



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Funktionell-morphologische Untersuchungen
der Fressmechanismen der Schildkröten *Sternotherus odoratus*
(Latreille, 1802) und *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

Verfasserin:	Katharina Singer
Matrikel-Nummer:	0206262
Studienrichtung (lt. Studienblatt):	A 439 Zoologie
Betreuer:	Ao. Univ.-Prof. Dr. Josef Weisgram

Wien, im Juni 2009

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	5
<u>1.1. Allgemein</u>	5
<u>1.2. Fressmechanismen aquatischer Schildkröten</u>	8
<u>1.3. Einteilung der zyklischen Bewegungsmuster nach D. M. Bramble und D. B. Wake (1985)</u>	10
2. Material und Methode	13
<u>2.1. Material</u>	13
2.1.1. <i>Sternotherus odoratus</i> (Latreille, 1802)	13
2.1.2. <i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	14
2.1.3. Tierhaltung	14
<u>2.2. Methode</u>	16
2.2.1. Computertomographie (CT) und Sektionen	16
2.2.2. Bewegungsanalyse und Auswertung	17
2.2.3. Beschreibung der ausgewerteten Punkte	19
3. Ergebnisse	21
<u>3.1. Anatomie</u>	21
3.1.1. Schädel (Cranium)	21
3.1.2. Viscerale Skelettelemente	26
<i>Hyoid</i>	26
<i>Hypoglossum</i>	27
3.1.3. Viscerale Kiefermuskulatur	31
<i>Musculus adductor mandibulae externus</i>	31

<i>Musculus intermandibularis</i>	32
<i>Musculus geniohyoideus</i>	32
<i>Musculus coracohyoideus</i>	33
<i>Musculus branchiomandibularis</i>	33
<i>Musculus constrictor colli</i>	33
3.1.4. Zunge	35
<u>3.2. Kinematik/Filmauswertung</u>	36
3.2.1. Allgemeine Phasen	36
3.2.2. Bewegungsanalyse	38
<i>Sternotherus odoratus</i>	38
<i>Emys orbicularis</i>	50
3.2.3. Kinematische Profile	66
<i>Sternotherus odoratus</i>	66
<i>Emys orbicularis</i>	67
3.2.4. Dauer und Geschwindigkeiten	70
4. Diskussion	73
<u>4.1. Allgemein</u>	73
<u>4.2. Anatomie</u>	76
<u>4.3. Kinematik und Filmauswertung</u>	79
Zusammenfassung	83
Summary	85
Literaturverzeichnis	87
Curriculum vitae	93
Danksagung	95

1. Einleitung

1.1. Allgemein

Nahrungsaufnahme spielt seit je her eine große Rolle in der Erforschung der evolutionären Entwicklung der Wirbeltiere. Spezielle Anpassungen lassen Rückschlüsse über Umweltfaktoren und des Weiteren über die Evolution von Nahrungsaufnahmemechanismen zu. Nahrungsaufnahmemechanismen sowie Anatomie und Morphologie des Habitus von terrestrisch und aquatisch lebenden Vertebraten werden von ihrem jeweiligen Medium geprägt (Bels et al., 1998; Bramble, 1973; Bramble & Wake, 1985; Gillis & Lauder, 1994; Lauder, 1985; Lauder & Prendergast, 1992; Lauder & Shaffer, 1993; Lemell et al., 2000; Reilly & Lauder, 1990; Van Damme & Aerts, 1997). Da Wasser 900 mal so dicht und 80 mal so viskos wie Luft ist (Lauder, 1985), stellt die Nahrungsaufnahme für aquatische Lebewesen eine große Herausforderung dar. Durch diese hydrodynamischen Zwänge weisen aquatische Vertebraten, die sich morphologisch und anatomisch unterscheiden, Ähnlichkeiten in den kinematischen Mustern beim Nahrungserwerb auf (Lauder, 1985; Lauder & Shaffer, 1993). Studien zu diesem Thema wurden zunächst an Fischen durchgeführt (Alexander, 1970; Liem, 1970), welche durch ihren stromlinienförmigen Körperbau perfekt an das Medium Wasser angepasst sind, was sich auch in ihrem Nahrungsaufnahmemechanismus widerspiegelt. Durch Erzeugung eines Unterdrucks im Buccopharygealraum wird die Beute zusammen mit dem umgebenden Medium eingesaugt, was als „suction feeding“ bezeichnet wird (Gans, 1969; Norton & Brainerd, 1993). Das eingesaugte Wasser verlässt die Mundhöhle bei den Kiemenspalten, wodurch ein unidirektionaler Wasserstrom gegeben ist, mit dem die Nahrung ins Innere des Pharynx transportiert werden kann (Lauder &

Shaffer, 1993). Neben den Fischen gibt es eine Vielzahl von aquatischen Vertebraten (z.B. Amphibien, Reptilien), die das überschüssige Wasser aufgrund des geschlossenen Oropharyngealraums wieder durch die Mundöffnung ausstoßen müssen, was als „bidirectional feeding“ (Lauder & Shaffer, 1986) bezeichnet wird. Schildkröten wenden laut Bramble (1973) den „pharyngeal mechanism“ an, bei dem durch rasches Absenken des Hyoidkomplex und die dadurch entstandene Erweiterung des oropharyngealen Raums ein starker Unterdruck erzeugt wird, wodurch Wasser mit der Beute in die Buccalhöhle gesaugt wird. Dieser Vorgang, bei dem die Schildkröte zusätzlich den Kopf Richtung Beute streckt, wird als „inertial suction“ bezeichnet (Gans, 1969). Durch das Vorschnellen des Kopfes während des Beutefangs entsteht allerdings eine Bugwelle, welche die Nahrung vom Predator wegtreiben würde. Durch anatomische und morphologische Anpassungen von aquatischen Vertebraten an das Medium Wasser kann diese Bugwelle entweder vernachlässigbar gering gehalten („unidirectional feeding“ bei Fischen oder extrem hydrodynamische Kopfform bei anderen Vertebraten) oder durch gleichzeitige Absenkung des Hyoidapparats und den dadurch entstehenden Sog ins Innere des Pharynx kompensiert werden („bidirectional feeder“), was dann als „compensatory suction“ bezeichnet wird (Van Damme & Aerts, 1997). Der Begriff des sogenannten „ram feeding“ (Lauder & Prendergast, 1992; Liem, 1980; Norton & Brainerd, 1993) bezeichnet eine aktive Annäherung an die Beute, wobei der Kopf- und Halsbereich über die Nahrung geschoben wird. Diese Technik setzt jedoch voraus, dass die dabei entstehende Bugwelle kompensiert werden muss, was bei Fischen mittels Kiemenspalten und bei Schildkröten durch Kombination mit „compensatory suction“ stattfindet. Evolutionär gesehen ist die ursprünglich aquatische Nahrungsaufnahme Ausgangspunkt für alle weiteren Nahrungserwerbsmechanismen. Die Hypothese nach Lauder und Prendergast (1992), wonach kinematische Ähnlichkeiten bei der

Nahrungsaufnahme aufgrund von hydrodynamischen Zwängen zu finden sind, soll nun anhand von *Emys orbicularis* und *Sternotherus odoratus* überprüft werden.

1.2. Fressmechanismen aquatischer Schildkröten

Der Fressvorgang von aquatisch lebenden Schildkröten beruht auf dem Prinzip des Einsaugens durch eine rasche ventrale Erweiterung des oropharyngealen Bereichs mittels Hyoidabsenkung. Zu Beginn der Aufnahme von am Grund liegenden Beutestücken nähert sich die Schildkröte langsam an. Der Kopf von Wasserschildkröten ist abgeflacht und hydrodynamisch gebaut, sodass die beim Annähern entstehende Bugwelle gering bleibt. Kurz vor Erreichen der Beute wird der Hyoidkomplex durch Kontraktion der Musculi geniohyoideus, genioglossus und intermandibularis an seinen dorso-anteriorsten Punkt gebracht. Das Maul ist dabei noch geschlossen. Anschließend wird das Maul langsam geöffnet und der Kopf Richtung Beute gestreckt. Dadurch entsteht vor dem Kopf eine Bugwelle, welche nur durch das schnelle Maulaufreißen einhergehend mit einer Absenkung des Hyoids (Zungenbeinknochen) und Verschieben des Kopfes über die Nahrung kompensiert werden kann, sodass die Nahrung nicht weggedrückt wird („compensatory suction“). Wird die Nahrung durch ein aktives Annähern und Schnappen ohne zusätzliches Einsaugen gepackt und mit den Kiefern fixiert, so wird dieser Vorgang als „ram feeding“ bezeichnet. Diese Art von Nahrungsaufnahme kann nur in Kombination mit „compensatory suction“ stattfinden. Beim „suction feeding“ wird gleichzeitig mit der maximalen Maulöffnung der Hyoidkomplex zur Gänze abgesenkt und somit der oropharyngeale Raum enorm vergrößert. Durch die Geschwindigkeit des Absenkens wird ein starker Unterdruck im Pharynx erzeugt, der durch das Einströmen des Wassers (mit der Beute) kompensiert wird („ingestion“). Anschließend wird das Maul geschlossen und das Beutestück entweder gleich in den Pharynx gesaugt oder es wird mit den Kiefern gepackt. Ist die Nahrung fixiert, wird das Hyoid wieder protrahiert und das eingesaugte Wasser durch die leicht geöffneten Kiefer wieder

ausgestoßen („bidirectional feeding“). Bei der Bearbeitung der Nahrung durch die Kiefer wird das Beutestück geprüft und in die richtige Position zum Schlucken gebracht. Da rein aquatisch lebende Schildkröten eine kleine, meist mit wenigen Papillen ausgestattete unbewegliche Zunge haben (Beisser et al., 1995, 2001, 2004; Winokur, 1973), kann diese beim Modulieren der Nahrung nicht eingesetzt werden. Andererseits wäre eine große Zunge beim Einsaugen der Beute hinderlich, da durch sie die Strömungsverhältnisse im Maul zum Negativen verändert werden. Liegt das Beutestück nun im Oesophagus hinter der Glottis wird durch Retraktion der pharyngealen Muskulatur das Beutestück komprimiert (Constrictor colli). Es entsteht ein Bolus. Dieser Vorgang wird als „pharyngeal packing“ bezeichnet und zeichnet sich durch periodische Kontraktionen der Halsmuskulatur aus, wobei das Hyoid nicht protrahiert wird. Anschließend erfolgt der Schluckvorgang („swallowing“), wobei eine peristaltische Kontraktion der Halsmuskulatur (Constrictor colli) stattfindet und das komprimierte Beutestück nach caudal geschoben wird. Die Halswirbelsäule der Schildkröte muss dabei langgestreckt sein. In dieser Phase ist eine Hebung des Hyoids zu beobachten, welches in seine ursprüngliche Ausgangslage zurückkehrt.

Innerhalb der Schildkröten gibt es Spezialisierungen zu reinen „suction feedern“ und reinen „ram feedern“, wobei die Mehrheit der Arten eine Kombination aus beiden Nahrungsaufnahmemechanismen anwendet. Aufgrund des Schädelbaus und anderen anatomischen Anpassungen an den jeweiligen Lebensstil können Rückschlüsse auf die bevorzugte Nahrung und das Jagdverhalten (aktiver Jäger bzw. Lauerjäger) gezogen werden.

1.3. Einteilung der zyklischen Bewegungsmuster nach D. M. Bramble und D. B. Wake (1985)

Der Nahrungsaufnahmemechanismus („prey capture“) von niederen Tetrapoden wurde von Bramble und Wake in mehrere Phasen unterteilt, die den Fresszyklen von Säugetieren gleichen (Hiemae, 1978).

Der Vorgang des Beutefangs wurde in folgende Abschnitte unterteilt: „slow open“ („SO“), „fast open“ („FO“), „fast close“ („FC“), „slow close – power stroke“ („SC-PS“)

„Slow open“ („SO“)

Diese Phase wird oft in zwei weitere Phasen unterteilt: „slow open I“ und „II“ („SO-I“ und „SO-II“). Während der „SO-I“ - Phase sind die Kiefer fast vollständig geschlossen und die Zunge und der Hyoidapparat befinden sich in ihrer antero-dorsalsten Stellung. Durch Kontraktion des M. depressor mandibulae und des Pterygoid-Komplexes wird der Unterkiefer langsam geöffnet. Ebenso sind M. geniohyoideus und M. genioglossus sowie M. intermandibularis kontrahiert, um den Mundboden optimal zu stützen und die Zunge zusammen mit dem Hyoid nach antero-dorsal zu schieben.

Die „SO-II“ - Phase ist typischerweise etwas länger als „SO-I“. Die Kiefer werden nun weiter geöffnet und der Zungen-Hyoid-Apparat wird noch weiter nach antero-dorsal geschoben. Am Ende dieser Phase befindet sich das Hyoid an seinem anteriorsten Punkt. Diese Phase dient dazu, die Zunge so weit wie möglich nach anterior zu bringen, um die Nahrung mit der Zunge aufzunehmen (bei terrestrischen Nahrungsaufnahmemechanismen). Während dieser Phase ist der M. depressor mandibulae nur mäßig aktiv, wodurch die Position des Unterkiefers statisch bleibt.

„Fast open“ („FO“)

Die Kiefer werden nun plötzlich und schnell bis zum Maximum geöffnet, der Kopf wird nach anterior geschoben. In zeitlicher Abgestimmung zur Maulöffnung wird der Hyoidkomplex ruckartig abgesenkt. Der aktive Futtertransport beginnt mit dieser Phase. Diese schnelle Maulöffnung wird durch eine starke Kontraktion des M. depressor mandibulae und der dorsalen Nackenmuskulatur verursacht.

„Fast close“ („FC“)

In dieser Phase werden die Kiefer mit hoher Geschwindigkeit wieder geschlossen, um die Nahrung zu fixieren. Der Hyoidkomplex ist weiterhin retrahiert, wobei am Ende dieser Phase der postero-ventralste Punkt erreicht ist. Die Kopfbewegung nach anterior wird am Ende dieser Phase beendet. Durch die Depression des Hyoidkomplexes werden der Pharyngealraum und die Buccalhöhle stark erweitert, um die Nahrung effektiv in die Mundhöhle zu befördern. Der Schädel wird nun durch die ventrale Nackenmuskulatur abwärts bewegt. Starke Kontraktionen der externen Adduktoren und des Pterygoid-Komplexes und die zeitgleiche Entspannung des M. depressor mandibulae signalisieren den Beginn der „FC“-Phase.

„Slow close – power stroke“ („SC-PS“)

Der Kieferwinkel wird während der „slow close“ – Phase stark reduziert. Das Nahrungsstück wird durch das Schließen der Kiefer fixiert und der Hyoidkomplex wird wieder in eine antero-dorsale Position gebracht. „Power stroke“ kennzeichnet das Fixieren der Beute durch statische Adduktion der Kiefermuskulatur, wobei der Winkel der Maulöffnung konstant bleibt. Die Intensität und Dauer dieser Phase wird durch das Tier selbst und die Konsistenz der Nahrung bedingt. Am Beginn der Phase steigt die Aktivität der Adduktormuskulatur mit der Fixierung der Nahrung rapide an.

Untersuchungen haben gezeigt, dass in dieser Phase der M. depressor mandibulae ebenfalls aktiv ist. Es wird angenommen, dass die Kontraktion dieses Muskels während der „PS“ - Phase zur Stabilisierung des Kiefergelenks dient. Der Kopf wird wieder in seine Ausgangsposition gebracht.

2. Material und Methode

2.1. Material

2.1.1. *Sternotherus odoratus* (Latreille, 1802)

Die Gattung *Sternotherus* zählt zur Unterfamilie der Kinosterninae (Pritchard, 1979) und bildet neben den drei anderen Gattungen *Staurotypus*, *Claudius* und *Kinosternon* die Familie der Kinosternidae (Schlammschildkröten). Das Verbreitungsgebiet von *Sternotherus* erstreckt sich von SO-Kanada (Ontario und S-Quebec) über den Osten der USA (Maine bis S-Wisconsin, Texas und Florida) bis hin nach Mexiko (Chihuahua) (Rogner, 1996). *S. odoratus*, die Gewöhnliche Moschusschildkröte, ist eine aquatische Wasserschildkröte und besiedelt in ihrem Heimatgebiet alle möglichen Süßwassergebiete, die vorzugsweise geringe Strömung und einen weichen Bodengrund aufweisen, wie z.B. Seen, Teiche, Flüsse, Sumpfgebiete und Kanäle. Die karnivore Ernährung besteht vorwiegend aus Fisch- und Froschlaich, Regenwürmer, kleine Fische, Kaulquappen, Muscheln, Flusskrebse und Insekten, aber auch aus Aas von Fischen und Säugern. Gelegentlich wird die Nahrung durch pflanzliche Bestandteile ergänzt. Die Nahrung wird stets unter Wasser aufgenommen, da diese Tiere aufgrund der kleinen Zunge an Land nicht fressen können (Heiss et al., eingereichte Arbeit). Jungtiere besitzen im Gegensatz zu den adulten Tieren einen stark gewölbten Carapax, der durch drei Kiele gekennzeichnet ist und mit dem Alter flach und langgestreckt wird. Ausgewachsene Tiere haben eine graubraune bis schwarze Carapaxfärbung, die Weichteile erscheinen graubraun. Von der Schnauzenspitze ziehen über und unter dem Auge je ein weißer Streifen bis zum Hals (Schilde, 2004). Diese Tiere erreichen eine

Carapaxlänge von nur 7,5 bis maximal 13,7 cm (Rogner, 1996), was sie zu einem beliebten Haustier gemacht hat.

2.1.2. *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)

E. orbicularis, die Europäische Sumpfschildkröte, zählt neben mehreren anderen Gattungen zur Familie der Emydidae (Neuwelt-Sumpfschildkröten). Wie der Name schon sagt, kommt sie in vielen Teilen Europas vor und ist vom gesamten nördlichen Mittelmeerraum über Marokko bis hin zur Kaspischen Küste des Iran vertreten. (Bonin et al., 2006). Auch diese Schildkrötenart lebt hochaquatisch in ruhig fließenden Gewässern mit weichem Untergrund, kommt aber auch im Brackwasser vor. Die Ernährung besteht aus Insekten, Schalentieren, Weichtieren, Würmern, Fröschen und Fischen (Ernst & Barbour, 1989). Mit fortschreitendem Alter wird *E. orbicularis* zunehmend omnivor und nimmt als Adulttier zusätzlich pflanzliche Nahrung zu sich (Bonin et al., 2006). Der sehr dunkel gefärbte flache Carapax weist, ebenso wie die Weichteile, mehr oder weniger intensive gelbliche Flecken, Striche und Punkte auf und wird max. 20 cm lang (Rogner, 1995).

2.1.3. Tierhaltung

Pro Art wurden je drei subadulte Tiere in einem 360 Liter Terrarium mit 80% Wasser- und 20% Landanteil gehalten. Der Wasserstand war 15 cm hoch, die Wassertemperatur wurde konstant auf 22-26°Celsius gehalten. Der Boden des Aquarianteils war mit Kies bedeckt und mit zahlreichen Wurzeln und Verstecken versehen. Große schwimmende Rindenstücke benutzten die Tiere zum Ausruhen und Sonnenbaden. Die Tiere wurden mit Pellets für Süßwasserschildkröten und

zusätzlich mit Fisch, Schnecken und Kaulquappen gefüttert. *S. odoratus* bekam zeitweise etwas Leber bzw. Herz vom Rind.

2.2. Methode

2.2.1. Computertomographie (CT) und Sektionen

Vom Kopf- und Halsbereich eines subadulten *S. odoratus* – Weibchens, das für zwei Wochen in 4%-igem Formaldehyd und danach in 70%-igem Ethanol aufbewahrt wurde, wurden CT-Aufnahmen in Zusammenarbeit mit der Fakultät für Technik und Umweltwissenschaften Wels mit einem RayScan 250 XE von RayScan Technologie GmbH (Meersburg, Deutschland) angefertigt. Während einer 360 Grad Drehung wurden 720 Aufnahmen mit einer Spannung von 120 kV und einer Voxelsize von 27 µm gemacht. Anschließend wurden die Aufnahmen mit dem Rekonstruktionsprogramm Amira 4.1 (Mercury Computer Systems) bearbeitet. Die verschiedenen Dichten des Gewebes können damit genau unterschieden werden, wie z.B. weiches Gewebe, Knorpelbildungen oder Verknöcherungen. Genauerer Augenmerk soll hier auf die Form der Rhamphototheken und auf die Beschaffenheit des Hyoidapparats gerichtet werden.

Ergänzend dazu wurde jeweils ein subadultes Weibchen von *E. orbicularis* und *S. odoratus* durch eine letale Dosis Natriumpentobarbital (Nembutal®) getötet und anschließend dekapitiert. Somit konnten Schädel, Rhamphototheken, Hyoidapparat und die gesamte viszerale Kopfmuskulatur genauer betrachtet werden. Die anatomischen Präparate wurden mittels einer Nikon Coolpix 995 mit integriertem Makroobjektiv und einer Canon EOS 40D mit einem Canon EF 100mm f/2,8 USM Makroobjektiv aufgenommen.

Durch diese Untersuchungen sollten etwaige Unterschiede in der Kopfform, der Muskelansatzstellen, der Muskelgröße, beim Hyoidapparat bzw. den Rhamphotheken festgestellt werden.

