

Funktionsmorphologie und neuronale Kontrolle des Beutefangs bei Salamandern und Fröschen: Gemeinsamkeiten und Alternativen

Functional morphology and neural control of feeding in salamanders and frogs: similarities and alternatives

GERHARD ROTH, KIISA NISHIKAWA*, URSULA DICKE UND DAVID B. WAKE**

Universität Bremen, Fachbereich Biologie, 2800 Bremen; *University of Kentucky, Department of Biological Sciences, Lexington, KY 40506, USA; **University of California, Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, CA 94720, USA

Abstract

Neural processes of visual prey recognition are very similar in frogs and salamanders that share the same prey preferences and feeding strategies. However, frogs and salamanders differ fundamentally in morphology, kinematics and neural control of feeding. In frogs, the hyolingual skeleton plays no role in tongue projection; only the tongue muscles are projected out of the mouth under the control of the nn. trigeminus and hypoglossus. In salamanders, feeding is based on forward movement of the hyolingual apparatus, which is folded into a slender, far-reaching projectile in the most highly derived salamanders. Tongue protraction is controlled by nn. glossopharyngeus and vagus, tongue retraction by the first and second spinal nerves. All muscles related to feeding are activated simultaneously in salamanders, and sequentially in frogs. Brainstem and spinal cord motor nuclei involved in feeding are activated (directly or indirectly) by a crossed and an uncrossed tectofugal pathway which originate from different subsets of tectal efferent neurons and appear to be involved in different components of feeding behavior.

1. Einleitung

Frösche (Anuren) und Salamander (Urodelen) leben als adulte Tiere räuberisch, und deshalb spielen das Beutefangverhalten und der Bau und die Funktion des Beutefangapparats eine wichtige Rolle für ihr Überleben. Viele Frosch- und Salamanderarten existieren nicht nur unter sehr ähnlichen ökologischen Bedingungen und weisen ein sehr ähnliches Beutespektrum auf, sondern sie sind sich auch hinsichtlich ihrer «Beutefangstrategie» sehr ähnlich. Einige von ihnen repräsentieren den «Jäger»-Typ, der umherstreift und nach Beute sucht. «Jäger» bevorzugen in der Regel große, sich langsam bewegende Beute; ihr Beutefangapparat ist meist wenig spezialisiert und hat eine relativ geringe Treffsicherheit. Bekannte Vertreter dieses Typs sind die Erdkröte (Buytendijk 1918; Eibl-Eibesfeldt 1951) (Abb. 1) und der Feuersalamander. Die Mehrzahl aller Anuren und Urodelen gehört hingegen zum «Lauerer»-Typ. Diese Tiere verharren häufig sehr lange an einer Stelle und warten, bis ein Beutetier in Fangdistanz kommt. Alle «Lauerer» haben hochspezialisierte, schnelle und treffsichere Zungen und bevorzugen kleine, häufig sich schnell bewegende Beute, die für «Jäger» schwer oder gar nicht erreichbar ist. Bekannte Vertreter dieses Typs unter den Fröschen sind die meisten Raniden-Arten und allgemein die Mehrzahl tropischer Frösche, z.B. die mehrere hundert Arten umfassende Gattung *Eleutherodactylus* (Taigen und Pough 1983; Duellman und Trueb 1986); unter den Salamandern sind die Schleuderzungensalamander (Bolitoglossini) (Abb. 2), die allein die Hälfte aller Urodelen-Arten umfassen, extreme «Lauerer» (Roth 1987). Natürlich gibt es eine ganze Reihe von Frosch- und Salamander-Arten, die Zwischentypen hinsichtlich ihrer Beutefangstrategie darstellen.

Vergleichende neurophysiologische Untersuchungen im optischen Tectum von Fröschen und Salamandern haben gezeigt, daß jeweils die «Jäger» und die «Lauerer» untereinander sehr ähnliche Typen von Antworttypen rectaler visueller Neuronen aufweisen. Während einige rectale Antworttypen sozusagen eine Grundausrüstung zur Beute-Identifikation darstellen (z.B. T 5.1- und T 5.3-Neuronen nach der Nomenklatur von Ewert; vgl. Ewert 1984), fehlen bei den «Lauerern» unter den Fröschen und Salamandern die Typen von Tecum-Neuronen (z.B. T 5.2), die eine Präferenz für längliche Beutetrappen zeigen, wie sie für «Jäger» typisch sind (Schürg-Pfeiffer und Ewert 1981; Roth 1982, 1986, 1987).

Diesen Gemeinsamkeiten in den Beuteerkennungsmechanismen steht die Tatsache gegenüber, daß der Bau, die Funktion und die neuronale Steuerung des Beutefangapparats von Fröschen und Salamandern äußerst verschieden sind. Dies ist erstaunlich, weil der Beutefangapparat bei Anuren und Urodelen aus homologen Skelettelelementen und Muskeln zusammengesetzt ist, und weil Hirnstamm und Rückenmark als außerordentlich konservative Hirnteile gelten. Die Funktionsmorphologie und die neuronale Steuerung des Beutefangs bei Fröschen und Salamandern sind deshalb ein hervorragendes Untersuchungsobjekt für die Frage, wie und warum Tiere, die nahe verwandt sind und den gleichen Bauplan haben, dieselben Verhaltensleistungen in ganz unterschiedlicher Weise vollbringen.

2. Funktionsmorphologie, Kinematik und neuronale Steuerung des Beutefangs der Amphibien

A. Anuren

Bei den Anuren liegt die Zunge in Ruhestellung auf dem Hyoid auf (Abb. 3 und 4). Das Hyoid besteht aus einer dünnen, knorpeligen Platte und ist durch Fusion der Elemente des Kiemenbogenapparats der Amphibien, nämlich des Basibranchiale, Hypobranchiale, Ceratobranchiale und Ceratohyale entstanden.*

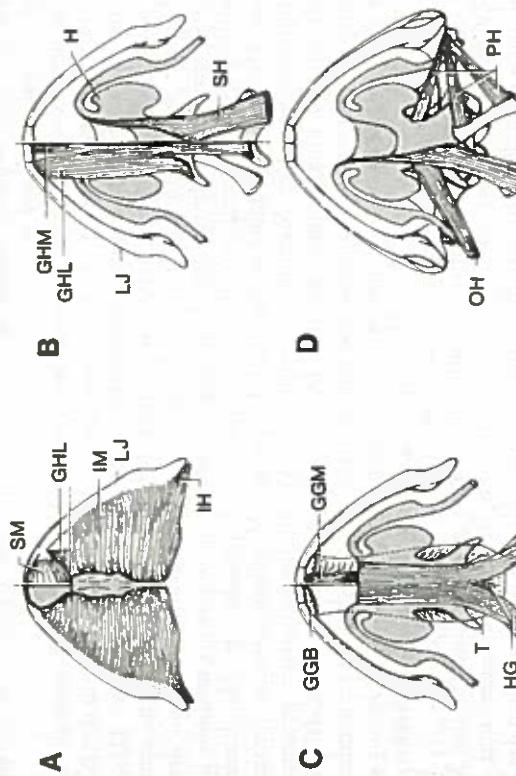


Abb. 3: Unterkiefer und Beutefangapparat von *Bufo marinus*. A: Unterseite des Unterkiefers mit oberflächlicher Muskulatur. B: Oberfläche (links) und tiefliegende (rechts) Muskulatur des Hyoid. C: Zungenmuskeln. D: Tiefe Hyoidmuskelein. Für weitere Erklärungen siehe Text. Für Abkürzungen siehe Liste. Nach Duellmann und Trueb (1986), verändert.



