

7. Zusammenfassung

7.1. Zusammenfassung

Anstoß für die vorliegende Arbeit gaben zwei alternative Stammbaumvorschläge für die Familie Salamandridae, die sich hinsichtlich ihrer Grundverzweigung unterscheiden (Abb. 1 und 2). Die Entscheidung zwischen beiden Vorschlägen hängt davon ab, ob ein fehlender Arcus frontotemporalis, ein nicht ossifiziertes Zungenbeinskelett und eine große ventrale Öffnung des Cavum intermaxillare als pädomorph (d.h. als „evolutive Verjugendlichung“ im Sinne von GOULD 1977) zu bewerten sind. Die vorliegende Arbeit untersucht diese drei Merkmalskomplexe im Kopfbereich der Salamandriden anhand von Skelettpräparaten, morphologischen Totalpräparaten und histologischen Schnittpräparaten. Zur Skelettpräparation werden Clearing- und Staining-Methoden eingesetzt. Für die Totalpräparate und die histologischen Schnittpräparate werden Alizarinrot-Alcianblau Färbemethoden neu angepasst. Es werden larvale, juvenile und adulte Salamandriden sowie einzelne Hynobiiden, Ambystomatiden und Plethodontiden untersucht.

Für das **Zungenbeinskelett** der Salamandriden wird erstmals das Schema einer Normalentwicklung vorgeschlagen. Bei dieser Normalentwicklung ossifizieren sämtliche larval knorpelig angelegten Elemente des adulten Zungenbeinskeletts mit Ausnahme der Radien. Die Ossifikation beginnt mit dem Basibranchiale II, gefolgt von Hypobranchiale I und Ceratohyale, dann Basibranchiale I und Ceratobranchiale I, schließlich Hypobranchiale II. Die vollständige Normalentwicklung zeigen *Cynops*, *Euproctus* und *Pachytriton*. Die mit Ausnahme des Basibranchiale II knorpelig bleibenden Zungenbeinskelette von *Salamandra* und *Mertensiella* werden als stark pädomorph identifiziert. *Chioglossa* und *Salamandrina* haben ein abweichendes, hochspezialisiertes Zungenbeinskelett. Die übrigen Gattungen besitzen leicht pädomorphe Zungenbeinskelette. Entgegen der Ansicht von ÖZETI & WAKE (1969) ist das Ceratobranchiale bei *Salamandra* und *Mertensiella* nicht fehlend, sondern mit dem Hypobranchiale I und II verschmolzen.

Auch für den **Arcus frontotemporalis** wird erstmals das Ablaufschema einer Normalentwicklung vorgeschlagen. Sie führt zu einem geschlossenen Arcus. Ausgangspunkt ist ein larval angelegtes bindegewebiges Band zwischen Squamosum und Frontale / Präfrontale, das im Verlauf der Ontogenese von beiden Seiten her ossifiziert. Einen vollständig ossifizierten Arcus zeigen *Cynops*, *Euproctus* (außer *E. montanus*), *Notophthalmus*, *Paramesotriton*, *Pleurodeles*, *Salamandrina*, *Taricha* und *Tylototriton*. Bei *Salamandra* und *Mertensiella* findet sich nur das nicht ossifizierte, bindegewebige Band. Dies wird mit dem Arcus homologisiert und als stark pädomorph identifiziert. *Neurergus* und die meisten *Triturus* zeigen einen unvollständig ossifizierten, offenen Arcus, was als leicht pädomorph eingestuft wird. Auch bei den untersuchten Vertretern der Hynobiiden, Ambystomatiden und Plethodontiden werden erstmals bindegewebige Bänder beobachtet, die vorläufig mit denen bei den Salamandriden homologisiert werden.

Als weiteres Ergebnis der vorliegenden Arbeit wird eine kleine **ventrale Öffnung des Cavum intermaxillare** als Folge des normalen Wachstums der Munddachanteile der Prämaxillaria und der anterioren Anteile der Vomeris angesehen. Die Mehrheit der untersuchten Salamandriden zeigt dieses Merkmal. Bei den Taxa mit großer Öffnung des Cavum (*Salamandra*, *Mertensiella*, *Chioglossa*) unterbleibt dieses Wachstum weitgehend. Insbesondere die Munddachanteile der Prämaxillaria verbleiben in einem spätlarvalen Zustand. Dies ist als stark pädomorph einzustufen.