2.2.2. Bewegungsanalyse und Auswertung

Pro Tier wurden jeweils acht Filme in lateraler Ansicht mit der High Speed Kamera Photron Fastcam 1024 PCI (12 GB Speicherplatz für 9,22 Sekunden bei 1000 Bilder pro Sekunde) gedreht. Für die Filmaufnahmen befanden sich die Tiere in einem Aquarium (19 x 7 x 19 cm) mit einem Wasserstand von 12 cm, an dessen Rückseite als Referenz ein Raster (1 x 1 cm) befestigt wurde. Zur Beleuchtung dienten zwei „Dedocool COOLH“-Scheinwerfer mit Wolframdrähten mit je 250 Watt (ELC), die mittels des Kontrollgeräts „Dedocool COOLT3“ bedient wurden (Dedo Weigert Film GmbH; München, Deutschland). Aufgrund der starken unnatürlichen Beleuchtung der Tiere bei der Futteraufnahme war es notwendig, sie langsam an die Filmbedingungen zu gewöhnen. Die Schildkröten wurden mit am Grund liegenden Fischstücken gefüttert, die der jeweiligen Länge zwischen Nasenspitze und Tympanon, also in etwa Unterkieferlänge, der Tiere entsprachen, um vergleichbare Werte beider Arten zu bekommen. Die Filme wurden mit 500 Bildern pro Sekunde (fps) aufgenommen und anschließend mit dem Bewegungsanalyseprogramm Simi MatchiX (© by SIMI Reality Motion Systems, Unterschleißheim, Deutschland) ausgewertet. Für die Datenerhebung wurden Oberkiefer, Unterkiefer, Hyoid (an der Stelle der maximalen Ausdehnung), Tympanon dorsal (Squamosum), Tympanon ventral (Gelenk), Panzer (Carapax) und das Fischstück als Auswertungspunkte bestimmt (

Abb. 1). X- und y-Koordinaten wurden ins Excel™ (Microsoft Office Excel 2003) übertragen, um Grafiken über die Kopfbewegung, die Kieferstellung, die Hyoidabsenkung und den Weg der Beute mit Einberechnung der Zeit erstellen zu können.

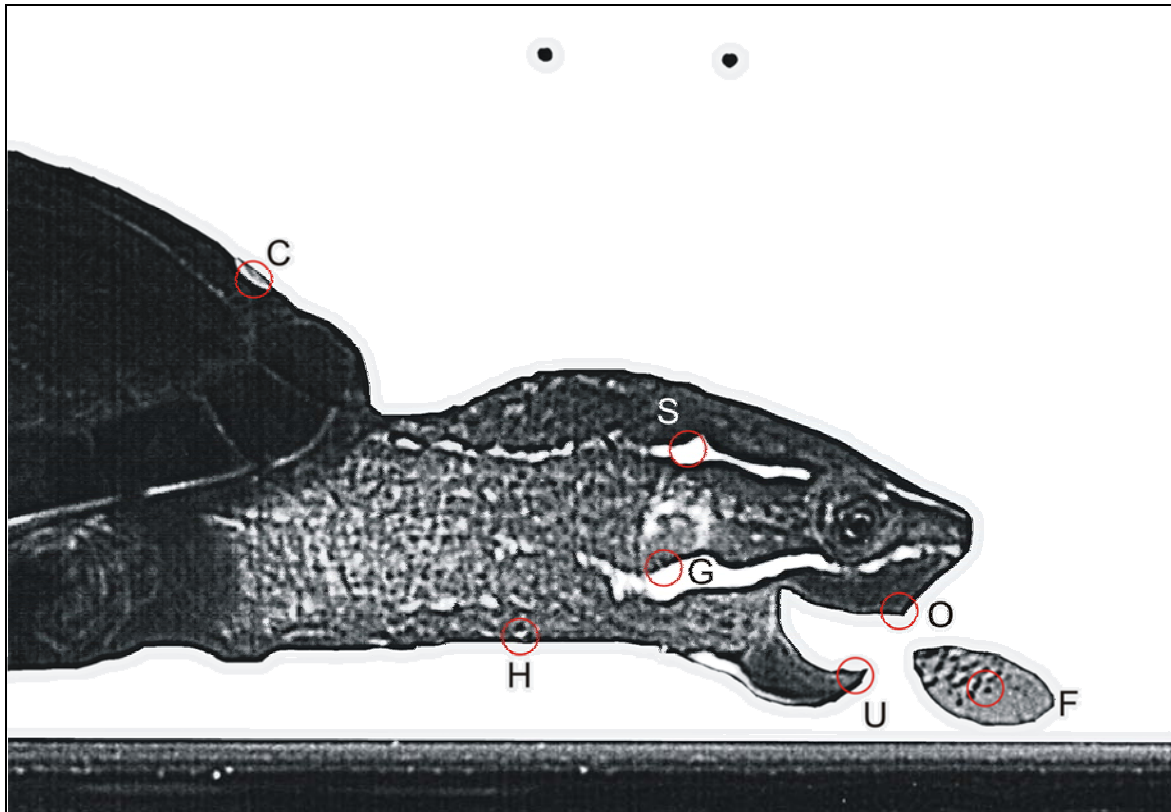


Abb. 1: Platzierung der Marker für kinematographische Auswertungen mit SIMI MatchiX anhand des Beispiels von *S. odoratus*. Für die Kalibrierung des Auswertungssystems wird der Abstand zwischen den beiden Referenzpunkten verwendet (1 cm). C - Carapax, F - Fisch, G - Kiefergelenk, H - Hyoid, O - Oberkiefer, S - Squamosum, U - Unterkiefer

Der „Zeitpunkt Null“ der Auswertungen wurde als jener Punkt definiert, bei dem die Schildkröte das Maul bei der Annäherung an das Fischstück gerade noch geschlossen war und das Hyoid seinen antero-dorsalsten Punkt erreicht hat. Mithilfe der Daten wurden bei beiden Schildkrötenarten die maximale Maulöffnung, die maximale Ausdehnung des Hyoids, die Kopfbewegung zur Beute und die relative Geschwindigkeit des Fischstücks zur Schildkröte berechnet.

2.2.3. Beschreibung der ausgewerteten Punkte

Maximale Maulöffnung

Anhand der x- und y-Koordinaten der Marker von Ober- und Unterkiefer kann die Maulöffnung im Laufe der Zeit (Geschwindigkeit) und der maximale Abstand der Kiefer zueinander berechnet werden.

Hyoidabsenkung

Der Abstand zwischen den Punkten Tympanon dorsal und Hyoid wurde mit Berücksichtigung des zeitlichen Faktors berechnet. Die Hyoidabsenkung wird anhand des am meisten ventral gelegenen Punkts des Hyoids (am distalen Ende des Cornu branchiale II) ausgewertet.

Kopfbewegung

Mit der Kopfbewegung relativ zum Beutestück soll ermittelt werden, ob die Schildkröten durch Ansaugen („suction feeding“), durch Packen der Beute mit den Kiefern oder eine Kombination aus beiden Varianten die Nahrungsaufnahme vollführen. Dazu wurde der Punkt am Panzer (als Fixpunkt) relativ zum Punkt am Tympanon dorsal berechnet; wieder einbezogen war die Zeit.

Nahrung

Um ausrechnen zu können, in wie weit das Futterstück eingesaugt („suction feeding“) oder mit den Kiefern gepackt wird („jaw prehension“), wird der Weg der Nahrung zu einem fiktiven Nullpunkt berechnet. Daraus gehen der Weg, den die Nahrung nimmt, und die Geschwindigkeit, mit der sie in den oropharyngealen Raum befördert wird, hervor.

3. Ergebnisse

3.1. Anatomie

3.1.1. Schädel (Cranium)

Das Temporaldach war bei den ancestralen Schildkröten gänzlich durch Os frontale, Os parietale, Os postfrontale, Os postorbitale und Os supratemporale geschlossen und diente als Schutz für die darunterliegende visceralen Muskulatur (M. adductor mandibulare externus). Bei den heutigen Schildkröten ist das Temporaldach reduziert, indem eine laterale Einbuchtung (Emargination) stattfand, die bei Cryptodiren von dorsocaudal ausging. Diese Reduktion des dorsalen Schädeldachs bietet der Adduktormuskulatur mehr Platz, wodurch eine Vergrößerung des Muskels stattfand und dadurch auch die Beißkraft gesteigert werden konnte (Abb. 2 und Abb. 3). Die Temporalgrube von *Sternotherus odoratus* ist im Vergleich zu *Emys orbicularis* größer ausgebildet und der craniale Rand erstreckt sich weiter nach anterior. Aufgrund des größeren Platzangebots kann sich der darin befindliche Adduktormuskel stark vergrößern, was sich direkt auf die Beißkraft auswirkt.

Der zum Einziehen in den Panzer bedingt klein gebliebene Kopf kann aufgrund seines robusten Schädels, den großen Adduktormuskeln und den kurzen Kiefern trotzdem sehr stark zubeißen.

Im Allgemeinen ist der Schädel von aquatisch lebenden Schildkröten flacher, dafür aber breiter gebaut. Zur Reduktion von unerwünschten Bugwellen während des Beutefangs weist der vordere Schädelabschnitt oft eine extrem hydrodynamische Form auf. Besonders die Schädelform von *S. odoratus* läuft nach rostral spitz aus, an deren vorderster Front die Nasenöffnungen sitzen (Abb. 2 und Abb. 4).

Unterstützend ist der Unterkiefer weit nach caudal versetzt. Die laterale Ansicht der Schnauzenspitze von *E. orbicularis* hingegen zeigt eine nahezu senkrechte Ausprägung, wobei der Unterkiefer weit nach cranial reicht. Die Kiefer von beiden Arten besitzen statt Zähnen scharfkantige Hornplatten (Rhamphoteken), die durch die ineinandergreifende Anordnung eine Art Beißschere ausbilden. Die Rhamphoteken von *S. odoratus* sind in der Basis massiv verstärkt und laufen distal spitz zu. Die Hornplatten von *E. orbicularis* hingegen sind weniger stark ausgeprägt, bilden jedoch an ihrem distalen Ende eine scharfe Kante aus. Der Gaumen beider untersuchten Arten ist leicht nach dorsal gewölbt.

Der aus Os postorbitale, Os jugale und Os quadratojugale bestehende Jochbogen ist bei *S. odoratus* weniger stark ausgebildet als bei *E. orbicularis*, wodurch der Adduktormuskel weiter nach anterior geschoben werden kann (vergl. Abb. 4 und Abb. 5). Ventral an den Jochbogen anschließend ist der Unterkiefer zu finden, der über ein den Cryptodira eigenes primitives Gelenk mit dem Schädel verbunden ist. Dieses Gelenk erlaubt dem Unterkiefer eine rein senkrechte Beweglichkeit.

Das Os parietale, welches die beiden lateralen Adduktormuskeln trennt, zieht von cranial nach caudal eine senkrechte dünne Trennwand bildend und wird vom Os supraoccipitale nach caudal verlängert, welches die Crista supraoccipitalis trägt (Abb. 4 und Abb. 5). Dieser Fortsatz ist bei *S. odoratus* stark nach ventral abgelenkt, wohingegen er sich bei *E. orbicularis* fast horizontal fortsetzt.

Caudal hinter der groß angelegten Augenhöhle, welche die gut ausgebildeten Augen beinhalten, befindet sich die Ohrkapsel. Das Tympanon, das den trichterförmigen Raum nach außen hin abgrenzt, steht durch die Columella auris, einem stark ossifizierten Knöchelchen, mit der *Extracolumella* (*Cartilago extracolumellaris*) in Verbindung. Die Ohrkapsel wird durch das Os prooticum, Os opisthoticum und Os quadratum begrenzt und weist ventro-posterior eine Öffnung auf.

Das Os quadratum und das Os prooticum bilden an ihrer antero-dorsalen Fläche den Processus trochlearis aus, über den der Adduktormuskel umgeleitet wird (vergl. Abb. 2 und Abb. 12).

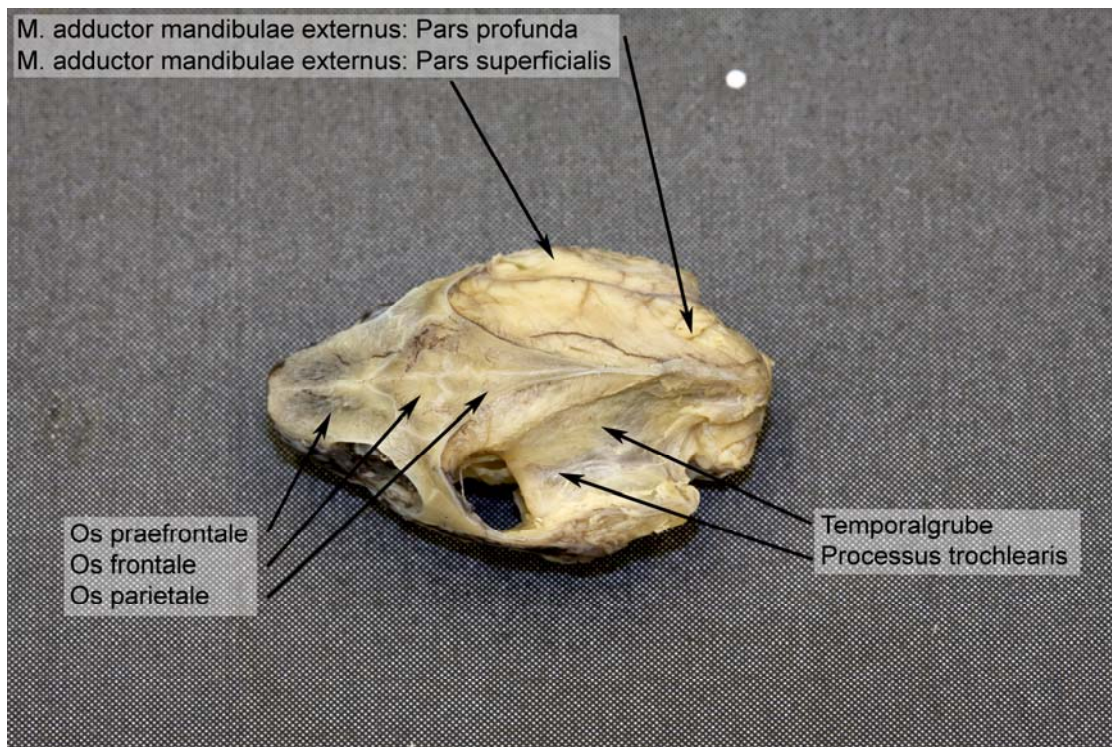


Abb. 2: Dorsale Ansicht des Schädels von *S. odoratus*. Auf der linken Seite wurde der M. adductor mandibulae externus herauspräpariert.

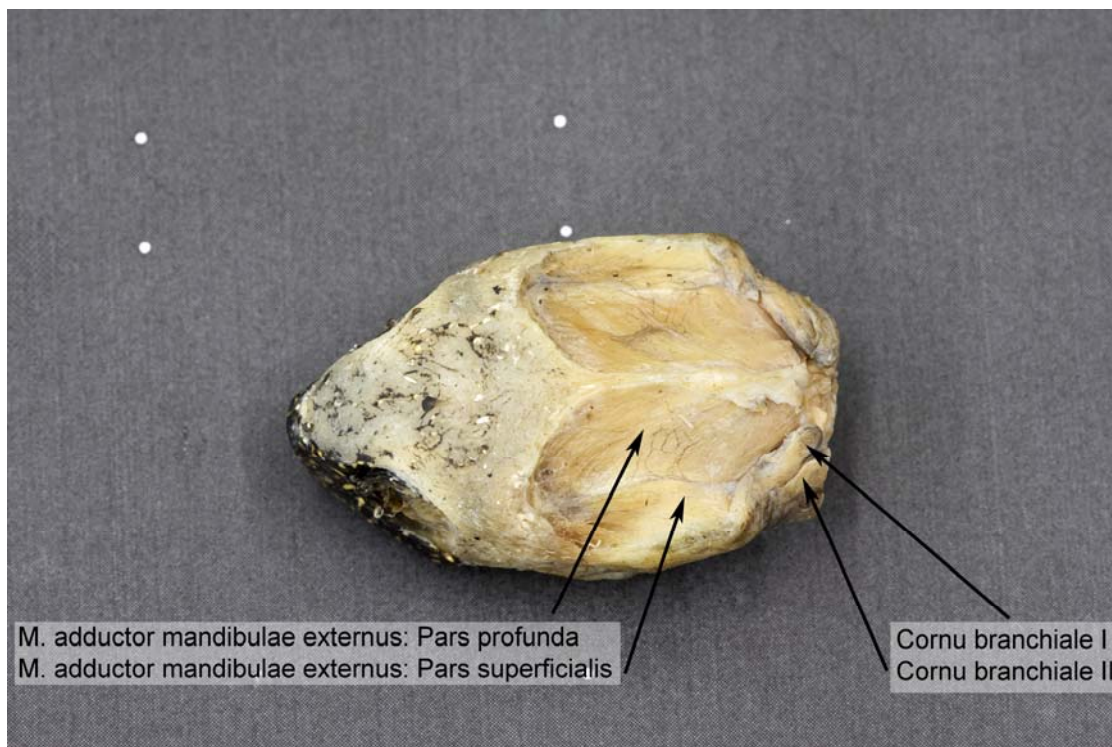


Abb. 3: Dorsale Ansicht des Schädels von *E. orbicularis*. Der Abstand zwischen den zwei senkrecht gelegenen Punkten beträgt 1 cm.

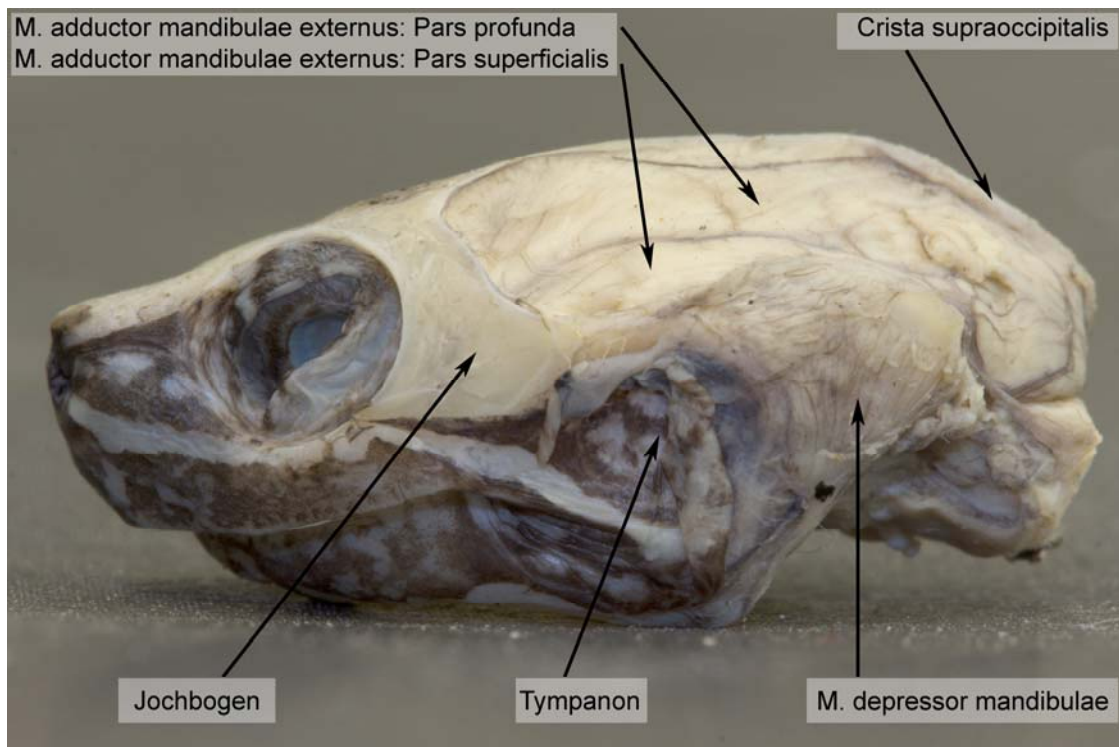


Abb. 4: Laterale Ansicht des Kopfes von *S. odoratus*.

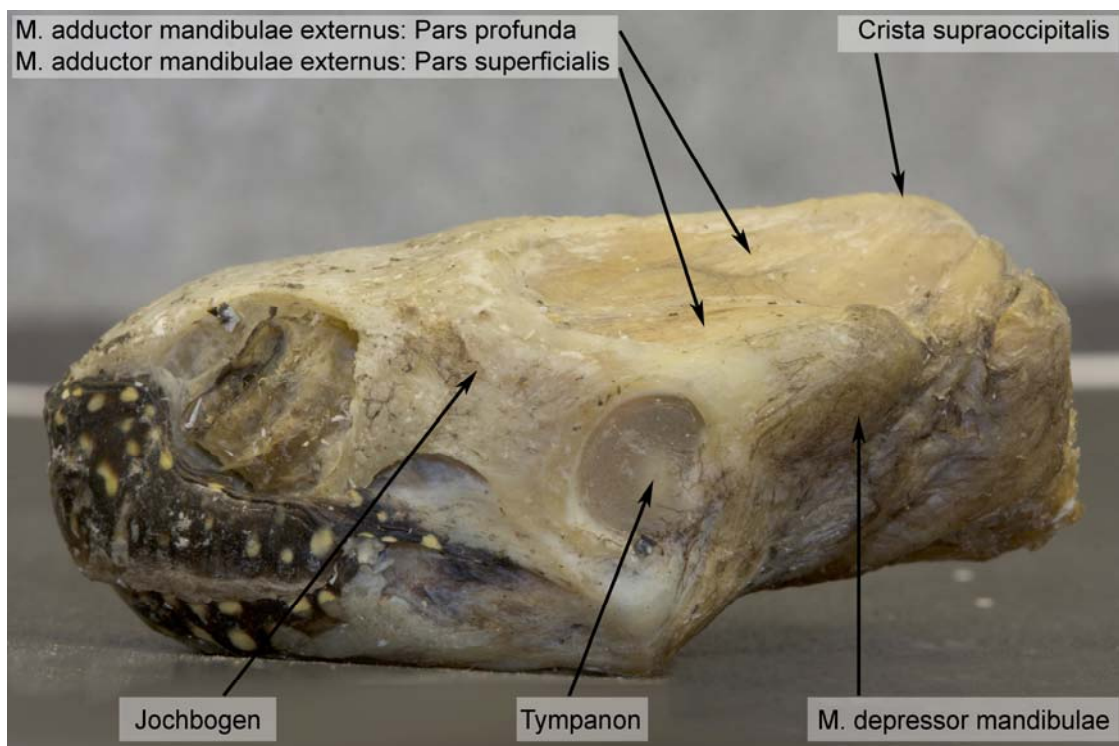


Abb. 5: Laterale Ansicht des Kopfes von *E. orbicularis*.