Abb. 1: Die Kröte *Bufo bufo* beim Beutefang. Photo von W. Grunwald.



Abb. 2: Der italienische Schleuderzungensalamander *Hydromantes italicus* beim Beutefang. Photo von G. Roth.

deus-Muskeln. Sein Motorkern ist kleiner als der des Facialis. Er liegt auf der Höhe der ersten Wurzel des IX-XI-Wurzelkomplexes. Der N. vagus (zehnter Hirnnerv) innerviert mit einigen dünnen Ästen die hinteren Petrohyoideus-Muskeln. Sein Kern ist lang und schmal; er beginnt direkt hinter dem Glossopharyngeus-Kern und endet kurz hinter der Wurzel des N. hypoglossus. Die Mm. petrohyoidei und die sie innervierenden Glossopharyngeus- und Vagus-Nerven sind nicht an der Beutefangmotorik beteiligt. Kontraktion der Petrohyoideus-Muskeln bewegt das Hyoid während der Atmung und der Vokalisation. Jedoch verlaufen im afferenten Teil des N. glossopharyngeus sensorische Fasern von der Zunge. Diese Fasern besitzen direkten Kontakt mit den Neuronen des Hypoglossus-Kerns (Matsushima et al. 1987).

Der N. hypoglossus innerviert die Mm. geniohyoideus, sternohyoideus, genioglossus und hyoglossus. Bei den meisten Anurenarten wird der Hypoglossus vom zweiten Spinalnerven gebildet; der erste Spinalnerv verschwindet während der Metamorphose (Gaupp 1896). Bei einigen primitiven Anuren (z.B. *Acaphus*, *Leiopelma*, *Discoglossus*) persistiert der erste Spinalnerv in unterschiedlichem Maße und steuert Fasern zum Hypoglossus bei (Nishikawa et al. in Vorb.). Bei allen Anuren besitzt der Hypoglossus zwei Motorkerne, einen dorsalen und einen ventralen. Bei Raniden und Bufo-Näpfchen liegt der dorsale Kern medial vom Vagusnukleus in Höhe der Hypoglossus-Wurzel, der ventrale Kern liegt lateral und caudal vom Vagus-Kern (Süssesse et al. 1984; Oka et al. 1987b). Bei Discoglossiden liegen beide Nukleien auf gleicher rostrocaudaler und mediolateraler Höhe (Nishikawa et al. in Vorb.). Die Neuronen des medialen und des lateralen Kernels weisen eine deutlich unterschiedliche Morphologie auf (Oka et al. 1987b). Die den Hyoglossus innervierenden Motoneuronen liegen bei *Rana* und *Bufo* im vorderen Teil, die den Genioglossus innervierenden im hinteren Teil des dorsomedialen Nukleus, jedoch überlappen sich beide Bereiche stark. Die Motoneuronen, die den Geniohyoideus innervieren, finden sich im vorderen Teil des dorsomedialen wie auch des ventrolateralen Kernels; die den Sternohyoideus innervierenden Neuronen finden sich im gesamten ventrolateralen Kern des Hypoglossus.

Der N. accessorius spinalis (efferter Cranialnerv) innerviert die Nackenmuskulatur (M. cucullaris). Der Nucleus des Accessorius deckt sich mehr oder weniger mit dem ventrolateralen Kern des Hypoglossus (Oka et al. 1987a; Takei et al. 1987). Kinematische Untersuchungen zum Beutefang liegen bisher nur bei *Bufo marinus* (Gans und Gorniak 1982 a,b) und *Bufo japonicus* (Matsushima et al. 1985) vor. Die Untersuchungen bei *Bufo japonicus* zeigen, daß der Beutefang mit der Aktivität des M. depressor mandibulae beginnt, und zwar 50 ms vor Beginn des Maulöffnens. In einem Abstand von 30 ms, also noch vor Beginn des Maulöffnens, beginnen die Mm. levatores mandibulae zu kontrahieren. Das nächste Ereignis ist das Vorschnellen der Zunge, bewirkt durch gleichzeitige Kontraktion der Mm. genioglossus basalis und medialis und des M. submentalis (Abb. 4). Durch die Kontraktion des Submentalis verlagert sich der Genioglossus basalis vor diesen Muskel. Der Genioglossus medialis wird durch Kontraktion zu einem steifen Hebel, der mit dem gesamten Zungenmuskel durch den querliegenden anschwellenden Submentalis nach Art einer ballistischen Maschine aus dem Maul geschleudert wird. Die Zungenprotraktion wird dadurch verstärkt, daß die Kontraktion des Submentalis die vorderen Mandibeln nach außen und unten verdreht. Das lose hintere Ende der Zunge schnellt aus dem Maul heraus; gleichzeitig relaxiert der Genioglossus, und die Zunge wird aufgrund ihrer eigenen Trägheit weit aus dem Maul geschleudert. Während des gesamten Vorgangs kontrahieren die Geniohyoideus- und Sternohyoideus-Muskeln in entgegengesetzter Richtung und stabilisieren so das Hyoid, das an der Zungenprojektion selbst nicht beteiligt ist.

Die Zunge wird durch Kontraktion des Hyoglossus zurückgeholt, der 400 ms vor und noch lange nach dem Genioglossus aktiviert ist. Während der relativ kurzen Aktivität des Genioglossus ist seine Aktivität vorübergehend unterdrückt. Seine maximale Aktivität erreicht der Hyoglossus relativ abrupt ca. 20 ms nach der maximalen Aktivität des Genioglossus. Während der Zungenretraktion erreichen die Mm. levatores mandibulae maximale Aktivität und schließen das Maul. Der gesamte Beutefangvorgang dauert bei *Bufo japonicus* im Schnitt 250 ms.

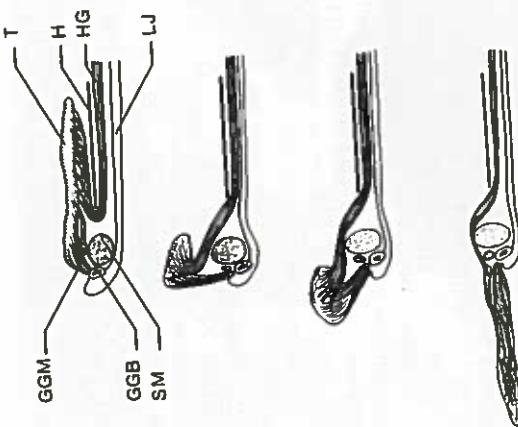


Abb. 4: Zungenprojektion bei der Kröte *Bufo marinus*. Für Abkürzungen siehe Liste. Nach Gans und Gorniak (1982b), verändert.

Die beiden Ceratohyalia bilden die «Hörner» (cornua oder hyalia) des Hyoid; sie entspringen vorn am Hyoid und erstrecken sich seitlich nach hinten bis zur Unterseite der otischen Kapsel. Das Hyoid hat zwei hintere Fortsätze, einen posterolateralen und einen posteromedialen Fortsätze. Das Hyoid ist mit dem Unterkiefer durch den M. sternohyoideus. Die zwei geniohyoideus verbunden und mit dem Brustgürtel durch den M. Brustgürtel durchsetzen, stark bis vier Petrohyoideus-Muskeln entspringen in der prootischen Region und setzen, stark auffächlernd, ventral am Hyoid an.

