

4.3. Formulierung einer Hypothese

Aus den bisherigen Ergebnissen und Aussagen soll eine Hypothese entwickelt werden, die ein Erklärungsmodell für das Auftreten pädomorpher Merkmale in den unterschiedlichen Gruppen der Familie Salamandridae bietet. Ein Blick auf Sonderfälle und weitere stützende Argumente sollen diese Überlegungen ergänzen.

4.3.1. Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse

In Vorhergehenden konnten für die untersuchten Schädelstrukturen, Zungenbeinskelett, ventrale Öffnung des Cavum intermaxillare und Arcus frontotemporalis Normalentwicklungen gezeigt werden. Ein überwiegend knorpeliges Zungenbeinskelett, eine große Cavum-Öffnung und ein unvollständig oder gar nicht ossifizierter Arcus frontotemporalis bei adulten Salamandriden wurden dabei als jeweils pädomorphe Ausprägung identifiziert. Aufgrund der Muster der pädomorphen Merkmalsausprägungen bei den verschiedenen Salamandriden wurden vier Gruppen mit einem jeweils unterschiedlich starken Grad der Pädomorphie gebildet. Hierbei sind *Salamandra* und *Mertensiella* am stärksten pädomorph, *Cynops*, *Paramesotriton*, *Pachytriton* und *Euproctus asper* am wenigsten. Zwischen dem Pädomorphiegrad und der Lebensweise konnte eine Korrelation festgestellt werden. Die am stärksten pädomorphen Formen *Salamandra* und *Mertensiella*¹ sind als Adulte landlebend, die Formen mit geringerer Pädomorphie oder mit Normalentwicklung sind überwiegend aquatisch oder führen eine amphibische Lebensweise.

Ein direkter Anpassungswert der pädomorphen Merkmalsausprägung für die terrestrische Lebensweise kann nur für das Zungenbeinskelett und die Cavum-Öffnung angenommen werden. Dabei scheint aber der Selektionsdruck nicht sehr stark in diese Richtung zu wirken, da sich auch erfolgreiche Gegenbeispiele mit nicht-pädomorpher Ausprägung und terrestrischer oder überwiegend terrestrischer Lebensweise finden lassen. Ein positiver Anpassungswert für einen fehlenden Arcus frontotemporalis konnte nicht gefunden werden.

Als weiterer Ansatz wurden ausgewählte Daten zur Ökologie der Salamandriden zusammengetragen und hinsichtlich der Einordnung in Lebenszyklus-Strategien ausgewertet. Dabei zeigt sich, daß sich die Gruppe aus *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* im r-K-Kontinuum am K-Ende der Salamandriden befindet, während *Pleurodeles*, *Triturus* und *Notophthalmus* am r-Ende stehen. Auch hier ist wieder ein Zusammenhang mit der Lebensweise zu erkennen. Trägt man in einem Diagramm den Pädomorphiegrad in Abhängigkeit von der Stellung im r-K-Kontinuum auf, so erhält man Abb. 66, in der zudem noch die Lebensweise der Adulten gekennzeichnet ist. Es zeigt sich eine Gruppe stark pädomorpher, K-selektionierter und zugleich als Adulte terrestrisch lebender Salamandriden am rechten oberen Rand. Im mittleren Bereich finden sich überwiegend aquatisch lebende Bachbewohner. Mit Ausnahme von *Neurergus* zeigen sie eine Normalentwicklung. Am linken Rand und wieder mit etwas zunehmender Tendenz zur Pädomorphie finden sich dann nur noch die aquatischen und amphibisch lebenden Tümpelformen.

Aus dieser auffälligen Gruppierung soll im Folgenden ein direkter Zusammenhang zwischen Lebensweise, Lebenszyklus-Strategie und Pädomorphie abgeleitet werden. Dabei soll auf die Überlegungen von GOULD (1977) zurückgegriffen werden. Die dabei formulierte Hypothese soll auch eine Erklärung für das nicht-adaptive Merkmal des fehlenden Arcus frontotemporalis beinhalten.

¹ Hierher gehört auch noch *Chioglossa*. Zu dieser Form liegt aber nur unvollständiges Material vor.