3.1.2. Viscerale Skelettelemente

Hyoid

Der Zungenbein-Apparat bei Schildkröten kann je nach terrestrischer bzw. aquatischer Lebensweise unterschiedlich ausgebildet sein. Er setzt sich aus dem 2., 3. und 4. Visceralbogen zusammen und unterstützt den Mundboden, die Zunge sowie den Pharynx. Das Corpus hyoidei besteht aus einer dorsal konkav gewölbten Platte, in der die Trachea eingebettet ist (Abb. 6 , Abb. 8 und Abb. 9). Diese Rinne wird als Sulcus tracheae bezeichnet (Fürbringer, 1922). Das Corpus hyoidei ist cranial in einen kurzen dünnen Fortsatz ausgezogen, den Processus lingualis, der ebenso wie die Zunge reduziert angelegt ist. Dieser Fortsatz ist bei beiden Schildkrötenarten knorpelig angelegt. Im vorderen Teil des Corpus hyoidei befindet sich ein Foramen (Fenestra hyoidei), welches durch eine Membran verschlossen ist. Im hinteren Abschnitt verjüngt sich der Hyoidkörper und läuft in zwei posteriore Ausläufe aus. Seitlich am Hyoidkörper sind drei Fortsätze zu finden, die als Processus laterales anterior, intermedius und posterior bezeichnet werden, an denen die drei Paar Hyoidhörner ansetzen. Lateral der geschlossenen Fensterbildung ist das erste Hyoidhorn, Cornu hyale, zu finden, das stark reduziert und knorpelig ausgebildet ist. Caudal davon ist das zweite, meist längste Hyoidhorn, Cornu branchiale I, mit einem Gelenk mit dem Corpus hyoidei verbunden. Bei *S. odoratus* ist dieses zweite Horn stark ossifiziert, hat einen runden Durchmesser und erstreckt sich zuerst nach posterio-lateral, um danach Richtung dorso-medial zu ziehen (Abb. 7). Das dritte Hyoidhorn setzt an den posterioren Ausläufen des Corpus hyoidei an und ist etwas kürzer als das Cornu branchiale I. Es verläuft zunächst Richtung caudal und wölbt sich am Ende nach dorsal. Bei *E. orbicularis* ist dieses Hyoidhorn in der Mitte leicht abgeflacht, wohingegen bei *S. odoratus* eine extreme Verbreiterung

zu finden ist. Am Ende des Cornu branchiale I bzw. II befindet sich das Epibranchiale I bzw. II, das stets knorpelig bleibt.

Durch die CT-Aufnahmen des Kopfes von *S. odoratus* ist deutlich zu sehen, dass nur das zweite Hyoidhorn, sprich das Cornu branchiale I, verknöchert vorliegt, wohingegen das dritte Hyoidhorn, Cornu branchiale II, knorpelig angelegt bleibt. Bei *E. orbicularis* sind Cornu branchiale I und II stark ossifiziert.

Hypoglossum

Das Hypoglossum stellt innerhalb des Tierreichs eine Eigenheit der Schildkröten dar und befindet sich ventral des Corpus hyoidei, wobei der rostrale Teil den Hyoidkörper überragt und den Mundboden unterstützt (vergl. Abb. 7 - Abb. 10). Es besteht aus einer knorpeligen Scheibe, die durch Bindegewebe mit dem Hypoglossum verbunden ist und fast den gesamten Teil des Mundbodens zwischen den Unterkieferschenkeln einnimmt.

Bei *S. odoratus* hat das Hypoglossum eine ovale Form, die ab der Mitte nach cranial spitz ausläuft. *E. orbicularis* hingegen besitzt ein fast rundes, länglich ausgezogenes Hypoglossum.

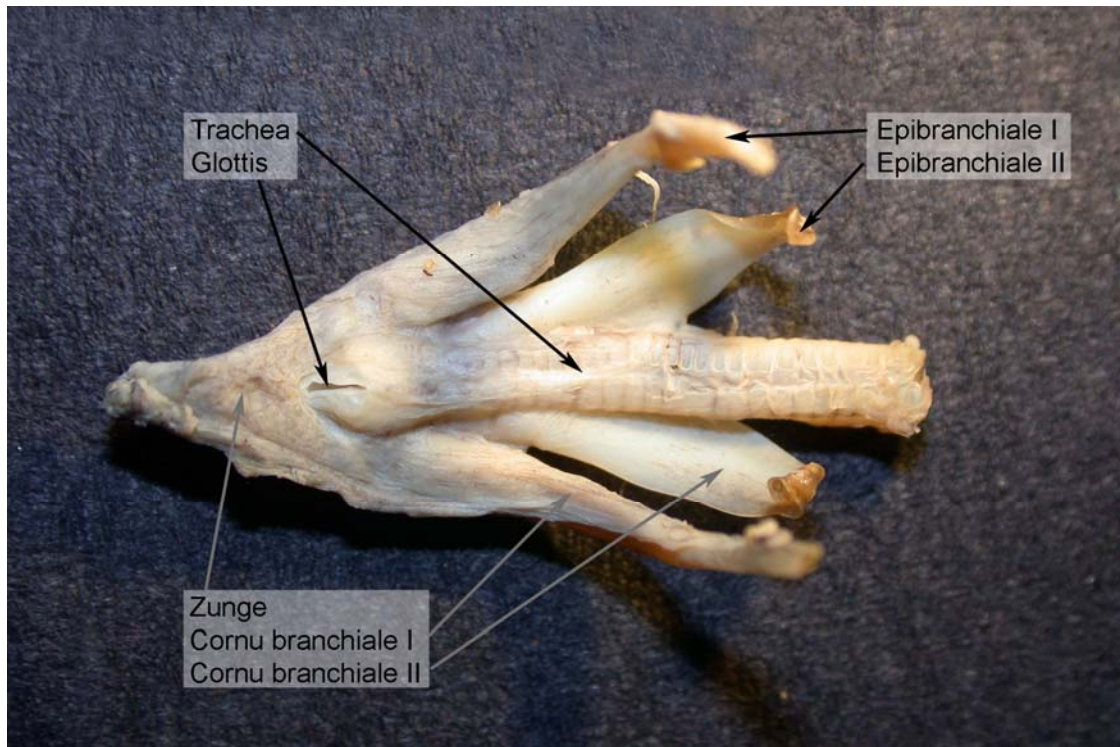


Abb. 6: Dorsale Ansicht des Hyoidapparats mit anterioren Teilen der Trachea inklusive Glottis und Zunge von *S. odoratus*

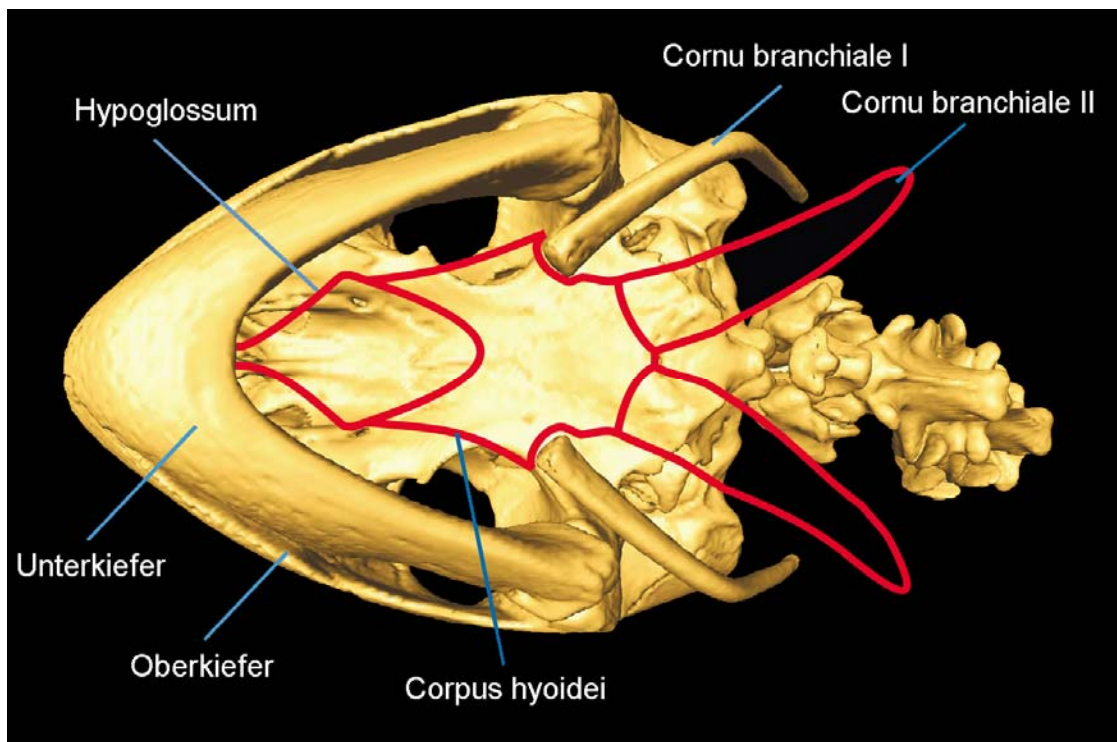


Abb. 7: CT-Aufnahme. Ventrale Ansicht der verknöcherten Teile des Hyoidapparats von *S. odoratus*. Knorpelige Elemente des Hyoidapparats sowie des Hypoglossums wurden graphisch in die Aufnahme eingefügt.

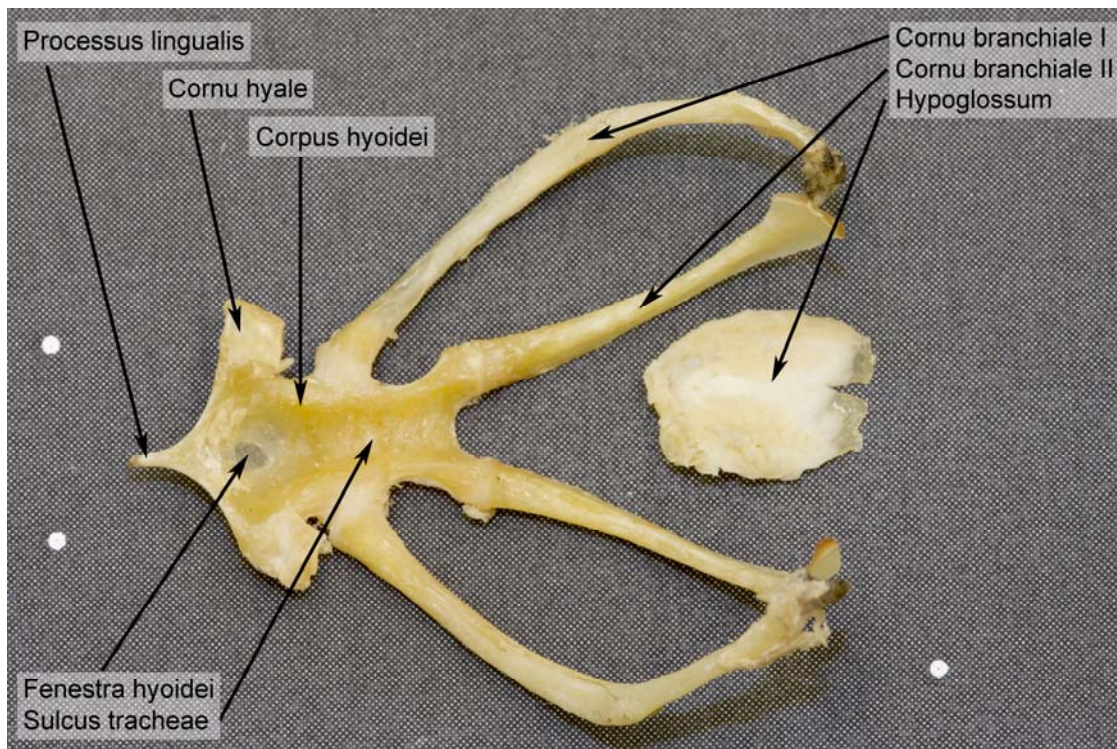


Abb. 8: Dorsale Ansicht des Hyoidapparats und des Hypoglossums von *E. orbicularis*. Der Abstand zwischen den zwei senkrecht gelegenen Punkten beträgt 1 cm.

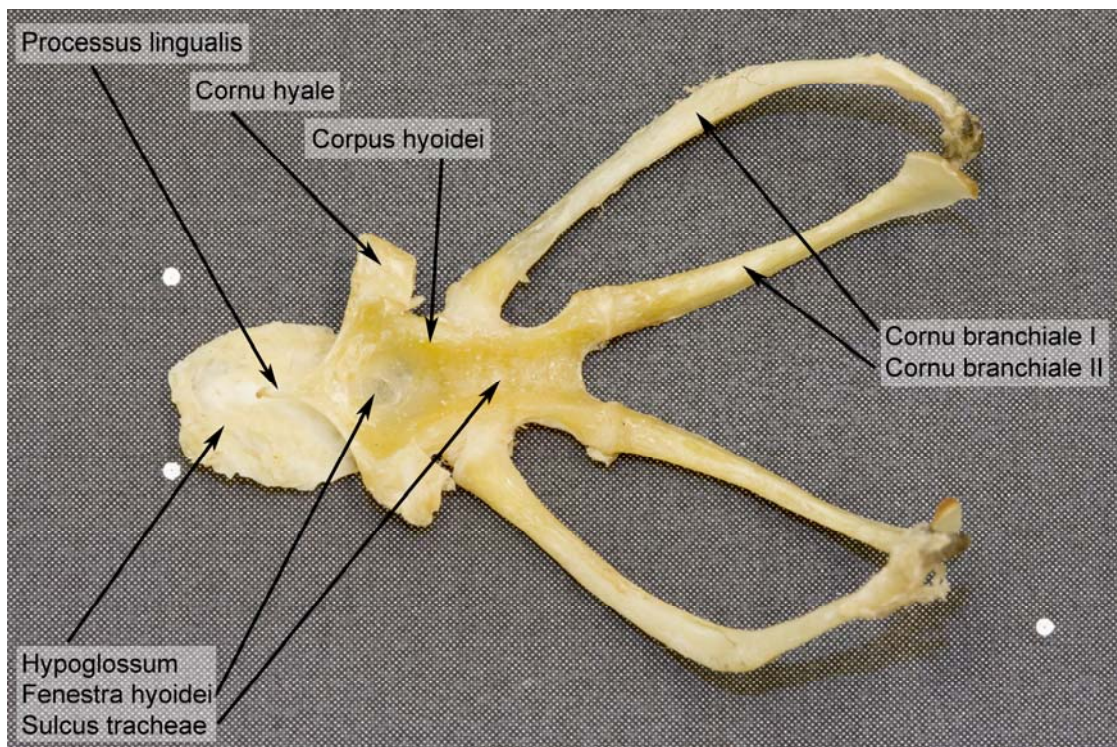


Abb. 9: Dorsale Ansicht des Hyoidapparats und des Hypoglossums von *E. orbicularis* in anatomisch richtiger Lage. Der Abstand zwischen den zwei senkrecht gelegenen Punkten beträgt 1 cm.

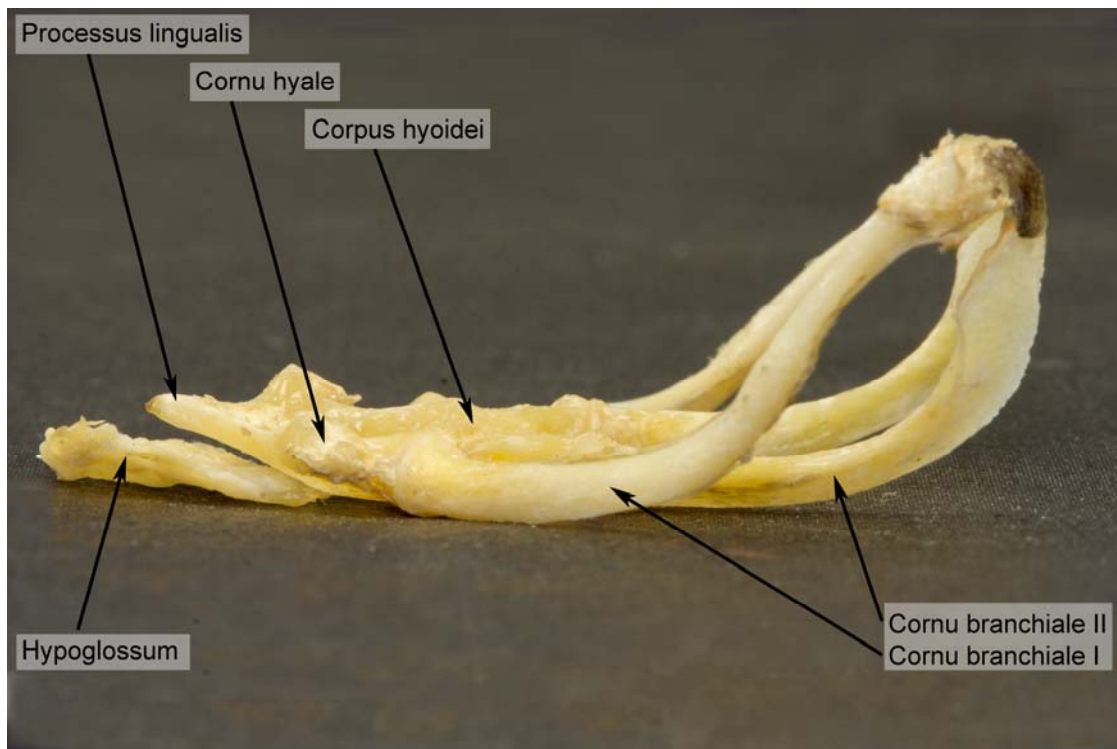


Abb. 10: Laterale Ansicht des Hyoidapparats und des Hypoglossums von *E. orbicularis* in anatomisch richtiger Lage.

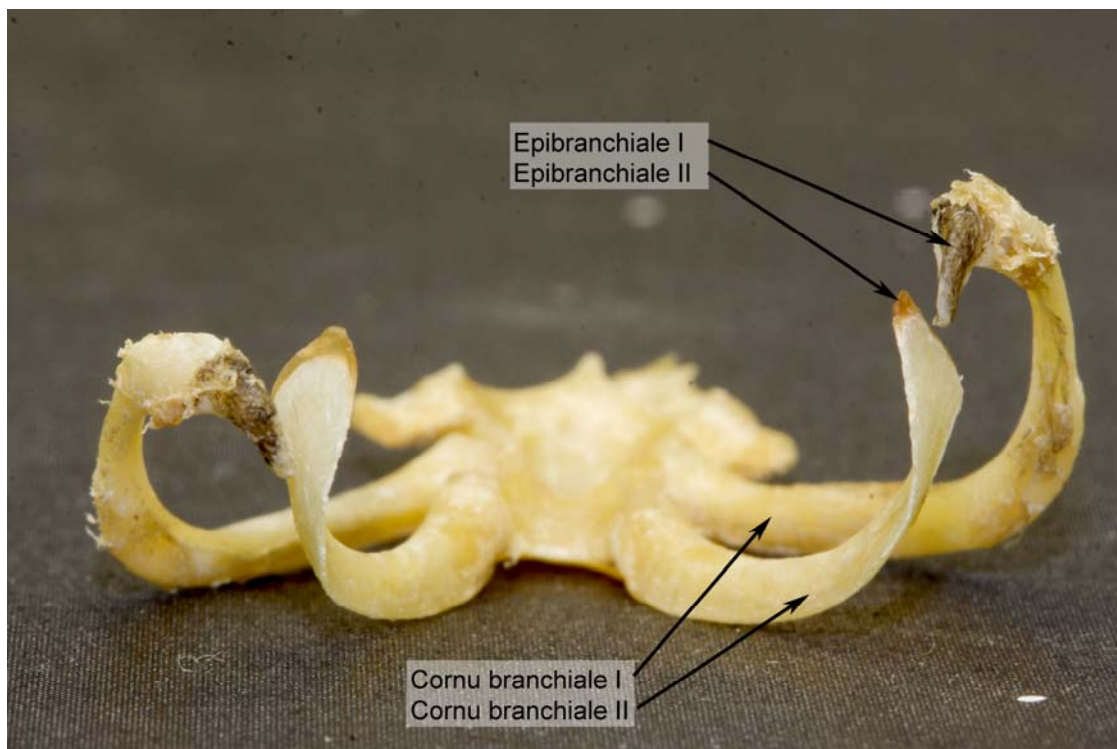


Abb. 11: Ansicht des Hyoidapparats von posterior nach anterior von *E. orbicularis* in anatomisch richtiger Lage.

3.1.3. Viscerale Kiefermuskulatur

Musculus adductor mandibulae externus

Der *Musculus adductor mandibulae externus* unterteilt sich in drei Muskelanteile: die Pars superficialis, die den lateralen Teil der Temporalgrube ausfüllt, die Pars profunda, die medial gelegen ist und die als Hauptmasse des Muskel den meisten Platz in Anspruch nimmt sowie die Pars media, die unterhalb der ersten beiden Muskeln gelegen die untere Temporalgrube ausfüllt (vergl. Abb. 2 - Abb. 5). Alle drei Teile besitzen eine gemeinsame Sehne („Binnensehne“), die ihren Ursprung am Processus coronoideus hat, über den Processus trochlearis umgeleitet wird und in die obere Temporalgrube zieht (Abb. 12). Durch die gefiederte Struktur des Muskels in der oberen Temporalgrube sind die Muskelfasern, die zur Sehne ziehen, relativ kurz. Im unteren Teil der Temporalgrube wird die Binnensehne breiter und erlaubt so, die Kontraktionskraft aller drei Muskelanteile auf den Unterkiefer zu übertragen. Durch den abgeflachten Schädel muss der Adduktormuskel über den Processus trochlearis umgelenkt werden, wobei dieser Mechanismus durch die Cartilago transiliens unterstützt wird. Dieser Knorpel ist in die Binnensehne eingebettet und gleitet bei Kontraktion des Muskels über den Processus trochlearis, der von einer Knorpelschicht überzogen ist. Diese Vorrichtung erlaubt der Sehne das reibungslose Gleiten und lenkt gleichzeitig die Zugrichtung des Muskels um.