Die Zunge der Frösche wird durch zwei Muskeln, den M. genioglossus medialis und den M. hyoglossus, gebildet (Abb. 3 u. 4). Der Genioglossus medialis entspringt in der Nähe der Symphyse der Unterkiefer und zieht auffächlernd die Zungenmasse ein; der Hyoglossus entspringt am hinteren Hyoid-Fortsatz, zieht unter dem Hyoid nach vorn und dann nach dorsal und dringt in den hinteren Teil der Zunge ein, wo sich seine Fasern mit denen des Genioglossus vereinigen. Hinter dem Ursprungsort des M. genioglossus medialis liegt der paarige, stabförmige M. genioglossus basalis, der quer zur Längssachse der Mandibel zieht. Unter diesem Muskel und parallel zu ihm liegt der unpaare M. submentalis; er verbindet die beiden Mandibelbögen. Der Mundboden wird vom M. intermandibularis posterior und weiter caudal vom M. interhyoideus gebildet. Der Unterkiefer ist mit dem Schädel durch die Mm. levatores (adductores) mandibulae und den M. depressor mandibulae verbunden.

Bei allen bisher untersuchten Anuren wird der Beutefangapparat durch folgende craniale und cervico-spinale Nerven und ihre Motornuklei gesteuert (Matesz und Székely 1978; Süssesse et al. 1983, 1984; Matsushima et al. 1986; Oka et al. 1987b) (Abb. 7): Der N. trigeminus (fünfter Cranialnerv) innerviert über den Ramus intermandibularis den M. submentalis (Zungenvorschneider), die Mm. levatores mandibulae (Maulschließer) und den M. intermandibularis (Mundboden). Der Motornukleus dieses Nerven liegt zwischen der Wurzel des Trigeminus und der des Facialis. Er ist in einen vorderen und einen hinteren Unterkern gegliedert. Die den M. submentalis innervierenden Motoneuronen liegen vornehmlich im vorderen Unterkern.

Der N. facialis (siebter Cranialnerv) innerviert mit dem R. hyomandibularis den M.

vordere Unterkern.

Der N. glossopharyngeus (neunter Cranialnerv) innerviert den vordersten der Petrohyoi-

den.

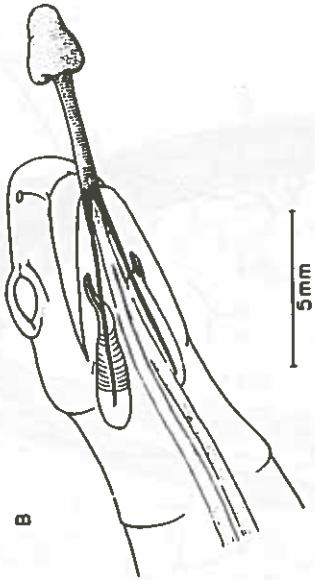
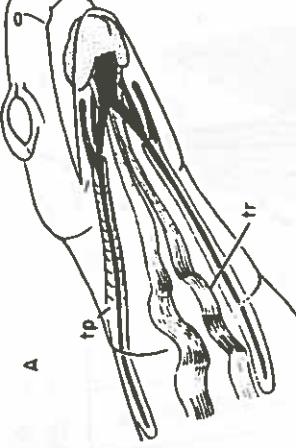


Abb. 6: Zungenprojektion beim tropischen Schleuderzungen-Salamander *Bolitoglossa occidentalis*. A: Zungenskelett in Ruhestellung; man beachte die Aufwindungen des Zungenretraktors in der Kehlregion. B: Zungenskelett in halbmaximaler Projektion. Das Zungenklett ist schwarz gezeichnet. tp: Zungenprotraktor (SAR); tr: Zungenretraktor (RCP). Nach Thexton et al. (1977).

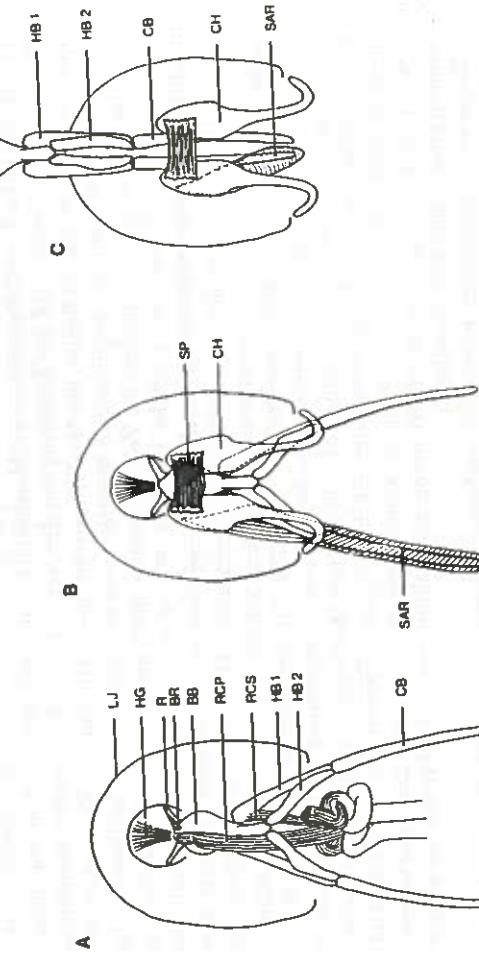


Abb. 5: Zungenskelett und Zungenprojektion des Salamanders *Eurycea bislineata* (Dorsalsansicht). A: Zungenskelett in Ruhestellung mit Retraktormuskeln M. recus cervicus profundus und superficialis. Die Umrisse des Unterkiefers sind eingezeichnet. Man beachte die Aufwindungen des Retraktormuskels im Kehlbereich. B: Zungenskelett in Ruhestellung mit Protraktormuskel M. subarcualis rectus und M. suprapeduncularis. C: Zusammengefaßtes Zungenskelett bei halbmaximaler Projektion. Man beachte den stark verkürzten Protraktormuskel SAR. Abkürzungen siehe Liste.

(6) intrinsische Zungenmuskeln wie die Mr. hyoglossus, basiradialis, interradialis. Der Unterkiefer ist mit dem Schädel durch die Mm. depressor (Maulöffner) und levator mandibulae (Maulschließer) verbunden (Lombard und Wake 1977).

Wie bei Anuren wird bei Salamandern die Beutefangktion durch Nerven der Medulla oblongata und des cervicalen spinalen Marks kontrolliert (Wake et al. 1983; Roth und Wake 1985a; Roth et al. im Druck, Wake et al. im Druck) (Abb. 7 u. 8). Der N. trigeminus innerviert über den R. intermandibularis den M. intermandibularis im Mundboden und den M. levator mandibulae. Der Motornukleus dieses Nerven hat eine ovale Form und liegt wie bei Fröschen zwischen der Trigeminus und der Facialiswurzel. Er ist in einen vorderen und einen hinteren Unterkern gegliedert. Neurone des vorderen Unterkerns innervieren den M. levator mandibulae, während Neurone des hinteren den M. intermandibularis versorgen.

Der N. facialis versorgt über den R. hyomandibularis den M. interhyoideus im Mundboden sowie den M. depressor mandibulae. Der Motorkern des Facialis ist relativ groß und lang. Er beginnt kurz hinter dem Motornukleus des Trigeminus und erstreckt sich, anders als bei Fröschen, weit nach hinten, z.T. bis zur Wurzel des ersten Spinalnerven. Er ist in einen vorderen und einen hinteren Unterkern gegliedert. Der vordere liegt vor dem Kern des Glossopharyngeus und enthält Neurone, die den M. depressor mandibulae versorgen. Der hintere Unterkern überdeckt vollständig den Glossopharyngeus-Kern und zum größten Teil den Vagus-Kern; er enthält Neurone, die den M. interthyroides innervieren.

Der N. glossopharyngeus innerviert den M. subarcualis rectus, den Zungenprotraktormuskel. Sein Kern liegt auf der Höhe der ersten Wurzel oder zwischen der ersten und zweiten Wurzel des IX-XI-Wurzelkomplexes. Wie bei Fröschen ist dieser Kern relativ klein.