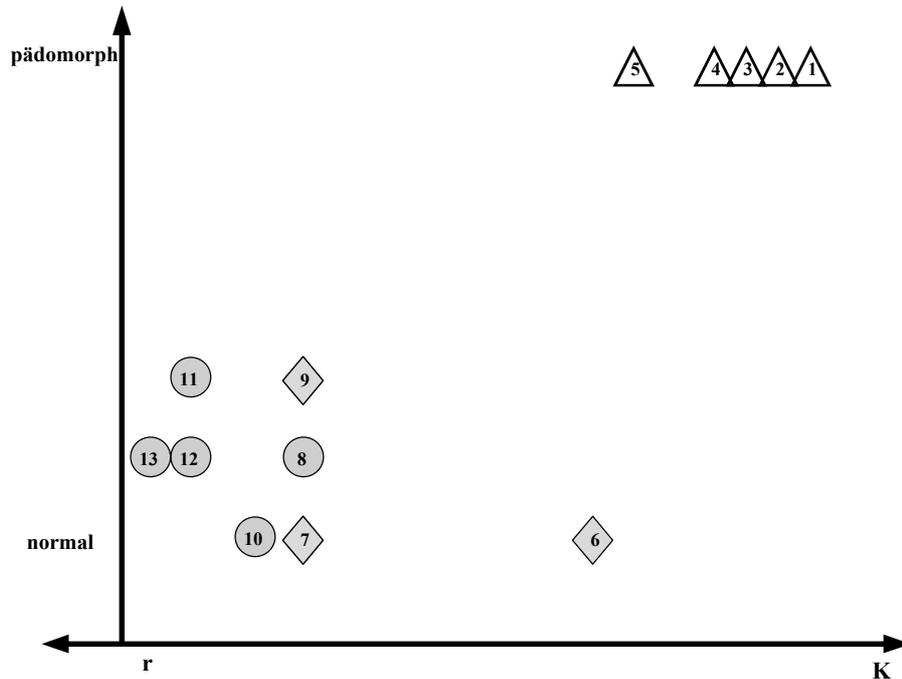


Abb. 66: Der Pädomorphiegrad in Abhängigkeit von der Stellung im r-K-Kontinuum

Die Achsen verstehen sich dimensionslos und ohne Maßstab. Sie sollen nur die relative Einordnung der Taxa ermöglichen. Aus dem r-K-Kontinuum ist nur der von den Salamandriden besetzte Ausschnitt dargestellt. Der Pädomorphiegrad bewegt sich zwischen der mit „normal“ gekennzeichneten Normalentwicklung und dem als „pädomorph“ bezeichneten stärksten beobachteten Pädomorphiegrad innerhalb der Salamandriden.

Erläuterung der Ziffern: 1 *Salamandra atra*, 2 *Mertensiella luschani*, 3 *Salamandra s. bernadezi*, 4 *Salamandra salamandra ssp.*, 5 *Chioglossa*, *Mertensiella caucasica*, 6 *Pachytriton*, *Euproctus asper*, 7 *Paramesotriton*, *Euproctus platycephalus*, 8 *Taricha*, 9 *Neurergus*, 10 *Cynops*, 11 *Triturus*, 12 *Notophthalmus*, 13 *Pleurodeles*.

Dreiecke kennzeichnen Taxa, die als Adulte terrestrisch leben, **Rauten** stehen für aquatische Bachbewohner und **Kreise** symbolisieren aquatische oder amphibisch lebende Tümpelformen.

4.3.2. Hypothese

4.3.2.1. Zuordnung zu Heterochronie-Typen

GOULD (1977) sieht einen Zusammenhang zwischen der Lebenszyklus-Strategie und den von ihm vorgeschlagenen Heterochronie-Typen¹. Innerhalb der Heterochronie-Typen unterscheidet GOULD zwei Varianten, die Pädomorphie hervorbringen: Progenese und Neotenie. Bei Progenese ist die verjugendlichte Morphologie Folge einer verkürzten Ontogenese durch frühe Geschlechtsreife. Neotenie führt zu einer verjugendlichten Morphologie durch eine verlangsamte somatische Entwicklung (Retardation).

¹ für eine kurze Zusammenfassung s. Kapitel 2.2.

Progenese ist nach GOULD (1977) mit r-Strategien verbunden, während K-Strategen zur Neotenie neigen, um durch eine verlangsamte somatische Entwicklung der Überspezialisierung durch Hypermorphose zu entgehen¹. Diese würden sie möglicherweise beim Beibehalten der ursprünglichen Entwicklungsraten und einer vergleichsweise später einsetzenden Geschlechtsreife entwickeln.