Bei *S. odoratus* kommt durch die Rückversetzung der Kiefer die Muskelansatzstelle des *M. adductor mandibulae externus* am Unterkiefer fast vertikal über das anteriore Ende der Temporalgrube zu liegen, wodurch die Kraftübertragung bei Kontraktion enorm vergrößert wird. Diese verbesserte Kraftübertragung basiert auf der Kompaktheit des Schädels dieser Schildkrötenart.

Für die Effizienz des Zubeißens müssen drei Adduktoren zusammenspielen, die alle ihren Ansatz am Unterkiefer aufweisen. Zum einen der *Musculus adductor mandibulae externus*, der die größte Zugkraft aufweisen kann. Zum anderen der *Musculus adductor mandibulae posterior*, der vom Unterkiefer vertikal wegzieht und für die Hebung des Unterkiefers verantwortlich ist, und der *Musculus pterygoideus*, der postero-lateral am Unterkiefer ansetzt und nach antero-medial zieht.

Als Antagonist zu den Kieferadduktoren setzt der *Musculus depressor mandibulae* am caudalen Ende des Unterkiefers an und findet seinen Ursprung am dorsal gelegenen Squamosum (Abb. 4 und Abb. 5). Kontrahiert sich dieser Muskel, so wird der Unterkiefer geöffnet.

Musculus intermandibularis

Zwischen den Unterkiefern bedeckt durch das Integument liegt ein flach anliegender Muskel, *Musculus intermandibularis*, der den Mundboden unterstützt. Die Muskelfasern ziehen von lateral zur Mitte, wo sie eine bindegewebige Medianraphe bilden. In Höhe des Kiefergelenks schließt dieser Muskel direkt an den *Constrictor colli* an. Die Grenze zwischen den beiden Muskeln bezeichnet man als *Raphe transversalis* (Abb. 13).

Musculus geniohyoideus

Dorsal über dem *Musculus intermandibularis* liegt der *Musculus geniohyoideus*, der den cranialen Teil des *Corpus hyoidei* mit dem Unterkiefer verbindet. Dieser Muskel unterstützt das Anheben des Hyoids nach Retraktion und unterstützt ebenfalls den Mundboden.

Musculus coracohyoideus

Für die Retraktion des Hyoids ist der ventral verlaufende Musculus coracohyoideus verantwortlich, der bei Kontraktion das Hyoid Richtung posterior zieht. Er hat seinen Ursprung am Os coracoideus und setzt am Corpus hyoidei, sowie am Cornu branchiale I und II an.

Musculus branchiomandibularis

Den Musculus coracohyoideus unterstützend wirkt der Musculus branchiomandibularis, der vom Cornu branchiale I zum caudalen Ende des Unterkiefers zieht. Durch scheidenartige Ansatzstellen am Cornu branchiale I wird bei Kontraktion der gesamte Hyoidkomplex nach ventral abgesenkt.

Musculus constrictor colli

Der Musculus constrictor colli schließt caudo-ventral an den Musculus intermandibularis, bedeckt den Musculus depressor mandibulare und fügt sich im Halsbereich zu einer Ringmuskulatur zusammen. Dieser Muskel ist durch peristaltisch koordinierte Kontraktionen für den Vorgang des „pharyngeal packing“ und des „swallowing“ zuständig.

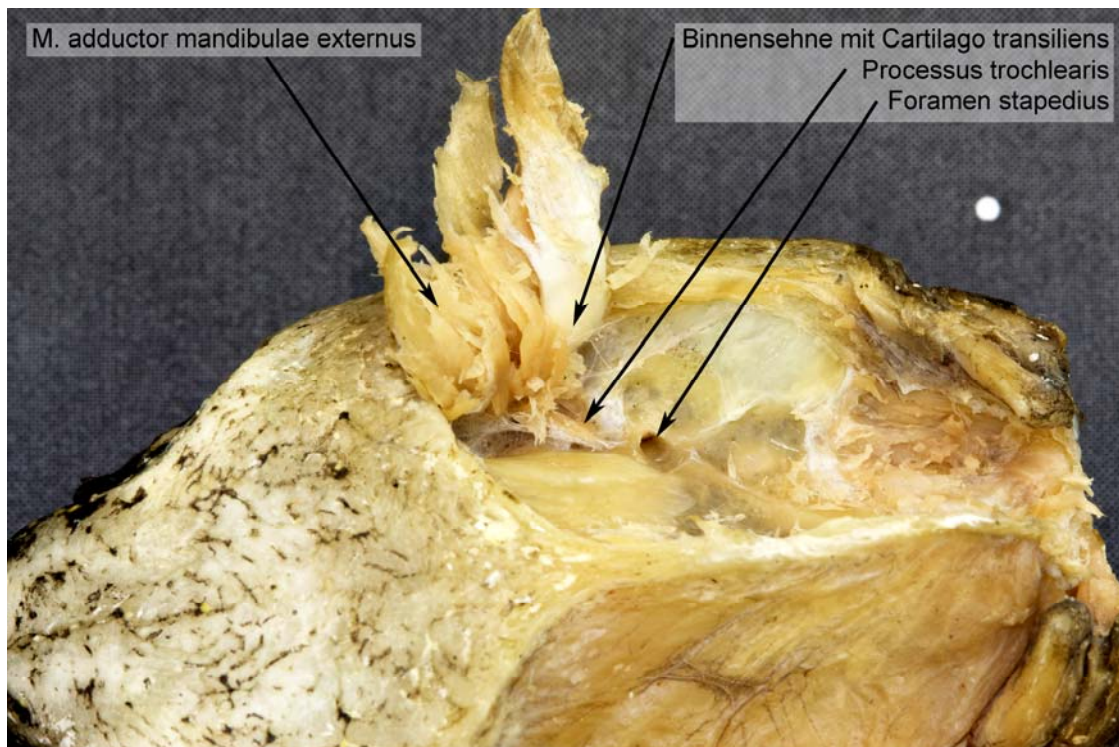


Abb. 12: Dorsale Ansicht des Schädels von *E. orbicularis*. Der M. adductor mandibulae externus wurde teilweise herauspräpariert und die Binnensehne inklusive Cartilago transiliens sind freigelegt dargestellt.

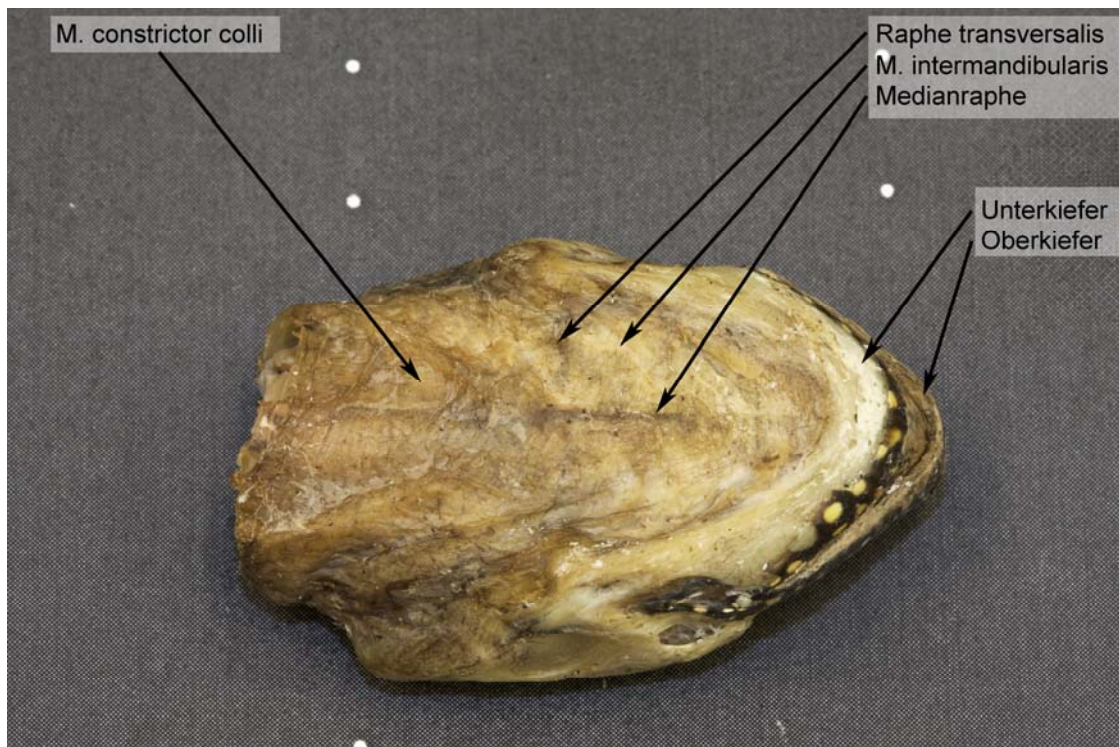


Abb. 13: Ventralsicht des Kopfes von *E. orbicularis*. Der Abstand zwischen den zwei senkrecht gelegenen Punkten beträgt 1 cm.

3.1.4. Zunge

Die Zunge von aquatischen Schildkröten ist umso kleiner, je größer der Hyoidkomplex ausgebildet ist. Aufgrund des Einsaugmechanismus unter Wasser wäre eine große Zunge hinderlich, da der Wasserfluss ins Innere des Pharynx gehemmt bzw. behindert werden könnte. Eine große Zunge würde im Pharynx viel Platz wegnehmen, der für die Aufrechterhaltung des Sogs und für die Funktion des Pharynx als temporären Wasserspeicher notwendig ist.

Die Zunge von *S. odoratus* ist klein ausgebildet, weist aber viele Papillen auf, die zur Oberflächenvergrößerungen dienen. Es wird angenommen, dass diese Oberflächenvergrößerung die Sauerstoffaufnahme unter Wasser stark begünstigt (Heiss et al., eingereichte Arbeit).

E. orbicularis hingegen besitzt eine etwas voluminösere Zunge, die jedoch wesentlich glatter in ihrer Oberflächenstruktur ist.

3.2. Kinematik/Filmauswertung

3.2.1. Allgemeine Phasen

Nach Schwenk (2000a) kann der gesamte Nahrungsaufnahmemechanismus in mehrere Phasen unterteilt werden: „prey capture“, „prey transport“, „pharyngeal packing“, „swallowing“.

„Prey capture“

Bei der „prey capture“ wird die Nahrung von der Schildkröte entweder mit den Kiefern gepackt und fixiert („prey capture by jaw prehension“) oder sie wird gleich durch Absenkung des Hyoidkomplexes in den Pharynx gesaugt („suction feeding“). Diese Phase beginnt mit der Annäherung der Schildkröte an das Nahrungsstück.

“Prey transport” bzw. Manipulation (“prey processing”)

Beim Transport wird die Nahrung, die zwischen den Kiefern fixiert ist, durch erneutes Absenken des Hyoids und den dadurch entstandenen Sog weiter in den oropharyngealen Raum gesaugt („inertial suction“ bzw. „inertial feeding“). In Abhängigkeit mit der Größe und Lage des Beutestücks zwischen den Kiefern wird dieses durch mehrere Manipulationen gedreht bzw. zerdrückt, bis die optimale Position zum Einsaugen gefunden ist.

„Pharyngeal Packing“

Während dieser Phase befindet sich die Nahrung bereits im Oesophagus hinter der Glottis. Das Beutestück wird durch periodische Kontraktionen des M. constrictor colli

zu einem Bolus komprimiert. Während dieser Phase ist kein Anheben des Hyoidkomplexes zu beobachten.

„Swallowing“

Ist der Bolus gebildet, kontrahiert sich die Halsmuskulatur erneut, jedoch in peristaltischen Bewegungen, bei denen die Nahrung im Oesophagus Richtung posterior zum Magen gedrückt wird. Der Hals der Schildkröte wird dabei ausgestreckt, um das Schlucken zu erleichtern. In dieser Phase wird das Hyoid wieder in seine antero-dorsale Ausgangsposition gebracht.

3.2.2. Bewegungsanalyse

Pro Art wurde je ein Film ausgewählt, der die einzelnen Abschnitte der Fressphasen gut darstellt und stellvertretend für die anderen Individuen als Beispiel gelten soll. Je fünf Bilder zeigen die wesentlichen Vorgänge der Nahrungsaufnahme des Fischstücks.

Sternotherus odoratus

“Prey capture by jaw prehension”

Die ersten fünf Bilder der Nahrungsaufnahme von *S. odoratus* zeigen die Annäherung an ein Fischstück und den Beutefang („prey capture“) (Abb. 14 a-e).

a) Im ersten Bild ist der „Zeitpunkt Null“ zu sehen, bei dem die Schildkröte sich auf den Beutefang vorbereitet. Die Kiefer sind geschlossen, der Hyoidkomplex befindet sich in seiner antero-dorsalsten Position. Der Hals ist leicht gestreckt. Während dieser Phase herrschen vorwiegend langsame Bewegungen vor.

b) Im nächsten Bild sind 0,61 Sekunden seit dem „Zeitpunkt Null“ vergangen (305. Bild der Filmsequenz). Die Kiefer sind leicht geöffnet, der Hyoidkomplex befindet sich nach wie vor in seiner antero-dorsalsten Position. Die Schildkröte nähert sich langsam an und schiebt dabei den Kopf leicht über das Beutestück. Die bei diesen Tieren relativ klein ausgebildete Zunge ist in dieser Phase gut zu erkennen (Pfeil).

c) Im 415. Bild, also 0,83 Sekunden nach dem ersten Bild der Filmsequenz, wird die maximale Maulöffnung erreicht. Durch das rasche Öffnen der Kiefer wird die Mundhöhle stark erweitert. Der dabei erzeugte Sog nach Innen kompensiert somit die bei der Annäherung entstandene Bugwelle („compensatory suction“). Durch die

geringe Geschwindigkeit der Annäherung reicht diese Raumerweiterung aus, um eine Bugwelle auszugleichen. Somit kann das Hyoid in seiner anterioren Position verbleiben. Der an die Beute stoßende Unterkiefer schiebt das Fischstück ein wenig von der Schildkröte weg. Der Kopf wird somit weiter nach vorne und über die Beute gestreckt. Die Zunge ist nach wie vor zu sehen.

d) 0,888 Sekunden nach dem „Zeitpunkt Null“ (444. Bild) werden die Kiefer um das Fischstück geschlossen, wobei der Kopf Richtung Beute geneigt wird. Das Hyoid wurde bereits bis zu seinem ventralsten Punkt gesenkt, um den oropharyngealen Raum weiter zu vergrößern und das Beutestück anzusaugen. Wiederum ist die Zunge zu erkennen, die durch das weitere Absenken des Hyoidkomplexes nach posterior gezogen wird.

e) Bereits 0,984 Sekunden (492. Bild der Filmsequenz) nach dem „Zeitpunkt Null“ ist die Beute zwischen den Kiefern fixiert und wird von der Schildkröte näher an sich herangezogen. Das sich im oropharyngealen Raum befindliche eingesaugte Wasser wird nun langsam durch die leicht geöffneten Kiefer ausgestoßen, wobei das Beutestück weiterhin zwischen diesen fixiert bleibt. Dies geschieht durch Protraktion der Hyoidmuskulatur und der daraus resultierenden Anhebung des Hyoids. Der Kopf wird weiter zurückgezogen, und das Fischstück dadurch näher zum Körper gebracht.

Der gesamte Vorgang des Beutefangs („prey capture by jaw prehension“) dauert in dieser Filmsequenz 0,984 Sekunden.

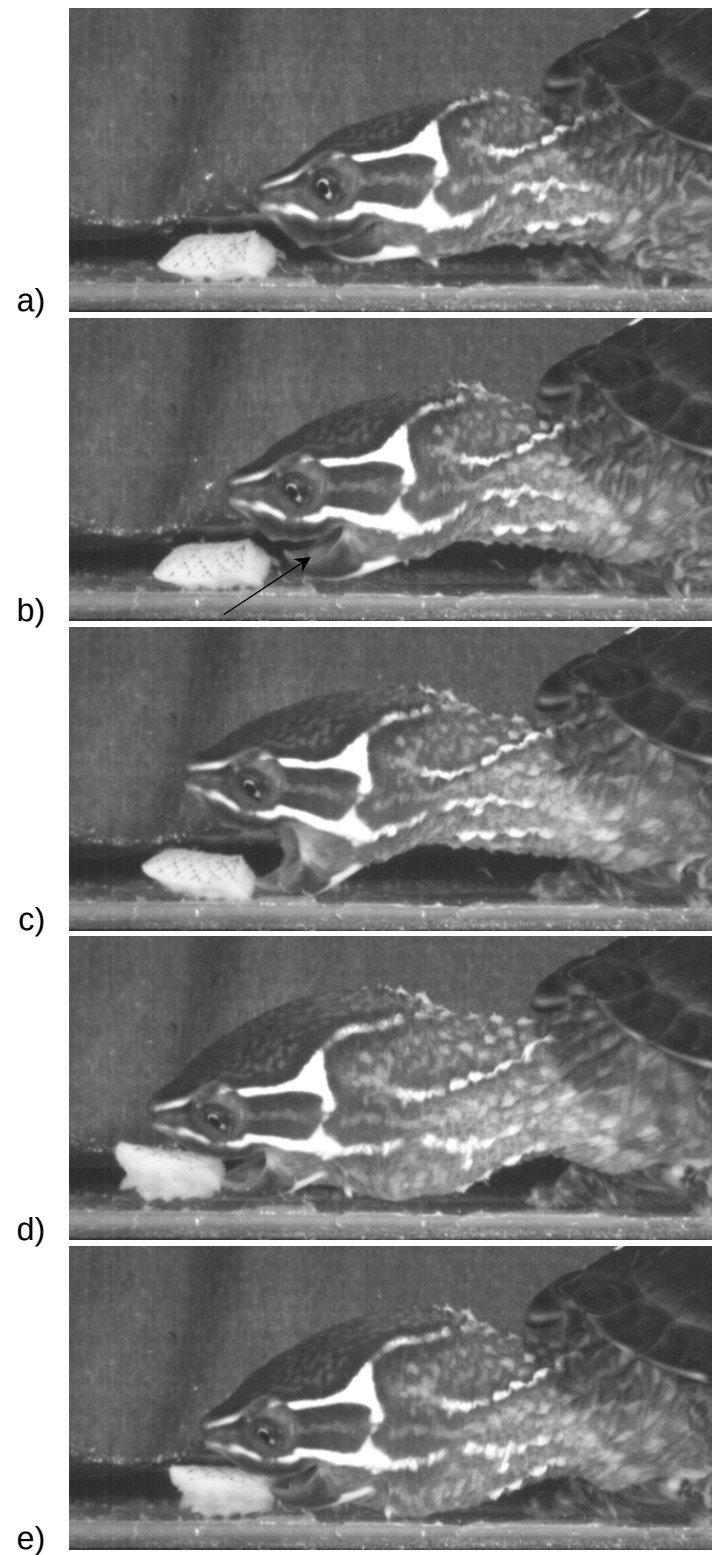


Abb. 14: Der Vorgang der „prey capture by jaw prehension“ von *S. odoratus* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht.

„Prey transport“ („inertial suction“)

Der Transport der Nahrung kann auf verschiedene Weise erfolgen. Zum einen wird die Beute mit den Kiefern gepackt und so lange gedreht bzw. mechanisch bearbeitet, bis sie eine gute Position und Größe zum Schlucken hat (Abb. 15 a-e). Ist dieses Nahrungsstück zu groß zum Schlucken, so wird mit den Kiefern ein Stück abgebissen oder abgerissen, indem die Beute mit den Beinen festgehalten bzw. weggedrückt wird.

a) Im ersten Bild des Transportzyklus (652. Bild der Filmsequenz; 1,304 Sekunden nach dem „Zeitpunkt Null“) wird das eingesaugte Wasser durch die Maulöffnung wieder ausgestoßen, indem der Hyoidkomplex protrahiert wird. Die Zunge, die ja mit dem gesamten Hyoidkomplex zusammenhängt, ist nun wieder ganz antero-dorsal zu finden.

b) Bereits 0,04 Sekunden danach (672. Bild) wird das Maul blitzartig aufgerissen und der Kopf über das Beutestück gebracht. Der oropharyngeale Raum wird durch Absenkung des Mundbodens vergrößert. Durch diesen Sog wird das Fischstück in seiner Position gehalten. Deutlich zu sehen ist die Zunge, die durch diese Kontraktion nach posterior gezogen wird.

c) Im 679. Bild (entspricht 1,358 Sekunden nach Beginn der Nahrungsaufnahme hat die Hyoidabsenkung bereits eingesetzt und man kann die Basis des Cornu branchiale II als ventralsten Punkt des Hyoidkomplexes gut erkennen (Pfeil). An diesem Punkt ist die Hyoidausdehnung am größten. Der Vorgang, bei dem die Beute durch den Sog einer schnellen Vergrößerung des oropharyngealen Raumes in Verbindung mit einer nach vorne gerichteten Kopfbewegung eingesaugt wird, wird als „inertial suction“ bezeichnet. Das Beutestück wird nun mit dem einströmenden Wasser eingesaugt, wobei der Kopf noch immer die nach vorne gerichtete

Bewegung vollführt, um das Futter schnellstmöglich und sicher in die Mundhöhle zu befördern.

d) Bereits 0,012 Sekunden später (685. Bild) ist das Fischstück vollständig in die Mundhöhle eingesaugt und das Maul beginnt sich zu schließen. Gleichzeitig wird der oropharyngeale Raum noch weiter ausgedehnt, indem das Hyoid bis zum maximalen Punkt abgesenkt wird. Der starke Unterdruck, der somit in der Mundhöhle erzeugt wird, befördert das Fischstück noch weiter nach hinten in die Mundhöhle. Durch diese Absenkung des Hyoids wird Wasser eingesaugt, wobei die lockere Halsmuskulatur eine Dehnung erlaubt, sodass sich der Oesophagus mit dem nachströmenden Wasser füllen kann, um die Saugwirkung aufrecht zu erhalten. Der Kopf hat sich im Vergleich zum vorigen Bild kaum bewegt, d.h. die Beute wurde größtenteils durch die Sogwirkung in die Mundhöhle befördert.

e) Nach 1,404 Sekunden nach dem Beginn der Filmsequenz (entspricht dem 702. Bild) ist das Fischstück bereits nicht mehr zu sehen. Die Kiefer werden weiter geschlossen, sodass ein mögliches lebendes Futterstück nicht durch die Maulöffnung entfliehen kann. Die Hyoidausdehnung hingegen ist nach wie vor sehr stark ausgeprägt, was darauf schließen lässt, dass das eingesaugte Wasser noch nicht über die Maulöffnung ausgestoßen wird.