Die am Beutefang beteiligten Muskeln werden zu unterschiedlichen Zeitpunkten aktiviert. Die Reihenfolge der Aktivierung ist: Hyoglossus, Geniohyoideus, Sternohyoideus, Depressor mandibulae, Adductor mandibulae, Submentalis, Genioglossus. Das Überraschende dabei ist also, daß der Zungenprotraktor-Muskel als allerster und der Zungenretraktor-Muskel als letzter aktiv wird. Der Zeitpunkt der maximalen Aktivität all dieser Muskeln ist nicht mit dem Zeitpunkt der Aktivierung korriert, d.h. die Muskeln erreichen ihr Maximum zu ganz unterschiedlichen Zeiten, die offenbar wesentlich von ihren anatomischen und physiologischen Eigenschaften bestimmt werden.

B: Salamander

Der Beutefangapparat der Salamander besteht im Gegensatz zu dem der Frösche aus mehreren gegeneinander beweglichen Teilen (Lombard und Wake 1976, 1977) (Abb. 5 u. 6). Die paarigen Ceratohyalia liegen flach im Mundboden und sind rostral durch den M. geniohyoideus oder M. subhyoideus (oder beide) an die Mandibel in Nähe der Symphyse und am caudalen Ende der Mandibel durch das Suspensorium angeheftet. Das eigentliche Zungenskelett besteht aus dem unpaarigen Basibranchiale, zwei Paaren Hypobranchialia (Ceratobranchialia) und ein bis zwei Paaren Ceratobranchialia (Epibranchialia). Das Basibranchiale trägt meist ein bis zwei Paar Radii, die in den Zungenmuskel hineinreichen.

Folgende Muskeln sind am Beutefang beteiligt (Lombard und Wake 1976, 1977): (1) M. subarcualis rectus; dieser Muskel erstreckt sich vom caudalen Ende der Ceratobranchialia zur ventralen Seite des Ceratohyale (Abb. 5B); (2) M. recus cervicus, der homolog zum Sternohyoideus der Anuren ist; er entspringt am Beckengürtel, läuft durch den ganzen Körper und heftet sich am vorderen Teil des Basibranchiale an (Abb. 5A); (3) M. geniohyoideus lateralis; dieser Muskel entspringt an den Mandibeln und setzt am Vorderende der Ceratohyalia an; (4) M. genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel entspringt auf der Ventraleite der vorderen Mandibeln und zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus; er zieht vom Hinterende des Ceratohyale zu den Faszie des M. intermandibularis posterior;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. subhyoideus;

genioglossus (falls vorhanden); dieser Muskel zieht dorsal in den rostralen Teil des Zungenmuskels ein; (5) M. sub

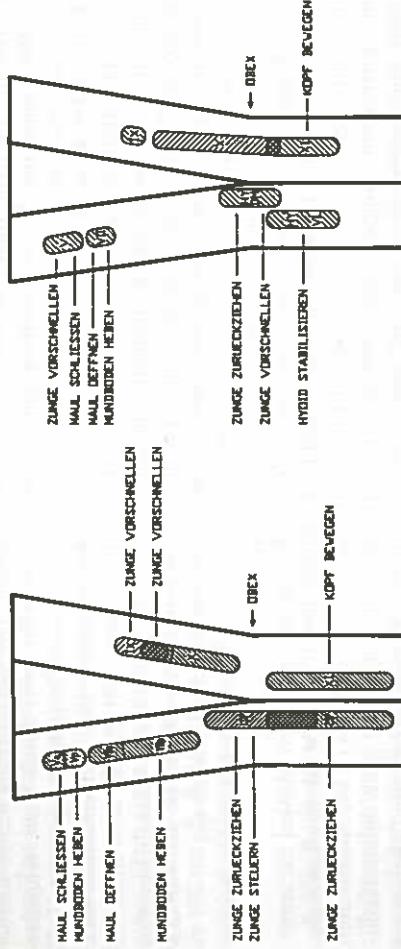


Abb. 8: Schematische Darstellung der am Beutefang von Salamandern und Fröschen beteiligten cranialen und cervico-spinalen Motornuklei.

sich bis zur Mitte zwischen den ventralen Wurzeln des zweiten und dritten Spinalnerven. Er überlappt damit beträchtlich mit dem Nucleus des ersten Spinalnerven.

Der N. accessorius spinalis innerviert wie bei Fröschen die Nackenmuskulatur. Der Nucleus beginnt (bei allen Salamandern mit Ausnahme der Bolitoglossini) unmittelbar hinter dem Vagus-Kern und erstreckt sich bis über das caudale Ende des Kerns des zweiten Spinalnerven. Bei den Bolitoglossini ist er in seiner Lage identisch mit der des Kerns des zweiten Spinalnerven.

Die Kinematik des Beutefangs bei terrestrischen adulten Salamandern wurde funktionsmorphologisch (Drüner 1901, 1904; Francis 1934; Lombard und Wake 1976, 1977; Özeti und Wake 1969), kinematographisch (Larsen und Guthrie 1976; Larsen und Beneski 1988) und elektromyographisch (Thexton et al. 1977; Lauder und Shaffer 1985; Shaffer und Lauder 1988) untersucht.

Im Gegensatz zu den Fröschen trägt bei allen terrestrischen Salamandern der Hyolingualapparat grundsätzlich zur Zungenprotraktion und -retraktion bei. Allerdings ist bei den meisten Salamandern mit Ausnahme der Plethodontiden dieser Apparat nur wenig beweglich, und die Zunge verlässt (z. B. bei *Ambystoma* und *Salamandra*) beim Beutefang kaum das Maul. Protraktion des Apparats geschieht hier durch kombinierte Aktion des M. subhyoideus und des M. subarcuatus rectus (oder des letzteren allein); zurückgezogen wird das Zungenskelett durch den M. rectus cervicus und den M. genioglossus. Bei den Salamandridenarten *Chioglossa* und *Salamandrina* ist das Zungenskelett ebenfalls wenig beweglich, hier haben sich aber sehr lange Radii ausgebildet, die um 180 Grad rotieren und den verhältnismäßig langen und breiten Zungenmuskel weit herausschleudern.

Alle terrestrischen Arten der Familie Plethodontidae besitzen einen hochspezialisierten Beutefangapparat, der es ihnen erlaubt, die Zunge viel weiter hervorzuschnellen als dies bei allen anderen Salamandern und auch bei allen Fröschen der Fall ist. Den am meisten evoluierten Beutefangapparat in Form einer Schleuderzunge findet man bei Arten der Hemidactyliini (Abb. 5) und bei allen Bolitoglossini, die neben den Gattungen *Batrachoseps* und *Hydromantes* alle neuropischen Salamander umfassen. Das Zungenskelett ist hier lang und biegsam und wird während der Zungenprotraktion zu einem schlanken Projektil zusammengefaltet und weit hinausgeschleudert Abb. 2, 5, 6), was durch den Verlust des Genioglossus-Muskels ermöglicht wurde, der bei Nicht-Bolitoglossini die Zunge an den Unterkiefer anheftet. Der Zungenapparat wird durch den M. subarcuatus rectus herausgeschleudert, der