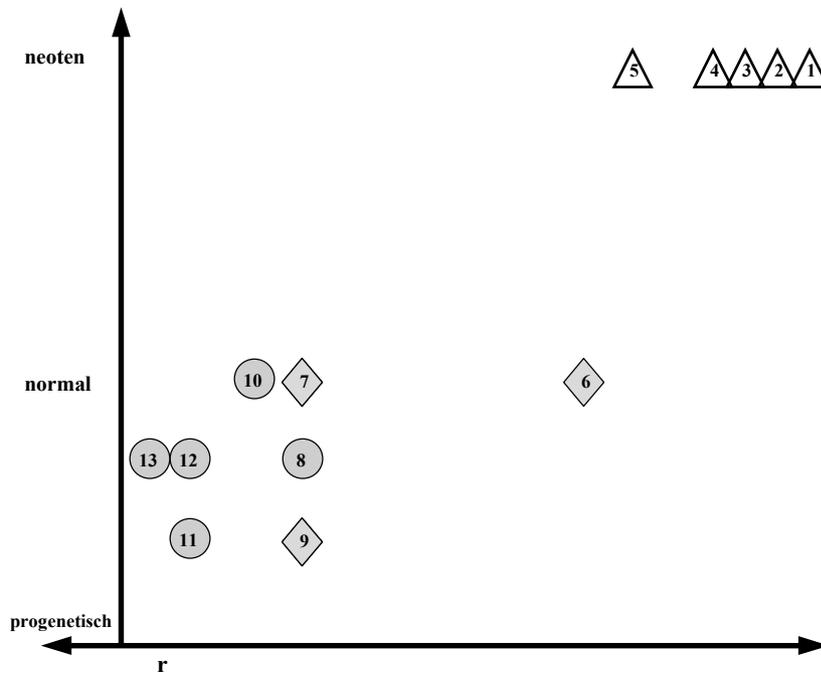


Abb. 67: Heterochronie-Typ in Abhängigkeit von der Stellung im r-K-Kontinuum

Die Achsen verstehen sich grundsätzlich wie in Abb. 66. Allerdings steht hier die Normalentwicklung (normal) ungefähr in der Mitte der Ordinate. Nach oben werden zunehmend neotene Formen aufgetragen, nach unten zunehmend progenetische. Dabei ist zu berücksichtigen, daß auch die am weitesten unten stehenden Salamandriden nur leicht progenetisch sind.

Erläuterung der Ziffern: 1 *Salamandra atra*, 2 *Mertensiella luschani*, 3 *Salamandra s. bernadezi*, 4 *Salamandra salamandra ssp.*, 5 *Chioglossa*, *Mertensiella caucasica*, 6 *Pachytriton*, *Euproctus asper*, 7 *Paramesotriton*, *Euproctus platycephalus* 8 *Taricha*, 9 *Neurergus*, 10 *Cynops*, 11 *Triturus*, 12 *Notophthalmus*, 13 *Pleurodeles*.

Dreiecke kennzeichnen Taxa, die als Adulte terrestrisch leben, **Rauten** stehen für aquatische Bachbewohner und **Kreise** symbolisieren aquatische oder amphibisch lebende Tümpelformen.

Die terrestrischen Formen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa*² sind starke K-Strategen mit geringer Vermehrungsrate, langer Lebenserwartung und bei *Salamandra* auch beträchtlicher Körpergröße. Zudem sind diese Formen verhältnismäßig stark pädomorph. Nach GOULD (1977) ist zu erwarten, daß hier Neotenie vorliegt.

¹ s. auch Kapitel 2.2.

² Zu *Chioglossa lusitanica* liegen nicht zu allen ökologischen Aussagen die entsprechenden Daten vor, s. Anhang.

Eine Reihe von aquatischen oder amphibischen Formen nehmen im r-K-Kontinuum Mittelstellungen ein. Hierzu gehören z.B. die Bachbewohner *Pachytriton*, *Euproctus asper* oder *Paramesotriton*. Sie zeigen hinsichtlich der untersuchten Merkmale eine Normalentwicklung. Heterochronie ist hier nicht zu erkennen.

Einige Formen, insbesondere *Triturus*, aber auch *Pleurodeles* oder *Notophthalmus*, zeigen leichte pädomorphe Merkmale. Sie sind unter den Salamandriden typische r-Strategen. Viele *Triturus* und *Notophthalmus* sind außerdem relativ klein. Dies alles spricht im Schema von GOULD (1977) für eine leichte Form der Progenese.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß pädomorphe Merkmale bei Salamandriden ganz unterschiedliche Ursachen - Neotenie oder Progenese - haben können. Trägt man die Salamandriden in Abhängigkeit von ihrer Stellung im r-K-Kontinuum und differenziert nach der möglichen Ursache der Pädomorphien in einem Diagramm auf, so ergibt sich Abb. 67.

Grob betrachtet streuen in dieser Darstellung die eingetragenen Positionen um eine Diagonale. Oben rechts finden sich die terrestrischen Formen, in der Mitte überwiegend aquatische Bachbewohner mit Normalentwicklung und links unten leicht progenetische Tümpelformen.

4.3.2.2. Formulierung der Hypothese

Aus der Zusammenschau der bisherigen Ergebnisse und der Zuordnung zu den Heterochronietypen läßt sich folgende Hypothese ableiten:

Die terrestrischen Gattungen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* zeigen eine in mehreren Merkmalsbereichen pädomorphe Morphologie. Diese pädomorphen Merkmale sind nicht Ergebnis eines direkten Anpassungswertes, sondern Folge einer allgemeinen Verjünglichung durch eine verlangsamte somatische Entwicklung. Ursache hierfür ist eine starke K-Strategie: Bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* liegt Neotenie vor. Diese Neotenie ist Folge der terrestrischen Lebensweise und Ursache für die beobachteten Pädomorphien. Es kann davon ausgegangen werden, daß diese Neotenie bei den drei nächstverwandten Gattungen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* ein homologes Merkmal darstellt, das von einem gemeinsamen, terrestrisch lebenden Vorfahren mit Bächen als Larvenhabitat ererbt wurde.

Bei einigen tümpelbewohnenden Formen, insbesondere bei *Triturus*, treten ebenfalls pädomorphe Merkmale auf. Auch hier ist die Ursache nicht der direkte Anpassungswert, sondern die von diesen Formen verfolgte r-Strategie. *Triturus* und in geringerem Maße *Pleurodeles*, *Notophthalmus* und *Taricha*, zeigen eine leichte Progenese. Diese leichte Progenese ist Folge der tümpelbewohnenden Lebensweise und Ursache für die beobachteten Pädomorphien. Es handelt sich in diesen Fällen zumindest zum Teil um konvergente Erscheinungen. So ist z.B. *Triturus* näher mit den nicht-pädomorphen Gattungen *Cynops* und *Paramesotriton* verwandt als mit *Pleurodeles* oder *Taricha*.