Der Kopf wird in dieser Einsaugphase sehr konstant in einer Position gehalten. Dieser Transport dauert insgesamt 0,1 Sekunden und beinhaltet den gesamten Prozess der „inertial suction“.

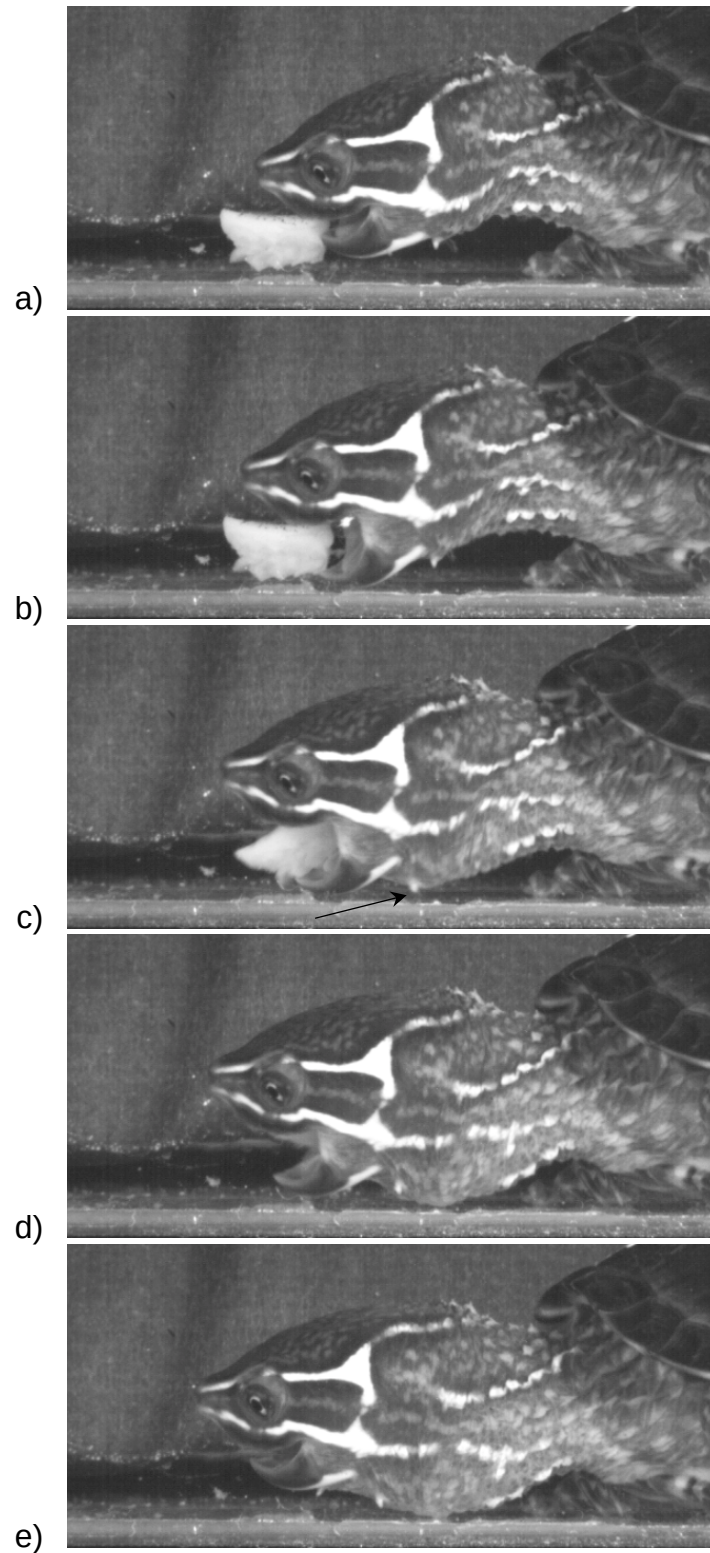


Abb. 15: Der Vorgang des „prey transport“ („inertial suction“) von *S. odoratus* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht. Der Pfeil zeigt die Basis des Cornu branchiale II.

„Pharyngeal packing“ und „swallowing“

Beim „pharyngeal packing“ wird das bereits eingesaugte Nahrungsstück durch Kontraktionen des M. intermandibularis und der ringförmigen Halsmuskulatur (M. constrictor colli) im Oesophagus zum Bolus komprimiert, der schlussendlich dann geschluckt wird (Abb. 16 a-e). Bei diesem Vorgang ist ein Anheben des Hyoidkomplexes zu beobachten, wobei die Nahrung direkt hinter der Glottis liegen bleibt und dort durch Muskelkontraktionen zusammengedrückt wird.

Beim Schlucken wird vor allem der M. constrictor colli aktiv, der durch zeitlich abgestimmte (peristaltische) Kontraktionen den Bolus durch den Oesophagus Richtung Magen schiebt.

In den nächsten Filmausschnitten soll der Vorgang des Schluckens verdeutlicht werden.

a) Im ersten Bild (1116. Bild; 2,232 Sekunden nach dem „Zeitpunkt Null“) ist das Hyoid leicht abgesenkt, wobei der Oropharyngealraum immer noch stark erweitert ist. Das überflüssige Wasser wird durch die leicht geöffneten Kiefer ausgestoßen. Das Nahrungsstück befindet sich direkt hinter der Glottis und wird zum Schlucken vorbereitet.

b) Bereits 0,358 Sekunden später (1295. Bild) ist das Wasser fast vollständig ausgestoßen, der Sitz der Nahrung ist gut zu erkennen (Pfeil). Durch Kontraktionen des M. intermandibularis wird das Hyoid weiter angehoben, bis sich der gesamte Komplex wieder in seiner Ausgangslage befindet.

c) In der nächsten Bildsequenz (679. Bild; 2,784 Sekunden) ist der Mundboden bereits vollständig angehoben, es befindet sich kein überschüssiges Wasser mehr im oropharyngealen Raum. Durch Kontraktionen des anterioren Teils des M. constrictor colli wird die Nahrung nun Richtung posterior durch den Oesophagus transportiert.

d) Im 1609. Bild (3,218 Sekunden) ist zu sehen, wie der Bolus durch die Kontraktionen des *M. constrictor colli* immer weiter nach posterior gedrückt wird. Es besteht also eine zeitlich geregelte Abfolge von Kontraktionen der Halsmuskulatur, um die Nahrung immer weiter Richtung Magen zu befördern.

e) Das letzte Bild der Sequenz (2987. Bild; 5,974 Sekunden) zeigt das Ende des Schluckvorgangs. Der Bolus befindet sich nun nicht mehr im für uns sichtbaren Teil des Oesophagus. Die Halsmuskulatur ist nach wie vor kontrahiert und verhindert somit ein Zurückrutschen der Nahrung Richtung Pharynx.

In dieser Filmfrequenz ist der Vorgang des pharyngeal packing nicht ersichtlich, da das Beutestück durch das starke Einsaugen bereits sehr weit in den Pharynx befördert wurde und nur eine kleine komprimierende Bewegung zu sehen ist.

Der gesamte Vorgang des „swallowing“ und des „pharyngeal packing“ dauert 3,742 Sekunden und ist somit die längste Phase des Nahrungsaufnahmemechanismus.

Während der gesamten Phasen der Nahrungsaufnahme verharrt die Schildkröte immer am selben Platz. Der Beutefang („prey capture“), die Manipulationsphasen, „pharyngeal packing“ und der Schluckvorgang („swallowing“) werden nur durch die Beweglichkeit des Halses bzw. des Kopfes unterstützt. Der gesamte Vorgang der Nahrungsaufnahme dauert in diesem Film 5,974 Sekunden.

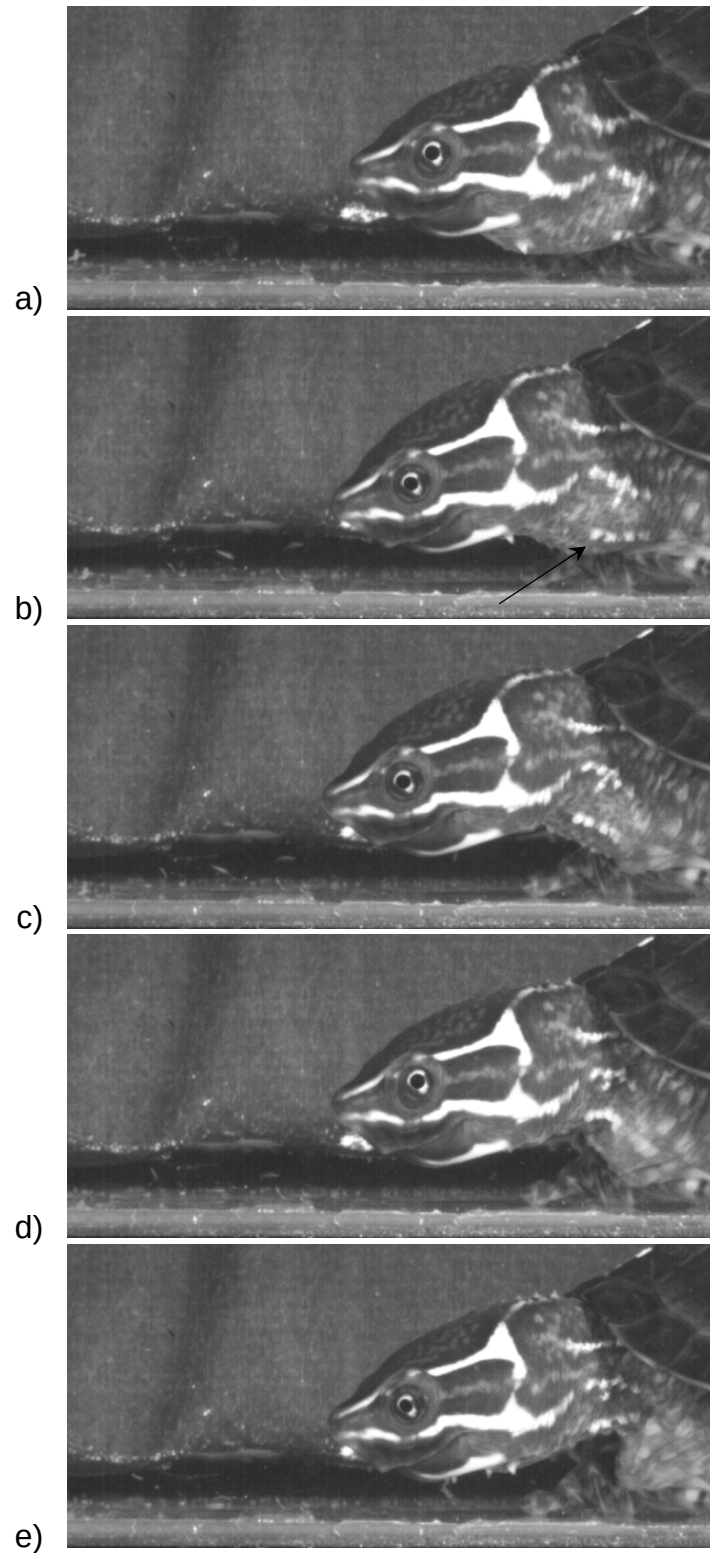


Abb. 16: Der Vorgang des „pharyngeal packing“ und des „swallowing“ von *S. odoratus* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht. Der Pfeil zeigt den Sitz der Nahrung an.

Emys orbicularis

“Prey capture by jaw prehension”

In den ersten fünf Bildern ist der Beutefang zu sehen, bei dem die Beute in erster Linie mit den Kiefern gepackt wird (Abb. 17 a-e). Die Hyoidabsenkung und die darauf basierende Sogwirkung soll das Wegdriften der Beute verhindern und passiert unterstützend.

a) Beim „Zeitpunkt Null“ ist die Schildkröte gerade in der Annäherung an das Fischstück. Die Kiefer sind noch geschlossen. Um eine Bugwelle zu vermeiden, nähert sich die Schildkröte nur durch sehr langsame Bewegungen an das Beutestück an. Der Hyoidkomplex befindet sich an seinem antero-dorsalsten Punkt.

b) 226 Bilder nach dem „Zeitpunkt Null“ (also nach 0,452 Sekunden) ist das Maul bereits halb geöffnet und die bei diesen Tieren sehr schwach entwickelte Zunge ist gut zu sehen (Pfeil), da sich auch das Hyoid noch in der Ausgangsposition befindet. Da sich das Tier in dieser Zeit nicht näher an die Beute angenähert, sondern nur das Maul geöffnet hat, kann in dieser Phase keine Bugwelle entstehen, die durch die Absenkung des Mundbodens kompensiert werden könnte.

c) Bereits im nächsten Bild (247. Bild; 0,494 Sekunden) ist das Maul maximal geöffnet. Die Zunge wird passiv mit dem Hyoidkomplex nach unten abgesenkt. Die Schildkröte nähert sich in dieser Phase durch Strecken des Halses der Beute an und schiebt die Kiefer um das Fischstück, um ein Wegdriften zu verhindern. Die Position des Fischstücks hat sich bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht verändert.

d) 0,01 Sekunden darauf (252. Bild) wird das Maul bereits über dem Beutestück platziert. Der Hyoidkomplex wird weiter abgesenkt, um den oropharyngealen Raum zu erweitern und den Sog ins Innere der Mundhöhle aufrecht zu erhalten.

Gleichzeitig wird der Hals noch weiter Richtung Beute gestreckt, um ein eventuelles Flüchten des Fisches zu verhindern.

f) Im letzten Bild (257. Bild; 0,514 Sekunden) wird das Fischstück bereits mit den Kiefern der Schildkröte fixiert, wobei noch immer eine Absenkung des Hyoids passiert. Die Beute wird somit nicht sofort in den oropharyngealen Raum eingesaugt, sondern vorerst mit den Kiefern gepackt. In dieser Phase erreicht die Ausdehnung des Hyoids sein Maximum.

In diesem Film von *E. orbicularis* dauert der gesamte Vorgang des „prey capture by jaw prehension“ 0,514 Sekunden. Dieser Vorgang inkludiert das Annähern an die Beute und den Beutefang.

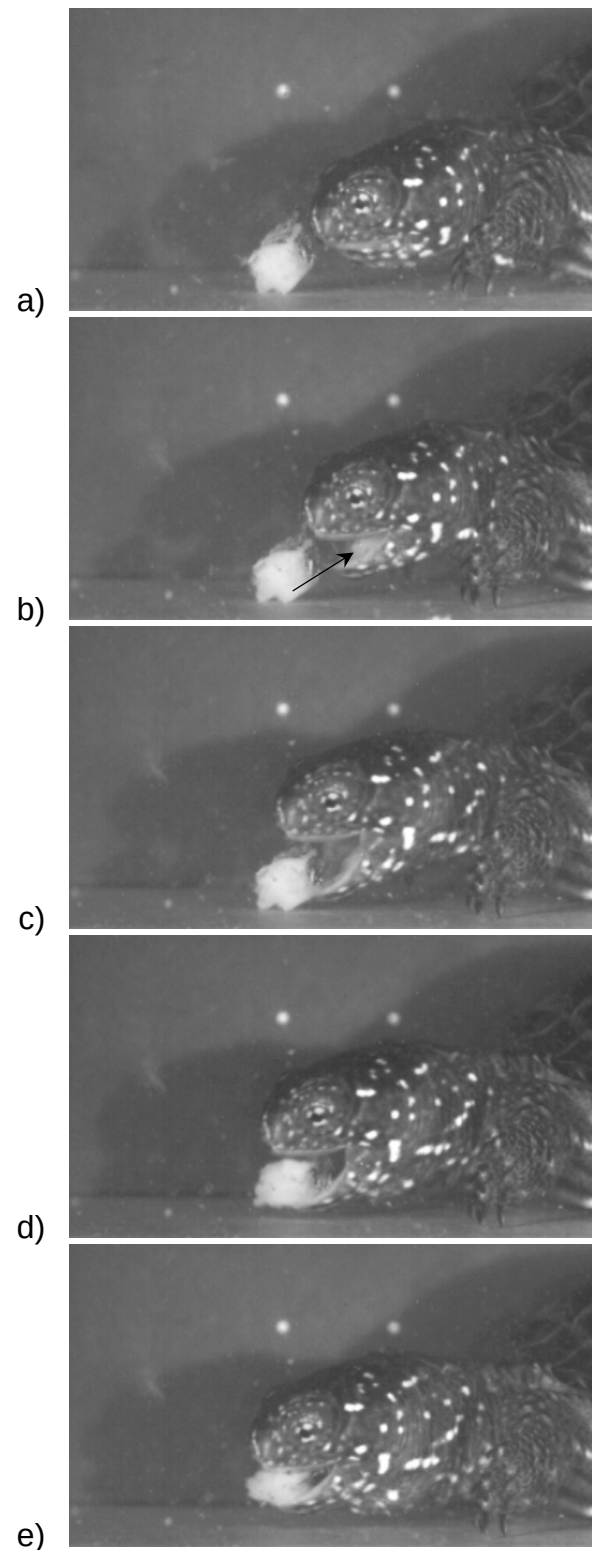


Abb. 17: Der Vorgang der „prey capture by jaw prehension“ von *E. orbicularis* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht. Der Pfeil zeigt auf die Zunge.

“Prey transport” und Manipulation (“prey processing”)

Beim Transport wird das Nahrungsstück in den oropharyngealen Raum befördert. Durch die Manipulationsphasen wird die Beute gedreht, zerkleinert bzw. so bearbeitet, dass diese zum Schlucken geeignet ist (Abb. 18 a-e).

a) Das erste der fünf Bilder (1302. Bild; 2,604 Sekunden nach dem „Zeitpunkt Null“) zeigt die Schildkröte mit der fixierten Beute zwischen den Kiefern. Das Hyoid ist nun maximal abgesenkt und der oropharyngeale Raum voll gefüllt mit dem beim Beutefang eingesaugten Wasser. Dieses überflüssige Wasser wird nun durch die leicht geöffneten Kiefer neben der Beute wieder herausgepresst, indem das Hyoid durch Kontraktionen des M. geniohyoideus und des M. branchiomandibularis protrahiert wird. Die beim Einsaugen des Wassers in den oropharyngealen Raum ausgedehnte Muskulatur des Halses (M. constrictor colli) wird nun kontrahiert, wodurch das Wasser aus der einzig möglichen Öffnung, nämlich dem Maul, hinaus gepresst wird.

b) Nach 0,276 Sekunden (1440. Bild) befindet sich der Hyoidkomplex bereits wieder in seiner Ruheposition, das gesamte eingesaugte Wasser ist durch die Mundöffnung nach außen gepresst worden. Die Kiefer werden wieder geöffnet, wobei das Nahrungsstück durch die nun sehr gut zu sehende Zunge (Pfeil) nach anterior gedrückt und dabei gleichzeitig gedreht wird. Aufgrund der Viskosität des Wassers und der dadurch auftretenden Trägheit bleibt die Nahrung für kurze Zeit in Position.

c) Im 1464. Bild (2,928 Sekunden) kann man bereits die Hyoidabsenkung beobachten, die durch den erzeugten Sog das durch die Trägheit im Wasser schwebende Beutestück wieder in Richtung Mundhöhle zieht („inertial suction“). Nun ist die Zunge nicht mehr sichtbar, da diese mit dem Hyoidkomplex über den

M. genioglossus verbunden ist und ebenfalls abgesenkt wird. Die Kiefer werden für diesen Vorgang noch ein Stück weit geöffnet, um den Sog zu verstärken, indem viel Wasser in kurzer Zeit eingesaugt und somit auch das Beutestück schnell wieder fixiert werden kann.

d) Ist das Fischstück wieder zwischen den Kiefern fixiert (1500. Bild; 3 Sekunden), werden die Muskeln kontrahiert und das Wasser wieder zwischen den Kiefern ausgestoßen. Die Beute wird nun in veränderter Lage als noch im ersten Bild der Sequenz zwischen den Kiefern fixiert und auch teilweise zusammengedrückt, um diese schluckfertig zu machen.

e) Im letzten Bild der Sequenz (1644. Bild; 3,288 Sekunden) wird der Rest des eingesaugten Wassers wieder ausgestoßen und die Beute bleibt zwischen den Kiefern fixiert.

Während der Nahrungsaufnahme kann es keine bis mehrere Manipulationsphasen geben, die immer dem gleichen Ablauf folgen. Das Beutestück wird hierbei mechanisch mit den Kiefern bearbeitet, bis es zum Schlucken geeignet ist und sich in der Richtigen Position dazu befindet. Die aquatisch lebenden Schildkröten machen sich hier die Trägheit der Nahrung im Wasser zunutze. Bei dieser Filmsequenz dauert der Vorgang der Manipulation 0,684 Sekunden und wird mehrmals durchgeführt, wobei nur ein Modulierungsvorgang zur Veranschaulichung dargestellt wird.