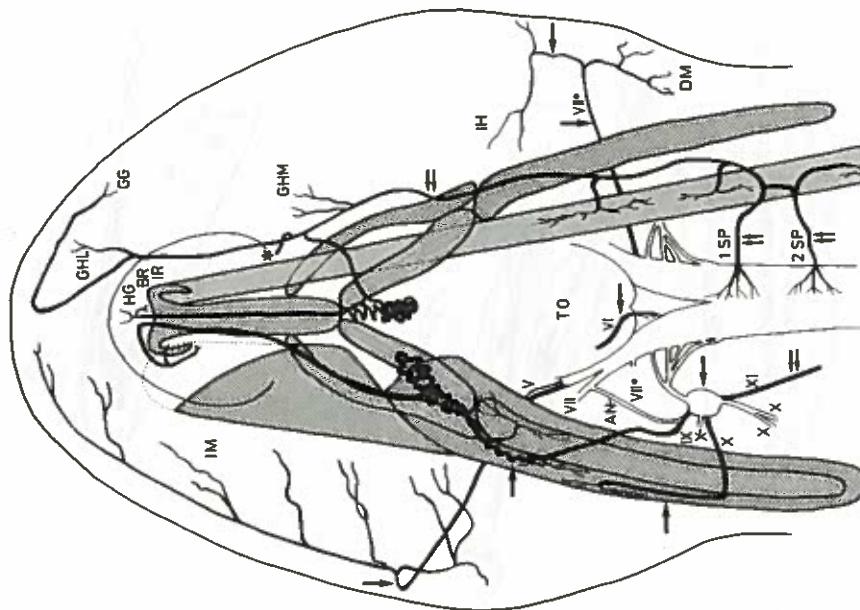


Abb. 7: Innervation des Beutefangapparates des Schleuderzungsalsamanders *Batrachoseps attenuatus*. Die Zeichnung zeigt das Zungenskelett (punktiert), den Protraktormuskel SAR (links, schräg schraffiert), den Retraktormuskel RCP (rechts, parallel schraffiert), den Hirnstamm des Gehirns und den Verlauf der Hirnnerven V (R. intermandibularis), VII (R. hyomandibularis), IX (SAR-innervierer Ast) und X, XI, des ersten und des zweiten Hirnnerven. Zusätzlich ist der Eintritt des Hirnnerven VI angedeutet. Der Asterisk deutet die Position des M. suprapeduncularis an, die Pfeile und Doppelpfeile geben Applikationsorte von HRP an.

Ein dünner Ast des N. vagus innerviert ebenfalls den M. subarcuatus rectus. Der Motornucleus des gesamten Vagus ist lang und schmal. Er beginnt auf der Höhe der zweiten Wurzel des IX-XI-Komplexes und erstreckt sich bis zur Wurzel des ersten Spinalnerven. Die den Zungenprotractor innervierenden Neuronen liegen im rostralen Teil des Kerns, der mit dem Glossopharyngeus-Kern überlappet; der übrige Teil hat parasympathetische Funktionen.

Bei Salamandern wird der N. hypoglossus entweder von Fasern des ersten und zweiten Spinalnerven oder – bei der Mehrzahl der Salamanderarten – vom ersten Spinalnerven allein konstituiert, der ein rein motorischer Nerv ist (Roth et al. 1984; Nishikawa et al. in Vorb.). Der Hypoglossus innerviert den M. genioglossus (falls vorhanden), den M. geniohyoideus und lateralis, den M. suprapeduncularis (falls vorhanden), die intrinsischen Zungemuskeln und den M. rectus cervicus, den Zungenretraktor-Muskel. Der Hypoglossus-Nucleus erstreckt sich von der zweiten oder dritten Wurzel des IX-XI-Komplexes bis nahe der ventralen Wurzel des zweiten Spinalnerven.

Der zweite Spinalnerv innerviert ebenfalls den M. rectus cervicus sowie Nackenmuskulatur. Der Motorkern beginnt etwa auf der Höhe der Wurzel des ersten Spinalnerven und erstreckt

sich mit seinem caudalen Teil eng um die langen Epibranchialia herumwickelt. Bei Kontraktion dieses Muskels werden die Ceratobranchialia (Epibranchialia) nach vorne gezogen und gleichzeitig aus dem Muskel buchstäblich herausgequerschnitten. Die Ceratohyalia dienen hierbei als Widerlager für die Vorwärtsbewegung. Das Zungenketteld wird durch einen schmalen Durchlaß geschlossen, der vom M. suprapeduncularis und den Ceratohyalia gebildet wird (Abb. 5B,C). Kontraktion des M. hyoglossus schlendert zusätzlich den Zungenmuskel nach vorn. Die Bolitoglossini sind sogar in der Lage, ihre Zunge seitlich aus dem Maul zu schleudern. Dies wird nach Richtschüttzemanier durch die Geniohyoideus-Muskeln bewirkt, die an den Ceratohyalia ansetzen. Durch asymmetrische Kontraktion lenken sie den von den Ceratohyalia und dem Suprapeduncularis-Muskel geformten Durchlaß seitlich aus.

Die Zunge wird durch Kontraktion des M. rectus cervicus und des M. genioglossus, bei dem Bolitoglossini durch den M. rectus cervicus allein, zurückgeholt.

Im Gegensatz zu den Anuren, bei denen die am Beutefang beteiligten Muskeln *gleichzeitig*, unterschiedlichen Zeiten aktiviert werden, geschieht die Aktivierung all dieser Muskeln *gleichzeitig*. Dies scheint eine universale Eigenschaft aller Salamander zu sein, denn sie ist bei Salamandern mit aquatischem Saugschnappen wie bei terrestrischen Salamandern mit ganz unterschiedlichem Beutefangmechanismus und ganz unterschiedlichen Beutefanggeschwindigkeiten zu finden (Theuxon et al. 1977; Lauder und Shaffer 1985). Sowohl bei *Ambystoma*-Larven wie bei metamorphosierten *Ambystoma* werden die am Beutefang beteiligten Muskeln innerhalb von 0,34 bis 1 ms gestartet. Dasselbe gilt für die Bolitoglossini-Schleuderungsalamander (Theuxon et al. 1977). Die am Beutefang beteiligten Motornuklei werden offenbar konvulsionsartig synchron oder sehr kurz hintereinander aktiviert, und die zeitliche Abfolge der Muskelfunktion erfolgt aus den anatomischen und physiologischen Eigenschaften der Muskeln selbst und nicht aus der neuronalen Steuerung (Abb. 9). So steht bei den Schleuderungsalamandern der Protraktor-Muskel Subarcualis rectus in Ruhestellung unter Spannung, während der Retraktor-Muskel Rectus cervicus, der von der Zungenspitze bis zum Beckengürtel reicht, in Ruhestellung relaxiert ist und zudem Aufwindungen in der Kehlregion aufweist (Abb. 5A, 6). Werden beide Muskeln zur selben Zeit aktiviert, so benötigt der vorgespannte Subarcualis rectus nur wenige Millisekunden, um maximalen Schub zu entwickeln, während der Rectus cervicus aus völlig relaxiertem Zustand erst die Windungen

aufziehen muß, um volle Kraft zu erreichen. Dies bedeutet bei *Bolitoglossa occidentalis*, einem der schnellsten Schleuderungsalamander, eine Verzögerung von nur 4–6 ms; in dieser Zeit hat der Subarcualis rectus jedoch bereits die Zunge über die Maximaldistanz von 20–25 mm hinausgeschleudert.

Die Gesamtdauer des Beutefangs variiert stark je nach Größe und Spezialisierungsgrad der Salamander. Bei Tieren mit relativ unspezialisiertem Beutefang (z.B. *Desmognathus*, *Ambystoma*) kann der gesamte Beutefang 130–200 ms dauern (Larsen und Beneski 1988; Larsen und Gürtherie 1975), bei dem Schleuderungsalamander *Hydromantes italicus* dauert er weniger als 100 ms (Roth 1976), und bei kleinen tropischen Salamandern wie *Bolitoglossa occidentalis* ca. 10 ms (Theuxon et al. 1977).