Bei den tümpel- oder bachbewohnenden, überwiegend aquatisch lebenden Taxa *Cynops*, *Paramesotriton*, *Pachytriton*¹ und *Euproctus asper* konnten keine pädomorphen Merkmale festgestellt werden. Sie nehmen im r-K-Kontinuum eine Mittelstellung ein und zeigen hinsichtlich der untersuchten Merkmale eine Normalentwicklung.

¹ *Pachytriton* zeigt im Arcus frontotemporalis eine leichte Tendenz zum unvollständig geschlossenen Zustand, der aber noch nicht als echte Pädomorphie gewertet wird.

4.3.2.3. Argumentationsketten: Ursachen für die beobachteten Heterochronien

Exemplarisch für die beiden Extremformen der vorgeschlagenen Heterochronien sollen die Argumentationsketten für *Salamandra* und *Triturus*¹ durchdacht werden. Für die nahestehenden Formen können die Argumente in der Regel sinngemäß übernommen werden. Auf Sonderfälle wird dann im Folgenden noch eingegangen. Die Formen mit Normalentwicklung bedürfen keiner besonderen Erläuterung.

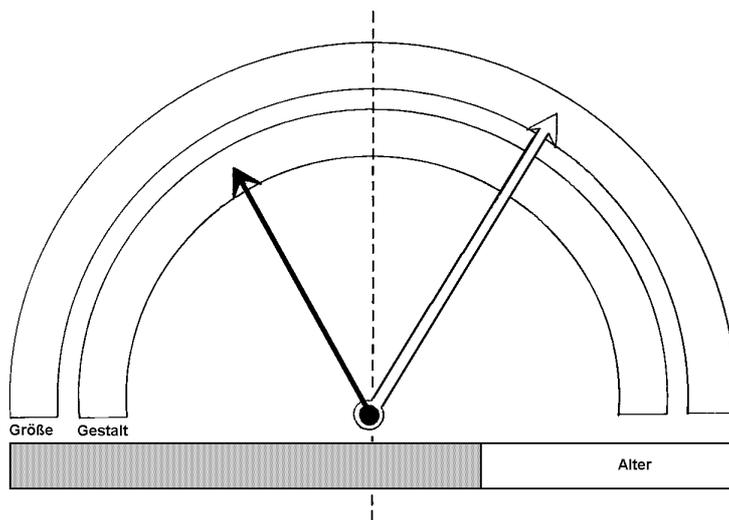


Abb. 68: Verhältnisse bei *Salamandra salamandra* im Uhr-Modell²: Neotenie

pflanzungserfolg durch mögliche Katastrophen wie Hochwasser oder Trockenheit nicht in jedem Jahr garantiert. Dies spricht zusätzlich für ein langes Leben mit möglichst vielen Bruten. Der Evolutionsdruck zugunsten großer Larven und die Vorteile eines großen Körpers zu ungünstigen Zeiten (Trockenheit, Nahrungsmangel) sprechen zudem für eine lange Wachstumsphase.

Ein langes Leben und ein langes Wachstum beinhalten die Möglichkeit, daß ontogenetische Entwicklungstrends über das Normalmaß hinauschießen und so peramorphe³ Merkmale hervorrufen. Folge wäre nach GOULD (1977) eine Hypermorphose, die zugleich die Gefahr einer Überspezialisierung beinhaltet. Ein Beispiel für ein peramorphes Merkmal ist z.B. die extreme Ossifikation des Schädels bei *Tylototriton kweichowensis* oder *T. shanjing*. Einer solchen Hypermorphose wird durch eine langsamere somatische Entwicklung entgegengewirkt. Dabei sind die Effekte auf die einzelnen Merkmale, wie das Reglermodell (s. Kapitel 4.2.1.5., Abb. 57) für *Salamandra* zeigt, unterschiedlich stark. Ergebnis ist eine mosaikartig unterschiedlich verjünglichte Morphologie. Einige der betroffenen Merkmale mögen dabei durchaus einen positiven Anpassungswert für die terrestrische Lebensweise haben. Dies trifft z.B. auf das knorpelige Zungenbeiskelett und evtl. auch auf die große Cavum-Öffnung zu. Andere sind neutral oder, wie z.B. das Fehlen eines ossifizierten Arcus frontotemporalis, möglicherweise eher nachteilig. Die geringere Stabilität des Schädels kann

Ausgangspunkt der Überlegung für *Salamandra* soll die terrestrische Lebensweise von adulten *Salamandra salamandra* und der Larvenlebensraum Bach sein. In Kapitel 4.2.5.3. konnte gezeigt werden, daß der lang-fristig stabile Landlebensraum und der mit großer Sicherheit verfügbare Bach ein K-selektierendes Regime darstellen. Ergänzend fördern die Lebensbedingungen im Bach das Absetzen weniger, großer Larven. Zugleich ist der Fort-

¹ insbesondere kleine Formen dieser Gattung, wie z.B. *Triturus helveticus*, *T. alpestris*, *T. vulgaris*

² Interessanterweise entspricht dieses Uhr-Modell für *Salamandra* recht genau der Darstellung der Neotenie des Menschen in GOULD (1977, S. 260).

