang 1: Sektionsprotokoll .....</b>	<b>67</b>
<b>Anhang 2: Rezepte der verwendeten Chemikalien .....</b>	<b>69</b>
<b>Anhang 3: Erklärung der verwendeten Abkürzungen .....</b>	<b>69</b>
<b>Anhang 4: Färbezeiten der histologischen Schnitte .....</b>	<b>71</b>

## Abstract

For investigations of the oropharyngeal cavity of turtles different methods have been done so far. Macro- and microscopical (Bojanus, 1819; Fahrenholz, 1937; Parsons, 1968; Lemell, 2000; Natchev et al., 2009), histological (Fahrenholz, 1937; Winokur, 1973; 1988; Kochva, 1978; Heiss et al., 2008), and electron-microscopical (Iwasaki, 1992; Iwasaki et al., 1992; 1996a; 1996b; 1996c; Beisser et al., 1995; 1998; Heiss et al., 2008) investigations have been the most efficient methods, as well as high-speed-kinematography (Gillis & Lauder, 1994; Bels et al., 1997; Lemell & Weisgram, 1997; Lemell et al., 2002; Natchev et al., 2009) as a popular non-invasive exploration method.

In this study, investigations on the oropharyngeal cavity of the European pond turtle *Emys orbicularis* and the north-american Common musk turtle *Sternotherus odoratus*, two semi-aquatic turtles, are done by histological sectioning, semi-thin sectioning, and scanning electron-microscopical methods. Not only the outer structures of the tongue and lingual papillae but also the inner contents of the Oral Mucosa are examined. These two species of turtles were chosen, because phylogenetically they are far away from each other but they live in similar habitats. So it is interesting to see if there is a correlation between the environment and the anatomical structures of the oropharyngeal cavity.

Though there are some variations in the oropharyngeal anatomy between *E. orbicularis* and *S. odoratus*, like the size of the tongue, the size and form of the lingual papillae, and the spreading of taste buds, in general there are many similarities between the two species. Both are semi-aquatic turtles, but well adapted to their aquatic habitat. So they both have a relatively small and unmoveable tongue, a big hyoidapparatus, no complex singletubular glands and only small lingual papillae, not being able to transport food into the pharynx and oesophagus, respectively.



## 1. Einleitung

### 1.1. Allgemeine Mechanismen der Nahrungsaufnahme

Zur Untersuchung des oropharyngealen Raumes bei Schildkröten wurde bisher auf verschiedene Methoden zurückgegriffen. Die populärsten und auch zielführendsten waren in der Regel makro- und mikroskopische Untersuchungen und Sektionen zur Erläuterung der Anatomie des oralen Raumes (Bojanus, 1819; Fahrenholz, 1937; Parsons, 1968; Lemell, 2000; Natchev et al., 2009), das Anfertigen von histologischen Schnittserien, bearbeitet mit diversen Färbemethoden zum Nachweis von verschiedenen Zell- und Gewebestrukturen (Fahrenholz, 1937; Winokur, 1973; 1988; Kochva, 1978; Heiss, 2008), sowie elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Auflösung subanatomischer Strukturen des ventralen und dorsalen oralen Epithels (Iwasaki, 1992; Iwasaki et al., 1992; 1996a; 1996b; 1996c; Beisser et al., 1995; 1998; Heiss et al., 2008;). Auch kinematische Analysen mit Hilfe von High-Speed Videosequenzen sind als nicht invasive Untersuchungsmöglichkeiten häufig verwendete Methoden, um evolutionäre oder habitatbedingte Zusammenhänge des Fressvorganges zu erkennen (Gillis & Lauder, 1994; Bels et al., 1997; Lemell & Weisgram, 1997; Lemell et al., 2002; Natchev et al., 2009).

Die Mechanismen der Nahrungsaufnahme sowie die Anatomie und Morphologie der oralen Strukturen (die Zungenform, die Struktur der lingualen Papillen und die Verteilung der Drüsen sowie der Geschmacksknospen) variieren stark zwischen aquatischen und terrestrischen Lebewesen (Bramble, 1973; Bramble & Wake, 1985; Lauder, 1985; Lauder & Schaffer, 1985; Weisgram et al., 1989; Reilly & Lauder, 1990; Iwasaki, 1992; Iwasaki et al., 1992; 1996a; 1996b; 1996c; Beisser et al., 1995; 1998; Van Damme & Aerts, 1997; Lemell et al., 2000). Das Fressen an sich stellt für aquatische Lebewesen eine ganz andere Herausforderung dar, als für terrestrische Tiere. Da Wasser rund 900 Mal so dicht und rund 80 Mal so viskos ist wie Luft (Lauder, 1985), mussten im Laufe der Evolution also auch einige Anpassungen an die terrestrische Nahrungsaufnahme gemacht werden. Ein Saugmechanismus, der sich unter Wasser als sehr effizient bewährt hat, hat in der weniger dichten und viskosen Luft als umgebendes Medium keine Wirkung. Andererseits tritt hier aus selbem Grund

ein großes Problem nicht mehr auf: unter Wasser wird stets eine Bugwelle in Schwimmrichtung des Räubers erzeugt, welche die Beute vom Predator wegtreibt (Lauder, 1985).

Bei den Fischen wird dies verhindert, indem sie einen unidirektionalen Wasserstrom erzeugen, der bei der Mundhöhle ein- und durch eine oder mehreren Kiemenspalten wieder ausströmt und somit die Bugwelle kompensiert (Lauder, 1985). Der Wassersog in die Mundhöhle wird durch einen Unterdruck erzeugt, der mittels einer schnellen Maulöffnung und nahezu gleichzeitigen Expansion des Oropharyngealraumes durch den Hyoidapparat maximiert wird. Diesen Vorgang, mit dem Wasser mitsamt der potentiellen Beute eingesaugt wird, beschreiben Gans (1969) und Lauder (1985) als „suction feeding“. Aber auch Vertreter anderer Vertebratengruppen sind in der Lage, unter Wasser Nahrung zu sich zu nehmen, wie z.B. Wale, Salamander, Meeresechsen, Krokodile, Schildkröten oder Wasserschlangen, und wenden hierbei verschiedene Methoden der Nahrungsaufnahme an, wie reines Filtrieren, Abgrasen des Grundes oder typisches „suction feeding“ (Dawson et al., 1977; Bramble & Wake, 1985; Lauder, 1985; Cleuren & De Vree, 2000; Cundall & Greene, 2000; Kimura, 2005).

Im Folgenden möchte ich näher auf Schildkröten eingehen, eine Gruppe, deren aquatische und vergleichend auch terrestrische Nahrungsaufnahme unter anderem von Gans (1969), Bramble & Wake (1985), Lauder (1985), Lauder & Prendergast (1992), Van Damme & Aerts (1997), Deban & Wake (2000) und Lemell et al. (2000) beobachtet und untersucht worden ist. Sie kombinieren oft die Methode des „suction feedings“ mit einer raschen Kopfbewegung nach vorne, was als „inertial suction“ bezeichnet wird (Gans, 1969). Als zweite Möglichkeit der Nahrungsaufnahme unter Wasser dient das so genannte „ram feeding“, bei dem die Tiere ihre Beute ausschließlich durch eine stoßartige Kopfbewegung nach vorne ergreifen, ohne sie dabei einzusaugen (Lauder & Prendergast, 1992). Die Kauleisten des Ober- und Unterkiefers der Schildkröten, die so genannten Rhamphotheken, spielen hierbei eine wichtige Rolle, um die Beute beim Zuschnappen zwischen den Kiefern festhalten zu können. Bei diesem Mechanismus der Nahrungsaufnahme kommt es jedoch immer zu einer störenden Bugwelle. Darum wird die Beute hierbei meist durch gleichzeitiges Einsaugen von Wasser bzw. der Bugwelle in Position gehalten und so mittels „compensatory suction“ einverleibt (Van Damme & Aerts, 1997). Da für Lebewesen in ähnlichen Habitaten auch ähnliche natürliche Barrieren vorherrschen, ist auch zu erkennen, dass auf Grund dieser hydrodynamischen Zwänge eine konvergente

Evolution der Kinematik beim Fressvorgang stattfindet (Lauder & Prendergast, 1992). Auf Grund der unterschiedlichen Nahrungsaufnahmemechanismen zwischen terrestrischen und aquatischen Schildkröten sind auch notwendigerweise Unterschiede in der oropharyngealen Anatomie der Tiere zu finden, die oft auch eindeutige Rückschlüsse auf deren Lebensweise und Ernährung geben (Winokur, 1973; 1988).

## **1.2. Zungengröße, Papillenform und Hyoidstruktur**

Da bei der Nahrungsaufnahme unter Wasser ein möglichst großer Sog aufgebaut werden muss, um potentielle Nahrung einsaugen zu können, ist bei aquatischen Schildkröten in der Regel die Zunge so klein wie möglich und mit einer sehr einfach gebauten dorsalen Oberfläche ausgebildet (Winokur, 1973; Beisser et al., 1995; 2001; 2004). So kann die Entstehung von störenden Turbulenzen bei der Einströmbewegung des Wassers minimiert werden, was ein effektives Einsaugen von Nahrung erst ermöglicht (Bramble & Wake, 1985; Lemell et al., 2000). Auf Grund nicht vorhandener Kiemenspalten und des somit zwangsläufig entstehenden bidirektionalen Wasserstromes, kann der Sog nur für kurze Zeit aufrechterhalten werden, nämlich solange, bis der Pharynx und Oesophagus maximal expandiert sind und es zu einem Rückstau mit daraus resultierendem Rückstrom des Wassers kommt. Zur Kompensation korreliert das Größenverhältnis der Zunge zum Hyoidapparat negativ. Je größer also der Hyoidapparat ist, umso kleiner ist die Zunge und umso mehr Wasser kann in den als temporären Wasserspeicher dienenden Pharynx und Oesophagus gesaugt werden (Bramble & Wake, 1985; Lemell et al., 2000). Eine kleine Zunge und zugleich ein großer Hyoidapparat weisen also auf eine aquatische Ernährungsweise hin. Bei rein aquatischen Schildkröten, wie z.B. *Chelus fimbriatus* wird mit Hilfe des Hyoidapparates das oropharyngeale Volumen extrem stark vergrößert was den daraus resultierenden Wassereinstrom maximiert (Lemell et al., 2000; 2002). Auf Grund der geringen Zungengröße können die an eine aquatische Lebensweise angepassten Tiere ihre Nahrung aber nicht an Land zu sich nehmen (vgl. Heiss et al., eingereichte Arbeit). Ein Tier mit einer großen Zunge und einem kleinen Hyoidapparat hingegen kann aus rein physikalischen Gründen nur sehr wenig Wasser einsaugen und kann daher unter Wasser kaum Nahrung zu sich nehmen. Die Korrelation tritt jedoch hauptsächlich bei entweder rein aquatischen oder rein terrestrischen Schildkröten auf und ist bei

semiaquatischen Formen nicht immer gültig, was z.B. bei *Cuora amboinensis* zu sehen ist (Natchev et al., 2009), die sowohl an Land als auch unter Wasser Nahrung zu sich nehmen kann.

Ein weiterer wichtiger Aspekt bei der aquatischen Nahrungsaufnahme, der vor allem die Saugkraft betrifft, ist der Verknöcherungsgrad des Hyoidapparates. Je mehr davon ossifiziert ist, umso mehr Kraft kann angewendet werden, um den Unterdruck in der Mundhöhle schnell aufzubauen. Bei einem stark verknorpelten Hyoidapparat ist andererseits die Flexibilität höher und meist auch die Beweglichkeit der Zunge größer, was bei schnellem Einsaugen der Beute hinderlich ist (Bramble & Wake, 1985; Lemell & Weisgram, 1997; Wochesländer et al., 1999; Lemell et al., 2000; 2002; Natchev et al., 2009) aber eine Nahrungsaufnahme an Land erst ermöglicht. Terrestrische Schildkröten sind auf eine große Zunge angewiesen, um ihre Nahrung entweder beim so genannten „lingual feeding“ direkt mit der Zunge aufzunehmen oder beim „jaw prehension“ in den Rachenraum zu transportieren (Lauder, 1985; Lemell & Weisgram, 1997, Wochesländer et al, 1999). Hierbei erfolgt der erste Kontakt mit der Nahrung ausschließlich mit den Kiefern, der Weitertransport der Nahrung in den Pharynx geschieht jedoch mit Hilfe der Zunge. Bei diesen terrestrischen Nahrungsaufnahmemechanismen spielt nicht nur die Größe der Zunge, sondern auch die Größe und Form und der Zungenpapillen eine Rolle. Die Zungenpapillen sind bei terrestrischen Schildkröten besonders prominent ausgebildet. (Winokur 1973; Bramble & Wake, 1985; Weisgram et al., 1989; Wochesländer et al., 1999; Natchev et al., 2009) Die Kombination aus dieser Oberflächenvergrößerung und zusätzlich gut entwickelten Schleimdrüsen im Zungenepithel führt dazu, dass die Zunge einerseits für die Nahrungsaufnahme klebrig, andererseits für den erleichterten Transport der Nahrung in den Pharynx gleitfähig ist (Heiss, 2006). Unter anderem bei diversen Weichschildkröten (Dunson & Weymouth, 1965; Yokusuka et al., 2000), aber auch bei der Moschusschildkröte *Sternotherus odoratus* (Heiss et al., eingereichte Arbeit) wurden oropharyngeale Papillen gefunden, in denen sehr viele Blutgefäße vorhanden sind und so einen Gasaustausch unter Wasser ermöglichen. All diese genannten oropharyngeale Papillen sind an der dorsalen oder teils lateralen Seite der Zunge angeordnet. Bei manchen Schildkröten, wie z.B. bei *Cuora flavomarginata* kommen jedoch noch weitere linguale Papillen auf der ventralen Seite der Zunge hinzu (Natchev et al., 2009), deren Funktion noch nicht eindeutig geklärt ist.

### 1.3. Orale Mucosa

Die orale Mucosa bei Tetrapoden ist die Schleimhaut in der Mundhöhle, welche einerseits von den Ramphotheken und andererseits von der Schleimhaut des Gastrointestinaltraktes ab dem Pharynx begrenzt wird. Sie kann in ein äußeres geschichtetes Epithel und eine darunter liegende Bindegewebsschicht, die so genannte Lamina propria, unterteilt werden. Die orale Mucosa funktioniert sowohl als Schutzschicht nach außen mit zum Teil keratinisierten Epithelzellen, als auch als sensorische (Geschmacksrezeptoren, Thermorezeptoren, Tastsinn) und sekretorische (Speichel, neutrale und saure Mucosubstanzen) Einheit und sollte deshalb nach Squier & Finkelstein (2003) eigentlich, wie auch die Haut und das Darmepithel, als eigenes Organ bezeichnet werden. Die äußere Epithelschicht der Schildkröten weist einen geschichteten Aufbau auf und kann von basal nach apikal in Basallamina, Basalzellen, intermediäre, superfizielle und keratinisierte Zellschicht unterteilt werden (Beisser, 1996; Squier & Finkelstein, 2003; Heiss et al., 2008). Die basalen Zellschichten besitzen im Gegensatz zu den apikalen kaum Zellplasma, haben stattdessen aber einen großen Zellkern und eine geringe Elektronendichte (Beisser, 1996). In der superfiziellen Schicht des Epithels von *Geoclemys reevesii* (Iwasaki, 1992), *Clemmys japonica* (Iwasaki et al., 1992), *Pelusios castaneus* (Beisser et al., 2001) und *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Beisser et al., 2004) sind vor allem granuläre und mucöse Zellen zu finden. Diese beiden Zelltypen weisen aber Unterschiede in der Verteilung auf, je nachdem, ob man die apikale oder laterale Seite der Zunge betrachtet. Apikal sind vor allem granuläre Zellen vorhanden und Mucosubstanzen sezernierende Zellen fehlen zum Großteil, wohingegen das laterale Epithel ein gegensätzliches Bild liefert (Beisser et al., 2001; 2004).

### 1.4. Geschmacksknospen

Die Geschmacksknospen dienen als Chemorezeptoren zur Wahrnehmung von chemischen Reizen, die direkt mit den Rezeptorzellen in Kontakt treten (Schwenk, 1985; Manteifel et al., 1992). Bei der Nahrungsaufnahme spielen sie eine wichtige Rolle für die Erkennung von genießbarem und ungenießbarem Futter und sind grundsätzlich bei allen Vertebraten im oropharyngealen Raum ausgebildet (Engström

& Rytzner, 1956; Fährmann, 1967; Farbmann & Yonkers, 1971; Paran et al., 1975; Takeda & Hoshino, 1975; Düring & Andres, 1976; Uchida, 1980; Schwenk, 1985; Weisgram et al., 1989; Beisser et al., 1995; 1998; 2001; 2004; Heiss et al., eingereichte Arbeit).

Sie treten bei Schildkröten vor allem in leicht bis mittelstark keratinisiertem Epithel auf und sind in jenen Bereichen, in denen sezernierende Zellen auftreten, kaum bis nicht vorhanden. Eine hohe Konzentration tritt am Gaumen praechoanal auf (Heiss et al., 2008) und auf der Zunge auf der apikalen Seite der lingualen Papillen (Beisser et al., 1998). Der einzige bei Schildkröten beschriebene Typ von Geschmacksknospen ist tonnen- bis zwiebel förmig und aus 30 – 60 spezialisierten Epithelzellen aufgebaut. Diese reichen von der Basalmembran durch das gesamte Epithel und ragen an der apikalen Seite mit deren Mikrovilli über den Geschmacksporus in die Mundhöhle (Heiss et al., 2008). Eine grobe Unterscheidung in drei Zelltypen, Typ I - III, ist möglich (Uchida, 1980) und wird vor allem an Hand der Inhaltsstoffe und Struktur der Zellen durchgeführt. Typ I Zellen besitzen dicht gepackte sekretorische polysacharidhaltige Granulazellen, Typ II Zellen bestehen aus tubulären, vesikulären und lamellenförmigen Strukturen und Typ III Zellen haben dichte Vesikel und sind für afferente synaptische Verbindungen zuständig.

## **1.5. Drüsen**

Nach Fahrenholz (1937) sind zunächst einzellige superfizielle Drüsen, Kryptenfelder und echte Drüsen zu unterscheiden. Einzellige superfizielle Drüsen sind vor allem bei Cyclostomen, Fischen und Amphibien zu finden und sind als umgebildete Epithelzellen die primitivste Form der Drüsen. Eine Weiterentwicklung in der Komplexität stellen eingesenkte und somit oberflächenvergrößernde Kryptenfelder dar, welche vor allem bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden vorkommen. Bei den echten Drüsen sind zunächst primitive Drüsenfelder ausgebildet, die zum Teil bei Fischen, hauptsächlich aber bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern auftreten. Diese sind in weiterer Evolution als polystomatische und monostomatische Anhangsdrüsen bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern vorhanden. Die ersten komplexen oralen Drüsen bei Vertebraten wurden also im Zuge des Überganges von ihrer aquatischen auf eine terrestrische Lebensweise gebildet, um vor allem Schutz vor Austrocknung zu bieten

und Nahrung auch an Land zu sich nehmen zu können (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978). So wird hier typischerweise mit Hilfe des Speichels die Nahrung dermaßen präpariert, dass sie von der Mundhöhle weiter in die Speiseröhre und den Magen transportieren werden kann (Fahrenholz, 1937; Winokur 1988; Beisser et al., 2004). Das Auftreten von Drüsen ist also unter anderem habitatsbedingt und unterscheidet sich stark zwischen terrestrischen und aquatischen Schildkröten. An Land wird eine große Zunge mit großen komplexen Drüsen benötigt, die durch ihre klebrigen Sekrete helfen, Nahrung aufzunehmen, und mit Hilfe der gleitenden Substanzen einen Weitertransport der Nahrung in den Pharynx und Ösophagus ermöglichen (Kochva, 1978; Weisgram et al., 1989; Heiss, 2006). Bei typisch terrestrischen Schildkröten, wie *Testudo hermanni*, sind vor allem praeglottal riesige komplexe Anhangsdrüsen zu erkennen (Wochesländer et al., 1999). Aber auch bei semiterrestrischen Schildkröten mit einer bevorzugten Lebensweise an Land (z.B. *Cuora flavomarginata*, *Rhinoclemmys pulcherrima incisa*) kommen komplexe Drüsenpakete im Bereich der Zunge vor (Pritchard, 1979; Beisser et al., 2004; Natchev et al., 2009). Bei aquatischen Schildkröten hingegen ist das umgebende Wasser das Transportmedium für die Nahrung. Komplexe Schleimdrüsen spielen hierbei also kaum eine Rolle und sind, wie z.B. bei *Geomyda trijuga*, nicht vorhanden (Nalavade & Varute, 1976). Sezernierende Zellen sind in der Zunge von aquatischen Schildkröten prinzipiell in reduzierter Zahl ausgebildet, komplexe Drüsen kommen hier jedoch nicht vor (Beisser et al., 1995). Insgesamt drei Arten von Becherzellen oder Mucocyten (Kochva, 1978) sind zu finden, welche neutrale (PAS-positive & AB-negative) bis saure (PAS-positive & AB-positive und PAS-negative & AB-positive) Mucosubstanzen sezernieren (Nalavade & Varute, 1976; Heiss et al., 2008).

Die Verteilung am Gaumenepithel kann, wie auch die Verteilung im Zungenepithel, sehr stark variieren. Bei terrestrischen Schildkröten, wie den Testudiniden, sind Drüsen über den gesamten Gaumen verteilt und bilden zum Teil große Drüsenpakete (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978). Bei der semiaquatischen Schildkröte *Cuora amboinensis* hingegen sind die Drüsen nicht über das gesamte Epithel gleichermaßen verteilt. Sie treten hauptsächlich postchoanal auf, wo das Epithel zwar denselben geschichteten Aufbau aufweist wie in anderen Bereichen der Mundhöhle, aber kaum superfizielle keratinisierte Schuppen zu erkennen sind (Heiss et al., 2008).

### **1.6. Ökologie von *Emys orbicularis***

Die Nord-Süd Verbreitung von *E. orbicularis* erstreckt sich von Weißrussland (ca. 55° N) bis hin nach Marokko, Algerien und Tunesien (ca. 35° N), bei einer Ausbreitung von der portugiesischen Atlantikküste bis hin zum kaspischen Meer (Pritchard, 1979; Ernst & Barbour, 1989; vgl. Abbildung 1). Sie leben in Strömen, Flüssen und Bächen mit langsamer Fließgeschwindigkeit und weichem Flussbett, außerdem in Seen, Sümpfen, Mooren, Altwasserbuchten und Kanälen. Sonnenplätze an Land werden von ihnen gerne genutzt, bei Gefahr tauchen sie aber schnell wieder ins Wasser ab (Ernst & Barbour, 1989). Zum Teil sind sie auch fern dem Wasser unterwegs, sie bevorzugen es jedoch, ihre Nahrung unter Wasser zu sich zu nehmen (Pritchard, 1979). Die Tiere sind carnivor und jagen aktiv nach ihrer Beute, die sich aus Insekten, Würmern und Schalentieren, aber auch aus schnelleren Tieren, wie z.B. Salamandern, Fröschen und Fischen zusammensetzt (Ernst & Barbour, 1989; Pritchard 1979).

In ihrem gesamten Verbreitungsgebiet, vor allem aber in Zentral- und Nordeuropa (z.B. Deutschland, Frankreich, Italien, Polen, Ungarn, Österreich) zählt die Europäische Sumpfschildkröte zu den gefährdeten Arten (Farkas, 2000; Fritz, 2000; Mitrus, 2000; Rössler, 2000; Schneeweiss & Fritz, 2000; Veysset, 2000; Ficetola et al., 2004; vgl. IUCN Red List 2008). Hierbei spielen mehrere Faktoren, wie Klimaveränderungen, Raubdruck, aber vor allem die Zerstörung und Veränderung der Lebensräume durch den Menschen eine große Rolle (Schneeweiss & Fritz, 2000; Veysset, 2000).