3. Die Rolle der visuellen Zentren bei der Steuerung des Beutefangs

Salamander und Frösche sind, von Ausnahmen abgesehen, hinsichtlich des Beutefangs im wesentlichen visuell orientiert. Deshalb spielt das Tectum opticum als visuelles Integrationszentrum eine wichtige Rolle für Beuteerkennung und Beutelokalisierung. Die an der Analyse von Beuteobjekten beteiligten Typen von Tectumneuronen sind relativ gut untersucht (Übersicht bei Grüisser und Grüsser-Cornehl 1976; Ewert 1984; Roth 1987). Unklar ist jedoch, inwieweit die für den Beutefang notwendigen Unterscheidungen und Entscheidungen wie «Beute-Nichtbeute» bzw. «Wurm-Fliege» und «Schnappen-Nichtschnappen» abschließend im Tectum opticum oder erst in nachgeschalteten Zentren getroffen werden. Man kann annehmen, daß die Tectumneuronen die wesentlichen Diskriminationsleistungen hinsichtlich Lokalisation, Form und Bewegungsmuster der Beute treffen. Jedoch wurden bisher keine Tectumneuronen gefunden, die die Absolutgröße und Absolutgeschwindigkeit von Objekten codieren; alle bisher untersuchten Tectumneuronen registrieren nur Winkelgrößen und Winkelgeschwindigkeiten von Objekten. Erkennung von Absolutgröße und Absolutgeschwindigkeit ist aber für eine genaue Unterscheidung zwischen «Beute-Nichtbeute» und zwischen verschiedenen Typen von Beute nötig (ausführliche Diskussion bei Roth 1987). Es ist bisher unklar, wie Amphibien binokular Objektdistanz wahrnehmen und wo und wie diese Information in die Objekterkennung eingeht. Mit antidromer Reizung tectaler Neuronen von der caudalen Meckulla oblongata aus konnten Satou und Ewert (1985) nahezu alle bisher beschriebenen Typen von Tectumneuronen (T 1–4, T 5.1–5.4) monosynaptisch aktivieren. Dies

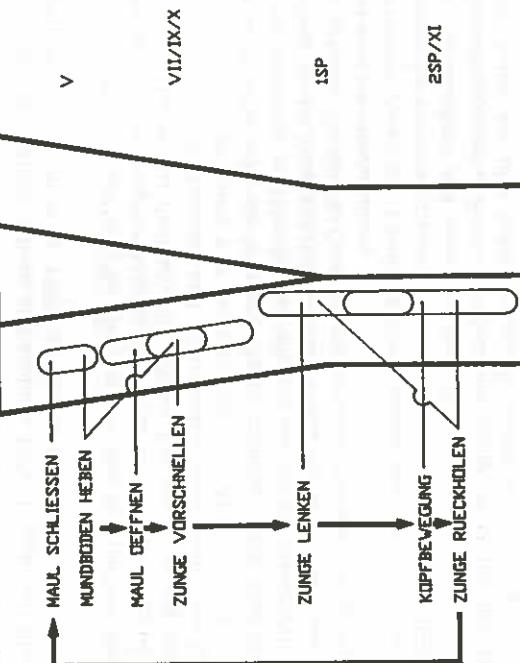


Abb. 9: Schematische Darstellung des Verlaufs der Aktivierung der am Beutefang beteiligten Motornuklei und der entsprechenden Teilhandlungen bei Schleuderungsalamandern. Die Motornuklei werden gleichzeitig bzw. innerhalb weniger Millisekunden aktiviert, die zeitliche Reihenfolge der Teilhandlungen ergibt sich aus den anatomischen und physiologischen Eigenschaften der beteiligten Muskeln.

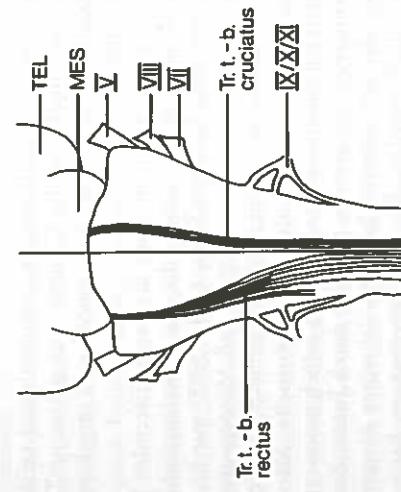


Abb. 10: Verlauf der descendierenden tectalen Bahnen beim Salamander *Batrachoseps attenuatus*. Die Abb. zeigt die Ventralansicht des Hirnstamms. Die Trakte sind nur bis zum Obex gezeichnet, ziehen aber ausdünnend bis zum dritten bis vierten Spinalnerven weiter.

bedeutet, daß diese NeuronenTypen, die alle in unterschiedlicher Weise am Beutesang beteiligt

sind, *Parallele Ausgänge* zur Medulla oblongata haben.

Dem Tectum opticum entspringen zwei deszendierende Bahnen, die an der neuronalen Steuerung des Beutefangs wesentlich beteiligt sind: der ungekreuzte oder ipsilaterale Tractus tecto-bulbaris rectus (TBR) und der kreuzende oder kontralaterale Tractus tecto-bulbaris cruciatus (TBC) (Abb. 10). Diese Trakte bestehen hauptsächlich aus Axonen der sog. großen ganglionischen Zellen des Tectums, die beim Frosch in Schicht 6 und 7 zu finden sind, d.h. innerhalb und unmittelbar unterhalb der efferenten Faserschicht (Lázár et al. 1983), beim Salamander ebenfalls in den entsprechenden Schichten des Tectums (Schicht 5 und 6 nach Roth 1987) sowie vereinzelt tiefer (Roth 1987; Roth et al. in Vorb.). Diese Zellen haben stets breit bis sehr breit auffächelnde dendritische Verzweigungen; nur wenige Dendriten erstrecken sich in die Schichten der Retinaterminalien. Sie stellen daher im wesentlichen sekundäre Verarbeitungselemente im Tectum dar oder sind gar dem prämotorischen System zuzuordnen.

Die Ursprungseurone des gekreuzten und des ungekreuzten Trakts sind hinsichtlich ihrer Lage und ihrer retinalen Eingänge verschieden. Beim Frosch liegen die Ursprungseurone des ungekreuzten Trakts haupsächlich in Schicht 7; ihre Dendriten arborisieren in der tiefliegenden Faserschicht F, die myelinisierte Retinafasern enthält. Die Ursprungseurone des gekreuzten Trakts liegen haupsächlich in Schicht 6, und ihre Dendriten zweigen in der höhergelegenen Faserschicht B auf, die unmyelinisierte Fasern enthält. Bei Salamandern hingegen entspringt der ungekreuzte Trakt tieferliegenden Neuronen, die aber wie beim Frosch Eingänge von tiefen einziehenden Retinafasern erhalten, während die Neuronen des ungekreuzten Traktes ausgelagert in der efferenten Schicht 5 oder direkt an der Oberfläche des periventrikulären Graus liegen und Dendriten (wenn auch nur wenige) bis in oberflächliche Schichten der Retinaafferenzen senden (Naujoks-Manteuffel und Manteuffel 1988; Roth et al. 1991).

