

5.3. Schlußbetrachtung: Überlegungen zur Evolution der Salamandriden

Bereits in einer früheren Arbeit (SCHOLZ 1995) habe ich einige Überlegungen zur Evolution der Salamandriden geäußert. Seinerzeit war die Frage noch unbeantwortet, ob die in der vorliegenden Arbeit diskutierten Merkmale bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* Pädomorphien sind und welcher der beiden Kladogrammvorschläge zu bevorzugen ist. Aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit können diese Fragen nun beantwortet werden: Aufgrund der Pädomorphie der fraglichen Merkmale ist Kladogramm I (Abb. 73) der Vorzug zu geben. Daraus kann nun ein gedankliches Bild zur Evolution der Salamandriden entwickelt werden.

In Kapitel 2.1.3. wurde bereits ausgeführt, daß man an der Basis des Salamandriden-Stammbaums eine Tümpelform sehen kann. Nach MILNER (1983) könnte dieser Ursalamandrid im frühen Tertiär in Eurasien gelebt haben. Dieser Ursalamandrid hatte einen knöchernen Arcus frontotemporalis, eine kleine ventrale Öffnung des Cavum intermaxillare und ein zumindest weitgehend ossifiziertes Zungenbeinskelett. Vermutlich waren auch die Neuralcristae der Rumpfwirbel deutlich entwickelt.

Eine erste Aufspaltung in dieser frühen Zeit trennte eine Gruppe mit dem für Salamandriden plesiomorphen dorsalen Amplexus im Balzverhalten von einer Gruppe, die als Synapomorphie ein Balzverhalten mit ventralem Amplexus entwickelte¹. Diese Aufspaltung sollte vor dem Ende des Eozäns erfolgt sein, da sich noch im Eozän Formen finden, die zur Verwandtschaft von *Tylototriton* zählen (s. HERRE 1935, WESTPHAL 1980), also der Gruppe mit ventralem Amplexus zuzuordnen sind.

Diese Gruppe mit ventralem Amplexus spaltete sich in zwei Gruppen: Eine um *Tylototriton* und eine um *Salamandra*. Im Balzverhalten entwickelte die Gruppe um *Salamandra* die Spermatophorenübergabe durch Abwinkeln². Dies mag mit der terrestrischen Lebensweise der Adulten zusammenhängen, die sich in dieser Gruppe durchgesetzt hat. Die Larven dieser Gruppe wuchsen vermutlich in Fließgewässern auf. Mit dieser Lebensweise verbunden ist eine zunehmende K-Strategie und als Folge daraus ein Trend zur Neotenie. Dabei handelt es sich allerdings um Ausprägung pädomorpher Merkmale bei terrestrischen Adulten, nicht um Neotenie im Sinne geschlechtsreifer Larven. Wichtige pädomorphe Merkmale dieser Gruppe sind der Verlust des knöchernen Arcus frontotemporalis, der nur noch als bindegewebiges Band auftritt, das Ausbleiben der Ossifikation³ des larval knorpelig angelegten Zungenbeinskeletts und eine große Cavum-Öffnung. Auch die Ausprägung der Wirbelkörper ist verjugendlicht. Bei *Chioglossa lusitanica* wird das Zungenbeinskelett hochspezialisiert: Die Radian werden groß und gebogen und das Basibranchiale I ossifiziert⁴.

Ob an der Basis dieser Gruppe um *Salamandra*, vielleicht in direktem Zusammenhang mit der Spermatophorenübergabe durch Abwinkeln, auch der heute noch bei *Mertensiella* vorhandene Schwanzwurzelhöcker entwickelt wurde und dieser bei *Salamandra* (und evtl. bei *Chioglossa*) sekundär verloren ging, oder ob es sich dabei um ein auf *Mertensiella* beschränktes Merkmal handelt, kann hier nicht abschließend geklärt werden. Offensichtlich zeigt aber *Salamandra* den stärksten Trend zur Pädomorphie in dieser Gruppe.

¹ zu Einzelheiten s. SCHOLZ (1995)

² s. SCHOLZ (1995)

³ Ausnahme: Das Basibranchiale II ossifiziert, da es in der Normalentwicklung das erste ossifizierende Element des Zungenbeinskeletts ist.

⁴ s. Abb. 9

Ein weiterer Trend in dieser Gruppe, der mit der K-Strategie zusammenhängt, ist die Tendenz, fertige Jungtiere zu gebären. Dies tritt heute sowohl bei *Salamandra atra*, *Salamandra lanzai* und *Mertensiella luschani*, als auch bei einigen Unterarten von *Salamandra salamandra* auf.

Die oben bereits erwähnte Gruppe um *Tylototriton* umfaßt heute drei Gattungen¹. Nach WESTPHAL (1978) war die Gattung *Tylototriton* im Obermiozän auch in Europa verbreitet, heute ist sie mit mehreren Arten auf Ostasien beschränkt. In Europa kommen als Relikte noch die Zwergform *Salamandrina* und die leicht progenetische Gattung *Pleurodeles* mit einer Art vor. *Pleurodeles* umfaßt noch eine weitere (nordafrikanische) Art.

Als Ursache für die Verzweigung von *Salamandrina* ist die terrestrische Lebensweise in der obersten Bodenschicht anzunehmen. Zudem entwickelte *Salamandrina* konvergent zu *Chioglossa* ein hochspezialisiertes Zungenbeinskelett mit ossifiziertem Basibranchiale I und großen Radien². *Pleurodeles* lebt wesentlich aquatischer als *Tylototriton* und zeigt im Vergleich zu dieser Gattung eine verjugendlichte Morphologie in Folge einer auf eine r-Strategie zurückzuführenden leichten Progenese.

Die zweite große Gruppe, die bei der ersten Aufspaltung der Salamandriden den dorsalen Amplexus beibehalten hat, wandelte dieses Paarungsverhalten weiter ab. *Taricha* behielt den alten Amplexus, *Notophthalmus* wedelt zusätzlich während des Amplexus und *Euproctus* entwickelte einen besonderen Amplexus. Die übrigen Formen wurden reine Wedler.

Auch in der zweiten großen Gruppe kommen einige leicht progenetische Formen vor. Am deutlichsten tritt leichte Progenese bei *Triturus* und der nächstverwandten Gattung *Neurergus* auf. Als Ursache ist eine r-Strategie der tümpelbewohnenden Stammform dieser Gattungen anzunehmen. Dagegen zeigen die drei nächstverwandten ostasiatischen Gattungen *Cynops*, *Paramesotriton* und *Pachytriton* zumindest bei den untersuchten Merkmalen keine deutliche Pädomorphie. Hinsichtlich der untersuchten Kopfmerkmale mögen sie noch heute der Stammform der Salamandriden entsprechen.

¹ sofern man *Echinotriton* als Untergattung von *Tylototriton* auffaßt

² s. Abb.9