### **1.7. Ökologie von *Sternotherus odoratus***

*S. odoratus* kommt an der amerikanischen Atlantikküste entlang vom Süden Ontarios (ca. 50° N) bis Florida und Texas (ca. 25° N) vor, vereinzelt auch im westlichen Texas und nördlichen Mexiko in der Nähe von Chihuahua (Ernst & Barbour, 1989; Pritchard, 1979; vgl. Abbildung 2). Sie leben ebenfalls in Strömen, Flüssen und Bächen mit langsamer Fließgeschwindigkeit und weichem Flussbett, außerdem in Seen, Sümpfen, Mooren, Altwasserbuchten und Kanälen, sind aber als extrem aquatische Tiere nur

selten an Land anzutreffen (Ernst & Barbour, 1989; Pritchard, 1979). Auch die Nahrungsaufnahme kann an Land nicht erfolgen, sondern findet ausschließlich unter Wasser statt (Heiss et al., eingereichte Arbeit). Junge Tiere mit einer Panzerlänge unter fünf Zentimeter fressen hauptsächlich kleine aquatische Insekten, Algen und Aas, größere Tiere sind hingegen Allesfresser. Sie durchwühlen meist den schlammigen und sandigen Boden mit ihrem spitz endenden Kopf auf der Suche nach vorwiegend langsam kriechendem Futter, wie z.B. Würmer, Egel, Muscheln, Schnecken, Krabben, Krebse, aquatische Insekten, Kaulquappen, kleinen Fischen, aber auch Laich, Algen und anderen Pflanzen (Ernst & Barbour, 1989).

In den nördlichen Breitengraden überwintern die Tiere meist in Gruppen, eingegraben im Schlamm in seichtem Wasser (Pritchard, 1979). Da die Schildkröten – sowohl bei Gefahr als auch beim Überwintern – extrem lange unter Wasser bleiben können, könnte es sein, dass sie mit Hilfe von epithelialen Papillen unter Wasser Sauerstoffaustausch betreiben können (Pritchard, 1979).

### **1.8. Ziele der vorliegenden Arbeit**

Das Ziel dieser Arbeit ist eine Beschreibung des oropharyngealen Raumes der beiden Schildkrötenarten *E. orbicularis* und *S. odoratus*. Hierbei sollen vor allem interspezifisch vergleichende ultrastrukturelle und histologische Untersuchungen durchgeführt werden, die auf der genannten Literatur aufbauen und eben diese auch zum Vergleich heranziehen. Der Zusammenhang zwischen der oropharyngealen Anatomie und den Nahrungsaufnahmemechanismen der Schildkröten soll hierbei genauer untersucht werden. Auch soll auf die Ökologie der beiden Schildkröten eingegangen werden mit besonderem Bedacht der aktuellen Gefährdung der Europäischen Sumpfschildkröte *Emys orbicularis*. Die beiden Schildkrötenarten wurden für die Untersuchungen herangezogen, da sich ihr Lebensraum und ihre ökologische Nische sehr ähneln, sie aber in keiner näheren phylogenetischen Beziehung miteinander stehen. Von Interesse ist hier der Zusammenhang zwischen dem Habitat und der Ausbildung der anatomischen oralen Strukturen.



Abbildung 1: Verbreitungsgebiet (grün) von *E. orbicularis* in Europa nach Iverson (1992) und Ernst & Barbour (1989). Landkartenmaterial von Google Earth © 2009.

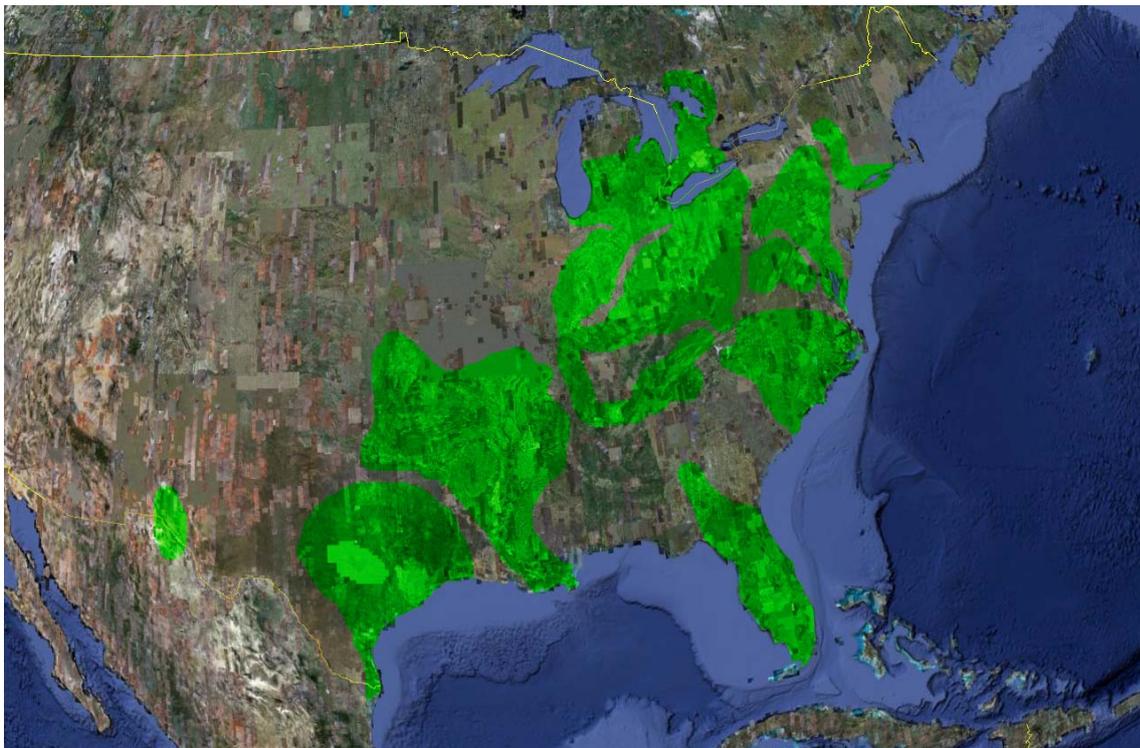


Abbildung 2: Verbreitungsgebiet (grün) von *S. odoratus* in Nordamerika nach Reynolds & Seidel (1983) und Ernst & Barbour (1989). Landkartenmaterial von Google Earth © 2009.

## 2. Material und Methoden

Untersucht wurden zwei weibliche subadulte europäische Sumpfschildkröten *Emys orbicularis*, genauso wie zwei weibliche Hatchlinge, ein weibliches juveniles und ein weibliches subadultes Tier der nordamerikanischen Moschusschildkröte *Sternotherus odoratus*. Die Daten der Tiere sind dem „Anhang 1: Sektionsprotokoll“ zu entnehmen. Jede Art wurde in einem Aquarium mit einer Grundfläche von 110 x 35 cm, einem zusätzlich eingebauten Landbereich von 20 x 35 cm und mit rund 10 cm Wasserhöhe bei einem Tag/Nachtzyklus von 12/12 Stunden gehalten. Die Tiere wurden mit handelsüblichen Schildkrötenpellets, handelsüblichem Gemüse, tiefgefroren erworbenen Stinten und selbstgepflücktem Salat gefüttert.

Für die anatomischen Untersuchungen wurden die Schildkröten mit 0,1 ml Nembutal (Pentobarbital) betäubt und nach Eintreten einer tiefen Bewusstlosigkeit durch Dekapitation getötet. Für die ultrastrukturellen Untersuchungen wurde der Unterkiefer mit der Zunge vom Kopf abgetrennt und in die Fixierlösung überführt. Für die histologischen Untersuchungen erfolgte die Sektion von Oberkiefer und Unterkiefer erst nach der Fixierung. Hier wurde besonders darauf geachtet, dass die organischen Substanzen möglichst schnell fixiert wurden, damit auch sensible Membranen nicht mazerieren konnten, um eine möglichst reale Abbildung bei den histologischen Untersuchungen zu bekommen. Eine Liste der verwendeten Chemikalien und die Rezepte hergestellter Lösungen sind dem „Anhang 2: Rezepte der verwendeten Chemikalien“ zu entnehmen.

### 2.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen

Für rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Oberflächenstruktur des Mundepithels, der Zunge und des Gaumens wurden Oberkiefer und Unterkiefer einer subadulten *Emys orbicularis* und einer juvenilen *Sternotherus odoratus* zunächst in einer leicht veränderten Fixierlösung nach Karnovsky (1965; 2,5 % Glutaraldehyd und 2 % Formaldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer) 35 h fixiert. Im Anschluss an mehrere Spülvorgänge mit der Spüllösung diente als Nachfixierung eine einprozentige OsO<sub>4</sub>-Lösung, in die die Proben bei 37°C für 2 h gelegt wurden. Nach mehrmaligem

Spülen mit Spüllösung und zusätzlich mehrmaligem Spülen mit Aq. bidest. wurden die Proben mit 25%iger HCl bei 40°C 15 min lang behandelt (verändert nach Iwasaki, 1992), um die oberflächenverdeckende Schleimschicht zu entfernen. Nach erneutem mehrmaligem Spülen mit Aq. bidest. wurden die Proben mit Dimethoxypropan (DMP) entwässert (Conway & Kiernan, 1999), in Aceton überführt und mittels „Critical point“ (CP)-Trocknung mit einem Gerät der Firma *Polaron* getrocknet. Zum Aufkleben der Proben auf Aluminium-Stubs wurde Leitsilber verwendet. Zum Schluss wurden die getrockneten Proben im Sputtercoater *Agar B7340* 270 s lang mit Gold bedampft und am REM *Phillips XL-20* und REM *Phillips XL-30 ESEM* ausgewertet. Alle Arbeitsschritte wurden, sofern in Tabelle 1 nicht anders angegeben, bei Zimmertemperatur durchgeführt.

Tabelle 1: Präparationsschritte für die REM-Untersuchungen

Arbeitsvorgang/Lösung	Dauer
Praefix: Karnovski	32 h
Spülen in Spüllösung	3 x 10 min
Postfix: 1 % OsO <sub>4</sub> (bei 37° C)	2 h
Spülen in Spüllösung	3 x 10 min
Spülen in Aq. bidest.	3 x 10 min
Mucosaentfernung: 25 % HCl (bei 60° C)	30 min
Spülen in Aq. bidest.	3 x 10 min
DMP-Entwässerung	
CP-Trocknung	
Gold-Besputterung	270 s

## 2.2. Histologische Untersuchungen

Zur histologischen Untersuchung des Mundbodens, der Zunge und des Gaumens beider Schildkrötenarten, wurden zunächst der Kopf einer subadulten *Emys orbicularis* und einer jungen und einer subadulten *Sternotherus odoratus* in der Fixierlösung nach Bouin (Romeis, 1989) 21 d lang fixiert. Bouin wurde gewählt, weil diese Lösung zusätzlich zur Fixierung des organischen Materials auch Knochengewebe entkalkt, und so die Proben erst schneidbar macht. Das Fixativ wurde während dieser Zeit jeden dritten Tag gewechselt. Nach erfolgter Fixierung und Entkalkung wurden Oberkiefer von Unterkiefer getrennt und die stark keratinisierten Ramphotheken, entfernt. Danach wurden die Proben in aufsteigender Alkoholreihe (70% - 80% - 90% - 96% - 100%) über Isopropanol entwässert. Im Anschluss wurden sie in Weichparaffin der Marke

*apoka* (Paraffinum solidum F43/46 Grad C) überführt, wo sie für 6 h in einem auf 50° C erhitzten Vakuumschrank bei absteigendem Druck (800 - 600 - 300 mbar) und mehrmaligem Belüften mit Weichparaffin infiltriert wurden. Danach wurde das Weichparaffin gegen Hartparaffin (*Vogel Histo-Comp*) getauscht und die Proben für 32 h, in einem auf 60° C erhitzten Vakuumschrank bei absteigendem Druck und mehrmaligem Belüften, mit Hartparaffin infiltriert und schließlich in Einbettformen ausgegossen und im Kühlschrank bei 4°C auspolymerisiert. Für Schnitte wurde ein Rotationsmikrotom (*Reichert-Jung 2030*) verwendet, mit welchem Schnittserien von 7 µm Dicke angefertigt wurden. Die Schnitte wurden mit folgenden Färbemethoden gefärbt: Mayers Hamalaun (H) zur Zellkernchromatinfärbung, Eosin (E) zur Zellplasmafärbung, Alcianblau 8GX (AB) bei einem pH-Wert von 2,5 zur Färbung von sauren Mucosubstanzen und 1 % Perjodsäure in Kombination mit Schiffschem Reagenz (PAS) zur Färbung von neutralen Mucosubstanzen (nach Romeis, 1989). Die Färbungen wurden kombiniert (HE, AB, PAS, AB-H, AB-E, AB-PAS & AB-PAS-H), um an möglichst viele Informationen im Aufbau des Gewebes zu gelangen und die Verteilung von sauren und neutralen Mucosubstanzen zeigen zu können. Die Färbezeiten sind dem „Anhang 4: Färbezeiten der histologischen Schnitte“ zu entnehmen.

Zur Auswertung von Semidünnschnitten wurde der Kopf einer juvenilen *Sternotherus odoratus* wie für die ultrastrukturellen Untersuchungen präpariert und mit Karnovsky (1965) und Osmiumtetroxid fixiert. Er wurde anschließend 30 Tage lang mit Ethylendiamintetra-essigsäure (EDTA) entmineralisiert, um das Präparat schneidbar zu machen. Danach wurde der Unterkiefer vom restlichen Schädel getrennt, und die Ramphotheken entfernt. Die Untersuchungsobjekte wurden nun über eine aufsteigende Ethanol- und Acetonreihe entwässert und im Kunstharz Agar 100 Resin (*Agar Scientific*) eingebettet. Nach dem Auspolymerisieren der Harzblöcke bei 65° C für 15 h, wurden Semidünnschnitte mit einer Dicke von 1 µm an einem *Reichert Ultracut S* Mikrotom der Marke *Leica* mit Hilfe eines *Diatome* Diamantmessers angefertigt und mit Toluidinblau (TB) gefärbt.

Die Untersuchungen wurden unter Anleitung und Mithilfe von Mag. Egon Heiss bewerkstelligt. Außerdem wurde von ihm freundlicherweise die semidünne Schnittserie des Kopfes von *S. odoratus* zur Verfügung gestellt.

Die gefärbten Schnitte wurden unter dem Lichtmikroskop *Nikon Eclipse 800* ausgewertet und mit der Digitalkamera *Nikon DS5M-U1* fotografiert. Alle Arbeitsschritte wurden, sofern in Tabelle 2 nicht anders angegeben, bei Zimmertemperatur durchgeführt.

Tabelle 2: Präparationsschritte für die histologischen Untersuchungen

Arbeitsvorgang/Lösung	Dauer
Fixativ: Bouin	21 d
70 % EthOH	2 d
80 % EthOH	3 h
90 % EthOH	3 h
96 % EthOH	3 h
100 % EthOH	30 min
Isopropanol	4 d
Weichparaffin	6 h
Hartparaffin	32 h
Auspolymerisieren bei 6° C	> 3 h

---

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Ultrastrukturelle Untersuchungen

##### 3.1.1. Oberflächenstruktur der Zunge und des Mundbodens

Die Oberflächenstrukturen des Zungenepithels bei den beiden Schildkrötenarten *Emys orbicularis* und *Sternotherus odoratus* weisen große Unterschiede auf. Diese sind zum Teil bereits makroskopisch zu erkennen, wie z.B. die Form der oralen Papillen.

Bei *E. orbicularis* sind im Bereich der Zunge hinter der Glottis kaum oberflächenvergrößernde papilläre Strukturen zu erkennen. Nur wenige Furchen sind im sonst überwiegend glatten pharyngealen Bereich zu erkennen (Abbildung 3). Der anteriore Teil der Zunge bis zur Glottis weist hingegen orale Papillen auf. Sie stehen säulenförmig nebeneinander und sind tendenziell in Querreihen angeordnet (Abbildung 3 & Abbildung 4). Auf der apikalen Seite der meisten Säulen ist je eine Geschmacksknospe zu erkennen. Sie weist eine kraterförmige Struktur aus verhältnismäßig flachen Zellen auf (Abbildung 4). In der Mitte dieses Zellringes befinden sich Mikrovilli, welche sich um die Geschmackspore anhäufen. Sie sind deutlich zu erkennen, da sie wesentlich länger sind, als die Mikrovilli der Zellen im umliegenden Epithel (Abbildung 7). Eine besondere Form der Geschmacksknospen findet man posterior der Glottis in mehreren Längsreihen angeordnet. Die angrenzenden Zellen um die Geschmacksknospen sind hier nicht als flache Zellen zu erkennen, sondern sie bilden eine Aufwölbung um den Krater (Abbildung 8).

Die oralen Papillen bei *S. odoratus* sind im Gegensatz zu denen bei *E. orbicularis* lappenförmig ausgebildet. Sie sind in Längsreihen von der Glottis hin zur Zungenspitze angeordnet und überlappen sich gegenseitig. Im pharyngealen Bereich nimmt diese Oberflächenvergrößerung des Epithels sogar noch zu. Große lamellenartige oropharyngeale Papillen, welche ebenfalls in Längsrichtung angeordnet sind, sind hier zu erkennen (Abbildung 3 & Abbildung 5). Die Geschmacksknospen sind regelmäßig im Mundboden, aber nur mäßig auf der Zunge verteilt. Wie auch bei *E. orbicularis* sind

sie an ihrem kraterförmigen Aussehen und den längeren Mikrovilli im Inneren des Kraters zu erkennen. Sie haben ihre höchste Konzentration im anterioren Bereich des Mundbodenepithels knapp hinter den Ramphotheken (Abbildung 6).

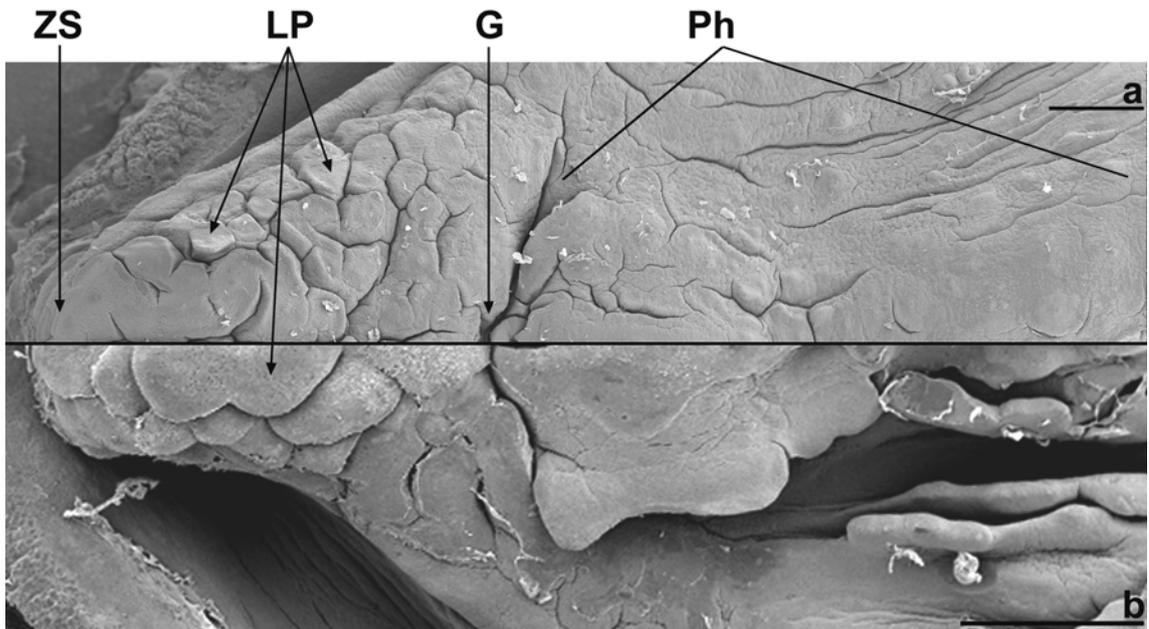


Abbildung 3: Übersicht des ventralen oropharyngealen Bereichs von *E. orbicularis* (a) und *S. odoratus* (b). In der Mitte des Bildes ist die Glottis (G) zu sehen. Anterior davon liegt die Zunge mit den lingualen Papillen (LP) und der Zungenspitze (ZS), posterior davon befindet sich der pharyngeale Bereich (Ph). Messbalken = 500  $\mu\text{m}$ .

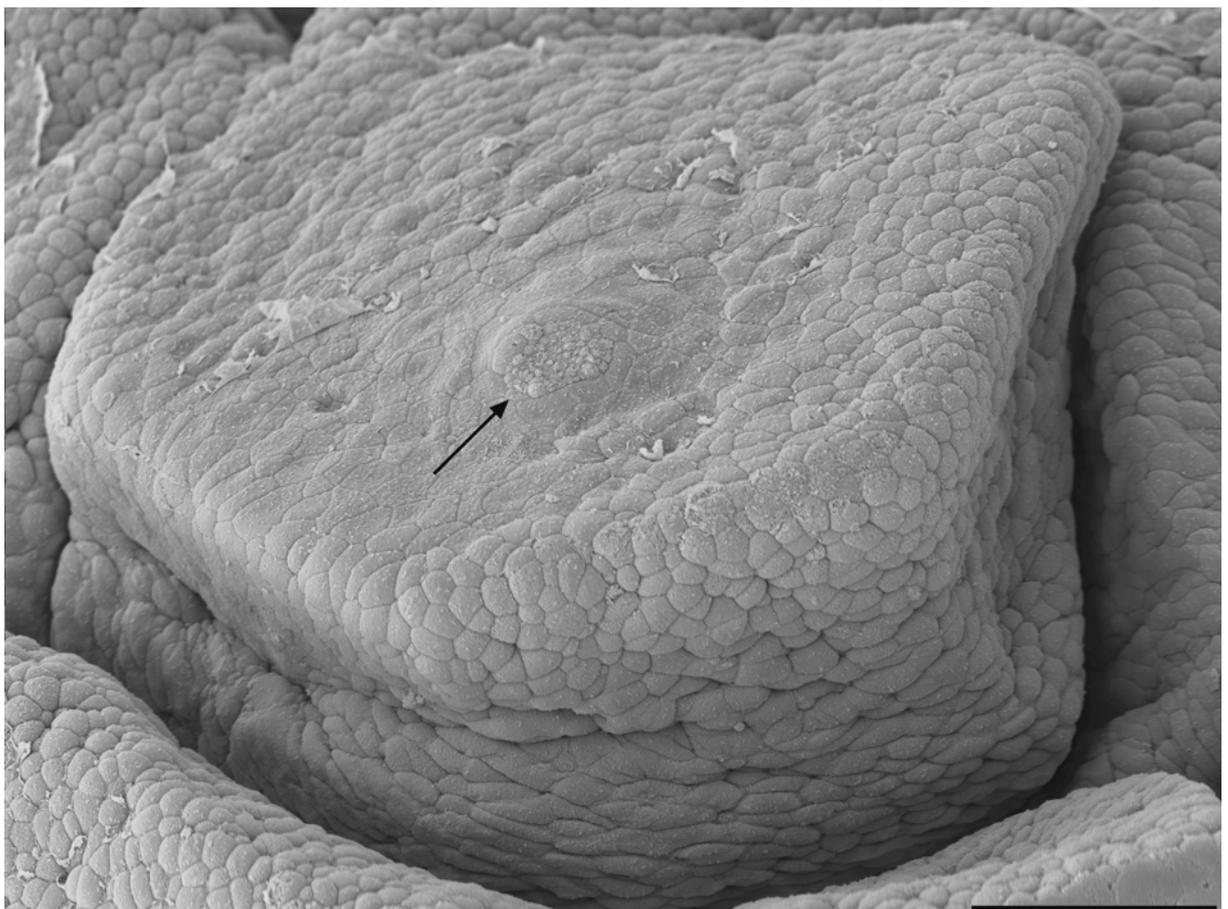


Abbildung 4: *E. orbicularis*. Säulenförmige linguale Papille mit Geschmacksknospe (Pfeil) auf der apikalen Seite. Messbalken = 50  $\mu\text{m}$ .