Bei Salamandern wie Fröschen scheint also der gekreuzte Trakt Eingänge von Retinaganglionzellen mit kleinen rezeptiven Feldern (Klasse 1/2 beim Frosch, Klasse 2 bei Erdkröte, Typ 1 beim Salamander) zu erhalten, der ungekreuzte Trakt hingegen Eingänge von RGZ mit größeren rezeptiven Feldern (Klasse 3 und 4 bei Anuren, Typ 2 und 3 bei Salamandern). Dies stimmt mit Vermutungen überein, daß der gekreuzte Trakt mit Orientierungsverhalten (Kopf- und Körperbewegung) während des Beutefangs, der ungekreuzte Trakt mit Annäherung an und Schnappen nach Beute wie auch mit Fluchtreaktionen vor Feinden zu tun hat (Ingle 1983). Die Doppelfunktion des ungekreuzten Trakts deutet ebenfalls darauf hin, daß das Tectum opticum keine verlässliche Unterscheidung zwischen Beute und Feind treffen kann, wenn beide bei unterschiedlicher Entfernung und Absolutgröße dieselbe Winkelgröße auf-

Der ungekreuzte Trakt steigt im caudolateralen Teil des Hirnstamms an der Oberfläche des Gehirns. Der gekreuzte Trakt dekussiert in der Commissura tuberculi posterioris und steigt dann medial vom ungekreuzten Trakt und etwas weisen.

tier in der wenigen Substanz ab.

Es ist bislang unklar, ob und in welchem Maße die deszendierenden Bahnen monosynaptische Kontakte mit den Motoneuronen haben, die das Beutefangverhalten steuern. Bei der japanischen Kröte *Bufo japonicus* konnten Satou et al. (1985) nur bi- und polysynaptische Verbindungen zwischen efferenten Tectumneuronen und Motoneuronen feststellen. Diese gliederten sich in eine exzitatorische und eine inhibitorische Bahn, wobei die exzitatorische Bahn höhere Aktivierungsschwellen hatte als die inhibitorische. Manteuffel und Naajoks-Manteuffel (1987) konnten bei *Salamandra salamandra* jedoch monosynaptische Aktivierung des Nucleus des 11. Hirnnerven (Accessory nucleus spinalis) durch Fasern des Fasciculus longitudinalis medialis nachweisen, der von synencephalen Nuclei seinen Ausgang nimmt, die wiederum vom Prictectum beeinflusst werden. Für Kopfbewegungen kann also die Möglichkeit einer monosynaptischen Steuerung durch visuelle Zentren angenommen werden. Die Existenz und das Ausmaß monosynaptischer Verbindungen zwischen Tectum/Prictectum und Motornukleus bei Amphibien werden zur Zeit intensiv von mehreren Arbeitsgruppen untersucht. Matsushita (1988, in litt.) charakterisierte bei der japanischen Kröte *Bufo japonicus* elektrophysiologi-

4. Zusammenfassung: Hauptunterschiede des Beutefangs bei Anuren und Urodelen und ihre Gründe

Bei allen landlebenden Salamandern beruht die Zungenprojektion hauptsächlich auf der Bewegung des gegliederten und farbbaren Zungenskeletts. Die Vorwärtsbewegung dieses Apparats geschieht durch Kontraktion des M. subarcualis rectus, die im Mundboden verankerten Ceratohyalia dienen dabei als Widerlager. Der M. hyoglossus wirkt während der Protraktion des Zungenskeletts den Zungenmuskel nach vorne. Bei Fröschen hingegen spielt das Hyoid keine Rolle bei der Zungenbewegung, da es eine durch Verschmelzung der Branchialelemente entstandene Platte ist. Da auch das Ceratohyale mit dem Hyoid verschmolzen ist, kann es nicht als Widerlager für die Vorwärtsbewegung des Hyoid dienen. Die wie der M. subarcualis rectus der Salamander von Branchialmuskeln abstammenden Petrohyoideus-Muskeln setzen wie bei den Salamandern am caudalen Ende des Hyoid an, ziehen aber seitlich zur prootischen Region und sind deshalb als Hyoidprotraktoren unbrauchbar. Ihre Kontraktion hebt das Hyoid beim Atmen und Paarungsrufen, bewegt es aber nicht nach vorne. Das Vorschneilen der Zunge geschieht deshalb auf ganz andere Weise, und zwar durch simultane Kontraktion des Genioglossus basalis und medialis und des Submentalisis.

Auch die Retraktion geschieht bei Salamandern und Fröschen auf ganz verschiedene, ja entgegengesetzte Weise. Bei den Salamandern wird die Zunge durch den Genioglossus und den Rectus cervicus oder durch letzteren allein zurückgeholt (Schleuderzugsalsamander), bei den Fröschen geschieht dies durch den Hyoglossus allein, der wiederum bei den Salamandern am Vorschnellen des Zungenskelets bereitliegt ist. Der zum Rectus cervicus der Salamander homologe Muskel, der Sternohyoideus, ist bei den Fröschen nicht an der Zungenretraktion beteiligt, sondern stabilisiert während des Beutefangs zusammen mit dem Geniohyoideus das Hyoid. Es ist allerdings eine Froschart, *Rhinophryne*, bekannt, bei der der Hyoglossus über einen hydraulischen Mechanismus als Zungenprotraktor wirkt (Trueb

und Gans 1983). Entsprechend dem unterschiedlichen bzw. gegensätzlichen Einsatz der Muskel beim Beutefang spielen auch die entsprechenden Nerven und Motornuclei z.T. eine ganz unterschiedliche Rolle. Bei den Salamandern wird die Zungenprotraktion durch den Glossopharyngeus und einen Vagusast kontrolliert. Die Retraktormuskeln werden vom ersten und zweiten Spinalnerven aktiviert. Beim Beutefang der Frösche spielen der Glossopharyngeus und Vagus keine motorische Rolle. Sie sind stattdessen in Atmung und Vokalisation involviert. Protraktion und Retraktion werden durch unterschiedliche Teile des Hypoglossus-Nucleus gesteuert; an der Zungenprotraktion ist außerdem ein Ast des Trigeminus beteiligt, der wiederum bei der Zungenprotraktion der Salamander keine Rolle spielt.

Die Verteilung der am Beutesang beteiligten Motornuclei weist ebenfalls deutliche Unterschiede auf. Während der Trigeminus-Kern bei Fröschen und Salamandern in Form und Lage in etwa gleich ist, ist der Facialis-Kern sehr verschieden. Bei Fröschen ist er relativ klein und deutlich vom Trigeminus-Kern getrennt. Bei den Salamandern

ist dieser Nucleus hingegen relativ groß. Er überlapppt den Glossopharyngeus-Kern vollständig und den größten Teil des Vagus-Kerns.

Bei Fröschen ist der Kern des Glossopharyngeus sehr klein und sowohl vom Facialis als auch vom Vagus getrennt. Bei den Salamandern wird er nicht nur vom Facialis komplett überlagert, sondern überdeckt seinerseits den rostralen Teil des Vagus, der den Subarcualis rectus innerviert. Der Vagus-Kern ist bei Fröschen und Salamandern hingegen in Form und Lage gleich.

Ein wesentlicher Unterschied besteht hinsichtlich der am Beutefang beteiligten cervicospinalen Kerne. Bei den Salamandern wird der Hypoglossus-Nerv vom ersten und zweiten oder – wie bei den meisten Salamanderarten – nur vom ersten Spinalnerven gebildet. Die Nuclei des ersten und zweiten Spinalnerven sind länglich ausgedehnt und überlappen beträchtlich. Bei den meisten Froscharten ist hingegen im adulten Zustand der erste Spinalnerv nicht vorhanden; der N. hypoglossus wird vom dorsomedialen und vom ventrolateralen Kern des ersten vorhandenen Spinalnerven gebildet, dessen ventrale Wurzeln jedoch wahrscheinlich ein Kondensat aus dem ersten und dem zweiten Spinalnerven sind. Dementsprechend ist der dorsomediale Kern als der ursprüngliche Kern des ersten Spinalnerven und der ventrolaterale Kern als derjenige des zweiten Spinalnerven anzusehen.