³ s. ALBERCH ET AL 1979, s.o. Kapitel 2.2.4.

man dann als Lizenz auffassen, deren nachteilige Folgen durch andere, wichtigere Vorteile ausgeglichen werden. Im Falle des fehlenden Arcus mag außerdem die geringere Stabilität des Schädels z.B. durch die größere Körpergröße kompensiert werden. *Salamandra salamandra* wäre somit ein typisches Beispiel für Neotenie. Die Verhältnisse bei *Salamandra salamandra* sind in Abb. 68 im Uhr-Modell dargestellt (vgl auch Abb. 6).

Bei *Salamandra atra* ist die Tendenz zur K-Strategie dann weiterentwickelt. Das bei *Salamandra salamandra* übliche Larvengebären kann offensichtlich relativ leicht zum Vollmolchgebären weitergeführt werden, wie die konvergent zu *Salamandra atra* vollmolchgebärende Unterarten *Salamandra salamandra bernadezi* und *Salamandra s. fastuosa* zeigen. Neu ist bei *Salamandra atra* dann die intrauterine Versorgung der Larven durch eine Zona trophica (s. KLEWEN 1988, GUEX & GREVEN 1994). Durch das Vollmolchgebären kann *Salamandra atra* auch Regionen besiedeln, die keine geeigneten Larvengewässer aufweisen¹ oder in denen die jährliche Aktivitätszeit für die Larvenentwicklung zu kurz wäre.

Ein den Überlegungen zu *Salamandra* genau entgegengesetztes Beispiel bieten die Arten der

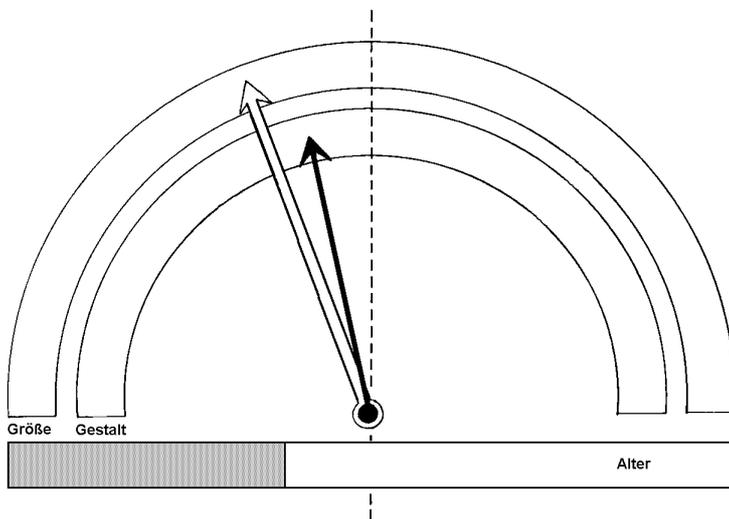


Abb. 69: Verhältnisse bei *Triturus alpestris* im Uhrmodell: leichte Progenese

zum unvollständigen Ablauf der Normalentwicklung. Damit einher geht die Tendenz zur Verzweigung. Für beides bietet die Gattung *Triturus* Beispiele. Eine ganze Reihe von *Triturus*-Arten ist im Vergleich zu anderen Salamandriden eher klein (z.B. *T. alpestris*, *T. heveticus*) oder sehr klein (*T. boscai*, *T. italicus*, *T. vulgaris graecus*). Ein deutlicher Hinweis auf eine unvollständige Individualentwicklung ist der unvollständig ossifizierte Arcus frontotemporalis, der keinen erkennbaren Vorteil bietet. Hier ist die Entwicklung des Knochenbogens einfach vor dem Bogenschluß abgebrochen. Die daraus resultierende geringere Stabilität des Schädels scheint tolerierbar zu sein. Auch das nur unvollständig ossifizierte Zungenbeinskelett deutet auf einen vorzeitigen Abbruch der Normalentwicklung hin.

Eine frühe Geschlechtsreife bei unvollständiger somatischer Entwicklung ist kennzeichnend für Progenese. Bei *Triturus* ist die Verjugendlichung der Morphologie aber nicht so stark, wie

Gattung *Triturus*. Die hohe Mortalität und der langfristig gesehen unbeständige Lebensraum Tümpel führen zu einer r-Strategie mit hohem Selektionsdruck zugunsten hoher Reproduktionsraten und einer frühen Geschlechtsreife. Eine frühere Geschlechtsreife ist beispielsweise durch eine Verkürzung der Individualentwicklung zu erreichen. Werden dabei die Entwicklungsraten nicht entsprechend beschleunigt, kommt es

¹ Analoges gilt für *Mertensiella luschani*. Voraussetzung für die Besiedlung mediterraner Karstlückensysteme ist hier auch die Unabhängigkeit vom Laichgewässer.

z.B. bei den neotenen Formen *Salamandra* oder *Mertensiella*. Daher kann man bei *Triturus* nur von leichter Progenese sprechen. Das Uhr-Modell in Abb. 69 zeigt exemplarisch die Verhältnisse bei *Triturus alpestris* oder einer anderen kleinen *Triturus*-Art.