Abbildung 5: *S. odoratus*. Übersicht der anterioren Zunge mit in Längsrichtung angeordneten lappenförmigen oralen Papillen. Links: anterior. Rechts: posterior. Messbalken = 100  $\mu\text{m}$ .

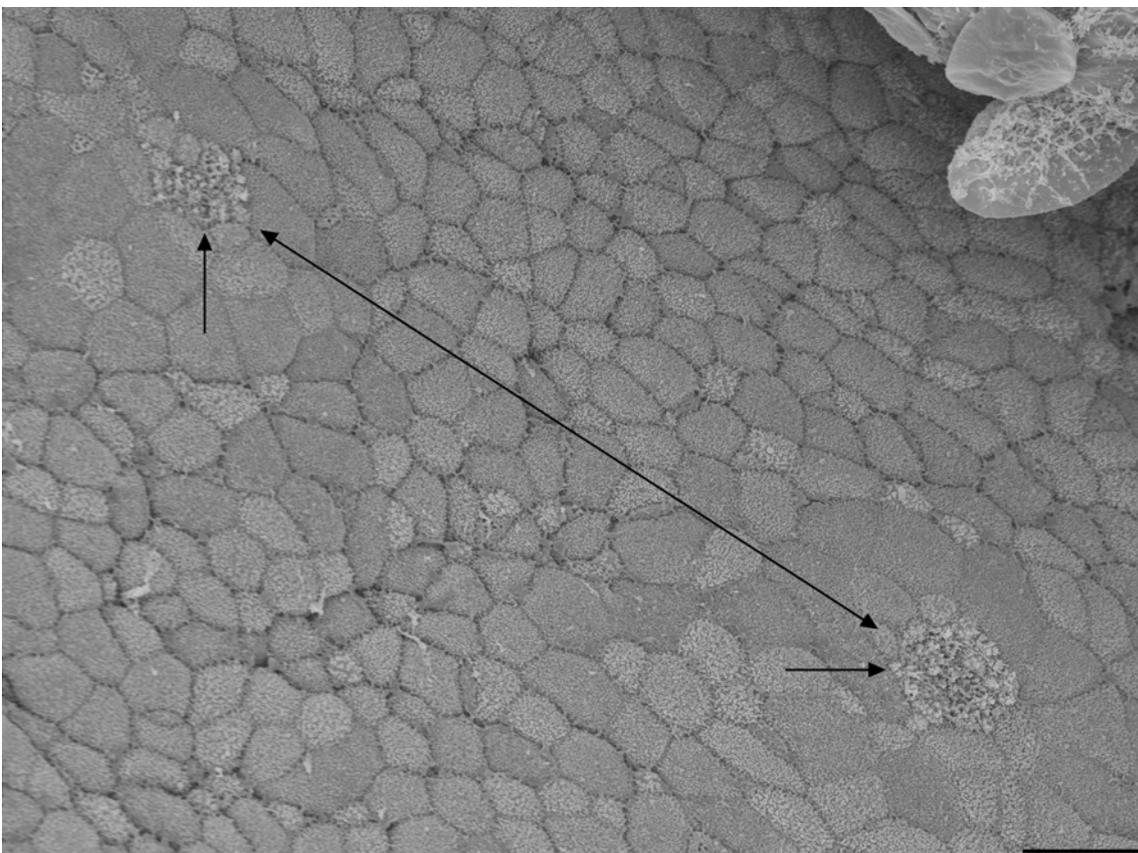


Abbildung 6: *S. odoratus*. Geschmacksknospen sind im Mundboden durch deren Geschmacksporen (Pfeile) klar erkennbar. Sie haben wesentlich längere Mikrovilli, als deren umgebende Zellen. Kleinster Abstand zwischen den Geschmacksporen (Doppelpfeil) = 74  $\mu\text{m}$ . Messbalken = 10  $\mu\text{m}$ .

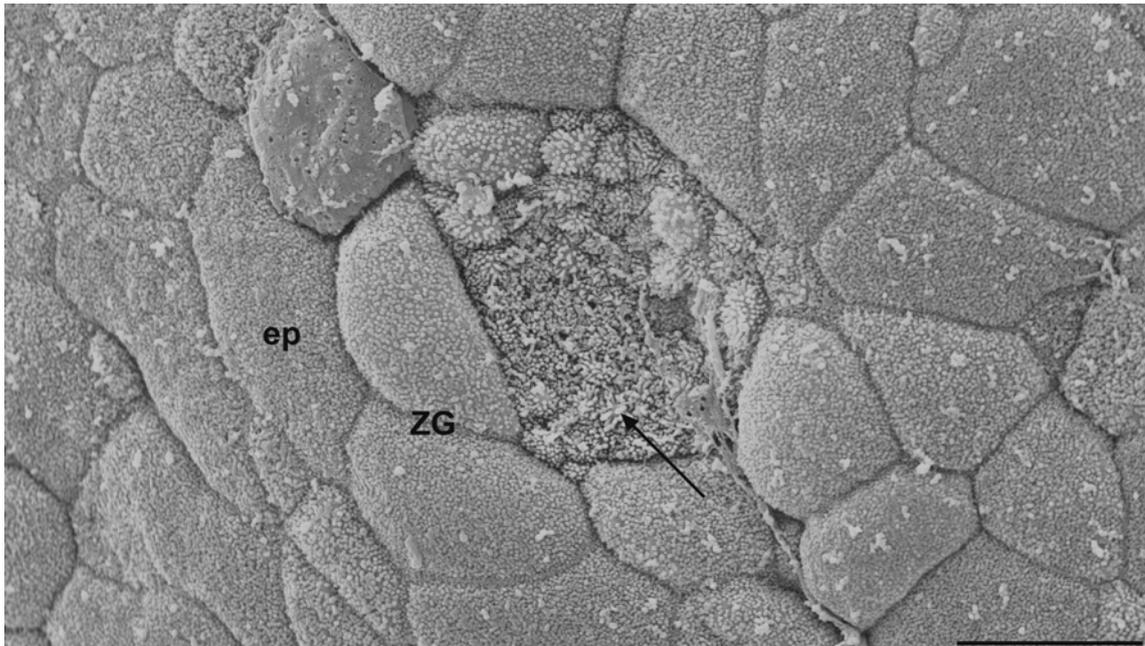


Abbildung 7: *E. orbicularis*. Übersicht einer Geschmackspore. Deutlich erkennbar sind die Mikrovilli (Pfeil), welche aus der Geschmackspore ragen und wesentlich länger sind als die der umliegenden Epithelzellen (ep). Klar ersichtlich sind auch die Zellgrenzen der Epithelzellen (ZG). Messbalken = 8  $\mu\text{m}$ .

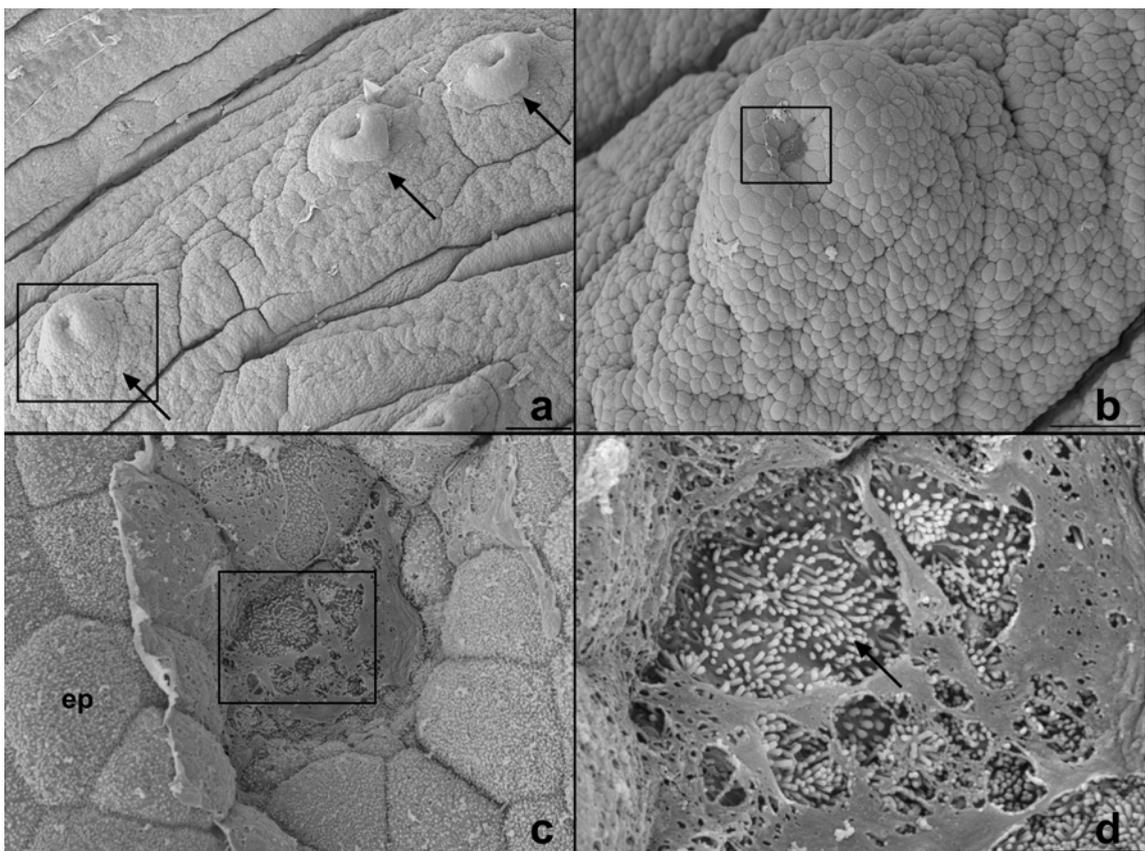


Abbildung 8: *E. orbicularis*. Geschmacksknospen posterior der Glottis. a: Die Geschmacksknospen (Pfeile) sind in Längsreihen angeordnet. Messbalken = 100  $\mu\text{m}$ . b: Die Zellen um die Geschmackspore bilden eine hohe Aufwölbung. Messbalken = 40  $\mu\text{m}$ . c: Blick auf die Geschmackspore und den umliegenden Epithelzellen (ep). Messbalken = 5  $\mu\text{m}$ . d: Die Mikrovilli (Pfeil) der Geschmacksknospen sind auf Grund ihrer Größe deutlich von denen der umliegenden Epithelzellen zu unterscheiden. Messbalken = 2  $\mu\text{m}$ . Detail aus a ist in b zu sehen, Detail aus b ist in c zu sehen, Detail aus c ist in d zu sehen.

### 3.1.2. Oberflächenstruktur des Gaumens

Im Unterschied zum Epithel der ventralen Mundhöhle sind an der dorsalen Seite des oralen Raumes keine Papillen ausgebildet. Die Oberfläche des Gaumenepithels ist homogener und glatter als die des Zungenepithels. Die Unterschiede zwischen den beiden Schildkrötenarten sind hier weniger stark vorhanden, sodass es meist nur zu geringen Abweichungen in der Ausprägung der Strukturen kommt. Im Pharynx jedoch sind bei *S. odoratus* auch an der dorsalen Seite der Mundhöhle große lappenförmige Papillen vorhanden.

Die Ramphothek und der Bereich caudal der Ramphothek sind stark keratinisiert (vgl. Abbildung 9). In diesem Bereich sind sowohl bei *E. orbicularis* als auch bei *S. odoratus* sehr viele Keratinocyten zu sehen, die meist oval bis sechseckig sind (Abbildung 10 & Abbildung 11). Die Oberfläche dieser Schuppen ist strukturiert und weist gratförmige Strukturen auf, die bei *S. odoratus* ausgeprägter in Erscheinung treten (Abbildung 12 & Abbildung 13).

Über den gesamten Gaumen sind Geschmacksknospen verteilt, jedoch ist die Konzentration anterior der Choanen am höchsten. Bei *S. odoratus* ist der kleinste gemessene Abstand zwischen zwei Geschmacksporen  $79\ \mu\text{m}$ , was zu einer deutlich höheren Konzentration als bei *E. orbicularis* führt, bei denen sie mindestens  $140\ \mu\text{m}$  weit voneinander entfernt sind (Abbildung 14 & Abbildung 15).

Bei *S. odoratus* sind im pharyngealen Bereich der Mundhöhle, wie auch auf der Zunge, in Längsrichtung angeordnete Papillen zu erkennen (vgl. Abbildung 21).

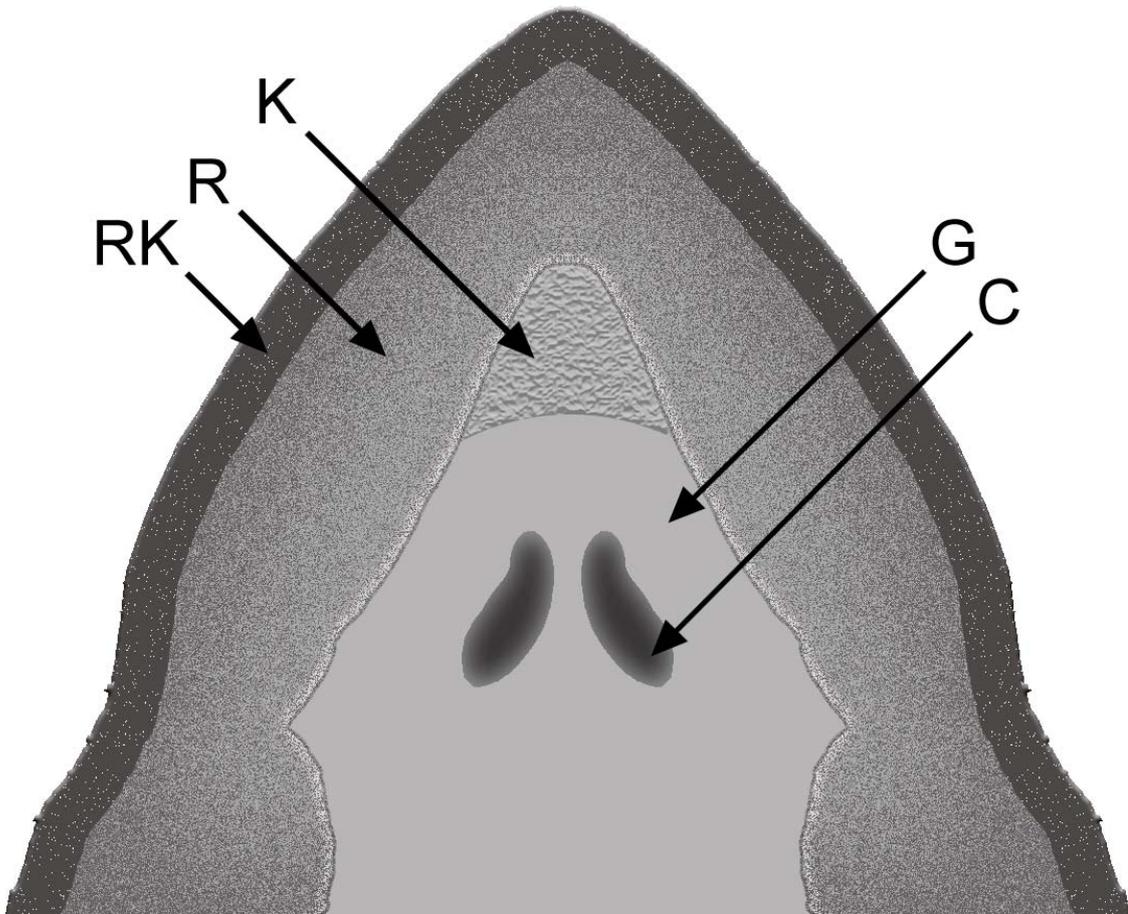


Abbildung 9: Schemazeichnung des anterioren Gaumens von ventral. R: Ramphothek, RK: Ramphothekenkante, K: Keratinozyten proximal der Ramphothek, G: Gaumen. C: Choanen.

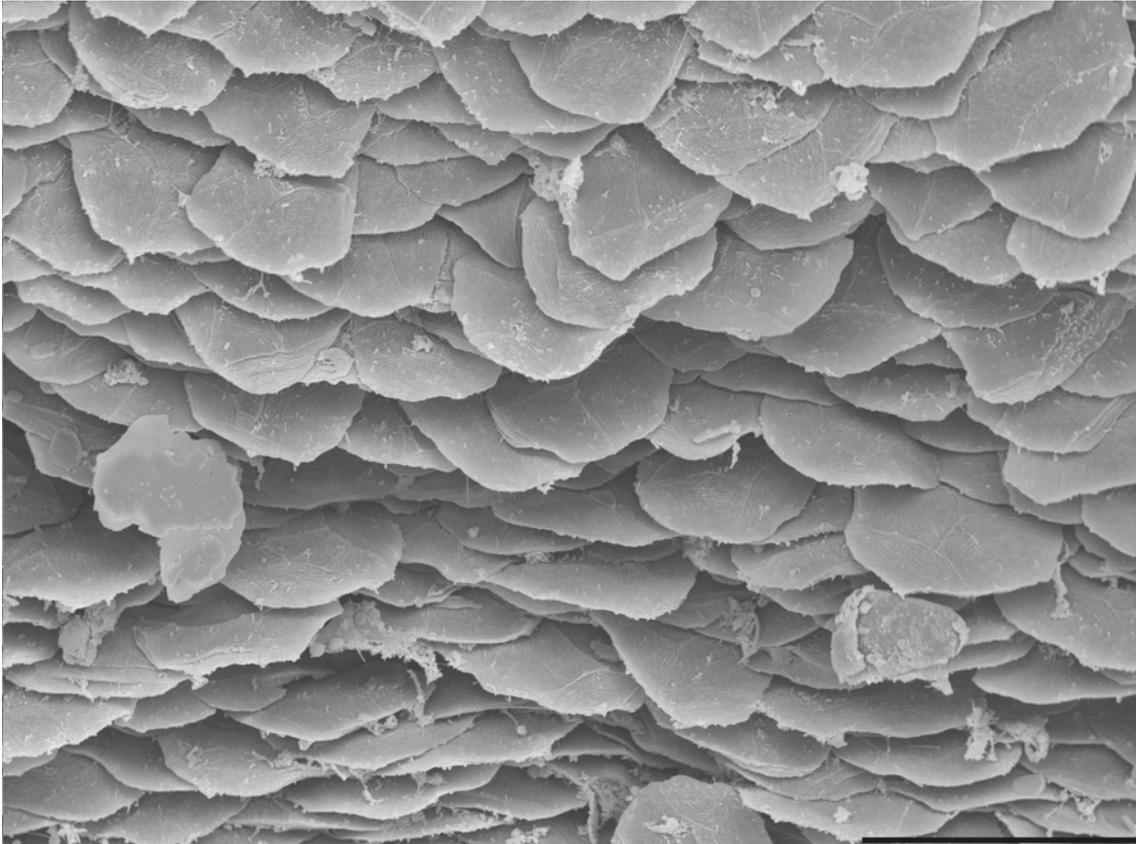


Abbildung 10: *E. orbicularis*. Typische abgeflachte und übereinander gestapelte Keratinocyten der Ramphothek am Übergang zum Gaumen. Messbalken = 30  $\mu\text{m}$ .

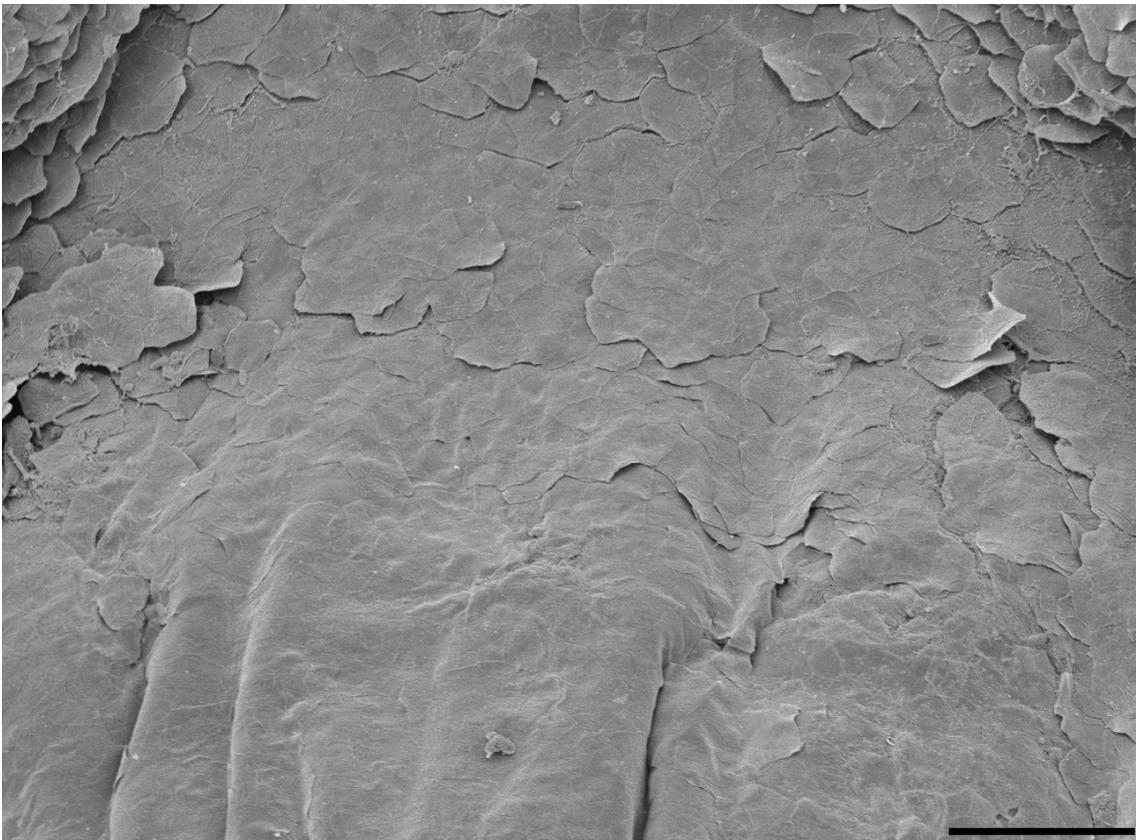


Abbildung 11: *S. odoratus*. Keratinisierte Schuppen im Übergang vom keratinisierten Bereich hinter der Ramphothek zum kaum keratinisierten Gaumen. Messbalken = 100  $\mu\text{m}$ .

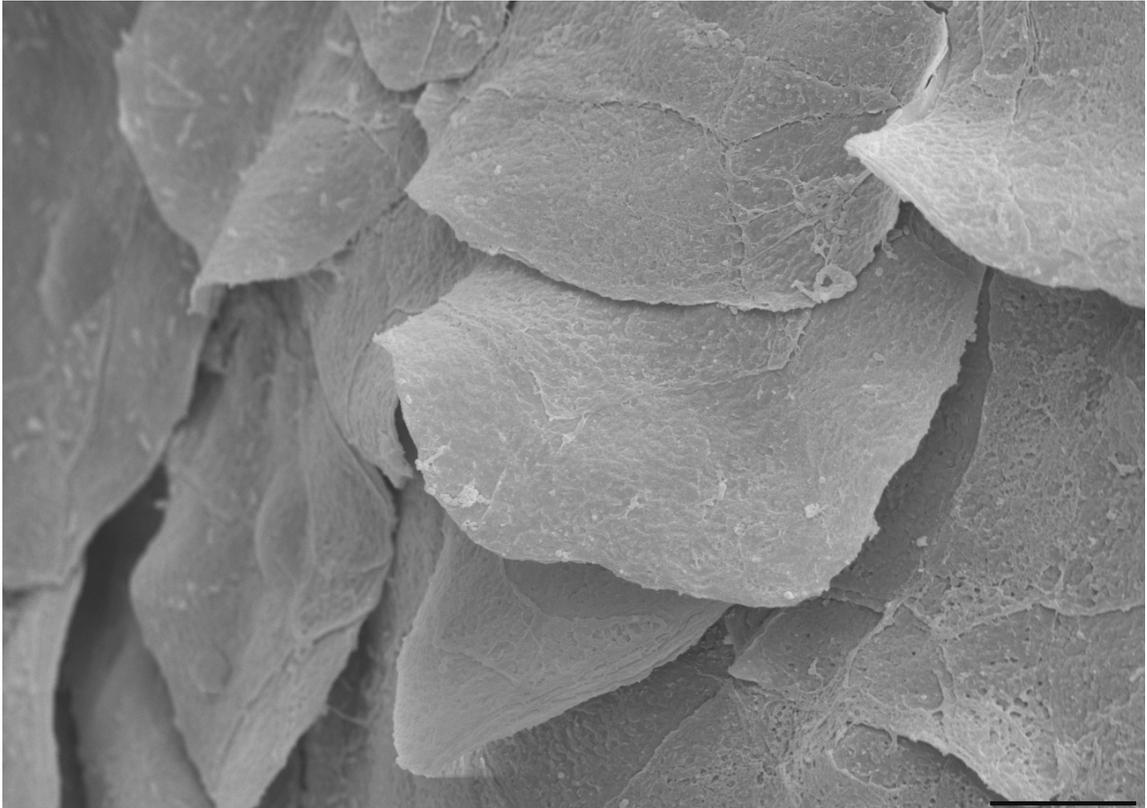


Abbildung 12: *E. orbicularis*. Keratinisierte Schuppen im Übergang von der Ramphothek zum weniger keratinisierten Gaumen. Zu sehen sind typische Strukturen, die auf der Oberfläche der einzelnen Schuppen ausgebildet sind, so genannte Mikroplicae. Messbalken = 10  $\mu\text{m}$ .