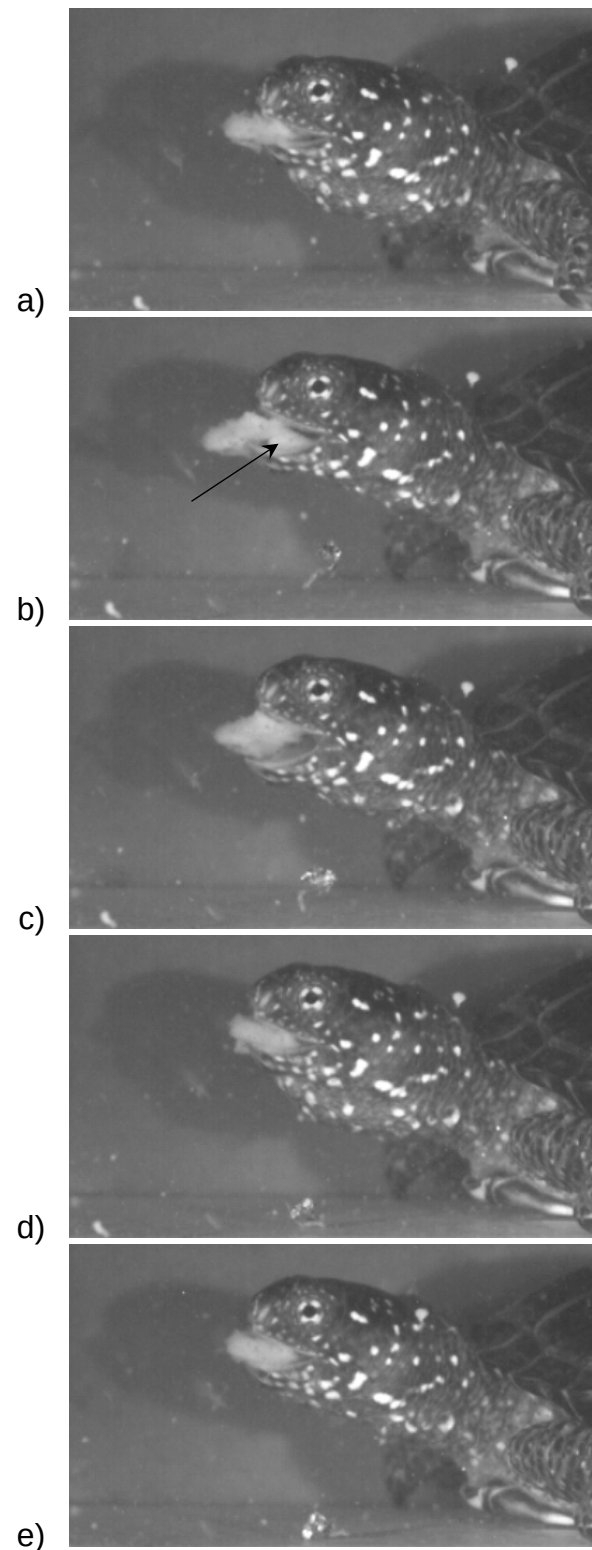


Abb. 18: Der Vorgang des „prey transport” und Manipulation („prey processing”) von *E. orbicularis* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht. Der Pfeil zeigt auf die Zunge.

„Transport“

In der Transportphase wird das Futterstück durch Sogwirkung aufgrund der raschen Absenkung des Hyoidkomplexes in den oropharyngealen Raum befördert (Abb. 19 a-e).

a) Das erste Bild (1644. Bild; 3,288 Sekunden nach den „Zeitpunkt Null“) zeigt die Schildkröte in einer statischen Phase, in der sie das Futterstück zwischen den Kiefern fixiert hält. Das Hyoid ist gänzlich protrahiert, das zuvor eingesaugte Wasser wurde bereits wieder durch die Maulöffnung ausgestoßen.

b) Im nächsten Bild (1682. Bild; 3,364 Sekunden) ist das Maul weit geöffnet, sodass das Futterstück frei im Wasser schweben kann. Nach den zuvor durchgeführten Manipulationsphasen, bei denen das Fischstück gedreht und mechanisch bearbeitet worden ist, ist dieses für den Schluckvorgang bereit. Der Hyoidkomplex ist an seinem antero-dorsalsten Punkt angelangt. Die damit eng verbundene Zunge wird dabei nach anterior gestreckt und berührt leicht die Beute

c) Bereits 0,018 Sekunden danach (1691. Bild) ist das Hyoid fast vollständig retrahiert, was eine enorm schnelle und effektive Vergrößerung des oropharyngealen Raums bedingt. Das Futterstück wird durch die starke Sogwirkung ins Innere des Pharynx gesaugt und gleichzeitig dazu beginnen sich die Kiefer wieder zu schließen. Um die Sogwirkung zu unterstützen, streckt die Schildkröte ihren Kopf Richtung Beute, schiebt diesen über das Fischstück und befördert es damit ins Innere des Mauls.

d) Im 1702. Bild (3,404 Sekunden) sind die Kiefer fast vollständig geschlossen und das Futterstück ist nicht mehr zu sehen. Der oropharyngeale Raum ist maximal ausgedehnt und voll gefüllt mit eingesaugtem Wasser und der Beute. In dieser

Phase ist der Wassersog nach innen nur noch sehr gering, da die Wasseraufnahmekapazität des Buccalraumes der Schildkröte erschöpft ist.

e) Bereits 0,164 Sekunden nach Beginn dieses Transports (1726. Bild) sind die Kiefer bis auf einen kleinen Spalt geschlossen, durch den nun das überflüssige eingesaugte Wasser wieder hinausgepresst wird. Dies geschieht durch ein Anheben des Mundbodens, und somit eine Protraktion des Hyoidkomplexes, sowie die Kontraktion der Halsmuskulatur (M. constrictor colli). Am Ende des Transports befindet sich die Nahrung im Pharynx bzw. im oropharyngealen Bereich, die Kiefer sind vollständig geschlossen und das gesamte Wasser ist durch die Kiefer ausgepresst worden.

In dieser Filmsequenz dauert der gesamte Vorgang des Transports des Fischstücks in den Pharynx bzw. in den oropharyngealen Raum 0,164 Sekunden. Während der gesamten Phase des Transports bleibt der Körper der Schildkröte weitgehend unbeweglich, die meisten Bewegungen finden im Kopfbereich (Kiefer, Hoidkomplex, Kopf- und Halsmuskulatur) statt.

In dieser Bildsequenz ist gut zu sehen, dass sich der orophayngeale Raum kontinuierlich von anterior nach posterior erweitert.

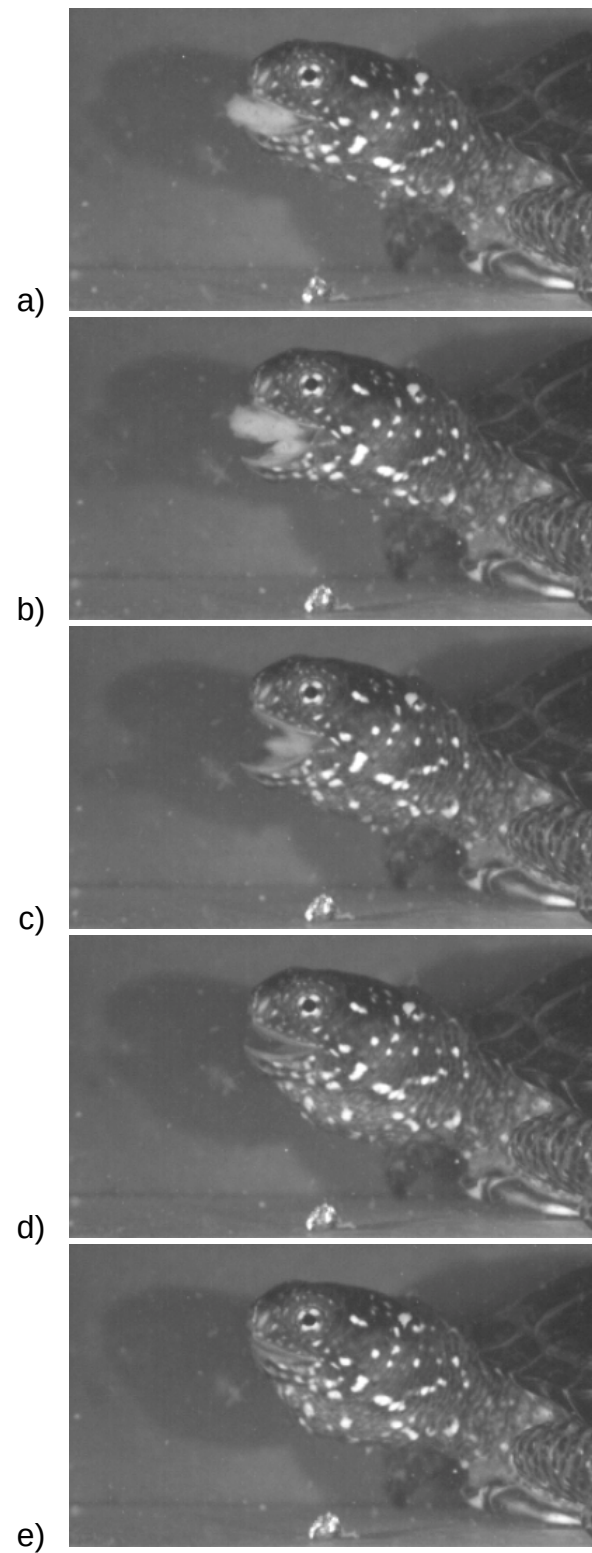


Abb. 19: Der Vorgang des „transport“ von *E. orbicularis* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht.

„Pharyngeal packing“ und „swallowing“

Der Vorgang des „pharyngeal packing“ dient, wie bereits bei *S. odoratus* beschrieben, dem Komprimieren der Nahrung im Oesophagus zum Bolus, der dadurch leichter geschluckt werden kann. Beim Schlucken („swallowing“) wird besonders die ringförmige Halsmuskulatur (*M. constrictor colli*) beansprucht, die diesen Bolus durch Kontraktion den Oesophagus Richtung Magen hinunterdrückt. Bei diesen Vorgängen werden zeitlich abgestimmte Kontraktionen von Muskeln des Kopf- und Halsbereichs tätig, die in den jeweiligen Filmausschnitten genauer beschrieben werden sollen (Abb. 20 a-e).

Der Vorgang des „pharyngeal packing“ ist in dieser Filmsequenz nicht zu sehen, da die Bewegungen der Halsmuskulatur sehr gering ausfallen und nicht in einer Bildreihe veranschaulicht werden können.

a) Das erste Bild dieser Sequenz (2495. Bild; 4,99 Sekunden) zeigt die Schildkröte am Ende der Transportphase beim Auspressen der letzten Wassermenge, die beim Transport eingesaugt wurde. Das Fischstück befindet sich bereits hinter der Glottis und wurde bereits durch Kontraktionen des *M. intermandibularis* (bzw. *M. interhyoideus*) und des *M. constrictor colli* zum Bolus komprimiert („pharyngeal packing“). In dieser Phase des Komprimierens ist eine Anhebung des Mundbodens (und somit auch eine der Zunge) zu beobachten, wobei das Hyoid nicht vollständig protrahiert wird. Auch ist eine mehrmalige Öffnung und Schließung der Kiefer zu beobachten, die während des „pharyngeal packing“ stattfindet.

b) Im nächsten Bild hat die Schildkröte kein überschüssiges Wasser mehr in der Mundhöhle, die Kiefer sind geschlossen und der Hyoidkomplex ist bereits in seine Ausgangsposition zurückgekehrt. Der Bolus im Oesophagus ist in diesem Bild sehr gut zu erkennen. Durch Beginn der Kontraktion der anterioren Muskulatur des

M. constrictor colli wird dieser nun weiter in Richtung Magen gedrückt, wodurch ein Zurückrutschen der Nahrung in den Pharynx verhindert wird. Beim Schlucken („swallowing“) hebt die Schildkröte den Kopf und streckt somit den Hals durch, was das Schlucken sehr vereinfacht bzw. erst möglich macht.

c) Im 2683. Bild (entspricht 5,366 Sekunden nach dem „Zeitpunkt Null“) ist der anteriore Teil des M. constrictor colli bereits maximal kontrahiert, wodurch die Nahrung noch weiter Richtung posterior geschoben wird. Die zeitlich geregelte Kontraktion der gesamten Halsmuskulatur von anterior nach posterior gewährleistet somit einen kontinuierlichen Druck auf den Bolus, der dadurch effektiv immer weiter den Oesophagus hinuntergedrückt wird.

d) Ein Großteil der anterior liegenden Muskulatur des Halses im 2732. Bild (5,464 Sekunden) ist bereits vollständig kontrahiert, die Nahrung hat den sichtbaren Teil des Oesophagus fast vollständig passiert. Der Kopf wird währenddessen immer weiter nach vorne gestreckt, was auch eine Streckung des Halses zur Folge hat.

e) Im letzten Bild der Filmsequenz (3142. Bild; 6,284 Sekunden) ist der sich abgezeichnete Hügel des Bolus im Oesophagus nicht mehr zu erkennen, da dieser sich schon im für uns nicht mehr sichtbaren Teil der Speiseröhre befindet. Der Schluckvorgang ist somit fast vollständig abgeschlossen. Die ringförmige Halsmuskulatur ist immer noch stark kontrahiert, um ein Zurückrutschen der Nahrung in den Pharynx zu verhindern. Ist der Bolus im Magen angelangt, wird die Halsmuskulatur wieder gelockert.

Die Sequenz des „pharyngeal packing“ und des „swallowings“ beträgt bei dieser Schildkröte in dieser Filmsequenz 1,294 Sekunden und stellt somit mit Abstand die längste Phase der Nahrungsaufnahme dar.

Der gesamte Vorgang der Nahrungsaufnahme dauert 6,284 Sekunden und ist daher nur geringfügig länger als jener von *S. odoratus*, der in der beschriebenen Filmsequenz nur 5,974 Sekunden dauert, obwohl es bei *E. orbicularis* mehrere Phasen zu beobachten gibt.

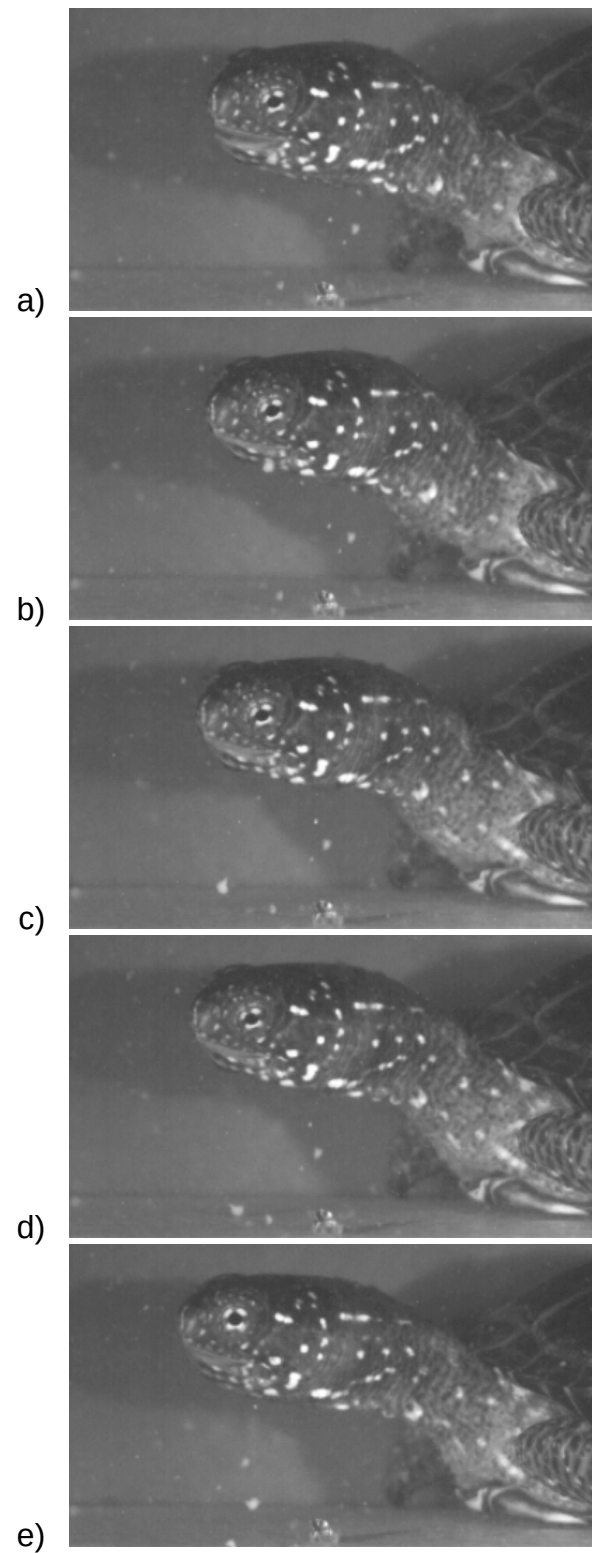


Abb. 20: Der Vorgang des „pharyngeal packing“ und „swallowing“ von *E. orbicularis* dargestellt in fünf Einzelbildern. Der Film wurde mit 500 Bildern/s gedreht.

3.2.3. Kinematische Profile

Anhand einer Excel-Tabelle angefertigte Grafiken sollen die einzelnen Bewegungsabläufe der Schildkröten bei der Nahrungsaufnahme veranschaulichen und besser vergleichbar machen. Für jeden Film wurden grafische Auswertungen angefertigt, wobei in dieser Arbeit nur eine repräsentative und charakteristische Auswertung pro Art dokumentiert werden soll.

Sternotherus odoratus

In der Grafik ist deutlich die stark ausgeprägte Kopfbewegung zur Beute zu sehen, wobei der Kopf beim Beutefang (erster peak) und beim Transport (zweiter peak) jeweils ca. 0,5 cm nach vorne geschneilt wird (Abb. 21 a). Vor dem ersten peak ist die langsame Annäherung an das Beutestück zu erkennen. Diese Annäherung geht einher mit der Maulöffnung, die ihr Maximum etwa bei der Hälfte der schnellen Kopfbewegung Richtung Beute hat. Im ersten peak der Maulöffnung ist deutlich ein Plateau auszumachen, das bei dieser Schildkrötenart öfter zu beobachtet ist. Wie in der Grafik gut erkennbar ist, wird das Futterstück zu Beginn des Beutefangs von der Schildkröte durch den Unterkiefer weggedrückt. In der Zeit zwischen beiden Maulöffnungen wird das zwischen den Kiefern fixierte Futterstück durch Einziehen des Kopfes näher zum Tier gebracht und mit der zweiten Maulöffnung mittels Hyoidabsenkung in den oropharyngealen Raum gesaugt. Die Maulöffnungen werden beim Beutefang und beim Transport mit jeweils einer Hyoidabsenkung unterstützt, welche den Sog nach innen produziert. Die Hyoidabsenkung beginnt beim Beutefang kurz nach Erreichen der maximalen Maulöffnung, wobei die Beute vorerst mit den Kiefern gepackt wird und daher die Sogwirkung nicht sehr stark sein muss. Beim

Transport wird das Hyoid bereits beim Beginn der Maulöffnung sehr schnell und effektiv gesenkt, um das Futterstück weit in den Pharynx zu saugen. Anschließend wird das eingesaugte Wasser wieder durch die Kiefer ausgepresst und das Hyoid hebt sich. Nach ca. 1,6 Sekunden beginnt der Vorgang des „pharyngeal packing“, welches sich durch geringfügige Aktivitäten des Hyoids auszeichnet. Die Kiefer sind dabei gänzlich geschlossen. Am Ende der Nahrungsaufnahme wird das Futterstück geschluckt, wobei das Hyoid in seine Ausgangsposition zurückgebracht wird.

Die gesamte Nahrungsaufnahme dauert in dieser Grafik etwa 2,4 Sekunden und beinhaltet den Beutefang, einen Transport, vier „pharyngeal packings“ und einen Schluckvorgang („swallowing“).