Unter Verwendung eines neu entwickelten Reglermodells wird gezeigt, daß die einzelnen Merkmalskomplexe bei den verschiedenen untersuchten Taxa mosaikartig in unterschiedlichem Maße pädomorph sind. Es lassen sich vier Muster unterschiedlich weitgehender Pädomorphie erkennen. Am stärksten pädomorph sind *Salamandra* und *Mertensiella* (sowie *Chioglossa* unter Berücksichtigung des spezialisierten Zungenbeinskeletts). *Cynops*, *Pachytriton*, *Paramesotriton caudopunctatus*, *P. chinensis*, und *Euproctus asper* sind hinsichtlich der untersuchten Merkmale nicht pädomorph. Die übrigen Taxa zeigen nur eine leichte Pädomorphie. Vergleicht man den Pädomorphiegrad der untersuchten Taxa mit ihrer Lebensweise, so zeigt sich, daß zunehmende Pädomorphie in Korrelation mit zunehmend terrestrischer Lebensweise steht. Aquatisch / amphibisch lebende Taxa zeigen nur eine geringe Pädomorphie.

Für die aquatische / amphibische Lebensweise wird ein hoher Anpassungswert der jeweils nicht-pädomorphen Ausprägung der drei untersuchten Merkmalskomplexe nachgewiesen. Für die terrestrische Lebensweise kann ein gewisser positiver Anpassungswert der pädomorphen Ausprägung der ventralen Cavumöffnung und des Zungenbeinskeletts festgestellt werden, der jedoch durch Gegenbeispiele in Frage gestellt werden kann. Die pädomorphe Ausprägung des Arcus ist ohne erkennbaren Anpassungswert.

Untersucht man die Salamandriden hinsichtlich ihrer Lebenszyklus-Strategie, so finden sich die stark pädomorphen, terrestrischen Formen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* am K-Ende eines r-K-Kontinuums, während die mäßig pädomorphen, aquatisch-amphibischen, tümpelbewohnenden Gattungen *Pleurodeles*, *Triturus* und *Notophthalmus* am r-Ende stehen. Die nicht-pädomorphen Formen befinden sich dazwischen. Mögliche Ursachen für die K-Strategie der terrestrischen Formen liegen einerseits in der hohen Stabilität des Landlebensraums. Andererseits zeigen diese Taxa eine enge Beziehung zum Bach als Larvenhabitat, das ebenfalls als Struktur eine hohe Stabilität aufweist. Nach den Voraussagen von GOULD (1977) führt dies zu einer K-Strategie. Tümpel sind dagegen ephemere Lebensräume, die nach GOULD (1977) r-Strategen begünstigen. Auch die Vorhersagen von STEARNS (1976, 1977) zu den Lebenszyklus-Strategien lassen sich auf diese Fälle anwenden.

Nach GOULD (1977) besteht ein Zusammenhang zwischen der Lebenszyklus-Strategie und den von ihm vorgeschlagenen Heterochronie-Typen, zu denen unter anderem zwei verschiedene Formen von Pädomorphie gehören: Progenese¹ und Neotenie². Progenese ist mit r-Strategien verbunden, während K-Strategen zur Neotenie neigen, um durch eine verlangsamte somatische Entwicklung der Überspezialisierung durch Hypermorphose zu entgehen. In der vorliegenden Arbeit werden die terrestrischen, starken K-Strategen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* erstmals als neotene Formen identifiziert, während die tümpelbewohnenden r-Strategen *Triturus*, *Pleurodeles* und *Notophthalmus* als leicht progenetische Formen eingestuft werden.

Als **zentrale Hypothese der Arbeit** wird formuliert, daß die pädomorphe Morphologie der terrestrischen Gattungen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* nicht Ergebnis eines direkten Anpassungswertes, sondern Folge einer durch die K-Strategie ausgelösten Neotenie sind. Diese Neotenie ist Folge der terrestrischen Lebensweise und stellt ein homologes Merkmal der drei betroffenen Gattungen dar. Daneben zeigen einige tümpelbewohnende Taxa, insbesondere die untersuchten *Triturus*, eine leichte Progenese, die durch die verfolgte r-Strategie verursacht wird. Diese Progenese ist Folge der tümpelbewohnenden Lebensweise. Formen, die eine Mittelstellung im r-K-Kontinuum einnehmen, zeigen meist keine Pädomorphie. Als Sonderfälle werden bei *Pleurodeles waltl* eine Mischform aus leichter

¹ Verjugendlichung durch frühere Geschlechtsreife bei normaler somatischer Entwicklungsgeschwindigkeit.