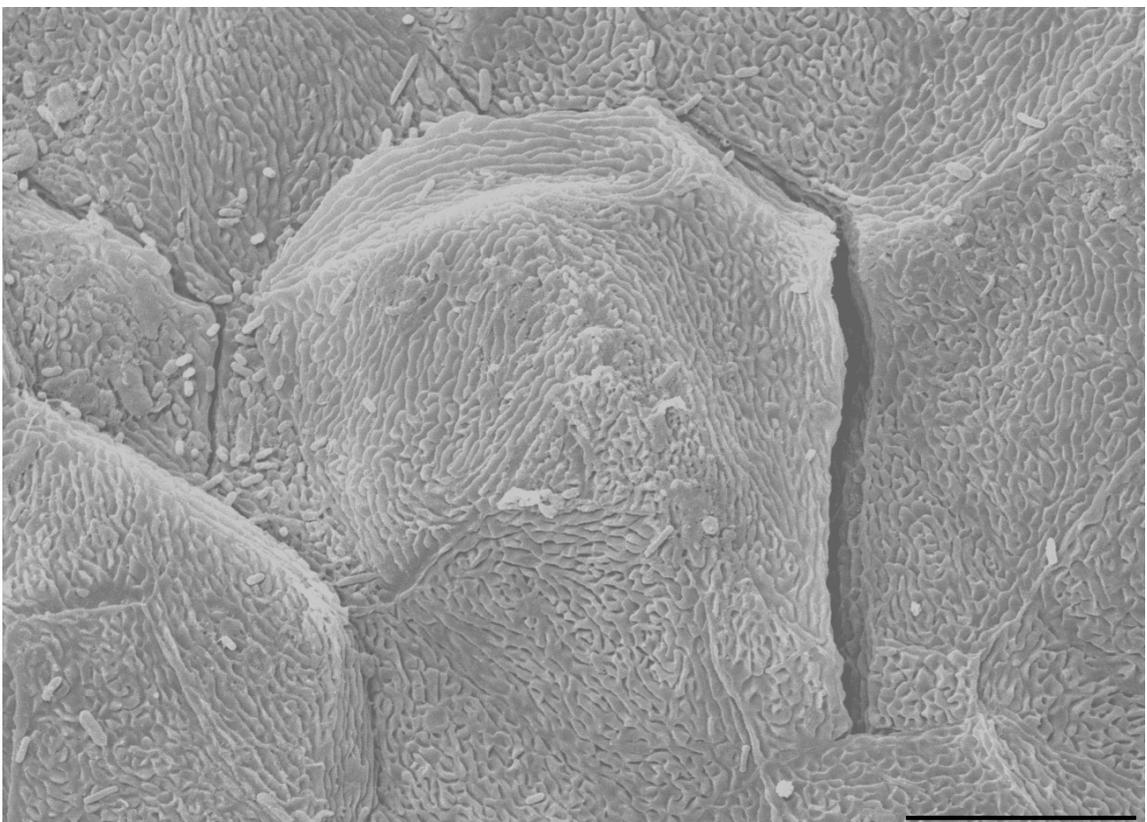


Abbildung 13: *S. odoratus*. Keratinisierte Schuppen im Übergang vom keratinisierten Bereich hinter der Ramphothek zum kaum keratinisierten Gaumen. Zu sehen sind tiefe reliefartige Strukturen, die auf der Oberfläche der einzelnen Schuppen ausgebildet sind, so genannte Mikroplicae. Messbalken = 10  $\mu\text{m}$ .

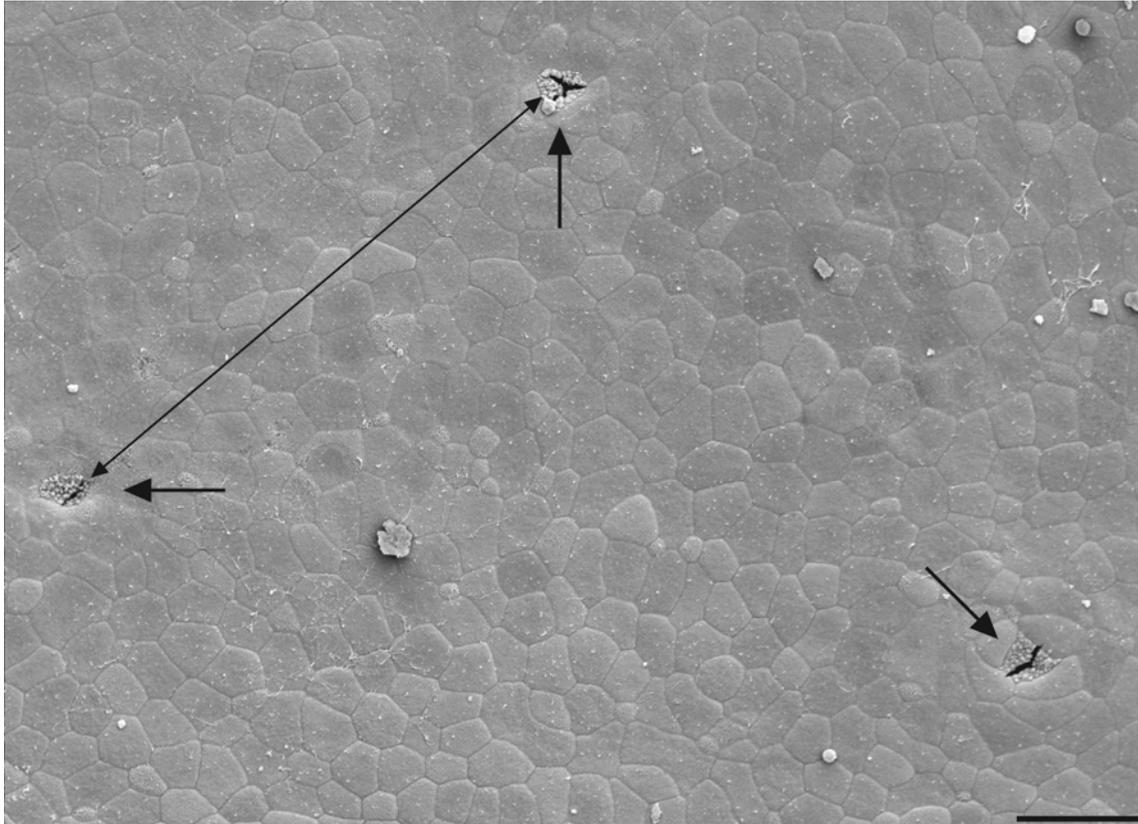


Abbildung 14: *E. orbicularis*. Praechoanale Verteilung der Geschmacksknospen. Pfeile markieren die Geschmacksporen. Kleinsten Abstand zwischen den Geschmacksporen (Doppelpfeil) = 141  $\mu\text{m}$ . Messbalken = 30  $\mu\text{m}$ .

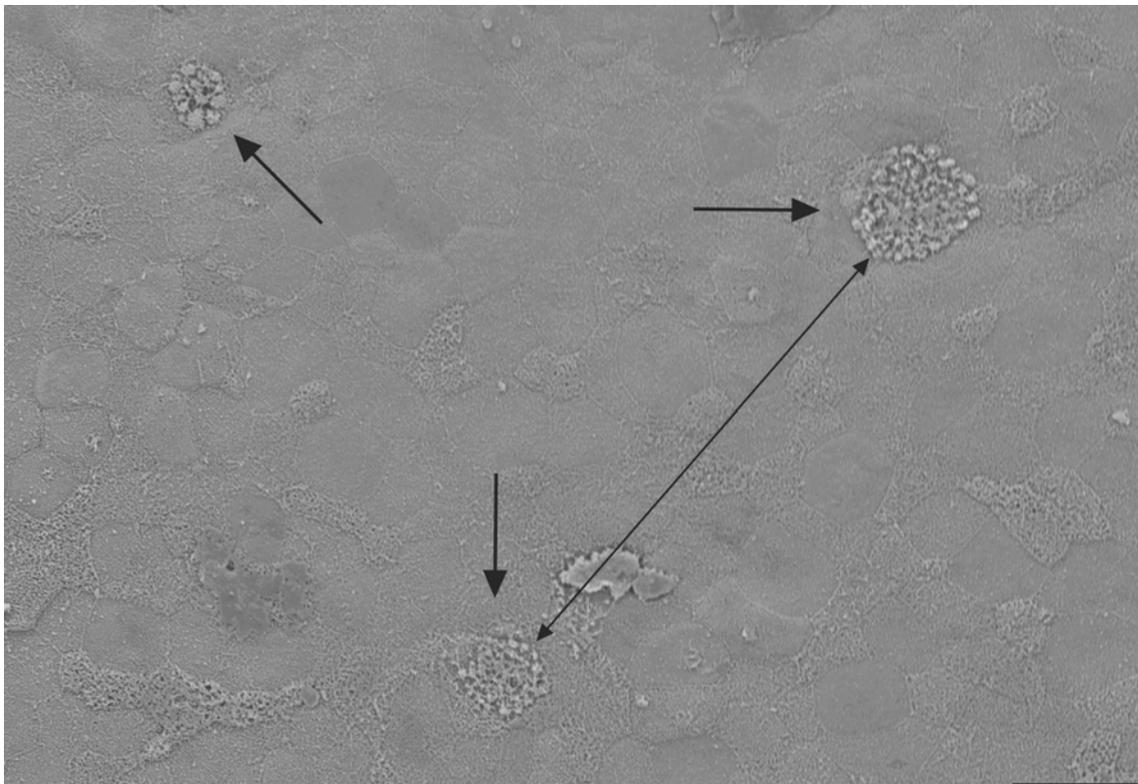


Abbildung 15 *S. odoratus*. Praechoanale Verteilung der Geschmacksknospen. Pfeile markieren die Geschmacksporen. Kleinsten Abstand zwischen den Geschmacksporen (Doppelpfeil) = 79  $\mu\text{m}$ . Messbalken = 50  $\mu\text{m}$ .

---

## **3.2. Histologische Untersuchungen**

### **3.2.1. Zunge und Zungenpapillen**

Die Form der Zunge weist erhebliche Unterschiede zwischen den beiden Schildkrötenarten *E. orbicularis* und *S. odoratus* auf. Beim Vergleich der Serienschritte von anterior beginnend, fällt zunächst auf, dass der frei bewegliche Teil der Zunge bei *E. orbicularis* wesentlich kleiner ist als bei *S. odoratus*. Bereits kurz nach der Zungenspitze beginnt die Zunge mit dem Mundboden vollkommen zusammen zu wachsen, wohingegen die Zunge bei *S. odoratus* bis zur Glottis nur mit einem schmalen Band ihrer ventralen medialen Seite mit dem Mundboden verwachsen ist (Abbildung 16 & Abbildung 17).

Prominent ausgeprägt sind bei *S. odoratus* die oralen Papillen. Sie sind in Längsreihen angeordnet und treten von der Zungenspitze bei der Glottis vorbei bis hin in den Rachenraum als verlängerte lappenförmige Strukturen auf, welche die Glottis und auch sich gegenseitig überragen (Abbildung 17, Abbildung 19 & Abbildung 21). Im Gegensatz dazu sind bei *E. orbicularis* die wesentlich geringer ausgeprägten oralen Papillen tendenziell in Querreihen angeordnet. Sie liegen nur selten (lateral und apikal der Zunge) übereinander und stehen in der Regel säulenförmig nebeneinander (Abbildung 4, Abbildung 16, Abbildung 18 & Abbildung 20).

Während die oropharyngealen Papillen bei *S. odoratus* von einem sehr ausgeprägten superfiziell verlaufenden Kapillarnetz durchzogen sind, zeigen jene Papillen bei *E. orbicularis* eine mäßige Durchblutung (Abbildung 21).



Abbildung 16: *E. orbicularis*. Bereits 168  $\mu\text{m}$  posterior der Zungenspitze verwächst die Zunge (Z) mit dem Mundboden (MB). Der Pfeil markiert den anteriorsten Kontakt der Zunge mit dem Mundboden. HE-Färbung. Messbalken = 500  $\mu\text{m}$ .

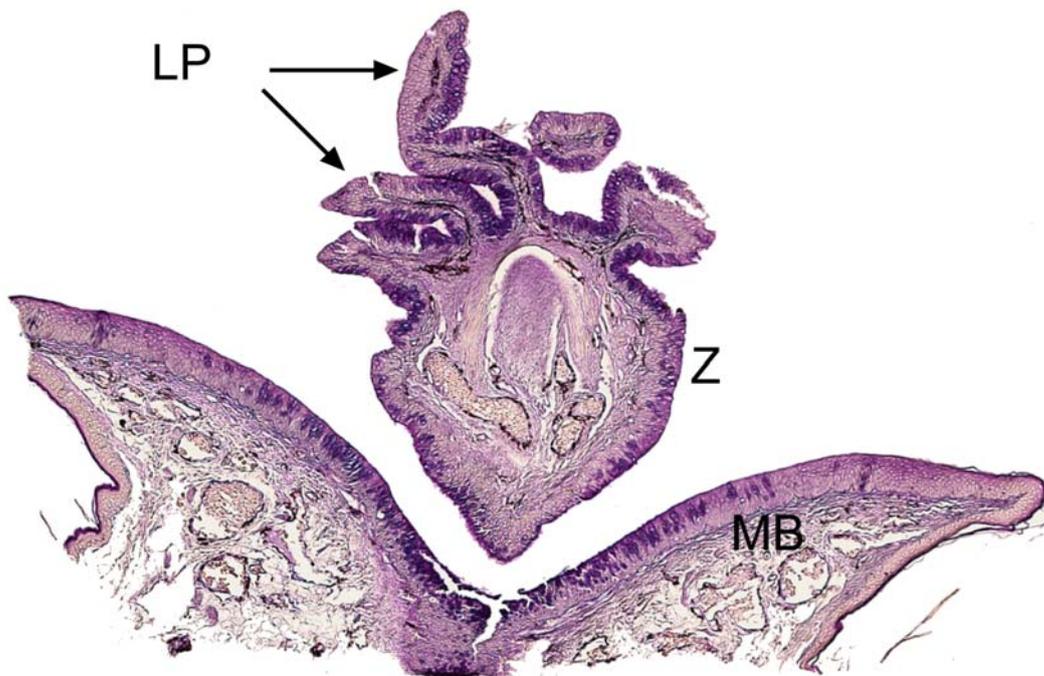


Abbildung 17: *S. odoratus*. Der anteriore Teil der Zunge (Z) ist frei beweglich und noch nicht mit dem Mundboden (MB) verwachsen. Große lang gestreckte linguale Papillen (LP) sind zu erkennen. HE-Färbung. Messbalken = 500  $\mu\text{m}$ .

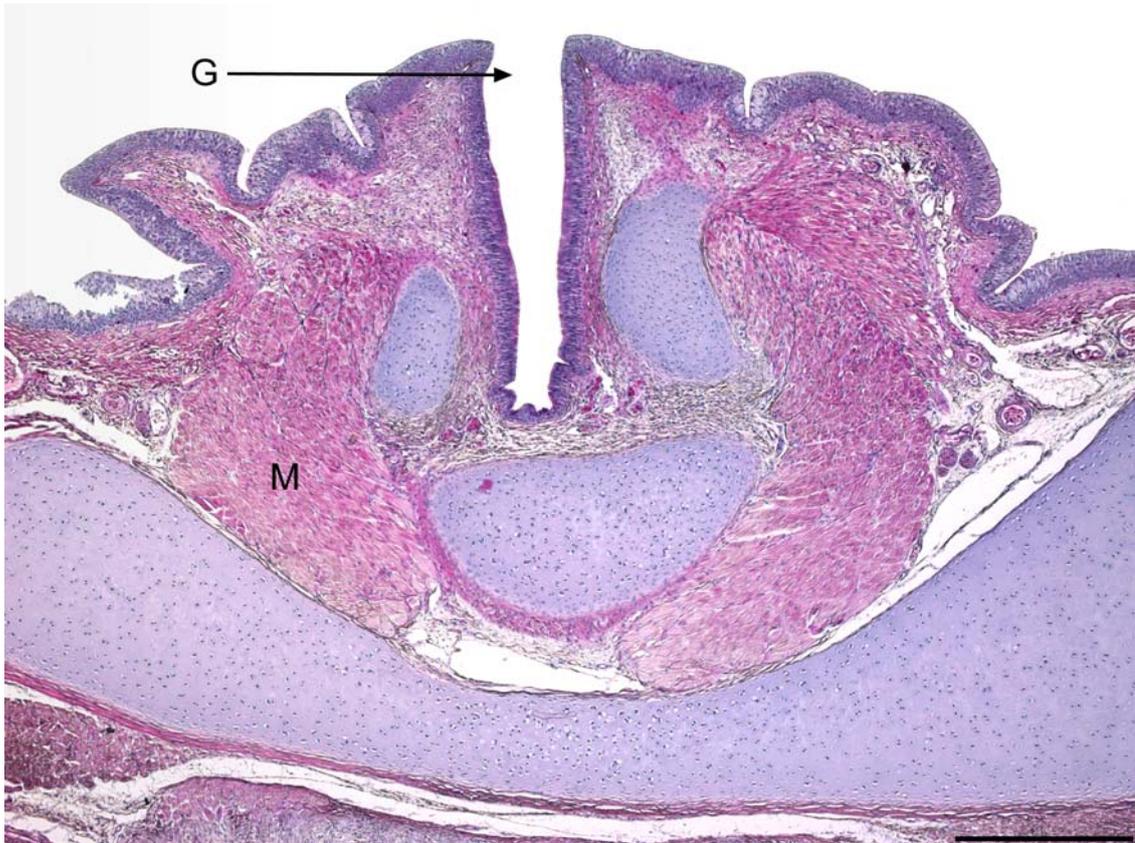


Abbildung 18: *E. orbicularis*. Übersicht des Bereichs um die Glottis (G). Die Zunge ist hier nahezu vollständig mit dem Mundboden verwachsen und weist große Muskelpakete (M) auf. HE-Färbung. Messbalken = 500  $\mu$ m.

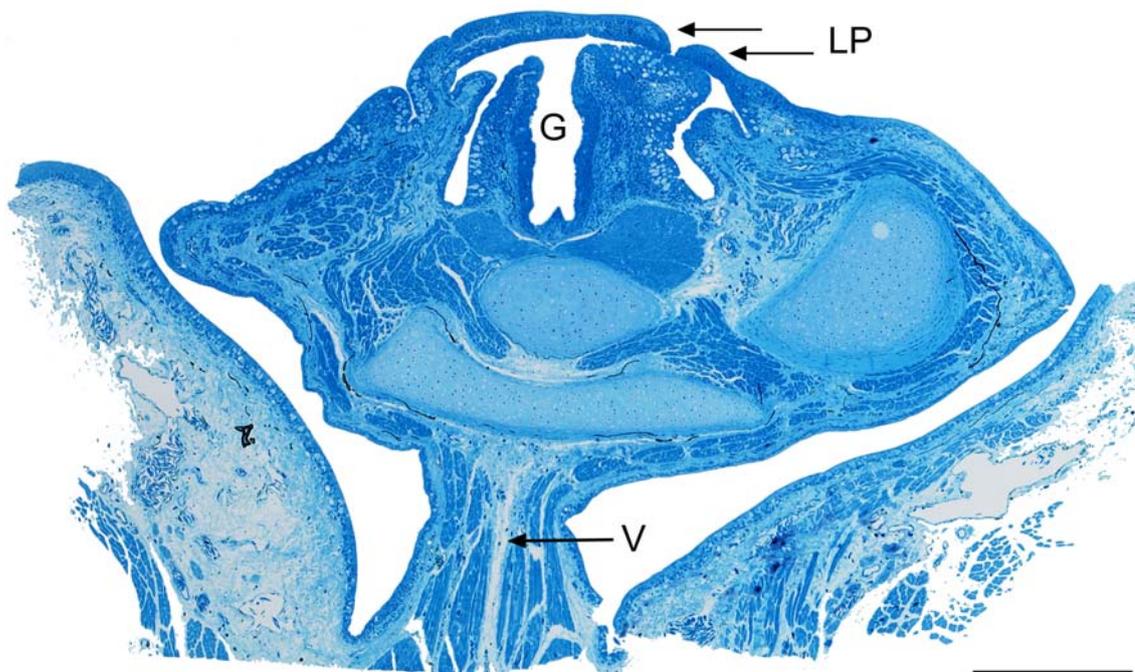


Abbildung 19: *S. odoratus*. Übersicht des Bereichs um die Glottis. Stark ausgeprägte linguale Papillen (LP), die über der Glottis (G) liegen, sind zu erkennen. Die Zunge ist bis zur Glottis nur mit einer schmalen ventralen Aufhängung (V) mit dem Mundboden verbunden. TB-Färbung. Messbalken = 300  $\mu$ m.

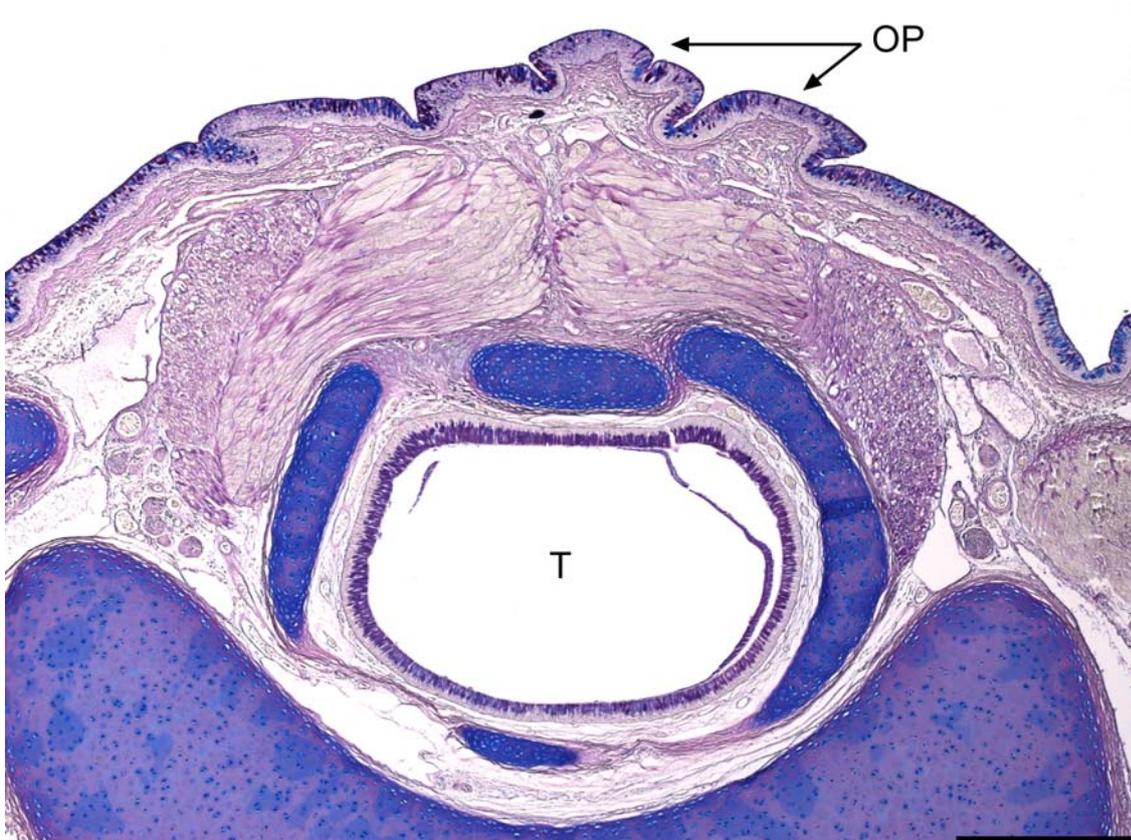


Abbildung 20: *E. orbicularis*. Übersicht des ventralen oralen Bereichs hinter der Glottis. Orale Papillen (OP) sind hier nur noch sehr klein ausgebildet. T: Trachea. AB-H-Färbung. Messbalken = 500  $\mu$ m.