4.3.2.4. Sonderfälle

Im Folgenden sollen zunächst drei Sonderfälle besprochen werden, die auf den ersten Blick nicht so ganz in die bisherigen Überlegungen zu passen scheinen. Es handelt sich dabei um *Pleurodeles waltl*, *Salamandrina terdigitata* und *Neurergus strauchii*.

Sieht man auf das Fortpflanzungsverhalten¹, so ist ***Pleurodeles waltl*** unter den Salamandriden der deutlichste r-Strategie. *Pleurodeles* sollte daher auffällige progenetische Charakteristika aufweisen. Insbesondere aufgrund der sehr frühen Geschlechtsreife wäre mit einer eher geringen Körpergröße und sehr starker Pädonomie zu rechnen. Tatsächlich gehört *Pleurodeles* zu den größten Salamandriden und nimmt hinsichtlich des Pädonomiegrades eine mittlere Stellung ein.

Eigene Terrarienbeobachtungen zeigen, daß die Larven und Juvenilen von *Pleurodeles waltl*

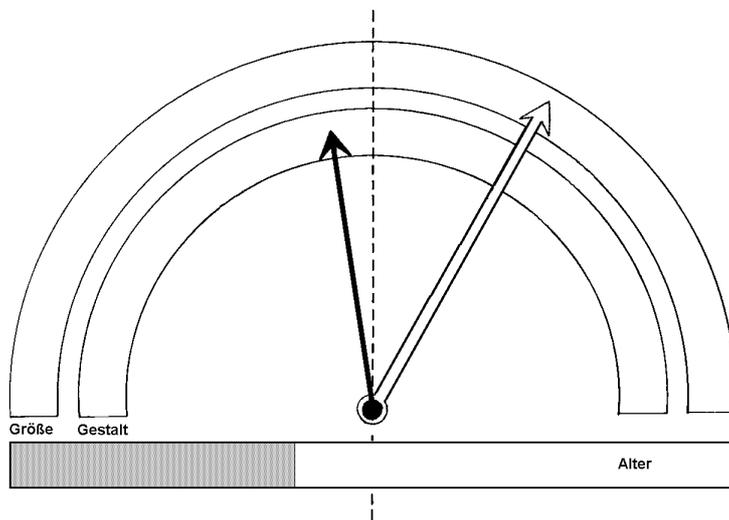


Abb. 70: *Pleurodeles waltl* im Uhr-Modell: Mischform aus leichter Progenese und proportioniertem Gigantismus

austrocknet. Die Jungen müssen den Tümpel möglichst früh verlassen können. Eine sehr schnelle Entwicklung ist unter diesen Umständen vorteilhaft. Der Kannibalismus unter den Larven ermöglicht den größeren, die Nahrungsressourcen der kleineren mit zu nutzen und so selbst schneller zu wachsen. Zugleich ist der Selektionsdruck zugunsten schnelleren Wachstums ganz erheblich. Bei günstigen Bedingungen wird die Metamorphose hinausgezögert, um das Nahrungsangebot im Tümpel möglichst lange optimal auszunutzen und weiter zu wachsen. Große Juvenile sind dann robuster und können ungünstige Zeiten, z.B. die Trockenzeit, besser überstehen. Außerdem können große Tiere mehr Eier produzieren als kleine.

Die große Körpergröße und der geringere Pädonomiegrad sind nach diesen Überlegungen also auf eine im Vergleich zu anderen Taxa höhere somatische Entwicklungsrate zurückzuführen. Verglichen mit den nächstverwandten Formen, der Gattung *Tylotriton*,

eine sehr große Wachstumsrate aufweisen. Außerdem neigen sie sehr zum Kannibalismus. Bei günstigen Bedingungen wird die Larvalphase bei stetigem Wachstum ggf. ausgedehnt. Vor dem Hintergrund dieser Beobachtungen lassen sich folgende theoretische Überlegungen anstellen, die allerdings noch der Überprüfung im Freiland bedürfen:

Im mediterranen Verbreitungsgebiet dieser Art besteht verstärkt die Gefahr, daß das jeweilige Laichgewässer bald