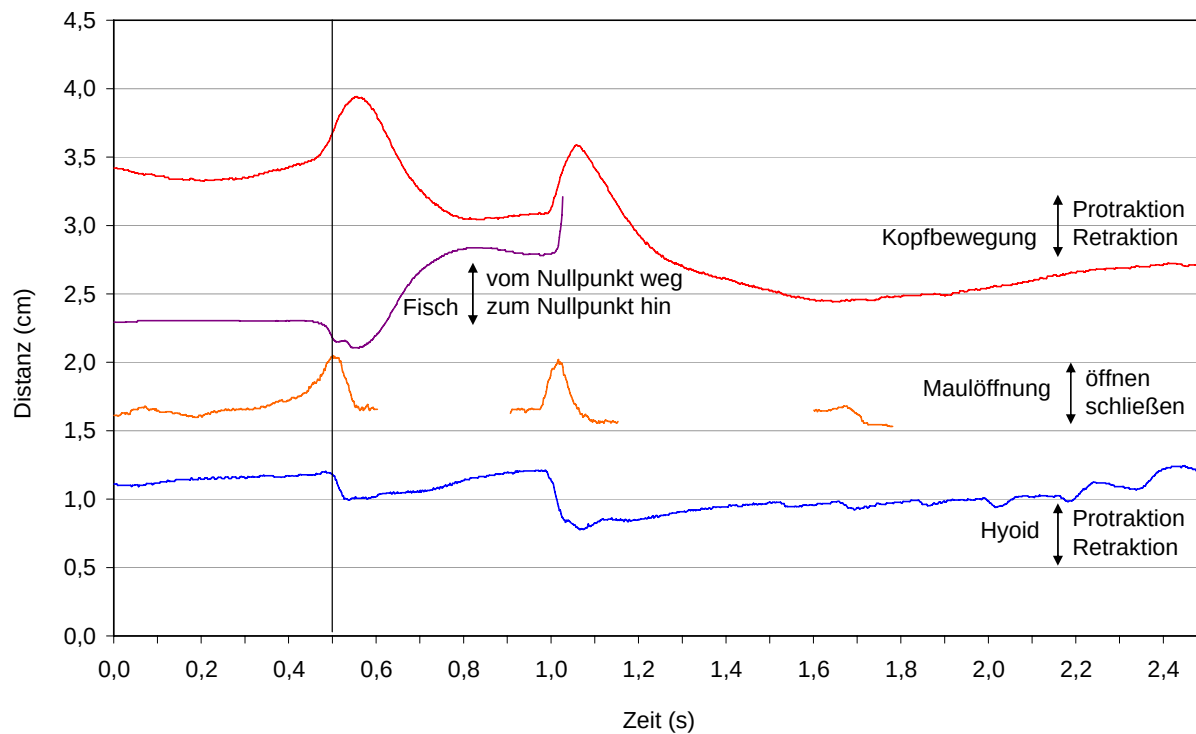
Emys orbicularis

Die Auswertung der Marker von *E. orbicularis* zeigt eine ähnliche Grafik wie die von *S. odoratus*, jedoch gibt es einige erhebliche Unterschiede während des Fressvorgangs (Abb. 21 b). Auffällig ist, dass das Vorschnellen des Kopfes während des Beutefangs die einzige Bewegung des Kopfes bleibt. Während der Transport- und Manipulationsphasen bleibt der Kopf statisch und wird nicht zur Unterstützung herangezogen. Die Absenkung des Hyoids beim Beutefang beginnt nicht wie bei *S. odoratus* bei der maximalen Maulöffnung, sondern bereits zu Beginn der Maulöffnung. Die erste Hyoidabsenkung ist dabei am stärksten ausgeprägt. Das Beutestück wird hierbei nicht von der Schildkröte weggedrückt, da durch die Hyoidabsenkung die entstandene Bugwelle kompensiert wird („compensatory suction“). Die Kiefer schließen sich um das Futterstück und der Kopf wird wieder zurückgezogen. Anschließend folgen vier Transport- bzw. Manipulationsphasen, bei denen das Futterstück gedreht und bearbeitet wird. Bei jeder Maulöffnung wird auch

das Hyoid abgesenkt, um das Beutestück nicht zu verlieren („inertial suction“). Danach folgt der Vorgang des „pharyngeal packing“, der bei diesem Film nicht sehr stark ausgeprägt ist und durch eine Bewegung des Hyoids gekennzeichnet ist, ohne dass dieses protrahiert wird. Beim folgenden Schluckvorgang sind drei Hyoidbewegungen zu sehen, wobei nach jeder Hyoidabsenkung der Komplex immer weiter in seine Ruhelage zurückkehrt.

Diese Nahrungsaufnahme von *E. orbicularis* dauert in etwa 4 Sekunden und ist damit doppelt so lang wie die von *S. odoratus*.

a)



b)

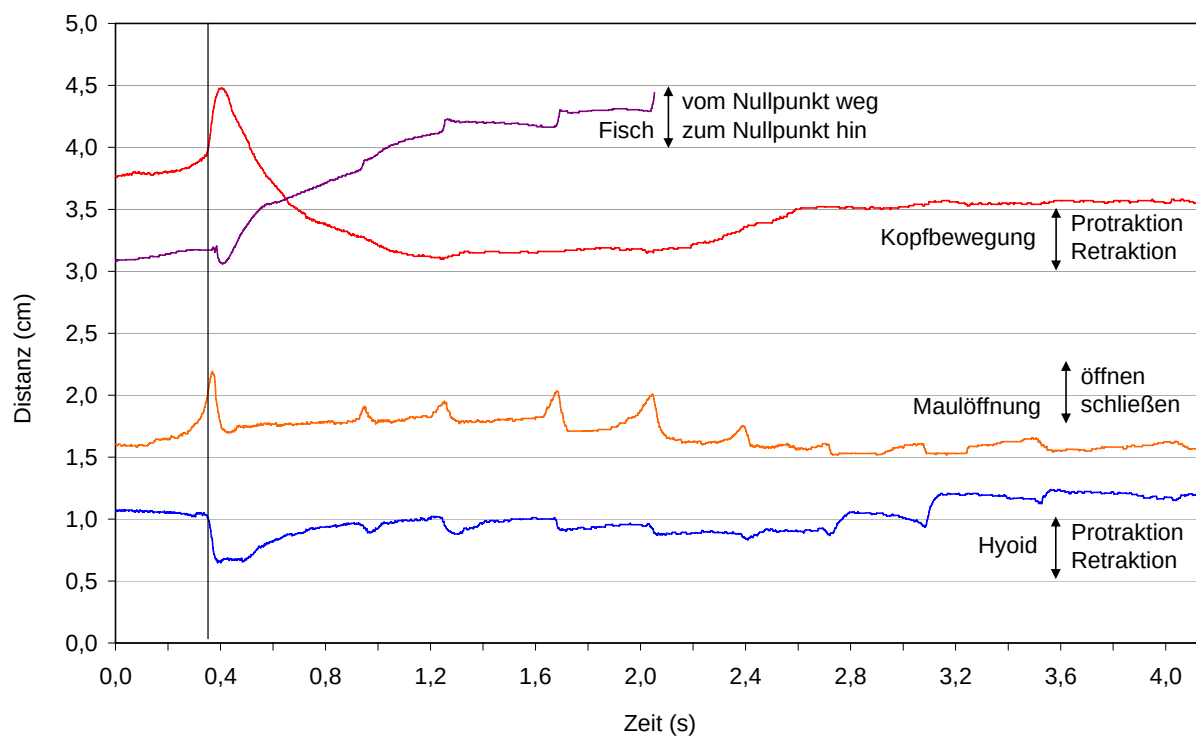


Abb. 21: Kinematisches Profil eines Nahrungsaufnahme-Zyklus von *S. odoratus* (a) und *E. orbicularis* (b). Von oben nach unten abgebildet sind Kopfbewegung, Weg der Nahrung, Maulöffnung und Hyoidabsenkung. Auf der Abszisse ist die Zeit, auf der Ordinate die Distanz abzulesen. Die senkrechte Linie kennzeichnet den Beginn der Hyoidabsenkung.

3.2.4. Dauer und Geschwindigkeiten

Die Nahrungsaufnahme bei beiden Arten *S. odoratus* und *E. orbicularis* basiert auf dem gleichen Prinzip („suction feeding“, „ram feeding“), unterscheidet sich jedoch bei genauerer Betrachtung wesentlich (Tab. 1). Bei der Gesamtdauer des „FO-FC“ beim „transport“ gibt es einen großen Unterschied in der Anzahl der FO-FC Zyklen, die bei der *E. orbicularis* 31 Mal häufiger vorkommen. Einhergehend mit der Maulöffnung hat *E. orbicularis* auch eine höhere Anzahl bei der Hyoidretraktion, wobei bei dieser Art die Dauer im Durchschnitt beim Beutefang 0,024 Sekunden und beim Transport 0,014 Sekunden länger dauert. Die Kopfbewegung während des Fressvorgangs dauert hingegen bei *S. odoratus* länger, insbesondere bei den Transportzyklen. Auffallend ist, dass bei *S. odoratus* jeder „FO-FC“ Zyklus mit der Kopfbewegung einhergeht, während bei *E. orbicularis* beim Transport nicht immer der Kopf eingesetzt wird.

Jeder Beutefang von *S. odoratus* ist gekennzeichnet durch ein Plateau (vergl. Lauder & Reilly, 1994; Reilly & Lauder, 1989), das an der Spitze der maximalen Maulöffnung zu finden ist. Beim Transport sind Plateaus nur bei acht Zyklen zu finden. Bei *E. orbicularis* gibt es jedoch mehr Plateaus beim Transport, wobei diese Art generell eine höhere Anzahl von Transportzyklen aufweist. Im Allgemeinen ist die Dauer der Plateaus beider Schildkrötenarten relativ gleich lang.

Beim Beutefang und beim Transport von *E. orbicularis* wird das Hyoid schon vor dem Erreichen der maximalen Maulöffnung retrahiert (negativer Wert in Tab. 1). Bei *S. odoratus* wird das Hyoid nur beim Transport vor der maximalen Öffnung der Kiefer abgesenkt. Beim Beutefang wird zuerst das Maul vollständig geöffnet, bevor der Hyoidkomplex abgesenkt (positiver Wert in Tab. 1) und somit durch den entstehenden Unterdruck die Nahrung in das Innere des Pharynx gesaugt wird. Beim

„fast open“ sowie beim „fast close“ ist die mittlere Geschwindigkeit bei der „prey capture“ bei *E. orbicularis* höher als bei *S. odoratus*, wobei beim Transport *S. odoratus* bei beiden Variablen eine höhere Schnelligkeit vorweisen kann. Das Hyoid von *S. odoratus* wird dagegen beim Beutefang und beim Transport konstant schneller abgesenkt als jenes von *E. orbicularis*.

Die Kopfbewegung beim Beutefang als Unterstützung der „suction“ erfolgt bei *E. orbicularis* schneller als bei *S. odoratus*, beim Transport ist es genau umgekehrt.

Beim gesamten Nahrungsaufnahmezyklus zeigt sich, dass *E. orbicularis* das Beutestück pro Fressvorgang im Schnitt um je eine Modulation öfter bearbeitet als *S. odoratus*, letztere weist allerdings mehr „pharyngeal packings“ auf. Die höchste mittlere Geschwindigkeit ist beim Beutefang von *E. orbicularis* während des „fast closing“ – Vorgangs mit 11,369 cm/s zu finden.

Tab. 1: Vergleich von Dauer und Geschwindigkeiten inklusive Mittelwert (AV) und Standardabweichung (SD) der einzelnen Variablen des Nahrungsaufnahme-mechanismus von *S. odoratus* und *E. orbicularis*. pc - „prey capture“, t - „transport“.

Variable	Verhalten	<i>S. odoratus</i>			<i>E. orbicularis</i>		
		n	AV	SD	n	AV	SD
Gesamtdauer „FO-FC“	pc	18	0,131	0,030	24	0,104	0,031
	t	47	0,104	0,042	78	0,107	0,043
Dauer „fast open“ (s)	pc	18	0,057	0,021	24	0,061	0,028
	t	47	0,041	0,014	78	0,050	0,027
Dauer „fast close“ (s)	pc	24	0,052	0,022	24	0,042	0,012
	t	47	0,059	0,032	78	0,054	0,025
Dauer Hyoidretraktion (s)	pc	24	0,035	0,011	24	0,059	0,051
	t	42	0,037	0,017	78	0,051	0,027
Dauer Kopfbewegung (s)	pc	22	0,081	0,037	24	0,077	0,015
	t	34	0,051	0,023	78	0,027	0,038
Dauer Plateau (s)	pc	24	0,023	0,011	3	0,010	0,003
	t	8	0,021	0,012	12	0,021	0,006
Verzögerung der Hyoidretraktion nach dem Ende von „fast open“ (s)	pc	24	0,004	0,008	24	-0,017	0,008
	t	42	-0,018	0,008	78	-0,102	0,574
Geschwindigkeit „fast open“ (cm/s)	pc	18	4,899	1,888	24	6,309	1,854
	t	47	9,276	5,548	78	4,359	3,178
Geschwindigkeit „fast close“ (cm/s)	pc	24	10,808	4,308	24	11,369	3,699
	t	47	8,384	4,268	78	5,597	2,966
Geschwindigkeit Hyoidretraktion (cm/s)	pc	24	9,172	3,385	24	7,856	3,836
	t	42	7,874	6,397	77	4,583	3,248
Geschwindigkeit Kopfbewegung (cm/s)	pc	22	5,440	2,074	24	7,416	1,769
	t	34	4,425	2,798	31	3,554	2,244
Transporte/Fisch (n)		23	2,368	1,461	24	3,278	1,674
„pharyngeal packings“/Fisch (n)		23	3,053	2,198	24	2,278	1,776

4. Diskussion

4.1. Allgemein

Mit *Sternotherus odoratus* und *Emys orbicularis* sind zwei Schildkrötenarten untersucht worden, die beide zwar aquatisch leben, aber morphologisch, anatomisch und im Bezug auf Verhaltensweisen große Unterschiede aufweisen. Sie zählen beide zur Unterordnung der Cryptodira, gehören aber unterschiedlichen Familien an, sodass die Verwandtschaft der beiden Taxa sehr weit entfernt ist. Aufgrund dieser Tatsache ist es umso erstaunlicher, dass beide untersuchten Arten die gleiche Methodik zur Nahrungsaufnahme entwickeln haben, was auf die hydrodynamischen Zwänge des Wassers (900 mal dichter und 80 mal viskoser als Luft) zurückzuführen ist (Lauder, 1985; Lauder & Shaffer, 1993).

Zu den Vertebraten, die am besten an die im Wasser vorherrschenden Bedingungen angepasst sind, zählen die Fische, die durch ihren unidirektionalen Fressmechanismus das Medium Wasser perfekt zu ihrem Vorteil nutzen können. Ausschlaggebend sind hier die Kiemenspalten, die den Pharynx im hinteren Bereich nach Außen hin öffnen und ein gerichtetes Durchströmen des Wassers möglich machen (Lauder & Shaffer, 1993). Schildkröten, als Wirbeltiere, die sekundär den Lebensraum Wasser zurückerobert haben, fehlt die Möglichkeit der unidirektionalen Nahrungsaufnahme. Das beim Beutefang durch die Maulöffnung eingesaugte Wasser muss daher wieder durch diese ausgestoßen werden, was vermutlich nicht so effektiv sein kann. Das beim Nahrungserwerb eingesaugte Wasser ist also durch die Größe des Buccopharyngealraums begrenzt, was den Wasserstrom nach innen nach anfänglicher Effizienz stark abschwächt. Schildkröten haben neben anderen Tetrapoden, wie z.B. Salamandern, eine Reihe morphologischer und anatomischer

Anpassungen entwickelt, um eine erfolgreiche und effektive Nahrungsaufnahme unter Wasser zu gewährleisten. Um die Menge des einsaugenden Wassers zu erhöhen, ist der oesopharyngeale Bereich dehnbarer ausgebildet, wodurch dieser sich beim Einströmen des Wassers auf ein Vielfaches seiner Normalgröße ausweiten und somit die Saugkraft länger aufrecht erhalten kann. Diese Oesophaguserweiterung wird durch eine rasche Absenkung des Hyoidapparats ausgelöst, der besonders bei aquatisch lebenden Schildkröten sehr mächtig ausgebildet sein kann. Dieser Hyoidkomplex ist speziell an die Nahrungsaufnahme unter Wasser adaptiert. Er erzeugt durch rasche Retrahierung einen Unterdruck im Pharynxbereich, wodurch das Einströmen von Wasser stark begünstigt wird. Durch Untersuchungen des Hyoids von aquatischen und terrestrischen Schildkrötenarten konnte festgestellt werden, dass bei aquatischen Schildkröten der Hyoidkomplex stärker ossifiziert ist als bei terrestrischen Arten (Bramble & Wake, 1985). Durch diese Verknöcherung kann das Hyoid mit stärkerer Kraft retrahiert werden, was den dadurch entstehenden Unterdruck extrem begünstigt und verstärkt.

Bei dieser Art des Nahrungsaufnahmemechanismus wäre eine große Zunge von starkem Nachteil, da diese den Einstrom des Wassers behindern bzw. Turbulenzen verursachen würde (Bramble & Wake, 1985; Lemell & Weisgram, 1997; Lemell et al., 2000, 2002; Natchev et al., 2009; Wochesländer et al., 1999). Im Allgemeinen haben aquatische Schildkröten eine kleine Zunge. Bei terrestrischen Arten bleibt das Hyoid knorpelig und lässt eine gewisse Beweglichkeit der Zunge zu, die bei landlebenden Arten den Nahrungsaufnahmemechanismus bestimmt. Terrestrisch lebende Schildkröten brauchen eine gut ausgebildete drüsen- und papillenreiche Zunge (Weisgram et al., 1989), um die Nahrung entweder direkt vom Boden durch klebrige Mucosubstanzen aufzuheben („lingual feeding“) bzw. die Nahrung, die bei der „jaw prehension“ durch die Kiefer aufgehoben und fixiert wird, weiter in den Pharynx zu

transportieren. Diese morphologischen und anatomischen Unterschiede im Bezug auf den Verknöcherungs- bzw. Verknorpelungsgrad des Hyoids, die Hyoidgröße und Struktur und die Ausprägung der Zunge mit Drüsen und Papillen zwischen aquatischen und terrestrischen Schildkrötenarten lassen Rückschlüsse über das bevorzugte Habitat (Wasser oder Land) zu. Eine Ausnahme bilden hier semiaquatische Schildkröten, die im Wasser sowie am Land Nahrung zu sich nehmen können und bei denen die Korrelation zwischen Zungengröße und Hyoidgröße nicht zutrifft (Natchev et al., 2009).

4.2. Anatomie

Der Schädelbau beider untersuchten Arten weist die typischen Merkmale einer aquatisch lebenden Schildkröte auf. Der Kopf ist flach und breit geformt, um genug Platz für die stark ausgeprägte Adduktormuskeln zu schaffen. Der Jochbogen, der bei *S. odoratus* stärker als bei *E. orbicularis* ausgebildet ist, ist sehr breit angelegt, was dem Schädel eine gewisse Robustheit und Stabilität verleiht. Die Temporalgrube ist bei beiden Arten groß ausgebildet und wird vom gut ausgebildeten Musculus adductor mandibulae externus vollständig ausgefüllt. Dieser prominente Muskel erlaubt den Tieren auch die enorme Kraftentwicklung mit den Kiefern. Im Labor wurde die Beißkraft beider Arten überprüft, indem beiden Tierarten harte Pellets angeboten wurden. *S. odoratus*, bei dem die Adduktormuskeln deutlich stärker ausgeprägt sind als bei *E. orbicularis*, kann mit den kurzen kräftigen Kiefern die Pellets ohne Probleme zerkleinern. Unterstützend zu den Kieferadduktoren sind die Rhamphotheken bei dieser Art am Ansatz sehr breit, womit die physikalische Umsetzung der Kraft auf eine kleine Oberfläche, hier die distalen Kauleisten, perfekt ausgenutzt wird. Des Weiteren ist eine breite Ansatzstelle des Muskels an der Crista supraoccipitalis für eine optimale Krafteinwirkung der Kiefer auf ein Beutestück von Vorteil. Schildkrötenarten, die sich aufs Zubeißen spezialisiert haben, bilden im Gegensatz zu Saugern wie z.B. *Chelus fimbriatus*, gewöhnlich eine lange Crista supraoccipitalis aus (vergl. Lemell et al., 2002). *E. orbicularis* hingegen kann aufgrund des etwas länglicheren Kopfbaus und des weniger stark ausgeprägten Adduktormuskels nicht so viel Kraft aufwenden, die beim Zerbeißen der Pellets notwendig wäre. Erst nach längerem Einweichen der Pellets im Wasser und mehreren Transportzyklen kann *E. orbicularis* diese zerkleinern und hinunterschlucken. Da beide Arten in ihrem Heimatgebiet stark verbreitet

vorkommen, kann es unter den Unterarten zu Abweichungen der Beißkraft kommen (Gemel, persönl. Mitteilung). Die Untersuchung der Beißkraft wurde nur bei Labortieren untersucht, die innerartlich alle der gleichen Zucht angehören.

Der hydrodynamisch gebaute Kopf von *S. odoratus* hält die bei der Annäherung an ein Beuteobjekt gebildete Bugwelle gering, wodurch ein schnelleres Heranschwimmen gewährleistet werden kann. Die trotzdem verursachten schwachen Strömungen können durch Maulaufreißen bzw. durch Absenkung des Hyoidkomplexes kompensiert werden, wobei diese Bewegung geringer ausfallen als bei *E. orbicularis*, die eine weniger hydrodynamisch gebaute Kopfform besitzt.

Der Gaumen beider Arten ist leicht nach dorsal gewölbt, wodurch der Zunge ein gewisser Platz für Beweglichkeit eingeräumt wird. Da Schildkröten sekundär den Lebensraum Wasser erobert haben, dürfte die Zunge zu Beginn noch drüsenreich und fleischig ausgeprägt worden sein, um an Land durch „lingual feeding“ Nahrung zu sich zu nehmen. Eine Wölbung des Gaumendachs ist für Arten mit gut ausgebildeten fleischigen Zungen charakteristisch (Bender, 1912; Bramble, 1974; Wochesländer et al., 2000). Beim Übergang zum Wasserleben wurde die Zunge sehr stark reduziert, um den Wassersog ins Innere des Pharynx nicht zu behindern. Der Gaumen zeigt durch die dorsale Aushöhlung noch gewisse Anpassungen an das Landleben, die für eine aquatische Nahrungsaufnahme jedoch nicht gerade von Vorteil sind, da im Inneren der Mundhöhle Verwirbelungen entstehen (Bramble, 1973; Bramble & Wake, 1985). In einem Laborversuch wurde überprüft, ob *S. odoratus* und *E. orbicularis* überhaupt die Fähigkeit besitzen, an Land Nahrung zu sich zu nehmen. Laut Pritchard (1979) bzw. Ernst und Barbour (1989) ist *E. orbicularis* in der Lage, im Wasser sowie an Land zu fressen, sie bevorzugt jedoch die Nahrungsaufnahme im Wasser. Anhand der Aufnahmen beim Versuch der terrestrischen Nahrungsaufnahme kann belegt werden, dass beide Arten nicht in der

Lage sind, die mit den Kiefern gepackte Nahrung mit der Zunge in den Pharynx zu befördern, da diese zu klein ausgebildet ist, um die Nahrung gegen den Gaumen zu fixieren. Der Transport der Nahrung in den Pharynx ist an Land demzufolge nicht möglich.

Das Hyoid ist bei beiden Arten sehr gut ausgebildet, was auf eine aquatische Nahrungsaufnahme hindeutet. Mittels der computertomographischen Aufnahmen von *S. odoratus* ist die starke Ossifizierung des Cornu branchiale I sehr gut zu erkennen. Die extrem verbreiterten dritten Hyoidhörner, Cornu branchiale II, bleiben knorpelig angelegt. Im Gegensatz dazu sind bei *E. orbicularis* Cornu branchiale I und II stark verknöchert, wodurch beim Absenken des Hyoids mehr Kraft aufgewendet werden kann.