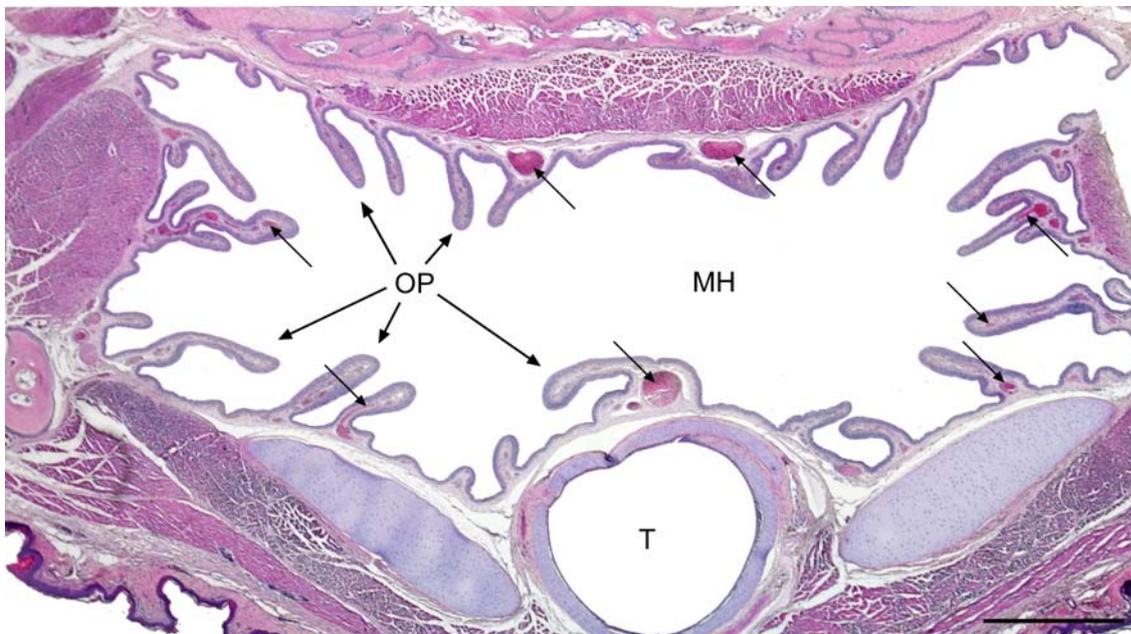


Abbildung 21: *S. odoratus*. Übersicht der Mundhöhle (MH) hinter der Glottis. In den in Längsreihen angeordneten oralen Papillen (OP) befinden sich zahlreiche Blutgefäße (Pfeile). T: Trachea. HE-Färbung. Messbalken = 1 mm.

### 3.2.2. Orale Mucosa

Die orale Mucosa wird in eine äußere Epithelschicht und eine darunter liegende Bindegewebsschicht, die so genannte Lamina propria, unterteilt.

Die äußere Epithelschicht hat sowohl bei *E. orbicularis* als auch bei *S. odoratus* einen geschichteten Aufbau und weist, von basal nach apikal, eine basale, eine intermediäre und eine superfizielle Zellschicht auf (Abbildung 22). Die Basalmembran liegt als homogene Grenzschrift zwischen dem äußeren Epithel und der Lamina propria und ist sowohl bei HE- als auch bei PAS-Färbungen stärker gefärbt, als die umliegenden Zellen. Direkt darüber ist die basale Zellschicht aus runden bis ovalen Zellen, deren Nuklei das meiste Volumen der Zelle einnehmen. Mittels Kernfärbungen (z.B. H) sind sie demnach stark gefärbt (violett) zu erkennen. Diese Zellen haben eine hohe mitotische Teilungsrate und sind noch nicht differenziert. Die darauf folgende Intermediärschicht ist ebenfalls aus runden bis ovalen Zellen aufgebaut und kann aus mehreren übereinander liegenden Zellschichten bestehen. Das Verhältnis von Zellgröße zu Zellkerngröße nimmt nach außen hin zu und es wird immer mehr Plasma in der Zelle eingelagert. Die superfizielle Zellschicht weist den größten Polymorphismus auf. Die Zellen können oval bis kuboidal, mehr oder weniger keratinisiert sein oder eine flaschenförmige mit Granula gefüllte Struktur (Becherzellen) aufweisen. Sie haben bereits viel Zellplasma eingelagert und im Vergleich zu ihrer Größe einen relativ kleinen Nukleus. Die Becherzellen bei *S. odoratus* und *E. orbicularis* produzieren saure (AB-positiv) bis neutrale (PAS-positiv) Mucosubstanzen. Sie sind bereits kurz nach der basalen Schicht fertig entwickelt und wachsen von dort nach distal aus. Sie sind vor allem an den Seiten der lingualen Papillen vorhanden, wo die Epithelzellen, im Gegensatz zum apikalen Epithel der Zungenpapillen, keine Keratinisierung aufweisen. Die Lamina propria fungiert als Verbindungsschicht zwischen der äußeren Epithelschicht und darunter liegendem Muskel- oder Knorpelgewebe. Sie ist aus einer lockeren apikalen und einer kompakteren basalen Schicht aufgebaut, in welchen diverse Blutgefäße, Blutkapillaren und Nervenfasern in der sonst eher homogenen Masse eingelagert sind.

### 3.2.3. Geschmacksknospen

Sowohl bei *E. orbicularis* als auch bei *S. odoratus* sind die Form und der Aufbau der Geschmacksknospen sehr ähnlich. Bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen war stets zu sehen, dass die Zellen der Geschmacksknospen hauptsächlich PAS-positiv, hingegen aber nur schwach AB-positiv gefärbt waren. Mit dem basalen Ende an der Lamina propria beginnend, wachsen die Geschmacksknospen durch alle Epithelschichten hindurch bis zu den in die Mundhöhle führenden Geschmacksporen (Abbildung 23). Sie haben eine tonnenähnliche Form und erreichen bis zu 40 µm im Durchmesser. Ihre Länge ist variabler und hängt von der Dicke des Epithels bzw. hauptsächlich von der Dicke der Intermediärschicht des Epithels, durch die sie hindurchgehen, ab. Sie können so fast kugelförmig oder aber auch spindelförmig lang gezogen sein und eine Länge von 40 - 100 µm erreichen. Eine Geschmacksknospe ist aus vielen verschiedenen spindelförmigen Zellen aufgebaut, deren Zellkerne sich nur in der basalen Hälfte der Knospe befinden, welche mit der Basallamina in Verbindung steht. Am apikalen Ende der Geschmacksknospe sind Membranausstülpungen einzelner Zellen (Microvilli) vorhanden, die durch eine große Pore des superfiziellen Epithels direkt mit der Mundhöhle in Verbindung stehen.

Auf der Zunge von *E. orbicularis* sind auf den apikalen Spitzen der meisten oralen Papillen je eine Geschmacksknospe zu finden (Abbildung 24), welche bei *S. odoratus* an dieser Stelle eher rar verteilt sind. Am Gaumenepithel sind sowohl bei *E. orbicularis* als auch bei *S. odoratus* die Geschmacksknospen unregelmäßig verteilt. So sind im keratinisierten anterioren Bereich des Gaumens direkt hinter den Ramphotheken und auch zwischen den Choanen kaum Geschmacksknospen zu finden. Ein anderes Bild zeigt sich jedoch im praechoanal Epithel. Hier ist die Konzentration der Geschmacksknospen sehr hoch (Abbildung 26). Hinter den Choanen sind noch vereinzelte Geschmackssinnesorgane zu finden, die Häufigkeit ist aber bei weitem nicht so hoch, wie es praechoanal der Fall ist.

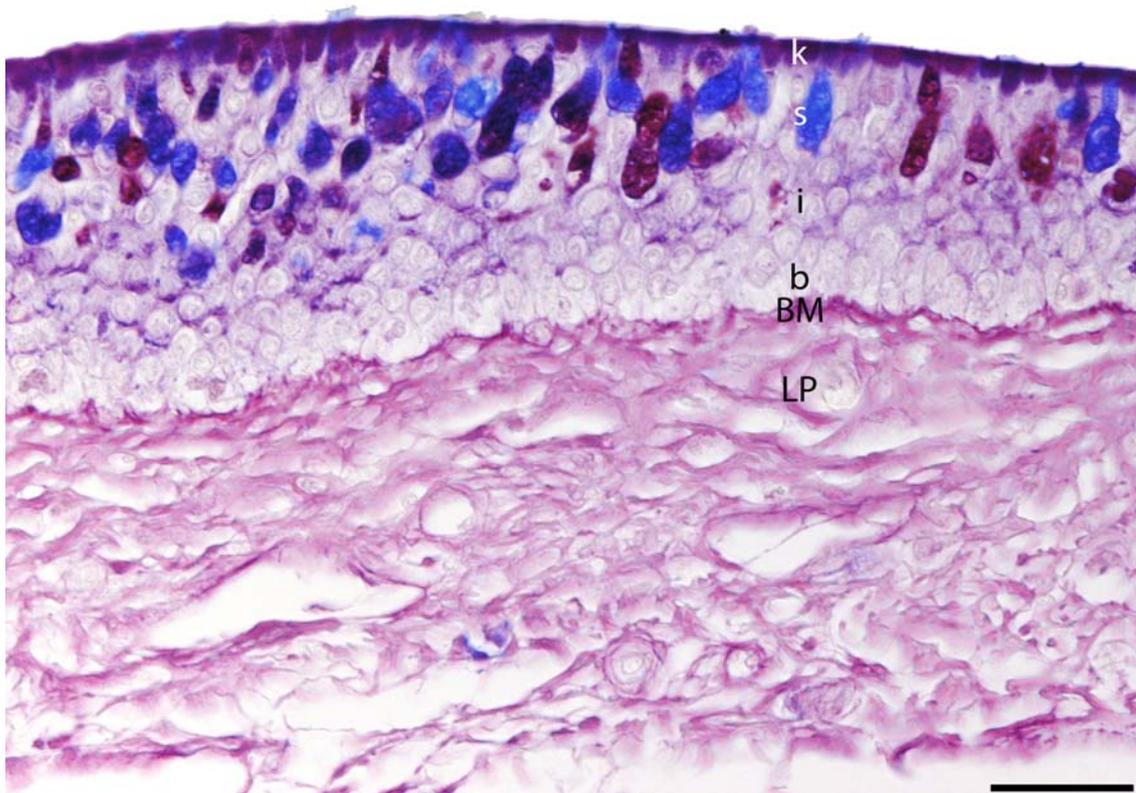


Abbildung 22: *E. orbicularis*. Die orale Mucosa unterteilt sich in die äußere Epithelschicht aus keratinisierter (k), superfizieller (s), intermediärer (i), basaler (b) Zellschicht und Basalmembran (BM) und die darunter liegende Lamina propria (LP) die als Bindegewebsschicht das äußere Epithel und das darunter liegende Bindegewebe oder das Periost des Gaumens verbindet. AB-PAS-Färbung. Messbalken = 40  $\mu\text{m}$ .

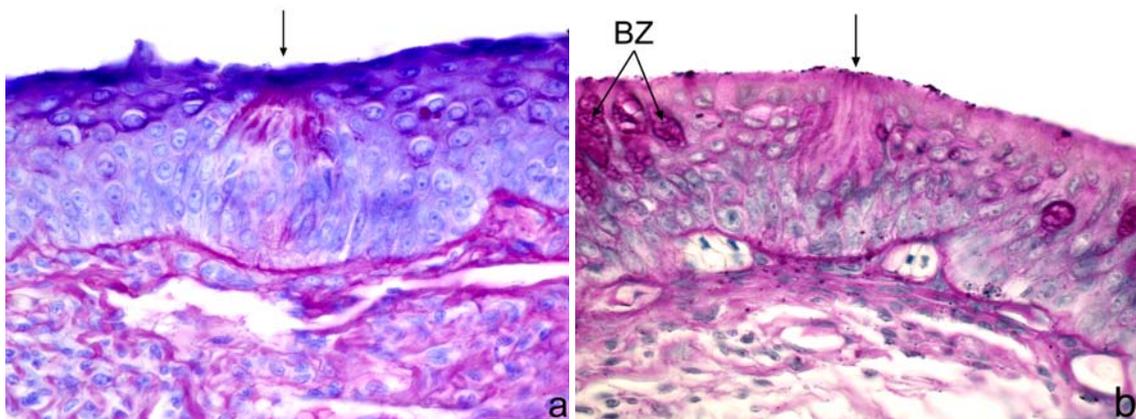


Abbildung 23: Vergleich der tonnenförmigen Struktur der Geschmacksknospen, die über die Geschmacksporen (Pfeile) in die Mundhöhle ausmünden, zwischen *E. orbicularis* (a, AB-PAS-Färbung), und *S. odoratus* (b, PAS-Färbung). Man beachte auch den Bereich um die Geschmacksknospen, der frei von Becherzellen (BZ) ist. Messbalken = 30  $\mu\text{m}$ .

### 3.2.4. Drüsen

Die Drüsenzellen sind bei beiden Schildkrötenarten mehr oder weniger regelmäßig über die gesamte Zunge verteilt, kommen aber konzentriert im lateralen Epithel der lingualen Papillen vor. Das Mundbodenepithel weist Krypten auf, in denen ebenfalls eine höhere Konzentration im lateralen Epithel auftritt. Die apikalen Seiten der Papillen und der restliche Mundboden sind stärker keratinisiert, weshalb hier die Drüsen rar auftreten (Abbildung 24). Am Gaumen sind anterior auch nur vereinzelt bis gar keine Drüsen- oder Becherzellen zu finden, weil hier das Epithel ebenfalls stark keratinisiert ist (Abbildung 26). Postchoanal hingegen sind wieder vermehrt Becherzellen vorhanden, die weiter posterior in großen Feldern angeordnet sind (Abbildung 27).

Sezernierende Zellen im Epithel können recht unterschiedliche Formen aufweisen. Einerseits bestehen sie aus superfiziellen Epithelzellen, die eine eher runde bis ovale Form aufweisen. Andererseits sind spezielle Becherzellen für die Bildung von Mucosubstanzen zuständig. Diese sind in der Regel lang gestreckte Zellen, die zum Teil bereits direkt über der basalen Zellschicht beginnen und von dort durch das restliche äußere Epithel in Richtung Mundhöhle wachsen. Sie sind an deren basalem Ende oft verdickt und haben in der gesamten Zelle Granulae eingelagert. Das apikale Ende dieser monostomatischen Zelle führt in die Mundhöhle. Von diesen Mucus bildenden Becherzellen kommen drei verschiedene Typen vor: der erste Typ färbt sich AB-positiv und ist bei entsprechend gefärbten Schnitten blau zu erkennen, der zweite färbt sich PAS-positiv und ist somit magentafärbig zu sehen und die dritte Variante der Becherzellen lässt sich sowohl mit AB als auch mit PAS färben und ist folglich nach einer AB-PAS-Färbung violett erkennbar (Abbildung 25).

Bei einem Vergleich von Mundbodenepithel und Zungenepithel ist zu erkennen, dass im Mundbodenepithel kaum AB-positive, aber viele PAS-positive Becherzellen vorhanden sind. Die lateralen Zungenepithelien hingegen sind übersät von AB-positiven Zellen, welche dicht neben PAS-positiven und sowohl AB-positiven als auch PAS-positiven Becherzellen vorkommen (Abbildung 28).

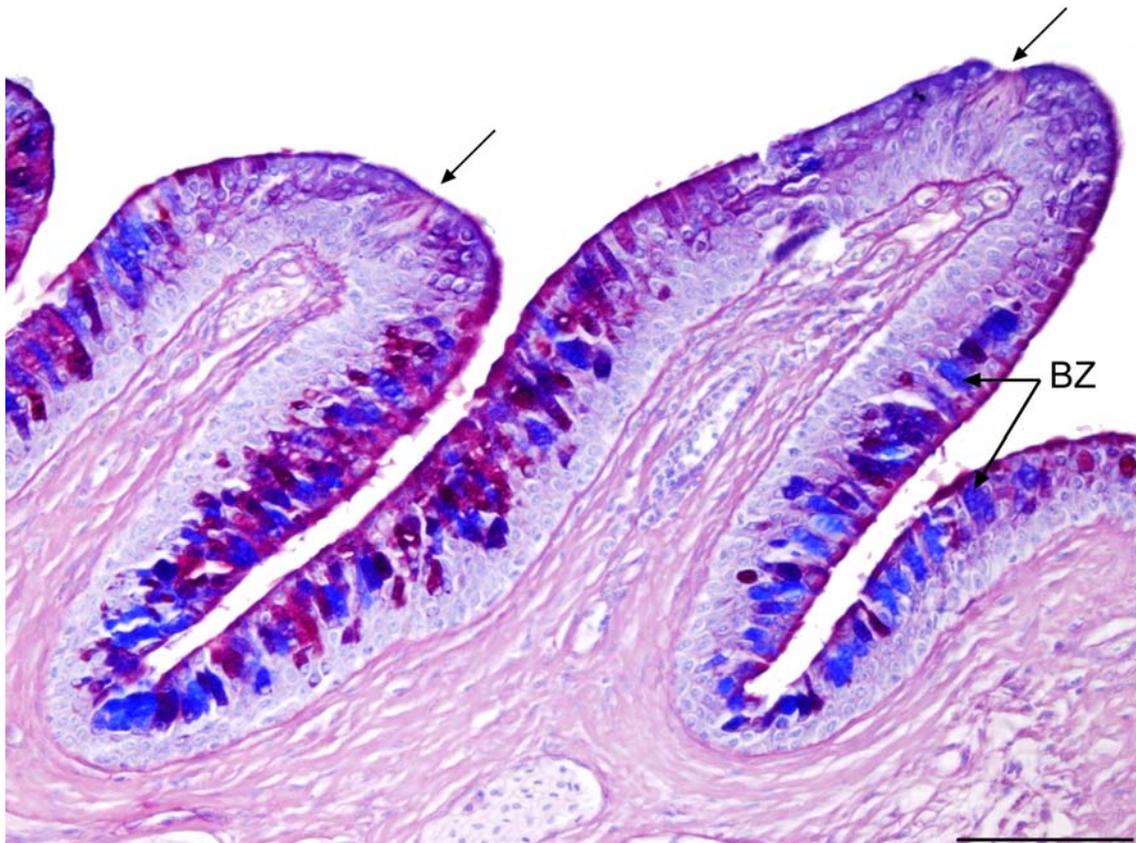


Abbildung 24: *E. orbicularis*. Geschmackknospen (Pfeile) auf der apikalen Spitze der lingualen Papillen. Zwischen den Papillen sind die Becherzellen (BZ) eingelagert. AB-PAS-Färbung. Messbalken = 100  $\mu$ m

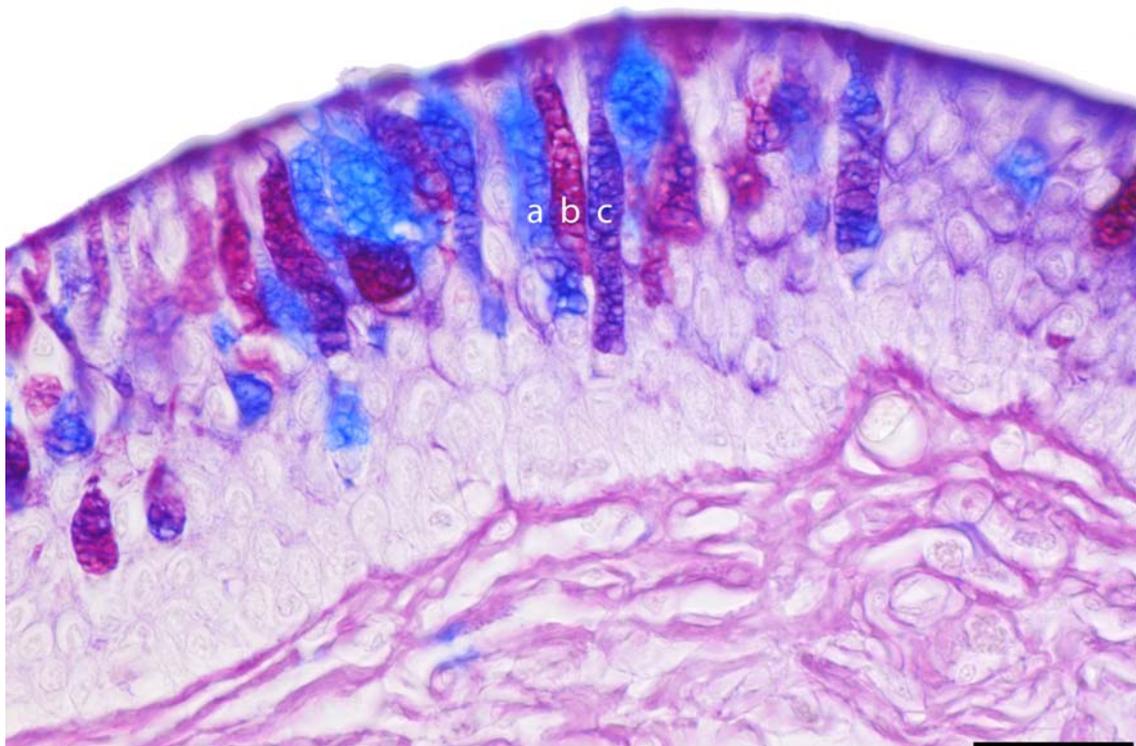


Abbildung 25: *E. orbicularis*. Verschiedene Becherzellen für die Produktion von neutralen und sauren Mucosubstanzen. AB-positiv gefärbte Becherzellen sind blau (a). PAS-positiv gefärbte Becherzellen sind magenta (b). AB- und PAS-positiv gefärbte Becherzellen sind violett (c). AB-PAS-Färbung. Messbalken = 30  $\mu$ m.