¹ größte Eizahl, sehr kleine Eier, früheste Geschlechtsreife

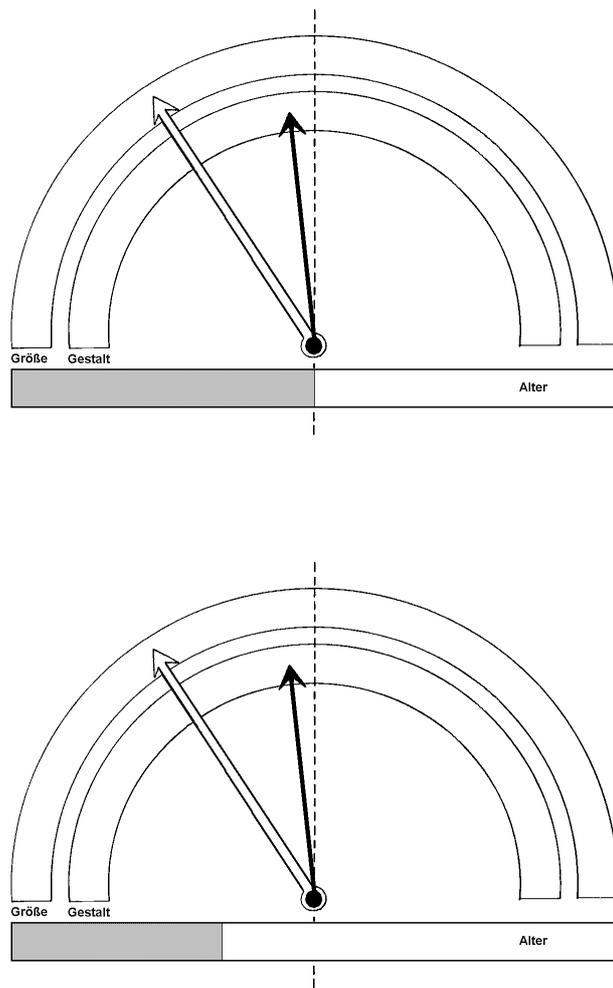


Abb. 71: Salamandrina terdigitata im Uhrmodell: leicht pädomorphe, proportionierte Verzweigung oder Mischform aus Progenese und Verzweigung

oben: Variante mit normalem Zeitpunkt der Geschlechtsreife, unten mit vorgezogener Geschlechtsreife

Miniaturausgabe von *Tylototriton*³. Leider fehlen bislang hinreichende Daten zur Lebenserwartung und Geschlechtsreife⁴. Geht man davon aus, daß die Geschlechtsreife zum normalen Zeitpunkt eintritt, so kann man die Situation bei *Salamandrina* im Uhrmodell nach GOULD (1977) wie in Abb. 71 oben darstellen. Es handelt sich um eine leicht pädomorphe Variante der proportionierten Verzweigung⁵. Ist die Geschlechtsreife vorgezogen, so ergibt

zeigt *Pleurodeles* allerdings dennoch eine etwas verjugendlichte Morphologie: Insbesondere der Schädel ist weniger extrem ossifiziert. Die Schädeloberseite zeigt anstelle der Knochenwülste bei *Tylototriton* im Falle von *Pleurodeles* nur eine leichte Aufrauung. Auch die fehlenden Knochenkappen der Neuralcristae der Rumpf Wirbel (s. SCHOLZ 1995) können als pädomorph im Vergleich zu *Tylototriton*¹ angesehen werden. Aus diesen Überlegungen ergibt sich im Uhrmodell nach GOULD (1977) das Bild von Abb. 70.

Mit *Tylototriton* und *Pleurodeles* nächstverwandt ist *Salamandrina terdigitata*. Diese Form ist besonders schwierig einzuordnen. Es handelt sich um eine regelrechte Zwergform. Selbst die Größenangabe von normalerweise nur 80-90 mm Gesamtlänge² täuscht noch über die Zierlichkeit dieser Art hinweg.

Die relativ geringe Gelegegröße bei *Salamandrina* deutet auf eine K-Strategie hin, die geringe Körpergröße wäre dafür aber untypisch. Die auf vier verringerte Zahl der Zehen kann man als pädomorphes Merkmal deuten (s.u. ALBERCH 1981, ALBERCH & ALBERCH 1981 bei *Bolitoglossa*). Abgesehen hiervon und vom hochspezialisierten, knorpeligen Zungenbeinskelett erinnert *Salamandrina* sehr an eine

¹Verglichen mit den anderen Salamandriden sind diese Merkmale von *Tylototriton* als peramorph anzusprechen. Die vergleichsweise normale Ausprägung bei *Pleurodeles* ist dann gegenüber *Tylototriton* pädomorph.

²bisher gemessene Maximallänge 116 mm

³vgl. SCHOLZ 1995: Gemeinsamkeiten sind z.B der Lyrawulst des Schädelskeletts oder die nach oben gebogenen Rippen; auch die Färbungsmerkmale sind ähnlich.

⁴ZUFFI 1999

⁵zu den reinen Heterochronie-Typen s. Abb. 6

sich das Bild von Abb. 71 unten, eine Mischform zwischen proportionierter Verzweigung und Progenese. Ursache für die Verzweigung ist meiner Ansicht nach eine sehr starke Anpassung an das Leben in der Bodenschicht (s. ZUFFI 1999). Im Lückensystem aus Laub, Moos, verrottendem Holz, Steinen usw. ist eine zierliche Gestalt und eine geringe Körpergröße sehr vorteilhaft. Konvergente kleine, bodenschichtbewohnende Salamander finden sich z.B. unter den Plethodontiden mit *Eurycea bislineata* oder der Zwergform *Eurycea quadridigitata*¹. Dabei weist auch *Eurycea quadridigitata*, wie *Salamandrina terdigitata*, nur vier anstelle von fünf Zehen auf.