Das Hypoglossum ist bei beiden Arten sehr groß ausgebildet und bedeckt fast die gesamte Fläche zwischen den beiden Unterkieferschenkeln. Der Mundboden wird durch diese knorpelig angelegte Scheibe unterstützt, um die Saugwirkung während der Nahrungsaufnahme zu erhöhen.

Die Zunge ist bei beiden untersuchten Arten sehr klein ausgebildet, was auf eine typisch aquatische Nahrungsaufnahme hinweist. Im Verhältnis ist die Zunge von *E. orbicularis* etwas größer, dafür aber unbeweglicher entwickelt. Auch die Dichte an Geschmacksknospen auf der dorsalen Seite der Zunge ist erhöht. Am Gaumen sind ebenfalls Geschmacksknospen angesiedelt, die jedoch in ihrer Anzahl deutlich weniger vorhanden als bei *S. odoratus* sind (Kummer, persönl. Mitteilung).

4.3. Kinematik und Filmauswertung

Die Methodik der High-speed-Cinematographie wurde bei Schildkröten schon mehrfach angewandt, um die Kinematik der Nahrungsaufnahmemechanismen an Land bzw. im Wasser genau untersuchen und vergleichen zu können (siehe z.B. Bels et al., 1997; Gillis & Lauder, 1994; Lemell & Weisgram, 1997; Lemell et al., 2002; Natchev et al., 2009; Schwenk, 2000b). Die Nahrungsaufnahme im Wasser bedarf aufgrund der hydrodynamischen Zwänge einer koordinierten Abfolge der einzelnen, im Fressvorgang involvierten Kopfstrukturen, wie z.B. Maulöffnung und Hyoidabsenkung. Bei beiden hier untersuchten Arten kann die Nahrungsaufnahme in die typischen vier Phasen unterteilt werden: „prey capture“, „prey transport“, „pharyngeal packing“ und „swallowing“. Innerhalb der einzelnen Phasen gibt es jedoch große Unterschiede im Verhalten der Tiere, die mögliche Rückschlüsse auf die bevorzugte Nahrung zulassen bzw. auf anatomische Unterschiede hinweisen. Bei der „prey capture“ zeigt sich, dass *E. orbicularis* sich viel zaghafter dem angebotenen Fischstück nähert und auch beim Packen der Nahrung oft äußerst vorsichtig agiert, während bei *S. odoratus* keinerlei Zögern zu erkennen ist. Da die Tiere unter Laborbedingungen gehalten und gefilmt wurden, waren für beide Arten die Rahmenbedingungen gleich, wodurch die Unterschiede im Verhalten auf die jeweilige Nahrungsspezialisierung zurückzuführen ist. Besonders *S. odoratus* ist als Aasfresser bekannt, was diese Art als sehr anpassungsfähig auszeichnet. Bei der „prey capture“ saugt *S. odoratus* die Nahrung durch rasches Absenken des Hyoidapparats direkt in den Pharynx, ohne diese dabei vorher mit den Kiefern zu fixieren. Das Hyoid wird dabei im Schnitt schneller abgesenkt als bei *E. orbicularis* (Tab. 1), welche die Nahrung zuerst mit den Kiefern packt. Diese Unsicherheit in Bezug auf Aas kann auf eine Präferenz für lebende Beute hindeuten. Bei

E. orbicularis ist ebenfalls ein häufigeres Modulieren der Nahrung zu beobachten, bei dem die Schildkröte das Fischstück dreht und mechanisch mit den Kiefern bearbeitet (Tab. 1). Dieses Verhalten lässt den Schluss zu, dass diese Schildkrötenart die Nahrung vor dem Schlucken auf Verwertbarkeit überprüft. Auf dem Gaumen von *E. orbicularis* finden sich weniger Geschmacksknospen als bei *S. odoratus*, welche jedoch vermehrt auf der Zunge auftreten (Kummer, persönl. Mitteilung). Aufgrund dieser Tatsache muss *E. orbicularis* bei Unsicherheiten im Bezug auf die Genießbarkeit der Nahrung diese mit der Zunge berühren, was auch beim Transport nachweislich beobachtet wird. Die Zunge von *E. orbicularis* ist im Vergleich zu *S. odoratus* größer ausgebildet, wodurch diese durch Anheben des Mundbodens in Richtung Gaumen gestreckt und die Nahrung überprüft werden kann (Kummer, persönl. Mitteilung).

Das Verhalten von *E. orbicularis* während der „prey capture“ von beweglicher Nahrung lässt sich mit dem Verhalten von *S. odoratus* vergleichen. Das Futterstück wird zielstrebig angepeilt und durch plötzliches Maulaufreißen bei gleichzeitiger Hyoidabsenkung in den Oropharyngealraum gesaugt, ohne die Nahrung vorher mit den Kiefern zu fixieren. Es handelt sich daher bei beiden Schildkrötenarten vorwiegend um aktive Jäger, die ihrer Beute agil und wendig hinterher schwimmen. Im Gegensatz zu Lauerjägern, z.B. *Chelus fimbriatus* (Fransenschildkröte; Matamata), können die untersuchten Arten aufgrund der vielen Unterschiede bei der Nahrungsaufnahme ihr jeweiliges Verhalten modulieren und der Situation anpassen. *C. fimbriatus* als hoch spezialisierter Sauger ist nicht im Stande, den Nahrungsaufnahmemechanismus, der sozusagen als Programm ausgeführt wird, zwischenzeitlich zu unterbrechen oder zu steuern (Lemell et al., 2002).

Die einzelnen Geschwindigkeiten von den beiden untersuchten Arten *S. odoratus* und *E. orbicularis* zeigen eine sehr große Ähnlichkeit. Im Grunde sind beide

Schildkröten auf die Nahrungsaufnahme der gleichen Art von Nahrung spezialisiert, wodurch große Unterschiede, auch aufgrund der anatomischen Gegebenheiten, innerhalb der Geschwindigkeiten ausgeschlossen werden können. Dadurch, dass *E. orbicularis* die Nahrung gewöhnlich mit den Kiefern packt, ist die Geschwindigkeit der Kopfprotraktion (7,4 cm/s) schneller als bei *S. odoratus* (5,4 cm/s). Die höheren Geschwindigkeiten bei der „prey capture“ von „fast open“ und „fast close“ bei *E. orbicularis* können wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein, dass die Hyoidabsenkung hauptsächlich zur Kompensierung der Bugwelle dient („compensatory suction“). *S. odoratus* hingegen weist bei allen berechneten Parametern des Transports höhere Geschwindigkeiten auf, um die Nahrung nicht zu verlieren bzw. den Nahrungsaufnahmemechanismus zügig zu Ende zu führen. Bei Betrachtung der Koordinierung der Hyoidabsenkung und der Maulöffnung weist nur *S. odoratus* bei der „prey capture“ einen Unterschied auf. Das Hyoid wird oft erst nach Erreichen der maximalen Maulöffnung retrahiert, um die Nahrung so effizient wie möglich einzusaugen. Der Vorgang der „compensatory suction“, um bei Annäherung die Bugwelle abzuschwächen, wird hierbei nicht eingesetzt, was vermutlich durch das Maulaufreißen bzw. die spitze Kopfform ausgeglichen wird. Im Bezug auf das Maulöffnen kann der Vorgang des Beutefangs von dieser Schildkrötenart sehr stark variiert werden (vergl. Natchev et al., eingereichte Arbeit).

Wie die vorliegende Arbeit zeigt, weisen beide untersuchten aquatischen Arten die für das Medium Wasser typischen anatomischen und morphologischen Besonderheiten auf. Durch die genaue Betrachtung der anatomischen und ethologischen Faktoren kann *S. odoratus* als perfekt angepaßter Opportunist und Generalist beschrieben werden, der keine hohen Ansprüche an Habitat bzw. Ressourcen stellt. *E. orbicularis* kann zwar auch als Generalist eingestuft werden,

wobei sie sich aber im Gegensatz zu *S. odoratus* weniger aggressiv verhält und die Beißkraft aufgrund gegebener anatomischer Voraussetzungen nicht ausreicht, Mollusken oder ähnlich harte Nahrung zu sich zu nehmen.

Zusammenfassung

Innerhalb dieser Arbeit wurden die Nahrungsaufnahmemechanismen zweier subadulter cryptodirer Schildkröten, einerseits die nordamerikanische Gewöhnliche Moschusschildkröte *Sternotherus odoratus* und andererseits die Europäische Sumpfschildkröte *Emys orbicularis*, untersucht. Für kinematische Untersuchungen und Bewegungsabläufe wurden Filme unter Laborbedingungen mittels einer High Speed Kamera vom Typus Photron Fastcam 1024 PCI mit 12 GB Speicherplatz für 9,22 Sekunden bei 1000 Bilder/Sekunde gedreht und mit Hilfe des Bewegungsanalyseprogramms SIMI MatchiX ausgewertet. Zur Untersuchung der anatomischen Besonderheiten wurde pro Art je ein subadultes Tier seziiert. Von *S. odoratus* wurden darüber hinaus computertomographische Aufnahmen (CT) angefertigt, um den Grad der Ossifizierung der bei der Nahrungsaufnahme beteiligten Skelettelemente zu bestimmen. Bei den untersuchten Arten handelt es sich um rein aquatische Schildkröten, die als aktive Jäger ähnliche Ansprüche an Habitat und Ressourcen stellen. Trotz dieser Gemeinsamkeit konnten Unterschiede in der Anatomie und im Verhalten während der Nahrungsaufnahme festgestellt werden. Beide Arten besitzen die für aquatisch lebende Lebewesen typischen anatomischen Besonderheiten wie einen ausgeprägten stabilen Hyoidapparat, eine klein ausgebildete Zunge und einen dehnbaren Oropharyngealraum, um das mit der Nahrung eingesaugte Wasser aufnehmen zu können und so den Wassersog nach Innen konstant zu halten. *S. odoratus* besitzt im Gegensatz zu *E. orbicularis* eine hydrodynamischere Kopfform und größer ausgebildete Adduktormuskeln, die für eine deutlich höhere Beißkraft verantwortlich sind. Die kinematischen Untersuchungen zeigen die typischen, für aquatische Nahrungsaufnahme spezialisierten koordinierten

Bewegungsabläufe, die sich jedoch in der Anzahl der Transporte und den Geschwindigkeiten der einzelnen Schädelelemente unterscheiden.

Beide Arten können als Generalisten bezeichnet werden, wohingegen die aggressivere *S. odoratus* durch die gesteigerte Beißkraft noch opportunistischer lebt, da zusätzlich härtere Nahrung als potenzielle Beute angesehen werden kann. *E. orbicularis* hingegen zeigt sich der dargebotenen Nahrung gegenüber eher vorsichtig im Verhalten und benötigt zur Überprüfung der Nahrung auf Verwertbarkeit mehrere Transportzyklen.

Summary

The feeding mechanism of two subadult cryptodiran turtles, the North American Common Musk Turtle *Sternotherus odoratus* and the European Pond Turtle *Emys orbicularis*, were studied. Under laboratory conditions the High speed camera Photron Fastcam 1024 PCI with 12 GB for 9,22 seconds at 1000 fps and the motion analysis program SIMI MatchiX was used for analysing kinematic variables and movements while feeding. The anatomy of all skeletal as well as muscular elements was investigated by dissection; photos of each dissection stage of one subadult individual per species were taken. Moreover we used computer tomography (CT) for *S. odoratus* to investigate the level of ossification of all skeletal parts of head and hyoid. Both investigated species are purely aquatic feeding turtles which demand the same habitat and resources. In purely aquatic feeders the hyoid apparatus is solid and large, whereas the tongue is small. The oropharyngeal cavity is very extendable to assimilate the water during ingestion. Despite of these similarities we found some distinctions in anatomy and behaviour. The design of the head of *S. odoratus* is more hydrodynamic and the adductor is stronger developed to increase the bite force. Kinematic researches showed coordinated movements of the skeletal elements which differ in number and velocity within the two species.

Both species are generalists and active hunters but *S. odoratus* is more aggressive and opportunistic than *E. orbicularis*. The latter is more careful and needs more transport cycles to proof inherent nutrition.

Literaturverzeichnis

- Alexander McN. (1970): Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. J. Zool. London 162: 145 - 156.
- Ernst C. H., Barbour R. W. (1989): Turtles of the world. USA Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. und London. pp. 199 - 200.
- 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., 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.
- Bels V. L., Davenport J., Renous S. (1998): Food Ingestion in the Estuarine Turtle *Malaclemys terrapin*: Comparison with the Marine Leatherback Turtle *Dermochelys coriacea*. Mar. Biol. Ass. U.K. 78: 1 - 20.
- Bender O. (1912): Über die Entwicklung des Visceralskeletts bei *Testudo graeca*. Verlag der Königlich Bayrischen Akademie der Wissenschaften.
- Bonin F., Devaux B., Dupre A. (2006): Turtles of the world. A & C Black London, pp. 352, 358.
- Bramble D. M. (1973): Media dependent feeding in turtles. Am. Zool. 13: 1342.

- Bramble D. M. (1974): Occurrence and Significance of the *Os transiliens* in Gopher Tortoises. *Copeia* 74: 102 - 108.
- Bramble D. M., Wake D. B. (1985): Feeding Mechanisms of Lower Tetrapods. In: Functional Vertebrate Morphology (eds. Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B.) Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, pp. 230 - 261.
- Fürbringer M. (1992): Das Zungenbein der Wirbeltiere, insbesondere der Reptilien und Vögel. *Abhandl. Heidelberg Akad.* 11: 1 - 164.
- 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., Natchev N., Beisser C., Lemell P., Weisgram J. (eingereichte Arbeit): Feeding and breathing: The bifunctionality of the oropharynx in the common musk turtle *Sternotherus odoratus* (Chelonia, Kinosternidae). In: *J. Anat.*
- Hiiemae K. M., Crompton A. W. (1978): Mastication, Food Transport, and Swallowing. In: Functional Vertebrate Morphology (eds. Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B.) Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, pp. 230 - 261.
- Lauder G. V. (1985): Aquatic Feeding in Lower Vertebrates. In: Functional Vertebrate Morphology (eds. Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B.) Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. pp. 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., Reilly S. M. (1994): Amphibian feeding behavior: comparative biomechanics and evolution. In: Advances in comparative and environmental (ed. Gilles R.)
- Lauder, G. V., Schaffer, H. B. (1986): Functional design of the feeding mechanism in lower vertebrates: unidirectional and bidirectional flow systems in the tiger salamander. Zool. J. Linn. Soc. 88: 277 - 290.
- Lauder G. V., Shaffer H. B. (1993): Design of feeding systems in aquatic vertebrates: major patterns and their evolutionary interpretations. In: The Skull 3. (eds. Hanken J. and Hall B.). Chicago: University of Chicago Press: 113 - 149.
- 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). J. Exp. Biol. 205: 1495 - 1506.
- Liem K. (1970): Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces; Teleostei). Fieldiana Zool. 56: 1 - 166.
- Liem K. (1980): Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoire of cichlid fishes. Amer. Zool. 20: 295 - 314.
- 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.

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). In: J. Exp. Biol.

Norton S., Brainerd E. (1993): Convergence in the feeding mechanics of ecomorphologically similar species in the Centrachidae and Cichlidae. J. Exp. Biol. 176: 11 - 29.

Pritchard P. C. H. (1979): Encyclopedia of Turtles. T.F.H. Publications, Inc. Ltd. Neptune NJ.895, pp. 183 - 185, 505, 557 - 572.

Reilly S. M., Lauder G. V. (1989): Physiological bases of feeding behavior in salamanders: do motor patterns vary with prey type?. J. Exp. Biol. 141: 343 - 358.

Reilly S. M., Lauder G. V. (1990): The evolution of tetrapod feeding behaviour: Kinematic homologies in prey transport. Evol. 44 (6): 1542 - 1557.

Rogner M. (1995): Schildkröten I. Heidi – Rogner – Verlag. pp. 123.

Rogner M. (1996): Schildkröten II. Heidi – Rogner – Verlag. pp. 34.

Schilde M. (2004): Die Moschus-Schildkröte *Sternotherus odoratus*. Münster: Natur und Tier -Verlag GmbH. pp. 10 - 12.

Schwenk K. (2000a): An introduction to tetrapoda feeding. In: Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates (ed. Schwenk K.). San Diego: Academic Press. pp. 21 - 61.

Schwenk K. (2000b): A bibliography of turtle feeding. In: Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates (ed. Schwenk K.). San Diego: Academic Press. pp. 169 - 171.

- 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.
- 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.
- Wochesländer R., Hilgers H., Weisgram J. (1999): Feeding mechanism of *Testudo hermanni boettgeri* (Chelonia, Cryptodira). Neth. J. Zool. Vol. 49 (1): 1 - 13.
- Wochesländer R., Gumpenberger M., Weisgram J. (2000): Intraoral Food Transport in *Testudo hermanni* (Chelonia, Cryptodira) – a Radiographic Video Analysis. Netherlands Journal of Zoology 50 (4): 445 - 454.

Curriculum vitae

Name: Katharina Singer
Geburtsdatum: 05.07.1983
Geburtsort: Wien
Staatsangehörigkeit: Österreich
Familienstand: ledig
Anschrift: Jane-Tilden-Gasse 1/1/16, 1210 Wien

Ausbildung:

1989 – 1993	Volksschule Pezzlgasse; 1170 Wien
1993 – 1997	Bundesrealgymnasium mit Schwerpunkt Wirtschaft Parhamerplatz; 1170 Wien
1997 – 2002	Bundesbildungsanstalt für Kindergartenpädagogik (5-jährig)
08.06.2002	Absolvierung der Reifeprüfung zur diplomierten Kindergartenpädagogin
WS 2002 – SS 2007	Studium „Biologie“ an der Universität Wien mit Abschluss des 1. Studienabschnitts am 20.04.2007
WS 2007 – heute	Diplomstudium „Biologie“ mit Schwerpunkt „Zoologie“ an der Universität Wien
April 2008 – heute	Diplomarbeit im Rahmen des FWF-Projektes: „Ontogenie und Plastizität der Schildkrötennahrungsaufnahme“ (P20094-B17) am Department für theoretische Biologie, Anatomie/Morphologie.
SS 2009	Tutorium an der Universität Wien für die Lehrveranstaltung „Baupläne der Tiere 2“ (LV-Nr.: 300146)

Danksagung

An erster Stelle möchte ich meinem Diplomarbeitsbetreuer Prof. Dr. Josef Weisgram für die Unterstützung und für den Rückhalt danken. Du bist immer hinter mir gestanden und hattest auch stets ein offenes Ohr für universitäre oder auch andere Problemchen. Natürlich danke ich dir besonders für die Aufnahme in die „turtlecracker-group“, in der ich mich im vergangenen Jahr sehr wohl und geschätzt gefühlt habe. Das verdanke ich natürlich auch den anderen Mitgliedern der Gruppe, die hier nicht unerwähnt bleiben sollen!

Ein großer Dank gebührt Dr. Patrick Lemell für die kritische Beurteilung meiner Diplomarbeit und diversen Korrekturen, die meiner Arbeit den letzten Schliff gegeben haben. Besonders dankbar bin ich aber für deine lustige Art und deine Scherze, die immer wieder für Auflockerung gesorgt haben. Ich bedanke mich auch bei Dr. Christian Beisser für die Bereitstellung der Dissertation und den guten Ratschlägen während den zahlreichen Abteilungsseminaren zu nächtlicher Stunde.

Danke auch an Mag. Nikolay Natchev für die unermüdlichen Versuche, mir die Anatomie diverser Wirbeltiere beizubringen und verständlich zu machen. Mit deinem unerschöpflichen Literaturwissen und deiner Geduld hast du mir bei meiner Arbeit einen großen Schritt weitergeholfen. Ein großer Dank geht auch an Mag. Egon Heiss für die vielen lehrreichen Stunden in der Histologie bzw. Ultrastrukturforschung und für zahlreiche Sektionen, bei denen ich wirklich viel gelernt habe.

Ein besonderer Dank geht an Stefan Kummer, der durch sein herausragendes Computerfachwissen (sozusagen ein „Computerfreak“) besticht und stets ein guter Freund war und hoffentlich bleibt.

Natürlich bedanke ich mich auch bei den übrigen Mitgliedern der „turtlecracker-group“ Marion Hüffel und Monika Lintner für eure Unterstützung und Freundschaft.

Diese Diplomarbeit ist innerhalb eines vom FWF geförderten Projekts entstanden, durch dessen Unterstützung die Arbeit erst ermöglicht worden ist.

Ich möchte mich auch bei der Fakultät für Technik und Umweltwissenschaften in Wels für die enge Zusammenarbeit bedanken, bei der die hervorragenden CT-Aufnahmen entstanden sind.

Ein großes Dankeschön geht auch an Richard Gemel vom Naturhistorischen Museum für die Bereitstellung des tierischen Materials und die unerschöpfliche Unterstützung zu Gunsten der Forschung.

Im Hintergrund, aber ebenso wichtig, möchte ich mich bei all meinen Freunden bedanken. Ihr habt mich immer unterstützt und aufgebaut, wenn es einmal nicht so rund gelaufen ist. Ich danke euch für die vielen netten Stunden und Gespräche, die ich nicht missen möchte.

Ein großer Dank geht an meinen Freund Andreas, der mir auch durch schwere Zeiten geholfen und mir immer wieder neue Sichtweisen aufzeigt hat.

Zuletzt, aber persönlich eigentlich an erster Stelle, möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken. Durch eure jahrelange Unterstützung und euren bedingungslosen Rückhalt habe ich meine Ziele immer bestmöglich verfolgen können, ohne mir irgendwelche Sorgen machen zu müssen. Danke, dass ihr immer für mich da wart und seid! Meinem Bruder Johannes danke ich für seine Hilfsbereitschaft in allen Bereichen und für sein grenzenloses Wissen, das ich wohl immer bewundern werde. Und ich danke meinem kleinen Bruder Georg, von dem ich noch viel lernen kann.