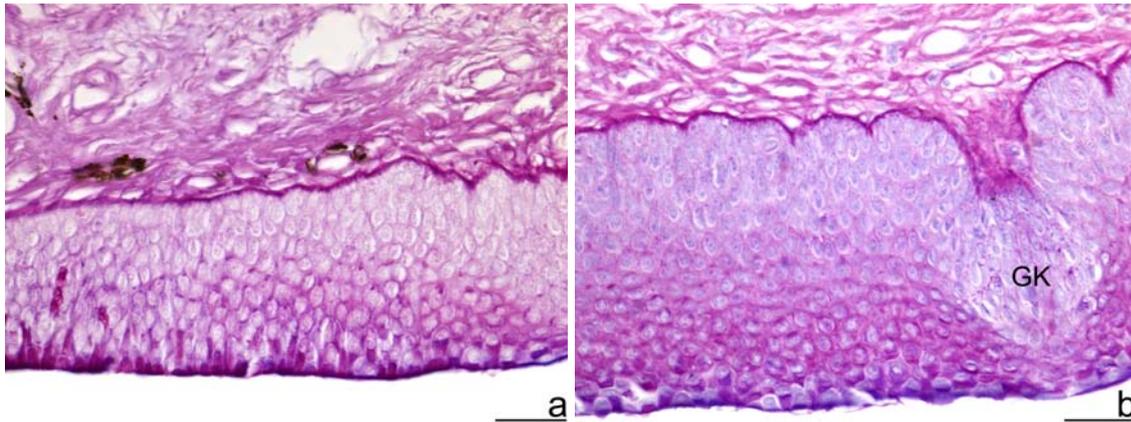


Abbildung 26: *E. orbicularis*. Im Gaumenepithel zwischen den Choanen (a) sind sowohl Geschmacksknospen als auch Becherzellen kaum vorhanden. Im praechoanalen Gaumenepithel (b) hingegen sind Geschmacksknospen (GK) vermehrt vorhanden, Drüsenzellen fehlen hier aber auch großteils. (a) AB-E-Färbung. (b) HE-Färbung. Messbalken = 40 µm.

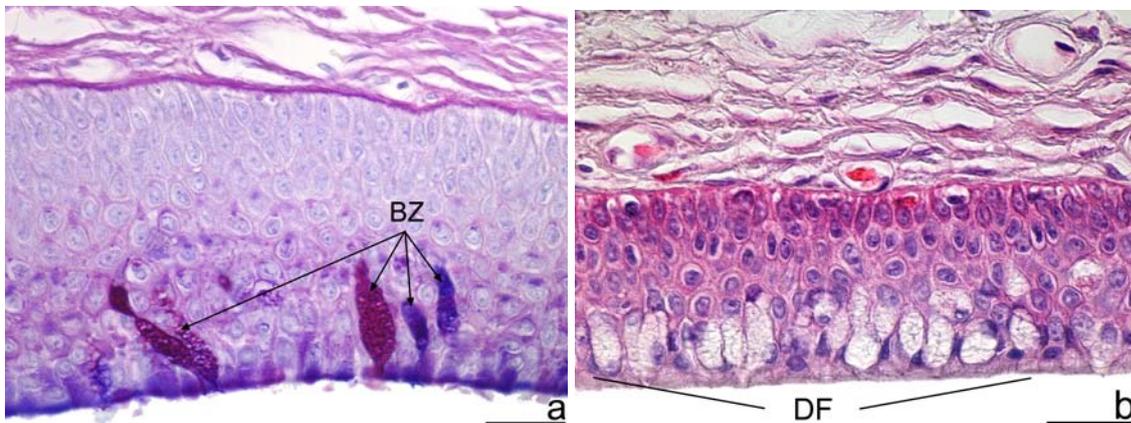


Abbildung 27: *E. orbicularis*. Direkt posterior der Choanen (a) sind bereits vereinzelte Becherzellen (BZ) vorhanden. Die Konzentration nimmt in Richtung posterior immer mehr zu, so dass im Pharynxbereich (b) bereits große Drüsenfelder (DF) zu sehen sind. (a) AB-PAS-Färbung. (b) HE-Färbung. Messbalken = 30 µm.

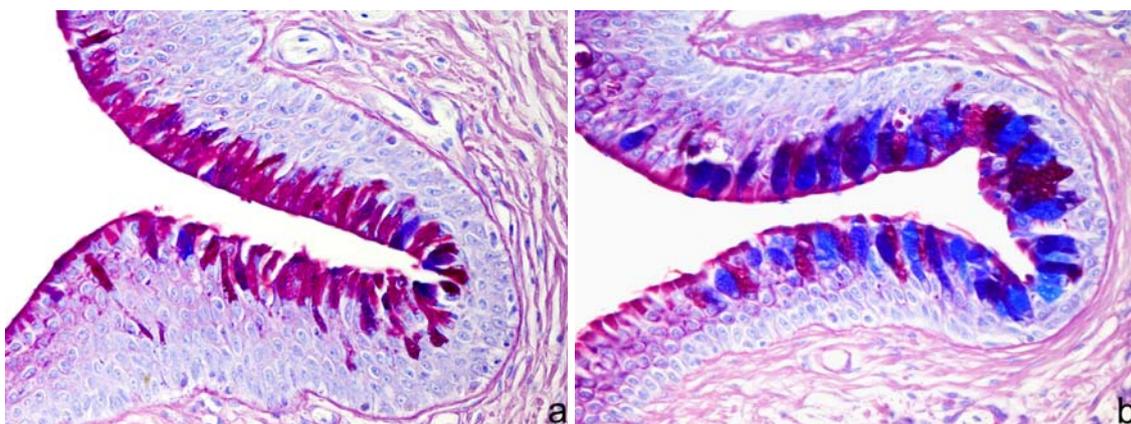


Abbildung 28: *E. orbicularis*. Vergleich der Becherzellen zwischen Mundbodenepithel (a) und Zungenepithel (b). Magenta: PAS-positiv gefärbte Becherzellen mit neutralen Mucosubstanzen sind in beiden Epithelien vorhanden. Blau: AB-positiv gefärbte Becherzellen mit sauren Mucosubstanzen sind hauptsächlich im Zungenepithel zu finden. Violett: AB-positive und PAS-positive Becherzellen sind hauptsächlich im Zungenepithel vorhanden. AB-PAS-Färbung. Messbalken = 40 µm.

## 4. Diskussion

Nach Winokur (1988) können Schildkröten nach dem Mechanismus ihrer Nahrungsaufnahme und der Morphologie ihres oropharyngealen Raumes in fünf Gruppen eingeteilt werden:

1. Aquatische Carnivore: Sie zeichnen sich durch eine glatte oropharyngeale Epitheloberfläche ohne linguale Papillen und äußerst schwach ausgebildeten Drüsenzellen aus. Da die Schildkröten relativ große Fleischstücke fressen und diese einsaugen müssen, ist ihre Zunge sehr klein und weitgehend unbeweglich. Das Gegenteil, also eine große bewegliche Zunge, wäre beim Fressen unter Wasser äußerst hinderlich, da dadurch nur wenig Wasser eingesaugt werden könnte und zudem noch starke Verwirbelungen auftreten würden. Diese Eigenschaften sind nicht nur bei Schildkröten zu finden, sondern kommen generell bei aquatischen Tetrapoda, wie auch Salamandern, vor und sind auf Grund von hydrodynamischen Zwängen notwendigerweise vorhanden (Bramble & Wake, 1985; Winokur, 1988; Lauder & Prendergast, 1992). Typische Vertreter aquatisch carnivore Schildkröten sind unter anderem bei den Chelydriden (Lauder, 1985), Cheliden (Lauder, 1985; Lemell et al., 2002) und manchen Arten der Kinosterniden und Emydiden (Winokur, 1988) zu finden.
2. Terrestrische Herbivore: Die meisten terrestrischen Schildkröten ernähren sich überwiegend von pflanzlicher Nahrung. Zu diesem Zweck ist eine große Zunge mit einer starken Oberflächenvergrößerung und vielen Schleim produzierenden Drüsen notwendig für die Nahrungsaufnahme bzw. den Weitertransport der Nahrung in den Pharynx (Winokur, 1988). Terrestrische Schildkröten verwenden keine pharyngealen Saugmechanismen, sondern linguale Mechanismen zum Nahrungserwerb (Weisgram et al., 1989; Beisser, 1996). Die Zunge muss daher zu einem großen Teil frei beweglich und muskulös sein (Winokur, 1988). Dies ist z.B. bei *Testudo hermanni* besonders typisch ausgebildet. Die Zunge ist hier groß, frei beweglich, mit ausgeprägter Muskulatur und besitzt große drüsenreiche Papillen (Kochva, 1978; Weisgram et al., 1989; Beisser, 1996; Wochesländer et al., 1999). Postlingual sind die Papillen oft nur klein oder nicht mehr vorhanden, was z.B. bei manchen Arten der Testudiniden und Emydiden der Fall ist (Bickham & Carr, 1983).

3. Generalisierte Omnivore: Die Vertreter dieser Gruppe weisen eine muskulöse Zunge mit mehr oder weniger ausgebildeten meist nicht muskulösen Papillen auf. Einige Arten sind in der Lage, auch an Land Nahrung zu sich zu nehmen, was jedoch auf spezielle Muskelkontraktionen zurückzuführen ist und nicht an Hand der Untersuchung der superfiziellen Oralen Mucosa erkennbar ist (Winokur, 1988). Generalisierte Omnivore sind also auf Grund ihrer Nahrungsaufnahme als eine Intermediärform zwischen rein aquatischen und rein terrestrischen Schildkröten anzusehen (Beisser, 1996). Viele Emydiden, Kinosterniden (Winokur, 1988) und Cheloniden (Lemell et al., 2000) sind den generalisierten Omnivoren zuzurechnen, im Speziellen z.B. *Geoclemys reevesii* (Iwasaki, 1992), *Clemmys japonica* (Iwasaki et al., 1992) und *Trachemys scripta elegans* (Weisgram et al., 1989).
4. Buccopharyngeale Atmer: Die drei Vertreter dieser Gruppe sind Trionychiden, Carettochelyiden und Dermatomyiden (Gaffney, 1975). Wenngleich der Gruppenname auf eine physiologische Einteilung schließen lässt, handelt es sich hierbei in erster Linie um rein morphologische Merkmale, nach denen sich die buccopharyngealen Atmer von den anderen Gruppen unterscheiden. So ist vor allem eine enorme Oberflächenvergrößerung des oropharyngealen Epithels zu erkennen, die durch extrem lange fadenförmige (bei Trionychiden) oder verzweigte blattförmige (bei Carettochelyiden und Dermatomyiden) Papillen erreicht wird. Bei manchen Vertretern der Dermatomyiden wird zudem vermutet, dass sie auf Grund der extremen Oberflächenvergrößerung, einer starken Vaskularisierung der Papillen und einer permanenten Wasserzirkulation in der Mundhöhle unter Wasser Gasaustausch betreiben können (Dunson & Weymouth, 1965; Winokur, 1988).
5. Marine Schildkröten: Der gesamte oropharyngeale Raum und der anteriore Bereich des Ösophagus sind hier stark keratinisiert, um das Problem der passiven Salzaufnahme aus dem Meerwasser möglichst gering zu halten. Vom Pharynx bis in den Ösophagus sind große spitze Papillen zu finden, die vorwiegend in Richtung posterior zeigen. Diese verhindern, dass potentielle Nahrung (Fische, Quallen, etc) nach dem Einsaugen mittels „suction feeding“ oder „inertial suction“ wieder aus der Mundhöhle entweichen kann. Typische Vertreter hierfür sind unter den Cheloniden und den Dermochelyiden zu finden (Winokur, 1988).

Bei der Einteilung der Gruppen ist zu beachten, dass es durchaus nicht eindeutig zuordenbare Arten gibt. So sind beispielsweise die meisten Cheliden carnivor, jedoch gibt es trotz ähnlicher Morphologie auch hier herbivore Arten. Hier kann die Morphologie also keinen eindeutigen Nachweis auf die Diät der Tiere geben (Winokur, 1988).

#### **4.1. Zungengröße, Papillenform und Hyoidstruktur**

Bei *E. orbicularis* ist die Zunge etwas größer und mit mehr intrinsischer Muskulatur ausgestattet, was ein wenig darauf schließen lässt, dass die Nahrungsaufnahme bei diesen Tieren nicht extrem aquatisch erfolgt. Auch ein Vergleich mit typisch aquatischen Carnivoren, wie manchen Cheliden (Lauder, 1985; Winokur, 1988; Lemell et al., 2002), unterstützt dies, da bei diesen Schildkröten die Zunge sehr klein und makroskopisch nur schwer erkennbar ist. Die intrinsische Muskulatur ist bei diesen Schildkröten auch äußerst schwach ausgebildet und bietet wenig Möglichkeiten, Nahrung ohne Hilfe von Wasser bis zum Ösophagus zu transportieren. Jedoch ist bei *E. orbicularis* der frei bewegliche anteriore Teil der Zunge nur sehr klein und somit für eine Nahrungsaufnahme an Land eigentlich nicht benutzbar. Dieser sehr kleine frei bewegliche Teil minimiert negative Einfluss bei einer Nahrungsaufnahme unter Wasser und verhindert, dass das Volumen des einströmenden Wassers durch die Zunge verkleinert wird. Trotzdem sind Positionierungen der Nahrung mit der Zunge auf Grund der vorhandenen Muskulatur durchaus möglich und auch beim Weitertransport der Nahrung spielt die Zunge eine kleine Rolle. An Land ist der Weitertransport der Nahrung mit der Zunge in den Pharynx respektive Ösophagus nicht möglich was aber nach Bramble & Wake (1985) das Entscheidende an der terrestrischen Nahrungsaufnahme ist. Nach Winokur (1988) muss *E. orbicularis* an Hand der Größe, Struktur und Form der Zunge den generalisierten Omnivoren, wohl aber mit Anpassungen an ein aquatisches Habitat, zugerechnet werden.

Ein weiterer Aspekt, der für eine aquatische Nahrungsaufnahme spricht, ist die Form der lingualen Papillen. So sind diese bei rein terrestrischen Schildkröten, wie der *Testudo hermanni* extrem prominent ausgebildet, um mit Hilfe des Mucus und des dadurch entstehenden „interlocking effects“ Nahrung mit der Zunge aufnehmen zu

können (Kochva, 1978; Weisgram et al., 1989; Beisser, 1996; Heiss et al., eingereichte Arbeit). Bei *E. orbicularis* hingegen sind die Papillen relativ klein und säulenförmig ausgebildet und bieten vergleichsweise wenig Oberflächenvergrößerung. Die apikale Seite ist abgeflacht und bietet so eine relativ ebene dorsale Fläche, die den Wasserstrom möglichst wenig stört. Durch diese Minimierung des Reibungswiderstandes wird ein „lingual feeding“ bzw. „lingual transport“ unmöglich gemacht.

Am Gaumen sind bei *Testudo hermanni* deutliche reliefähnliche Rinnen ausgebildet. Beim Fressvorgang wird das Nahrungsstück zuerst zwischen Zunge und Gaumen fixiert, dann wird die Zunge unter der Nahrung nach vorne gebracht und die Nahrung im Anschluss mit der Zunge wieder Richtung posterior gebracht. Bei diesem Transportvorgang sind die tiefen Rinnen verantwortlich, dass die Nahrung, während die Zunge sich darunter in Richtung anterior bewegt, am Gaumen fixiert bleibt (Weisgram et al., 1989). Bei *E. orbicularis* hingegen ist der gesamte Gaumen, mit Ausnahme des stark keratinisierten Epithel posterior der Ramphotheken, sehr glatt und weist keinerlei Rinnen auf. Dies ist unter Wasser auch nicht notwendig, da die Beute sowieso mit einem erzeugten Wasserstrom eingesaugt wird und mit selbem Mechanismus auch in den Pharynx weitertransportiert wird. Tiefe Rinnenbildungen würden den Saugmechanismus vielmehr stören, da an diesen Stellen Turbulenzen auftreten können. Die linguale Papillenform und Oberfläche der oralen Mucosa weisen also auf eine eher aquatische Nahrungsaufnahme hin, lassen die Schildkröte aber nicht eindeutig in eine der Gruppen nach Winokur (1988) einteilen. Sie deuten hierbei eher auf eine Intermediärform zwischen den aquatischen Carnivoren und den generalisierten Omnivoren hin.

Bei *S. odoratus* ist die Zunge noch wesentlich kleiner als bei *E. orbicularis*. Von ihrer Größe ist sie schon eher mit denen von rein aquatischen Schildkröten, wie *Pelusios castaneus*, vergleichbar (vgl. Beisser et al., 2001). Die Zunge ist bei *S. odoratus* nur mit einer schmalen ventralen Verbindung am Mundboden fixiert und daher relativ beweglich, sie besitzt jedoch eine schwach ausgebildete Zungenmuskulatur und kann somit nur wenig Kraft zum lingualen Weitertransport der Nahrung aufbringen. An Land ist es ihr also nicht möglich, Nahrung zu sich zu nehmen (Heiss et al., eingereichte Arbeit). Bei der aquatischen Nahrungsaufnahme kann die Schildkröte aber alle Vorteile der extrem kleinen Zunge ausspielen: der Wasserstrom

wird quasi nicht gehindert, das orale Volumen kann bis zu seinem Maximum ausgenutzt werden und Verwirbelungen werden gering gehalten. An Hand der Zungengröße ist also ein klarer Trend zur aquatischen Lebensweise zu erkennen und nach Winokur (1988) kann die Schildkröte unter diesem Aspekt am ehesten zu den aquatischen Carnivoren gezählt werden.

Oberflächlich betrachtet wirken die komplexen linguale Papillen von *S. odoratus* eher wie Papillen von tendenziell terrestrischen Schildkröten (Winokur, 1988). Sie sind groß und lappenförmig ausgebildet, überragen sich gegenseitig und reichen bis tief in den Pharynx. Für eine typische Struktur einer terrestrischen Schildkröte sollten die linguale Papillen in Querreihen angeordnet sein, um die Nahrung möglichst effizient in den Pharynx transportieren zu können (vgl. Winokur, 1988). Hier ist dies aber nicht der Fall: die Papillen sind in Längsreihen angeordnet und bilden zwischen ihnen tiefe Rinnen, die von anterior nach posterior ziehen. Da es im Zusammenhang mit der wenig muskulösen Zunge nicht sehr effektiv bzw. unmöglich ist, Nahrung an Land aufzunehmen, muss diese spezielle Form der linguale Papillen eine andere Funktion haben. Morphologisch ähnliche linguale Papillen sind auch bei *Macrolemys* zu finden (Winokur, 1988). Bei dieser Art wird angenommen, dass sie ihre großen linguale Papillen für respiratorische Funktionen nutzt. So spricht auch die starke Vaskularisierung der Papillen dafür, dass sowohl *Macrolemys* (Winokur, 1988) als auch *S. odoratus* (Heiss et al., eingereichte Arbeit) unter Wasser Gasaustausch betreiben können. Diese Theorie wird bei *S. odoratus* auch durch die Ausrichtung der Papillen in Längsreihen unterstützt. Hierbei kann das Wasser beim bidirektionalen Wasserstrom gut in die tiefen Rinnen zwischen den Papillen strömen und so mit den Blutkapillaren in den Papillen ein Gasaustauschsystem bilden.

Das dorsale Epithel von *S. odoratus* ähnelt in seiner Struktur dem von *E. orbicularis*. Der Übergang zwischen den Ramphotheken und dem wenig keratinisierten Gaumen weist viele Keratinozyten auf. Dahinter ist die Oberfläche der oralen Mucosa aber glatt und lediglich wenige in Längsrichtung angeordnete Rinnen sind zu erkennen. Weiter posterior treten aber Papillen auf, die ähnlich strukturiert sind wie die linguale Papillen. Auch diese sind stark vaskularisiert und dienen dem Gasaustausch unter Wasser (Heiss et al., eingereichte Arbeit).

Die relativ großen Papillen weisen auf den ersten Blick eher auf eine terrestrische Lebensweise hin, es könnte sich aber auch um buccopharyngeale Atmer nach Winokur

(1988) handeln. Da es sich aber um eine rein funktionelle Anpassung an den Sauerstoffaustausch unter Wasser handelt, sind sie wohl eher als Intermediärform zwischen aquatischen Carnivoren, generalisierten Omnivoren und buccopharyngealen Atmern zu sehen.

Um bei der aquatischen Nahrungsaufnahme einen möglichst raschen Unterdruck in der Mundhöhle aufbauen zu können, ist es von Vorteil, einen möglichst ossifizierten Hyoidapparat zu besitzen. Bei juvenilen *S. odoratus* sind aber beide Hyoidhörner verknorpelt (Singer, pers. Mitteilung). Dadurch ist der Mundboden wesentlich flexibler und die maximale Saugkraft ist eher gering. Bei adulten Tieren hingegen ist zumindest das erste Hyoidhorn ossifiziert (Singer, pers. Mitteilung) und die Saugleistung nimmt zu. Obschon bei Reptilien die Knochen zuerst knorpelig angelegt sind (mit Ausnahme der desmalen Verknöcherung) und erst im Lauf der Ontogenie ossifizieren (Morafka et al., 2000), zeigt sich bei *S. odoratus* hierbei ein besonderer Trend von einer etwas terrestrischeren zu einer aquatischen Nahrungsaufnahme im Lauf ihrer Entwicklung. Es konnte auch beobachtet werden, dass sich juvenile Schildkröten eher an Land aufhalten und im Gegensatz zu den adulten Tieren auch hin und wieder „Sonnenbäder“ nehmen. Auch Futter, das an Land gegeben wurde, wurde ausschließlich von juvenilen Tieren genommen, dann ins Wasser getragen und erst dort gefressen (Beobachtungen der eigenen Versuchstiere). In dem Punkt des Ossifizierungsgrades ist *S. odoratus* nicht klar einer aquatischen Nahrungsaufnahme zuordenbar. Am ehesten kann diese Teilossifizierung mit Intermediärformen bzw. nach Winokur (1988) mit generalisierten Omnivoren, jedoch mit sukzessiven Anpassungen an die aquatische Lebensweise im Laufe der Ontogenie, verglichen werden.

## 4.2. Orale Mucosa

Sowohl bei *E. orbicularis* als auch bei *S. odoratus* weist sowohl das dorsale Epithel der Zunge als auch das Epithel des Gaumens einen geschichteten Aufbau aus basaler, intermediärer und superfizieller Zellschicht auf. Dieser Aufbau (mit einer weiteren Unterscheidung in basale und superfizielle Intermediärschicht) ist auch bei anderen aquatischen bis semiaquatischen Schildkröten sehr ähnlich und wurde unter anderem bei den Cryptodiren *Geoclemys reevesi* (Iwasaki, 1992), *Clemmys japonica* (Iwasaki et

al., 1992), *Malayemis subtrijuga* (Iwasaki et al., 1996b), *Trachemis scripta elegans* (Beisser et al., 1998) und *Pelusios castaneus* (Beisser et al., 2001) als auch bei einer Pleurodiren, nämlich *Platemys pallidipectoris* (Beisser et al., 1995) beschrieben. Die Feineinteilung der Intermediärschicht in basale und superfizielle Zellschicht ist jedoch nur mit elektronenmikroskopischen Untersuchungen auf subzellulärer Ebene möglich, weshalb sich die Beschreibung in dieser Arbeit mit histologischen Untersuchungsmethoden auf drei Zellschichten begrenzt hat. Die Zellen der superfiziellen Schicht können unterschiedliche Ausprägungen aufweisen: Drüsenzellen, Granulazellen und keratinisierte Zellen. Die keratinisierte Hornschicht bietet den darunter liegenden Zellschichten Schutz vor mechanischen Einwirkungen und ist demnach an Stellen mit viel mechanischer Beanspruchung deutlich stärker ausgebildet, wie z.B. an den Rhamphotheken und am anterioren Gaumen. Eine weitere Funktion der Kerationocyten ist an Hand ihrer Oberflächenstruktur erkennbar. Gratartige Strukturen, so genannte Microridges (Sperry & Wassersug, 1976) oder Microplicae (Andrews, 1975), sind auf der Oberfläche zu finden, die dafür verantwortlich sind, dass die sezernierten Mucosubstanzen an der Oberfläche der Zellen haften bleiben und so einen gleitenden Schutzfilm bilden (Sperry & Wassersug, 1976).

Sieht man sich das Epithel einer lingualen Papille an, so sind bis zu drei unterschiedliche Regionen erkennbar: eine apikale Region, eine laterale Region und eine Drüsenregion (Beisser, 1996). Die unterschiedliche Ausbildung dieser Regionen gibt, wie auch die Zungengröße oder die Form und Anzahl der Papillen, einen Hinweis auf die bevorzugte Ernährungsweise einer Schildkröte. Eine ausgebildete Drüsenregion und laterale Region mit Becherzellen weist auf eine terrestrische Ernährungsweise hin, wohingegen eine einheitliche Struktur in allen Regionen mit überwiegend Granulazellen auf eine aquatische Lebensweise deuten (Beisser, 1996).