² Verjugendlichung durch verlangsamte somatische Entwicklung.

Progenese und proportioniertem Gigantismus¹ und bei *Salamandrina* Verzweigung, evtl. mit leichter Progenese, betrachtet. Als weitere stützende Argumente für die aufgestellte Hypothese werden der geringere Ossifikationsgrad des Schädels und die nur sehr undeutlichen Neuralcristae der Wirbel bei *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* angeführt.

Sowohl in der älteren als auch in der neueren Literatur wird Pädomorphie und Neotenie bei Urodelen häufig mit geschlechtsreifen Larven (z.B. Axolotl) in Verbindung gebracht. Verschiedene Umweltbedingungen, z.B. ein ungünstiger Landlebensraum, gelten oft als Ursache. Erst in jüngerer Zeit werden auch andere Merkmale (z.B. Färbungsmerkmale, geringe Körpergröße oder eine besondere Fußmorphologie) bei Urodelen als Folge von Pädomorphie angesehen, wobei der direkte Anpassungswert als Ursache angenommen wird. Die vorliegende Arbeit sieht dagegen nicht Anpassungswerte einzelner Merkmale, sondern die Lebenszyklus-Strategien, die sich als Folge der terrestrischen oder tümpelbewohnenden Lebensweise herausgebildet haben, als Ursachen für Neotenie bzw. leichte Progenese.

Für den Fall, daß sich die von TITUS & LARSON (1995) vorgeschlagene Paraphylie der Gattung *Mertensiella* bestätigt, wird in der vorliegenden Arbeit ein mögliches Erklärungsmodell für den Verlust des auffälligen Schwanzwurzelhöckers bei *Salamandra* als Folge der weitgehenden Neotenie diskutiert.

Da ein knorpeliges Zungenbeinskelett, der fehlende Arcus frontotemporalis und eine große ventrale Öffnung des Cavum intermaxillare als pädomorph erkannt werden, wird die Grundverzweigung von Kladogramm I (Abb. 73) als zutreffend identifiziert.

7.2. Summary

The present dissertation was induced by two alternative cladograms for the genera of the family Salamandridae. The decision between these two cladograms depends on the question, whether the absence of an ossified frontotemporal arch, a non-ossified hyobranchial skeleton and a large ventral opening of the Cavum intermaxillare are paedomorphic characters or not. For the present thesis, a variety of anatomical and histological preparations was examined referring to larval, juvenile and adult salamandrids. Some species of the Hymenobdellidae, Ambystomatidae and Plethodontidae were selected for comparisons.

For the first time a scheme of a „normal development“ of the hyobranchial skeleton in salamandrids is proposed, with all elements of the cartilaginous larval hyobranchial skeleton ossifying. Ossification starts with basibranchial II, followed by hypobranchial I, ceratohyal, basibranchial I, ceratobranchial I and finally hypobranchial II. The complete normal development of the hyobranchial skeleton is displayed by *Cynops*, *Euproctus* and *Pachytriton*. The hyobranchial skeletons of *Salamandra* and *Mertensiella* remain cartilaginous (except basibranchial II). This is identified as highly paedomorphic. *Chioglossa* and *Salamandrina* have extremely specialised hyobranchial skeletons. Hyobranchial skeletons of other genera are slightly paedomorphic. In contrast to the opinion of ÖZETI & WAKE (1969) the ceratobranchials of *Salamandra* and *Mertensiella* are not missing but fused to the hypobranchials I and II.

Also for the first time a scheme of normal development for the frontosquamosal arch is proposed. This normal sequence leads to a fused frontosquamosal arch. The starting-point is a larvally formed ligament between the squamosal and the frontal or prefrontal. This ligament ossifies from both sides during ontogenesis. *Cynops*, *Euproctus* (except *E. montanus*), *Notophthalmus*, *Paramesotriton*, *Pleurodeles*, *Salamandrina*, *Taricha* and *Tylototriton* have a completely ossified frontosquamosal arch. A non-ossified ligament is found in adult *Salamandra* and *Mertensiella*. This is identified as homologous with the frontosquamosal arch

¹ im Sinne von GOULD (1977)

and is considered to be highly paedomorphic. *Neurergus* and most *Triturus* show a not completely ossified, open frontosquamosal arch. This is classified as slightly paedomorphic. Also the examined hynobiids, ambystomatids and plethodontids show ligaments, that are provisionally identified as homologous with the frontosquamosal arch of salamandrids.