Der dritte Sonderfall betrifft die Gattung *Neurergus*². Als Bachbewohner nimmt die Lebenszyklus-Strategie von *Neurergus* eine mittlere Stellung ein. Hier wäre eine Morphologie mit Normalentwicklung zu erwarten, wie sie z.B. bei *Paramesotriton*, *Pachytriton* oder *Euproctus asper* zu beobachten ist. *Neurergus* dagegen zeigt eine relativ deutliche Pädomorphie. Hierin ist *Neurergus* der Gattung *Triturus* ähnlich. Tatsächlich wird *Neurergus* von verschiedenen Autoren (LAURENT 1986, WAKE & ÖZETI 1969, HERRE 1935, BLOKAY 1928, SCHOLZ 1995) als nächstverwandt zu *Triturus* aufgefaßt. Hierfür sprechen nicht nur die Ähnlichkeiten im Skelett, auch Merkmale im Balzverhalten belegen diese enge Verwandtschaft³. Vor diesem Hintergrund kann davon ausgegangen werden, daß die pädomorphen Morphologie nicht Folge einer eigenständigen Entwicklung von *Neurergus* als Bachbewohner ist, sondern ein gemeinsames Erbe von *Triturus* und *Neurergus*. Es ist anzunehmen, daß die gemeinsame Stammform beider Gattungen eine Tümpelform war⁴, deren Lebensweise und Anpassungen vermutlich denen von *Triturus* entsprachen. Offensichtlich lag der Evolutionsdruck stärker auf einer Anpassung von Lebensweise und Fortpflanzung, als auf den pädomorphen Merkmalen. *Neurergus* ist also als sekundärer Bachbewohner mit morphologischem Tümpelform-Erbe anzusehen.

Aus Mangel an hinreichenden Daten ist die Einordnung von *Tylototriton* nicht sinnvoll möglich. Auf den besonderen Hintergrund für das Fehlen des Arcus frontotemporalis bei *Euproctus montanus* wurde bereits in Kapitel 4.1.4.2. hingewiesen.

4.3.2.4. Weitere stützende Argumente

Im Rahmen der morphologischen Untersuchungen zur vorliegenden und einer früheren Arbeit wurden einige weitere Merkmale beobachtet, die sich als zusätzliche Stützen in das Bild einer allgemeinen Neotenie bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* einfügen. Ausführliche Untersuchungen dieser Merkmale waren im Rahmen dieser Arbeit aus Materialgründen nicht möglich.

Betrachtet man den allgemeinen Ossifikationsgrad des Schädels, so fällt auf, daß die Schädel der untersuchten *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* weniger stark ossifiziert sind, als bei Formen mit Normalentwicklung, wie z.B. *Cynops* oder *Paramesotriton*. Auch *Pleurodeles* zeigt einen wesentlich stärker ossifizierten Schädel, ganz zu schweigen von *Tylototriton* mit einer überaus starken Schädelverknöcherung⁵. Die geringere allgemeine Ossifikation des Schädels bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* deute ich als Ergebnis der durch Neotenie verlangsamten Entwicklung - hier der Ossifikation. Nähere Untersuchungen, z.B. durch Messung der Knochendicke in Schnittserien, könnten diese allgemeine Beobachtung genauer beleuchten.

¹ s. z.B. PETRANKA 1998

² Hier untersucht wurde aus Materialgründen nur *Neurergus strauchii*, die anderen Arten der Gattung haben wahrscheinlich hinsichtlich der untersuchten Merkmale vergleichbare Ausprägungen (s. z.B. BLOKAY 1927 für *N. crocatus*, BLOKAY 1928 für *N. microspilotus*, ÖZETI & WAKE 1969 für *N. crocatus*).

³ SCHOLZ 1995

⁴ s. Kapitel 2.1.3.

⁵ s. Kapitel 4.1.3.

Auch die Wirbel der drei genannten Gattungen unterscheiden sich von denen der Formen mit Normalentwicklung¹. Bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* besitzen sowohl die Rumpfwirbel als auch die Schwanzwirbel nur sehr undeutliche Neuralcristae. Hierin ähneln sie stark der Situation bei einer späten Larve von *Cynops ensicauda*². TEEGE (1958) betont, daß die Neuralcristae erst im Laufe der Individualentwicklung gebildet werden. Die geringe Entwicklung bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* interpretiere ich als pädomorphes Merkmal infolge der vorliegenden Neotenie. Für eine genauere Untersuchung müßten Entwicklungsreihen der betroffenen Formen und von Vergleichsarten mit Normalentwicklung (z.B. *Cynops*) herangezogen werden.

Auch die Haut von *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* weicht in ihrer Struktur von der der meisten Wassermolche ab. Sie ist weniger keratinisiert und die Hautdrüsen sind anders angeordnet. Möglicherweise ist auch dies als Folge der beschriebenen Neotenie dieser Taxa zu interpretieren. Hierzu wären histologische Untersuchungen an den genannten Gattungen und an verschiedenen Larven erforderlich.

¹ s. auch SCHOLZ 1995

² Untersuchungen an metamorphosierten Juvenilen haben bei *Cynops ensicauda* bereits deutlich entwickelte Neuralcristae ergeben.