Wie auch bei *Pelusios castaneus* (Beisser et al., 2001) und *Rhinoclemmys pulcherrima* (Beisser et al., 2004) sind bei *E. orbicularis* und *S. odoratus* Unterschiede zwischen apikalem und lateralem Papilleneithel zu erkennen. An der apikalen Papillenseite sind sowohl schleimproduzierende Becherzellen als auch Granulazellen vorhanden, lateral bzw. interpapillär ist jedoch fast ausschließlich sezernierendes Epithel zu sehen. Die Intermediärschicht wird auch zunehmend dünner, je größer die Anzahl und das Volumen der Becherzellen im Epithel ist (vgl. Beisser et al., 2004). Diese Zellen haben eine ziemlich dünne Membran zur Mundhöhle hin und können leicht ruptieren. Aus

diesem Grund werden sie zum Großteil zwischen die Papillen versenkt, wodurch sie vor mechanischer Beanspruchung weitgehend geschützt sind (Fahrenheit, 1937). An der apikalen und somit mehr beanspruchten Seite der Papillen sind hauptsächlich Granulazellen vorhanden, die eine wesentlich stabilere Membran zur Mundhöhle hin aufweisen und den mechanischen Beanspruchungen während des Fressvorganges besser Stand halten können. Eine ausgebildete Drüsenregion oder multizelluläre Drüsenverbindungen sind jedoch sowohl bei *E. orbicularis* als auch *S. odoratus* nicht zu erkennen. Folglich kann auch mit diesem Merkmal eine terrestrische Ernährungsweise ausgeschlossen werden, für eine exklusiv aquatische Lebensweise ist jedoch die laterale Seite der Papillen mit den vielfach vorhandenen Becherzellen zu stark ausgeprägt. Die Struktur des Zungenepithels lässt also nach Winokur (1988) bei beiden untersuchten Schildkrötenarten auf den generalisierten Omnivorentypus mit einer leichten Tendenz zur aquatischen Lebensweise schließen.

### 4.3. Geschmacksknospen

Die Form und Verteilung der Geschmacksknospen können nicht nur zwischen höheren Taxa wie z.B. Fischen, Sauropsiden und Säugetieren, sondern auch interspezifisch sehr stark variieren (Uchida, 1980). So wurden z.B. bei Vögeln drei verschiedene Geschmacksknospentypen (Berkhoudt, 1985) und bei Reptilien im Allgemeinen nur ein tonnenförmiger Typus (Uchida 1980, Schwenk 1985) beschrieben.

Die chemische Reizung der Geschmacksknospen funktioniert nur, wenn die Nahrung bzw. Nahrungsteile in direktem Kontakt mit den Rezeptoren steht. Die erste Prüfung und auch Ortung der Nahrung erfolgt bei Schildkröten also zuerst über den Geruchssinn (Manteifel et al., 1992). Experimente haben ergeben, dass Schildkröten ungenießbare Nahrung aber erst dann verweigern, nachdem sie zugebissen und das Futter zwischen den Ramphotheken oder im Maul gehabt haben (Berkhoudt, 1985; Schwenk, 1985). Dies zeigt, dass die endgültige Entscheidung, ob die vorliegende Nahrung essbar ist oder nicht, erst durch die Prüfung mit dem Geschmackssinn erfolgt.

Die Form der Geschmacksknospen ist bei *E. orbicularis* und *S. odoratus* sehr ähnlich. Sie sind bei beiden Arten typische Geschmacksknospen von Reptilien, also tonnenförmig geformt mit einem Durchmesser von bis zu 40 µm und einer Länge von

bis zu 100  $\mu\text{m}$ . Die Lage und Verteilung ist jedoch bei den beiden untersuchten Arten zum Teil recht unterschiedlich. *E. orbicularis* besitzt auf nahezu jeder lingualen Papille eine Geschmacksknospe. Die Konzentration ist hier also relativ hoch. Dies zeigt sich noch extremer im Vergleich mit *S. odoratus*, bei der auf der Zunge die Geschmacksknospen nur rar verteilt sind. Praechoanal, also am anterioren, aber unkeratinisierten Gaumen, ist ebenfalls ein Unterschied in der Konzentration zu erkennen. Zwar sind bei beiden Arten die Geschmacksknospen hier vermehrt vorhanden, bei *S. odoratus* gibt es aber eine deutlich höhere Konzentration als bei *E. orbicularis*. Auch ist hier im anterioren ventralen Bereich der Mundhöhle zu erkennen, dass im Mundbodenepithel ebenfalls bei *S. odoratus* eine höhere Konzentration der Geschmacksknospen direkt hinter den Ramphotheken vorherrscht, bei *E. orbicularis* treten die Geschmacksknospen hier seltener auf. Diese unterschiedliche Verteilung der beiden Arten entspricht auch den Unterschieden in der Kinematik des Fressvorganges. So spielt die Zunge von *E. orbicularis* beim Fressen zum Teil von Beginn an mit. Sie berührt die Nahrung noch bevor diese zur Gänze in den Mundraum gesaugt wird (Singer, pers. Mitteilung) und testet möglicherweise so mit Hilfe der Geschmacksknospen den Wert der Nahrung. Bei *S. odoratus* hingegen ist die Zunge zu klein, als dass sie die Nahrung außerhalb des Körpers berühren könnte. Der erste Kontakt mit der Nahrung erfolgt also mit den Ramphotheken (Singer, pers. Mitteilung), hinter denen sich sowohl ventral im Mundboden als auch dorsal am anterioren Gaumen sogleich die höchste Konzentration an Geschmacksknospen befindet (Heiss et al., eingereichte Arbeit).

#### **4.4. Drüsen**

Komplexe Drüsen sind evolutionär gesehen erst bei terrestrischen Vertebraten entwickelt worden. Die von ihnen sezernierten Mucosubstanzen haben unter anderem die Rolle des Wassers als Transportmedium übernommen, um auch trockenere und rauere Nahrung schlucken zu können (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978). Hierbei sind vor allem bei Reptilien jegliche evolutionäre Entwicklungsstufen, von einfachen Drüsenzellen bis hin zu komplexen tubulären Anhangsdrüsen, vorhanden (Fahrenholz, 1937). Die Art und Form der Drüsen ist also auch habitatspezifisch und variiert stark zwischen aquatischen und terrestrischen Schildkröten. Eine Korrelation tritt zum Teil

auch in der Phylogenie der Schildkröten auf. Testudiniden haben demnach meist groß ausgebildete Munddrüsen, wohingegen Emydiden in der Regel einfacher gebaute Drüsen besitzen (Fahrenholz, 1937).

Bei semiaquatischen Schildkröten, wie *Cuora amboinensis* (Heiss, 2006; Heiss et al., 2008), sind monostomatische Drüsen kaum vorhanden, die Schleimproduktion beschränkt sich hauptsächlich auf einzelne Drüsenzellen (v.a. Becherzellen), die zum Teil auch in so genannten Krypten oder Drüsenfeldern gehäuft vorkommen. Tubuläre komplexe Drüsen treten also erst bei semiterrestrischen Tieren, wie *Mauremys caspica* (Luppa, 1977) und *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Beisser, 2004) und terrestrischen Tieren, wie *Testudo hermanni* (Fahrenholz, 1937; Kochva, 1978; Weisgram et al., 1989) oder *Manouria emys* (Heiss, pers. Mitteilung) auf.

Bei den untersuchten Schildkrötenarten waren alle drei von Nalavade & Varute (1976) bei *Geomyda trijuga* beschriebenen und auch von Heiss (2006) bei *Cuora amboinensis* beobachteten Becherzellen vorhanden: Typ I färbt sich PAS-positiv und AB-negativ und sezerniert ausschließlich neutrale Mucosubstanzen, Typ II färbt sich PAS-positiv und AB-positiv und ist für die Produktion von leicht angesäuerten Mucosubstanzen und neutralen Mucopolysacchariden oder Glykoproteinen zuständig und Typ III färbt sich PAS-negativ und AB-positiv (bei pH 2,5) und bildet saure Mucosubstanzen.

Die Verteilung ist jedoch je nach Mundhöhlenbereich recht unterschiedlich. Vor allem ist ein deutlicher Konzentrationsgradient zwischen lateraler und apikaler Seite der lingualen Papillen zu erkennen. Da die Becherzellen eine relativ dünne Membran nach außen hin haben, und die mechanische Beanspruchung auf der apikalen Seite wesentlich größer ist, als zwischen den Papillen im lateralen Epithel, sind die meisten sezernierenden Zellen in eben diesen geschützten Bereich verlegt worden und bilden dort so genannte Krypten- und/oder Drüsenfelder (Fahrenholz, 1937). Eine ähnliche Verteilung der Drüsenzellen ist auch bei der semiaquatischen Schildkröte *Trachemys scripta elegans* (Beisser, 1998) und der aquatischen Schildkröte *Pelusios castaneus* (Beisser, 2001) vorhanden. Dies weist also auf eine semiaquatische Art hin, die gut ans Wasser angepasst ist und auch ihre Nahrung unter Wasser zu sich nimmt.

Bei einem Vergleich des interpapillären Epithels der Zunge und der Krypten des Mundbodens fällt auf, dass bei beiden Schildkrötenarten im Mundbodenepithel die laterale Region nahezu keine sauren Mucosubstanzen produziert, wohingegen im lateralen Epithel der Zungenpapillen saure und neutrale Mucosubstanzen mit einer ähnlichen Konzentration auftreten. Da saure Mucosubstanzen zähflüssiger sind, als

neutrale (Heiss et al., 2008), bieten sie auch mehr Schutz vor mechanischer Beanspruchung. Im Mundboden ist diese äußere Einwirkung der Nahrung auf das Epithel jedoch sehr gering, da sie hier von der über dem Mundboden liegenden Zunge abgefangen werden. Aus diesem Grund kann vermutlich im Mundboden auf zähflüssige Substanzen verzichtet werden und es werden hauptsächlich neutrale fluide Substanzen produziert, die auch für das Einschleimen der Nahrung wirkungsvoll sind. Das Zungenepithel hingegen ist einer der ersten Bereiche, an denen die teils harte und scharfkantige Nahrung (Crustacea, Mollusca, etc) im oralen Raum verarbeitet wird. Hier treten also starke mechanische Reize auf, weshalb das Epithel von sauren und somit zähflüssigen Mucosubstanzen geschützt wird. Das saure Milieu ist zudem als leichter antibakterieller Schutz zu sehen, da Säure vor allem bei Gram-negativen Bakterien die äußere Membran ruptieren kann (Alakomi et al., 2000). Eine allgemein bakterizide Wirkung des Speichels ist jedoch umstritten (Fahrenheit, 1937).

Am Gaumen von beiden Schildkrötenarten sind anterior sehr wenig sezernierende Zellen vorhanden. Hier ist die Beanspruchung des Epithels sehr groß, weil hier die Nahrung als erstes in die Mundhöhle gelangt und zum Teil auch mit den Ramphotheken festgehalten werden muss. Das Epithel ist also stärkeren Kräften ausgesetzt, dass sowohl visköse Substanzen als auch Keratinozyten auftreten, um den nötigen Schutz zu bieten. Postchoanal hingegen treten vermehrt Becherzellen auf, die teilweise regelmäßig verteilt, teilweise aber auch in Drüsenfeldern gehäuft vorkommen. Komplexe Drüsen sind aber auch hier nicht vorhanden. Eine ähnliche Verteilung ist bei *Cuora amboinensis* (Heiss, 2006; Heiss et al., 2008) zu sehen. Da bei aquatischen Schildkröten Drüsen am Gaumen nur sehr schwach ausgebildet sind oder zur Gänze fehlen (Kochva, 1978), lässt diese Verteilung also auf aquatisch angepasste Tiere schließen.



## 5. Zusammenfassung

Bereits makroskopisch können kleine Unterschiede im Erscheinungsbild der beiden Schildkrötenzungen beobachtet werden. Besonders die unterschiedliche Zungengröße ist auf den ersten Blick zu erkennen: Bei *E. orbicularis* ist die Zunge deutlich zu sehen und liegt als scheinbar muskulöses Gewebe an der ventralen Mundhöhle, wohingegen die Zunge von *S. odoratus* sehr klein ist und nur wenig muskularisiert ist. Es sind hier aber mehr Faltenbildungen auf der Zunge zu erkennen, was auf eine strukturiere Zungenoberfläche hinweist. Der Gaumen sieht makroskopisch bei beiden Arten ebenfalls sehr ähnlich aus, aber auch hier sind bei *S. odoratus* im Rachenraum mehr Strukturen zu erkennen.

Bei den ultrastrukturellen Untersuchungen können die ersten Beobachtungen bestätigt werden. Die Größe der Zunge unterscheidet sich deutlich zwischen beiden Arten, wengleich der Anteil der Zungenmuskulatur mit dieser Methode noch nicht untersucht werden konnte. Die Strukturen der oralen Mucosa von *S. odoratus* sind als große lappenförmige oropharyngeale Papillen zu erkennen, die sich über die gesamte Zunge in Längsreihen anordnen. Diese Papillen ziehen sich bis in den Pharynx und sind dort nicht nur ventral, sondern auch auf der dorsalen Mundhöhlenseite ausgebildet. Im Gegensatz dazu stehen die lingualen Papillen bei *E. orbicularis* säulenförmig in Querreihen nebeneinander, sind nicht so groß wie bei *S. odoratus* und ausschließlich auf der Zunge ausgebildet. Die ventrale Mucosa des Pharynx und das gesamte dorsale oropharyngeale Epithel sind im Großen und Ganzen glatt ausgebildet und weisen nur wenige flache Rinnen auf. Im Übergang von der dorsalen Ramphothek zum Gaumen treten bei beiden Schildkrötenarten übereinandergelagerte Keratinozyten auf, die von typischen Microplacae überzogen sind.

Die Geschmacksknospen sind bei beiden Schildkrötenarten prinzipiell im gesamten Epithel der Mundhöhle vorhanden, weisen aber je nach Bereich unterschiedliche Verteilungen auf. Die Zellen der Geschmacksknospen haben lange Mikrovilli, die an deren apikalem Ende durch eine Geschmackspore in die Mundhöhle ragen und können dadurch gut von den anderen Epithelzellen unterschieden werden, deren Mikrovilli deutlich kürzer sind. Bei *E. orbicularis* ist an der apikalen Fläche nahezu jeder lingualen Papille eine Geschmacksknospe zu sehen. Zudem tritt eine hohe Konzentration dieser Sinneszellen am anterioren Gaumen direkt hinter den

Ramphotheken auf. Im Pharynx sind mehrere Längsreihen von bisher unbeschriebenen Geschmacksknospen zu finden, deren umliegende Epithelzellen eine untypische Aufwölbung aufweisen. Die Form des Porus und die darin erkennbaren langen Mikrovilli sind aber typischen Geschmacksknospen zuordenbar. Bei *S. odoratus* können auf der Zunge weit weniger Geschmacksknospen gefunden werden, die Konzentration am anterioren Gaumen übertrifft aber sogar jene bei *E. orbicularis*. Außerdem ist bei *S. odoratus* auch im Mundboden direkt hinter den Ramphotheken eine große Anzahl an Geschmacksknospen zu erkennen.

Auf histologischer Ebene ist zunächst die unterschiedliche Größe der Zunge wieder erkennbar. Hier ist nun zu sehen, dass die Zunge von *E. orbicularis* deutlich mehr Muskulatur aufweist, als bei *S. odoratus*. Außerdem ist bei *E. orbicularis* die Zunge fast zur Gänze mit dem Mundboden verwachsen und bildet so einen festen plumpen Körper, der kaum frei bewegt werden kann. Dadurch kann eine terrestrische Nahrungsaufnahme nicht stattfinden, die fixierte Zunge vermindert aber störende Turbulenzen beim Einsaugen der Nahrung unter Wasser und maximiert das mögliche einströmende Wasservolumen. Auf Grund der Muskulatur ist es ihr aber dennoch möglich, die Nahrung im Mundraum möglichst ideal zu positionieren, um sie im Anschluss leichter weitertransportieren und schlucken zu können. *S. odoratus* hingegen hat eine kleine Zunge mit äußerst wenig Muskulatur. Sie ist nur mit einer schmalen Aufhängung mit dem Mundboden verbunden und dadurch freier beweglich als bei *E. orbicularis*. Auf Grund ihrer Größe kann ebenso eine terrestrische Nahrungsaufnahme ausgeschlossen werden und auch Turbulenzen bei der aquatischen Wasseraufnahme sind wohl sehr gering.

Die orale Mucosa weist einen erwarteten geschichteten Aufbau aus superfizieller, intermediärer und basaler Zellschicht, die zusammen als äußeres Epithel bezeichnet werden, einer basal liegenden zweischichtigen Bindegewebsschicht, der Lamina propria, und einer Grenzschicht zwischen äußerem Epithel und Lamina propria, der Basalmembran, auf. Die Entwicklung der Epithelzellen erfolgt von der basalen Schicht hin zur superfiziellen Schicht, wobei eine Differenzierung in Granulazellen, Drüsenzellen und keratinisierte Zellen erfolgt. Die Verteilung dieser Zellen ist je nach Ort des Auftretens unterschiedlich, bei beiden Schildkrötenarten aber sehr ähnlich. So kommen am Gaumen knapp hinter den Ramphotheken hauptsächlich Keratinozyten vor, da dieser Bereich der größten mechanischen Beanspruchung ausgesetzt ist und von

den verhornten Zellen geschützt wird. Hinter diesem keratinisierten Bereich, aber noch praechoanal, sind im Epithel sehr viele Geschmacksknospen zu finden, die dazu dienen, die Nahrung auf ihre Genießbarkeit zu testen, weshalb hier weniger Keratinozyten und auch fast keine Drüsenzellen auftreten. Postchoanal nimmt die Konzentration der Drüsenzellen wieder zu, sodass im Pharynx sogar große Drüsenfelder auftreten, um den Weitertransport der Nahrung durch Einschleimen erleichtert. Im Mundbodenepithel ist ein ähnliches Bild zu sehen wie am Gaumen. Auch hier sind anterior zuerst Keratinozyten zu erkennen, an die ein Bereich mit vielen Geschmacksknospen anschließt. Der Unterschied zwischen den beiden Schildkrötenarten zeigt sich im Vergleich der Geschmacksknospen zwischen Zunge und Gaumen. Bei *E. orbicularis* treten mehr dieser Sinnesorgane auf der Zunge auf als bei *S. odoratus*, was darauf hinweist, dass sie ihre Nahrung stärker mit der Zunge auf deren Genießbarkeit überprüft und auch die Zunge beim Nahrungserwerb mehr involviert ist. Bei *S. odoratus* hingegen ist die Konzentration an Gaumen und Mundboden wesentlich höher als bei *E. orbicularis*. Wegen ihrer kleineren Zunge hat sie wenige Möglichkeiten, die Nahrung zu testen, bevor sie sich in der Mundhöhle befindet. Und genau dort, wo sie als erstes auf das orale Epithel trifft und getestet werden kann – direkt hinter den Ramphotheken – ist die Konzentration der Geschmacksknospen am größten.

Im Zungenepithel sind vor allem zwei verschiedene Bereiche zu unterscheiden: das apikale und laterale Epithel der lingualen Papillen. Apikal ist die mechanische Beanspruchung größer, weshalb hier die Epithelzellen stärker keratinisiert sind. Lateral hingegen sind Krypten- und Drüsenfelder eingelagert. Hier haben sie den nötigen Schutz, den sie auf Grund der dünneren Membran nach außen benötigen, um nicht zu ruptieren. Zudem sezernieren sie neutrale bis saure Sekrete, um einerseits mit den fluiden neutralen Substanzen die Nahrung für den Weitertransport einzuschleimen und andererseits mit den mucösen sauren Substanzen dem Epithel noch mehr Schutz vor mechanischen Reizen zu bieten. Aus demselben Grund werden im Mundbodenepithel kaum saure Substanzen produziert. Hier liegt die Zunge über dem größten Teil des Epithels, sodass die mechanische Beanspruchung von der Zunge abgefangen wird und Schutz gegen diese Kräfte nicht notwendig ist.

Den Einfluss der Umwelt auf die Ausbildung der anatomischen Strukturen sieht man, wenn man sich die Ähnlichkeiten der beiden Arten ansieht. Denn obwohl

*Emys orbicularis* und *Sternotherus odoratus* phylogenetisch weit voneinander entfernt sind, haben die Untersuchungen des oropharyngealen Raumes einige ähnliche Strukturen und Funktionen der Oralen Mucosa ergeben. Da beide eine aquatische Lebens- und Ernährungsweise bevorzugen, sind eben auch die typisch aquatischen Merkmale im oropharyngealen Raum bei ihnen stärker ausgebildet. Sie haben beide eine relativ kleine und unbewegliche Zunge, einen relativ großen Hyoidkörper, keine komplexen Drüsen und kleine linguale Papillen, die für den Weitertransport der Nahrung verantwortlich sind. Ähnliche Habitate korrelieren hier also mit ähnlichen anatomischen Ausbildungen im oropharyngealen Raum.

---

**Literaturverzeichnis**

ALAKOMI H. L., SKYTTÄ E., SAARELA M., MATTILA-SANDHOLM T., LATVA-KALA K. & HELANDER I. M. (2000): Lactic acid permeabilizes gram-negative bacteria by disrupting the outer membrane. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 66: 5. pp. 2001 – 2005.

ANDREWS P. M. (1975): Microplacae: Morphology, distribution, origin and possible functional significance. *J. Cell Biol.* Vol. 76: 11a.

BEISSER C. J., WEISGRAM J. & SPLECHTNA H. (1995): The dorsal lingual epithelium of *Platemys pallidipectoris* (Pleurodira, Chelidae). *J. Morphol.* Vol 226: 267 - 276.

BEISSER C. J. (1996): Elektronenmikroskopische Untersuchungen am dorsalen Zungenepithel zweier Schildkrötenarten – ein Vergleich. *Universitätsbibliothek Wien*. 111 S.

BEISSER C. J., WEISGRAM J., HILGERS H. & SPLECHTNA, H. (1998): Fine structure of the dorsal lingual epithelium of *Trachemys scripta elegans* (Chelonia: Emydidae). *Anat. Rec.* Vol. 250: 127 - 135.

BEISSER C. J., LEMELL P. & WEISGRAM J. (2001): Light and transmission electron microscopy of the dorsal lingual epithelium of *Pelusios castaneus* (Pleurodira, Chelidae) with special respect to its feeding mechanics. *Tissue & Cell*. Vol. 33 (1): 63 – 71.

BEISSER C. J., LEMELL P. & WEISGRAM J. (2004): The dorsal Lingual Epithelium of *Rhinoclemmys pulcherrima incisa* (Chelonia, Cryptodira). *Anat. Rec.* Vol. 277A: 227 - 235.

BELS V. L., DAVENPORT J. & DELHEUSY V. (1997): Kinematic analysis of the feeding behavior in the box turtle *Terrapene carolina* (L.) (Reptilia: Emydidae). *J. Exp. Zool.* Vol. 277: 198 - 212

BERKHOUDT H. (1985): Structure and function of avian taste receptors. In: *Form and Function in birds*. Vol. 3. King A. S. and Mc-Clelland J. (eds). Academic Press.

BICKHAM J., & CARR J. (1983): Taxonomy and phylogeny of the higher categories of cryptodiran turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. *Copeia* 4: 918 - 932.

BOJANUS L. (1819): *Anatome Testudinis Europaeae*. Vilnae.

BRAMBLE D. M. (1973): Media dependent feeding in turtles. *Am. Zool.* 13: 1342.

BRAMBLE D. M. & WAKE D. B. (1985): Feeding Mechanisms of Lower Tetrapods. In: Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B.,: *Functional Vertebrate Morphology*. London: Belknap Press of Harvard University Press. p 230 - 261.