As another result of the present thesis, a small ventral opening of the Cavum intermaxillare is regarded as the consequence of a normal growth of the palatal parts of the premaxillaria and the anterior parts of the vomeres. Most of the salamandrids examined show this character.

This normal growth does not occur in taxa with large Cavum openings (*Salamandra*, *Mertensiella*, *Chioglossa*). In particular the palatal parts of the premaxillaria remain in a late larval state. This is a highly paedomorphic character.

The salamandrids examined show a mosaic of characters that are paedomorphic to a different degree. Four types of increasing paedomorphy are identified. With regard to the characters studied *Cynops*, *Pachytriton*, *Paramesotriton caudopunctatus*, *P. chinensis* and *Euproctus asper* are not paedomorphic. The most paedomorphic taxa are *Salamandra* and *Mertensiella* (and *Chioglossa*, despite the specialised state of the hyobranchial skeleton). The other taxa examined show slight paedomorphy.

There is a correlation between increasing paedomorphy and an increasing terrestrial life style. Taxa with an aquatic or amphibic life style show no or only little paedomorphy.

A highly adaptive value of the not-paedomorphic states of the three characters studied can be demonstrated for an aquatic or amphibic life style. Some adaptive value of the paedomorphic states of the hyobranchial skeleton and the Cavum intermaxillare can be recognised for a terrestrial life style. Nevertheless, there are also counter-arguments. For the paedomorphic frontosquamosal arch no adaptive value can be realised.

Regarding life history strategies, the terrestrial, highly paedomorphic taxa *Salamandra*, *Mertensiella* and *Chioglossa* hold the K-end of a r-K-continuum, whereas the slightly paedomorphic, aquatic / amphibic, pond-breeding genera *Pleurodeles*, *Triturus* and *Notophthalmus* hold the r-end. The non-paedomorphic taxa can be placed in-between.

A possible reason for the K-strategy in terrestrial taxa is the high stability of their terrestrial environments. These taxa show a close relation to brooks (which are also stable structures) as their larval habitat. GOULD (1977) predicts, that environmental stability should lead to K-strategy. Ponds are ephemere environments and should - according to GOULD (1977) - support r-strategies. GOULD proposes two types of paedomorphosis in his system of heterochrony: Neoteny and progenesis. GOULD sees progenesis related to r-strategies and neoteny to K-strategies.

In the present thesis terrestrial K-strategists *Salamandra*, *Mertensiella* and *Chioglossa* are identified as neotenic forms, whereas pond-breeding r-strategists *Triturus*, *Pleurodeles* and *Notophthalmus* are classified as slightly progenetic forms.

The **central hypothesis** of this dissertation is, that the paedomorphic morphology of the terrestrial genera *Salamandra*, *Mertensiella* and *Chioglossa* is not the result of direct adaptive value, but a consequence of neoteny caused by K-strategy. This neoteny is a result of terrestriality and is a homologous character of these tree genera. At the same time, some pond-dwelling taxa, in particular *Triturus*, show slight progenesis as a result of their r-strategy. A special case is the mixture of progenesis and proportioned gigantism in *Pleurodeles waltl*, another one is dwarfism, perhaps with progenesis, in *Salamandrina*. The hypothesis is further supported by a lower degree of ossification in the skull and indistinct neuralcristae in the vertebrae of *Salamandra*, *Mertensiella* and *Chioglossa*.

In literature, paedomorphosis and neoteny in urodeles are usually connected with the phenomenon of mature larvae (e.g. axolotl). Reasons for neoteny are seen in environmental qualities, e.g. a not suitable terrestrial environment. In more current literature also other

characters (e.g. coloration, small size or a special morphology of the feet) are regarded as results of paedomorphy. In these cases direct adaptive value is seen as the reason for neoteny. In contrast, the present thesis does not assume adaptive values of single characters, but life history strategies, resulting from terrestrial or pond-dwelling life styles, as causes for neoteny or progenesis.

Supposing that paraphyly of the genus *Mertensiella*, proposed by TITUS & LARSON (1995), can be confirmed, neoteny is discussed as a possible reason for the loss of the dorsal tail tubercle in *Salamandra*.

As a cartilaginous hyobranchial skeleton, the absence of an ossified frontosquamosal arch and a large ventral opening of the Cavum intermaxillare are identified as paedomorphies, the basic branching of cladogram I (Abb. 73) is regarded as correct.