CLEUREN J. & DE VREE F. (2000): Feeding in Crocodilians. In: Schwenk K, editor. Feeding - form, function and evolution in tetrapod vertebrates. San Diego: Academic Press. p 337 - 358.

CONWAY K & KIERNAN J. A. (1999): Chemical dehydration of specimens with 2,2-dimethoxypropane (DMP) for paraffin processing of animal tissues: practical and economic advantage over dehydration in ethanol. Biotech. Histochem. Vol. 74: 20-26.

CUNDALL D. & GREENE H. W. (2000): Feeding in Snakes. In: Schwenk K, editor. Feeding - form, function and evolution in tetrapod vertebrates. San Diego: Academic Press. p 293 - 333.

DAWSON W. R., BARTHOLOMEW G. A. & BENNET A. F. (1977): A reappraisal of the aquatic specializations of the Galapagos Marine Iguana (*Amblyrhynchus Cristatus*). Evolution. Vol. 31: 4. pp. 891 – 897.

DEBAN S. M. & WAKE D. B. (2000): Aquatic feeding in salamanders. In: Schwenk K, editor. Feeding - form, function and evolution in tetrapod vertebrates. San Diego: Academic Press. p 65 - 94.

DUNSON W. A. & WEYMOUTH R. D. (1965): Active uptake of sodium by soft-shelled turtles (*Trionyx spinifer*). Science. Vol. 148: 67 - 69.

DÜRING M. V. & ANDRES K. H. (1976): The ultrastructure of taste and touch receptors of the frog's taste organ. Cell. Tiss. Res. Vol. 165: 185 – 198.

ENGSTRÖM H. & RYTZNER C. (1956): The fine structure of taste buds and taste fibers. Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. Vol. 65: 361 – 375.

ERNST C. H. & BARBOUR R. W. (1989): Turtles of the world. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. und London.

FAHRENHOLZ C. (1937): Drüsen der Mundhöhle. In: Bolk L., Göppert E., Kallius E. & Lubosch W. (eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Band III. Urban und Schwarzenberg. Berlin und Wien. Vol. 3: 115 – 155.

FARBMANN A. I. & YONKERS J. D. (1971): Fine structure of the taste bud in the mud puppy, *Necturus maculosus*. Amer. J. Anat. Vol. 131: 353 – 370.

FARKAS B. (2000): The European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) in Hungary. In: Die europäische Sumpfschildkröte. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 127 - 132.

FÄHRMANN W. (1967): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Geschmacksknospe des neotenen Axolotls (*Siredon mexicanum* Shaw). Z. mikrosk. Anat. Forsch. Vol. 77: 117 – 152.

FICETOLA G. F., PADOA-SCHIOPPA E., MONTI A., MASSA R., DE BERNARDI F. & BOTTONI L. (2004): The importance of aquatic and terrestrial habitat for the European pond turtle (*Emys orbicularis*): implications for conservation planning and management. Can. J. Zool. Vol. 82: 1704 - 1712

- FRITZ U. (2000): Verbreitung, Formenvielfalt und Schutz der europäischen Sumpfschildkröte *Emys orbicularis* (L.). In: Die europäische Sumpfschildkröte. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 13 – 20.
- GAFFNEY E.S. (1975): A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 155 (5): 389 - 436.
- GANS C. (1969): Comments on inertial feeding. Copeia 69: 855 – 857.
- GILLIS G. B. & LAUDER G. V. (1994): Aquatic prey transport and the comparative kinematics of *Ambystoma tigrinum* feeding behaviors. J. Exp. Biol. Vol. 187: 159 – 179.
- HEISS E. (2006): Zur mikroanatomischen Struktur und Funktion der oralen Mucosa des Munddaches der Malaysischen Scharnierschildkröte *Cuora ambionensis* (Daudin, 1802). Universitätsbibliothek Wien. 64 S.
- HEISS E., PLENK H. & WEISGRAM J. (2008): Microanatomy of the Palatal Mucosa of the Semiaquatic Malayan Box Turtle, *Cuora amboinensis*, and Functional Implications. Anat. Rec. Vol. 291: 876 – 885.
- HEISS E., NATCHEV N., BEISSER C., LEMELL P. & WEISGRAM J. (eingereicht): Feeding and breathing: The bifunctionality of the oropharynx in the common musk turtle *Sternotherus odoratus* (Chelonia, Kinosternidae). J. Anat.
- IUCN RED LIST (2008): Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group 1996. *Emys orbicularis*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species.
- IVERSON J. B. (1992): A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. J P Iverson Publishing (Revised edition). Richmond Indiana. pp. 177
- IWASAKI S. (1992): Fine structure of the dorsal epithelium of the tongue of the freshwater turtle, *Geoclemys reevesii* (Chelonia, Emydinae). J. Morphol. Vol. 211: 125 - 135.
- IWASAKI S., ASAMI T., ASAMI Y. & KOBAYASHI K. (1992): Fine structure of the dorsal epithelium of the tongue of the Japanese terrapin, *Clemmys japonica* (Chelonia, Emydinae). Arch. Histol. Cytol. Vol. 55: 295 - 305.
- IWASAKI S., ASAMI T. & WANICHANON C. (1996a): Fine structure of the dorsal lingual epithelium of the juvenile Hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata bissa*. Anat. Rec. Vol 244: 437 - 443.
- IWASAKI S., WANICHANON C. & ASAMI T. (1996b): Ultrastructural study of the dorsal lingual epithelium of the Asian snail-eating turtle, *Malayemys subtrijuga*. Ann. Anat. Vol. 178: 145 - 152.
- IWASAKI S., WANICHANON C. & ASAMI T. (1996c): Histological and ultrastructural study of the lingual epithelium of the juvenile Pacific ridley turtle, *Lepidochelys olivacea* (Chelonia, Cheloniidae). Ann. Anat. Vol. 178: 243 - 250.
- KARNOVSKY M. J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell. Biol. Vol. 27: 137A.

KIMURA T. (2005): Evolution of feeding strategies in the mysticeti. *Fossils*. Vol. 77. pp. 14 – 21.

KOCHVA E. (1978): Oral glands of the reptilia. In: Gans C. & Pough F. H. (eds.): *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York. p. 43 - 161

LAUDER G. V. (1985): Aquatic Feeding in Lower Vertebrates. In: Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B.,: *Functional Vertebrate Morphology*. London: Belknap Press of Harvard University Press. p 210 - 229.

LAUDER G.V. & PRENDERGAST T. (1992): Kinematics of aquatic prey capture in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. *J. Exp. Biol.* 164: 55 – 78.

LAUDER G. V. & SCHAFFER H. B. (1985): Functional morphology of the feeding mechanism in aquatic ambystomatid salamanders. *J. Morphol.* 185: 297 – 326.

LEMELL P. & WEISGRAM J. (1997): Feeding patterns of *Pelusios castaneus* (Chelonia: Pleurodira). *Neth J Zool* 47:429–441.

LEMELL P., BEISSER C. J., WEISGRAM J. (2000): Morphology and Function of the Feeding Apparatus of *Pelusios castaneus* (Chelonia; Pleurodira). *Journal of Morphology* 244 (2): 127 – 135.

LEMELL P., LEMELL C., SNELDERWAARD P., GUMPENBERGER M., WOCHESLÄNDER R. & WEISGRAM J. (2002): Feeding patterns of *Chelus fimbriatus* (Pleurodira; Chelidae). *JEB* 205 (10): 1495 – 1506.

LUPPA H. (1977): Histology of the digestive tract. In: *Biology of the reptilian*. Vol. 6(E). Gans C. & Parsons T. S, eds. Academic Press, London & New York. pp. 225 – 313.

MANTEIFEL Y., GONCHOROVA N. & BOYKO V. (1992): Chemotesting movements and chemosensory sensitivity to amino acids in the European Pond Turtle, *Emys orbicularis* L. In: *Chemical Signals in Vertebrates*. Vol. 6: 397 – 401.

MITRUS S. (2000): Protection of the European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) in Poland. In: *Die europäische Sumpfschildkröte*. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 119 - 126.

MORAFKA D. J., SPANGENBERG E. K. & LANCE V. A. (2000): Neonatology of reptiles. *Herpetological Monographs*. Vo. 14. pp. 353 – 370.

NALAVADE M. N. & VARUTE A. T. (1976): Histochemical studies on the mucins of the vertebrate tongues. VIII. Histochemical analysis of mucosubstances in the tongue of the turtle. *Folia Histochem. Cytochem.* Vol. 14 (3): 123 - 134.

NATCHEV N., HEISS E., LEMELL P., STRATEV D. & WEISGRAM J. (2009): Analysis of prey capture and food transport kinematics in two Asian box turtles, *Cuora amboinensis* and *Cuora flavomarginata* (Chelonia, Geoemydidae), with emphasis on terrestrial feeding patterns. *Zoology*. Vol. 112 (2009): 113 – 127.

PARAN N., MATTERN C. F. T. & HENKIN R. I. (1975): Ultrastructure of the taste bud of the human fungiform papilla. *Cell. Tiss. Res.* Vol. 161: 1 – 10.

- PARSONS T. (1968): Variation in the choanal structure of Recent Turtles. *Canadian J. Zool.* Vol. 46 (6): 1235 – 1263.
- PRITCHARD P. C. H. (1979): *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H. Publications, Inc. Ltd.
- REILLY S.M. & LAUDER G. V. (1990): The evolution of tetrapod feeding behaviour: Kinematic homologies in prey transport. *Evol.* 44 (6): 1542 – 1557.
- REYNOLDS S. L. & SEIDEL M. E. (1983): Morphological homogeneity in the turtle *Sternotherus odoratus* (Kinosternidae) throughout its range. *Journal of Herpetology*. Vol. 17, No. 2: 113-120.
- ROMEIS B. (1989): *Mikroskopische Technik*. 17th ed. (ed. P. Böck). p. 215, 235, 441-444. München, Wien, Baltimore: Urban u. Schwarzenberg.
- RÖSSLER M. (2000): Aktuelle Situation, Gefährdung und Schutz der Europäischen Sumpfschildkröte *Emys orbicularis* (L.) in Österreich. In: *Die europäische Sumpfschildkröte*. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 169 - 178.
- SCHNEEWEISS N. & FRITZ U. (2000): Situation, Gefährdung und Schutz von *Emys orbicularis* (L.) in Deutschland. In: *Die europäische Sumpfschildkröte*. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 133 - 144.
- SCHWENK K. (1985): Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia* 1985: 91 – 101.
- SPERRY D. G. & WASSERSUG R. J. (1976): A proposed function for microridges on epithelial cells. *Anatomical Record*. Vol. 185 (2): 253 – 257.
- SQUIER C. A. & FINKELSTEIN M. W. (2003): Oral Mucosa. In: *Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function*. 6<sup>th</sup> edition, Antonio Nanci, ed: Mosby, USA. p. 329 – 366.
- TAKEDA M. & HOSHINO T. (1975): Fine structure of taste buds in the rat. *Arch. Histol. Jap.* Vol. 40: 243 – 250.
- UCHIDA T. (1980): Ultrastructural and Histochemical Studies on the Taste Buds in some Reptiles. *Arch. Histol. Jap.* Vol. 43 (5): 459 – 478.
- VAN DAMME J. & AERTS P. (1997): Kinematics and functional morphology of aquatic feeding in australian snake-necked turtles (Pleurodira; Chelodina). *J. Morphol.* 233: 113 – 125.
- VEYSSET A. (2000): Die Europäische Sumpfschildkröte, *Emys orbicularis* (L.) in Frankreich: Status, Stand der Forschung und Schutzmaßnahmen. In: *Die europäische Sumpfschildkröte*. Hrsg.: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums. Stapfia 69. Neue Folge 149: 189 - 194.
- WEISGRAM J., DITRICH H. & SPLECHTNA H. (1989): Comparative functional anatomical study of the oral cavity in two turtle species. *Plzen. Lék. Sborn.* Vol 59: 117 - 122.

WINOKUR R. M. (1973): Adaptive modifications of the buccal mucosae in turtles. *Am. Zool.* Vol. 13: 1347 - 1348.

WINOKUR R. M. (1988): The buccopharyngeal mucosa of the turtles (Testudines). *J. Morphol.* Vol. 196: 33 - 52.

WOCHESLÄNDER R., HILGERS H. & WEISGRAM J. (1999): Feeding mechanism of *Testudo hermanni boettgeri* (Chelonia, Cryptodira). *Neth. J. Zool.* Vol. 49 (1): 1 – 13.

YOKOSUKA H., ISHIYAMA M., YOSHIE S. & FUJITA T. (2000): Villiform process in the pharynx of the soft-shelled turtle, *Trionyx sinensis japonicus*, functioning as a respiratory and presumably salt uptaking organ in the water. *Arch. Histol. Cytol.* Vol. 63: 181 – 192.

## Danksagung

Ein großer Dank gebührt meinem Diplomarbeitsbetreuer Prof. Dr. Josef Weisgram. Es war mir eine Ehre, von dir in die berühmt-berüchtigte „turtlecracker group“ aufgenommen zu werden, um hier meiner Diplomarbeit nachgehen zu dürfen. Mein eigener Arbeitsplatz und die Literatur, die mir zur Verfügung gestellt wurde, erleichterten mein Vorhaben enorm. Doch nicht nur im Labor 1, sondern auch in diversen ausgelagerten „Praktikumsräumen“ (Angie’s, Grabmüller, Al dente, etc) hattest du immer ein offenes Ohr für universitäre und private Angelegenheiten und geiztest nie mit trockenen, sarkastischen und genialen Meldung. Der Umgang in der Arbeitsgruppe war anfangs sicher gewöhnungsbedürftig, sehr schnell ist er mir aber ans Herz gewachsen!

Mag. Egon Heiss möchte ich besonderen Dank aussprechen für die nette, professionelle und kompetente Betreuung meiner Diplomarbeit! Du warst aus fachlicher Sicht meine erste Ansprechstation und hast mich zusammen mit Mag. Nikolay Natchev sowohl universitär als auch privat geduldig unterstützt und mir stets geholfen, wenn ich mal nicht weiter wusste. Ich war in der glücklichen Lage, viel von euch lernen zu dürfen! Dr. Patrick Lemell und Dr. Christian Beisser, ihr habt mich eher von außen beobachtet und doch immer wieder mit wissenschaftlichen und pseudowissenschaftlichen News (z.B. welche Kräfte genau notwendig sind, um sich den Axis zu brechen) versorgt. Eure Dissertationen gaben mir immer wieder hilfreiche Anregungen, um meine Arbeit flüssig weiterführen zu können. Kathi, danke für die Erinnerung an die Danksagung und deine jahrelange Freundschaft. Marion und Moni, ihr habt wieder frischen (duftenden) Wind in die fahlen Wände der Labors gebracht und somit meinen Alltag ein wenig versüßt. Schwaha und Tschicki, ihr habt quasi die Rolle von assoziierten Mitarbeitern der „turtlecracker group“ übernommen und habt mich in zahlreichen „Praktikas“ in oben genannten „Praktikumsräumen“ unterstützt und mich auf das harte Leben vorbereitet!

Ich danke sowohl den Labormitarbeitern der Histologie als auch den Labormitarbeitern des Departments für Cell Imaging and Ultrastructure Research, mit deren hilfreicher und kompetenter Unterstützung die Datenerhebung meiner Arbeit problemlos und schnell beendet werden konnte.

Die Arbeit wurde finanziell vom FWF-Projekt P20094-B17 unterstützt, mit dessen Hilfe die Untersuchungen zügig durchgeführt werden konnten.

Selbstverständlich gibt es auch Personen außerhalb des universitären Betriebs, die maßgeblich an meiner Entwicklung beteiligt waren. Meine Eltern haben mich von Klein an immer in meinem Tatendrang unterstützt und bei einigem „Blödsinn“ das eine oder andere Auge zugedrückt. Es war sicher nicht leicht, denn ganz nach Napoleons Worten: „Wer von Anfang an genau weiß, wohin sein Weg ihn führt, wird es nie weit bringen.“, irrte ich zeitweise zielstrebig im Kreis. Ihr habt mich aber mit unerschöpflicher Geduld meinen Weg gehen lassen und mir zugleich unbeirrt die Liebe zur Umwelt und Biologie gezeigt, was meine Laufbahn offensichtlich beeinflusst hat. Nicht weniger möchte ich auch meiner Schwester Christina und ihrem Freund Heinz danken, die mich ebenfalls stets in meinem Tun unterstützt haben und mir immer wieder gute Ratschläge und Lebensweisheiten näher gebracht haben.

Meine Freunde und Studienkollegen, insbesondere die „FG7&Co GmbH“ sowie Michiii, Freyjiii & Kikiii, haben mich immer wieder unterstützt und aufgebaut, wenn mir private und universitäre Missgeschicke passiert sind und waren oft für mich da um mir meine Freizeit so kurzweilig und meine Nächte so kurz wie möglich zu gestalten. Last but not least möchte ich mich bei meiner Freundin Tanja bedanken, die immer verständnisvoll hinter mir gestanden ist und mir Kraft gegeben hat, auch wenn diverse bereits genannte „Praktikas“ sich des Öfteren sehr in die Länge gezogen haben und ich erst spät abends von Abteilungsseminaren und Gruppengesprächen nach Hause gekommen bin.

Euch allen danke ich herzlich für einige unvergessliche Jahre in Wien!

## Curriculum Vitae

Name	Kummer Stefan
Geburtsdatum	16.04.1984
Geburtsort	Klagenfurt
Staatsbürgerschaft	österreichisch
Familienstand	ledig
Studienadresse	Klosterneuburgerstrasse 14/9, 1200 Wien
Heimatadresse	Hans-Keber-Park 3, 9121 Tainach

### Bildungsweg

1990 - 1994	Volksschule Tainach
1994 - 1998	Realgymnasium Völkermarkt mit Schwerpunkt „Sport“
1998 - 2002	Realgymnasium Völkermarkt mit Schwerpunkt „Informatik“ mit Erwerb des ECDL (European Computer Driving Licence) am 21.12.2000.
29.06.2002	Absolvierung der Reifeprüfung (Matura)
WS 2003 – SS 2004	Studium „Softwareentwicklung und Wissensmanagement“ an der Technischen Universität Graz
WS 2004 – SS 2006	Studium „Biologie“ an der Universität Wien mit Erhalt des 1. Diplomzeugnisses am 30.9.2006
WS 2006 – heute April 2008 – heute	Studium „Zoologie“ an der Universität Wien Diplomarbeit im Rahmen des FWF-Projektes P20094 „Ontogenie und Plastizität der Schildkrötennahrungsaufnahme“ am Department für theoretische Biologie, Sektion Morphologie
SS 2009	Tutorium an der Universität Wien für die Lehrveranstaltung „Baupläne der Tiere 2“ (LV-Nr.: 300146)

### Publikationen

NATCHEV N., HEISS E., LEMELL P., KUMMER S., SCHWACHA T., WEISGRAM J. (2009): Kinematical analysis of animal behaviour: The challenge to increase the frame rate in digital high-speed cinematography. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. Vol. 23/2009/SE: 117 – 120.

NATCHEV N., HEISS E., SINGER K., KUMMER S., SALABERGER D., WEISGRAM J. (eingereichte Arbeit): Kinematic analysis of aquatic prey capture, prey transport and swallowing in the Common Musk Turtle *Sternotherus odoratus* (Chelonia, Kinosternidae). *Journal of experimental zoology*.



---

## Anhang 1: Sektionsprotokoll

Tier 1: Emys orbicularis  
Carapaxbreite: 54,98 mm  
Carapaxlänge: 59,93 mm  
Gewicht: 49,05 g  
Alter: Subadult, ca. 1 Jahr  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: ultrastrukturelle Untersuchungen

Tier 2: Emys orbicularis  
Carapaxbreite: 46,16 mm  
Carapaxlänge: 48,71 mm  
Gewicht: 38,60 g  
Alter: Subadult, ca. 1 Jahr  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: histologische Untersuchungen

Tier 3: Sternotherus odoratus  
Carapaxbreite: 28,6 mm  
Carapaxlänge: 33,5 mm  
Gewicht: 8,61 g  
Alter: Juvenil, ca. 5 Monate  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: ultrastrukturelle Untersuchungen

Tier 4: Sternotherus odoratus  
Carapaxbreite: 22,4 mm  
Carapaxlänge: 25,6 mm  
Gewicht: 2,96 g  
Alter: Hatchling, ca. 2 Monate  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: histologische Untersuchungen

Tier 5: Sternotherus odoratus  
Carapaxbreite: 52,64 mm  
Carapaxlänge: 69,32 mm  
Gewicht: 67,14 g  
Alter: Subadult, 1,5 - 2,5 Jahre  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: histologische Untersuchungen

Tier 6: Sternotherus odoratus  
Carapaxbreite: 20,7 mm  
Carapaxlänge: 26 mm  
Gewicht: 3,23 g  
Alter: Hatchling, ca. 2 Monate  
Geschlecht: weiblich  
Verwendung: histologische Untersuchungen (Semidünnschnitte)



---

## Anhang 2: Rezepte der verwendeten Chemikalien

### Karnovsky (1965):

10 ml 25 % Glutaraldehyd

20 ml 10 % Formaldehyd (2 g Formaldehyd, 20 ml Aq. bidest.)

50 ml 0,2 M Cacodylatpuffer (2,14 g Cacodylat, 2 g Zucker, 50 ml Aq. bidest.)

20 ml Aq. bidest.

anschließend mit NaOH auf pH 7,4 einstellen (ca 2,5 ml NaOH waren nötig)

### 0,1 M Cacodylat-Spüllösung:

50 ml 0,2 M Cacodylatpuffer mit 50 ml Aqua Bidest

### Bouin:

150 ml Pikrinsäure

50 ml Formalin (35%)

10 ml Essigsäure

### Mayers Hämalaun (1920):

1000 ml Aq. bidest.

1 g Hämatoxylin

200 mg Natriumjodat ( $\text{NaJO}_3$ )

50 g Kalialaun

50 g Chloralhydrat

1 g Zitronensäure

## Anhang 3: Erklärung der verwendeten Abkürzungen

REM: Rasterelektronenmikroskop

TEM: Transmissionselektronenmikroskop

ESEM: Environmental Scanning Electron Microscope

CP-Trocknung: critical point, Kritisch-Punkt-Trocknung

Aq. bidest.: Aqua bidestillat, zweifach destilliertes Wasser

Aq. font.: Aqua fontalis, fließendes Wasser

$\text{OsO}_4$ : Osmiumtetroxid

HCl: Salzsäure

NaOH: Natriumhydroxid; in Verbindung mit Wasser reagiert es zu Natronlauge

DMP: Dimethoxypropan

EDTA: Ethylendiamintetraessigsäure

EthOH: Ethanol



## Anhang 4: Färbezeiten der histologischen Schnitte

Tabelle 3: Rehydrierung der Schnitte

Reagenz	Dauer
Xylol 1	5 min
Xylol 2	5 min
Isopropanol	5 min
Isopropanol	5 min
90 % EthOH	5 min
80 % EthOH	5 min
70 % EthOH	5 min
Aq. bidest.	5 min

Tabelle 4: Färbung mit Mayers Hämatoxylin &amp; Eosin (HE)

Mayers Hämatoxylin	5 min
Fließendes Leitungswasser	10 min
Aq. bidest.	5 min
Eosin	5 min
Aq. bidest.	30 sec

Tabelle 5: Färbung mit Alcianblau (AB)

Essigsäure 3 %	3 min
Alcianblau 8 GX, 2,5 %, 2,5 pH	10 min
Essigsäure 3%	30 sec
Aq. bidest.	5 min

Tabelle 6: Färbung mit Perjodsäure &amp; Schiff (PAS)

Perjodsäure 1%	10 min
Aq. bidest.	30 sec
Aq. bidest.	30 sec
Aq. bidest.	30 sec
Schiff	15 min
Aq. font.	10 min
Aq. bidest.	5 min

Tabelle 7: Dehydrierung der Schnitte

70 % EthOH	5 min
80 % EthOH	5 min
90 % EthOH	5 min
100 % EthOH	5 min
100 % EthOH	5 min
Xylol 3	5 min
Xylol 4	5 min
Eindeckung mit Eukitt	