Ein fundamentaler Unterschied zwischen Fröschen und Salamandern hinsichtlich der neuronalen Steuerung des Beutefangs besteht in der Tatsache, daß die am Beutefang beteiligten Muskeln bei Fröschen zu verschiedenen Zeiten, bei Salamandern jedoch alle zur selben Zeit aktiviert werden. Allerdings besitzen bei beiden Amphibiengruppen die Beutefangmuskeln sehr unterschiedliche Kontraktionszeiten und Ansprechschwellen, so daß die Muskeln zu sehr unterschiedlichen Zeiten nach Eintreffen der motorischen Impulse ihre maximale Aktivität erreichen.

Frösche und Salamander unterscheiden sich stark hinsichtlich der Grobmorphologie des Tectum opticum: Während Frösche wie die meisten anderen Wirbeltiergruppen eine vielfache Gliederung des Tectums in Zell- und Faserschichten aufweisen, zeigt das Salamandertectum im wesentlichen eine Zweigliederung in eine periventrikuläre Zellschicht und eine oberflächliche Faserschicht. Neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen zeigen aber, daß das Tectum opticum von Fröschen und Salamandern Neuronen sehr ähnlicher Antworttypen aufweist, die auch hinsichtlich ihrer Morphologie und Konnektivität vergleichbar sind (Roth 1987). In beiden Gruppen wird das visuell gesteuerte Verhalten durch zwei deszendierende Bahnen kontrolliert, einen gekreuzten, der offenbar die Orientierungsbewegungen des Kopfes und des Körpers steuert, und einen ungekreuzten, der an der Kontrolle der Annäherung an die Beute und am Auslösen des Beutefangs beteiligt ist, aber auch an Flucht- und Vermeidungsreaktionen gegenüber Feinden.

Die Unterschiede zwischen adulten Salamandern und Fröschen hinsichtlich der Anatomie und Funktionsmorphologie des Beutefangapparats hängen weitgehend mit den strukturellen und funktionalen Unterschieden des larvalen Kiemenbogenapparates und dessen Entwicklung während der Metamorphose zusammen. Salamanderlarven besitzen externe Kiemen, die von einem *gegliederten* Kiemenbogenapparat zur Sauerstoffaufnahme rhythmisch bewegt werden. Derselbe Kiemenbogenapparat dient zur Expansion der Mundhöhle beim Saugschnappen. Während der Metamorphose werden die Ceratobranchialia (Epibranchialia) bis auf ein Paar reduziert (oder verschwinden ganz), aber die Beweglichkeit der Elemente gegeneinander bleibt erhalten, und insbesondere bleibt das Ceratohyale vom übrigen Zungenskelet getrennt. Alle Branchialmuskeln verschwinden bis auf den M. subarcualis rectus 1, der zum Zungenprotraktor wird.

Die Froschlarve besitzt einen starren, inneren Kiemenbogenapparat, der reusenartig aufgebaut ist und sowohl zur Atmung als auch zum Nahrungsfiltern dient. Er entsteht schon im frühen Larvalstadium durch *Verschmelzen* der Hyobranchialelemente, insbesondere des Cera-tohyale und des Basibranchiale, und bildet sich während der Metamorphose zur Hyoidpartie aus (de Jongh 1968). Dies bedeutet, daß die starre Struktur des larvalen Kiemenbogenapparats bei Fröschen die Ausbildung eines beweglichen oder gar herauschleuderbaren Zungenapparates, wie ihn die meisten Salamander besitzen, entwicklungsmorphologisch behindert.

Alle Branchialmuskeln (einschließlich der Subarcualis rectus-Muskeln) verschwinden bis auf die Mm. levatores branchiorum, die zu den Perrohyoideus-Muskeln umgebaut werden. Das Hyoid wird dadurch von seiner Beutefangfunktion „befreit“ und erhält zusammen mit den entsprechenden Muskeln und Nerven eine wichtige Rolle bei der Atmung und dem Paarungsrufen. Umgekehrt war es gerade der Verlust der Lungen bei den Pfeilodontiden, der eine extreme Spezialisierung des Hyobranchialapparats auf eine einzige Funktion, nämlich den Beutefang, erst ermöglichte (Wake 1982; Roth und Wake 1985b).

Literatur

- Buytendijk FII (1918) L'instinct d'alimentation et l'experience chez les crapaud. Arch. nerl. Physiol. (Sér. IIc) 2: 217–228
 De Jongh HJ (1968) Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L.. Neth. J. Zool. 18: 1–103
 Drüner I (1901) Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Theil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont. 15: 435–622
 Drüner L (1904) Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. II. Theil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont. 19: 361–690
 Duellmann W.E., Trueb L (1986) Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York
 Eibl-Eibesfeldt I (1951) Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) Behaviour 4: 1–35
 Ewer J-P (1984) Tectal mechanisms that underlie prey-catching and avoidance behaviors in toads. In: Vanegas H (ed) Comparative neurology of the optic tectum. Plenum Press, New York London, 247–416
 Francis EBT (1934) The anatomy of the salamander. Oxford Univ. Press, Oxford.
 Gans C, Gornik G C (1982a) How does the toad flip its tongue? Tests of two hypotheses. Science, 216: 1335–1337.
 Gans C, Gornik G C (1982b) Functional morphology of lingual protrusion in marine toads (*Bufo marinus*). Am. J. Anat. 163: 195–222
 Gaupp E A (1896) Ecker's and R. Wiedersheim's Anatomic des Frosches, Vols. 1–3. F. Vieweg, Braunschweig
 Grüßer O-J, Grüßer-Cornelius U (1976) Neurophysiology of the anuran visual system. In: Llinás R, Precht W (eds) Frog neurobiology. Springer, Berlin Heidelberg New York 297–385
 Ingle DJ (1983) Brain mechanisms of visual localization by frogs and toads. In: Ewert J-P, Capranica RR, Ingle DJ (eds) Advances in vertebrate neuroethology. NATO ASI Series 56, Plenum Press, New York London, 177–226
 Larsen JH, Beneski JT (1988) Quantitative analysis of feeding kinematics in dusky salamanders (*Desmognathus*) Can. J. Zool. im Druck
 Larsen JH, Guthrie DJ (1976) The feeding system of terrestrial tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum melanostictum* Baird). J. Morph. 147: 137–154
 Lauder GV, Shaffer B (1985) Functional morphology of feeding mechanisms in aquatic ambystomatid salamanders. J. Morph. 185: 297–326
 Lázár G, Toth P, Csank E, Kiehler E (1983) Morphology and location of tectal neurons in frogs: A study with HRP and cobalt filling. J. Comp. Neurol. 215: 108–120
 Lombard R E, Wake D B (1976) Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. I. Introduction, theory and a general model of dynamics. J. Morphol. 140: 265–286.
 Lombard R E, Wake D B (1977) Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. II. Function and evolutionary diversity. J. Morphol. 153: 39–80.
 Manteuffel G, Naujoks-Manteuffel C (1987) Optic inputs to identified neck-muscle motoneurons of *Salamandra salamandra*. J. Hirnforsch. 28: 625–632.
 Matczak C, Székely G. (1978) The motor column and sensory projections of the branchial cranial nerves in the frog. J. Comp. Neurol. 178: 157–176.
 Matsushima T, Satou M, Ueda K (1985) An electromyographic analysis of electrically-evoked prey-catching behavior by means of stimuli applied to the optic tectum in the Japanese toad. Neurosci. Res. 3: 154–161
 Matsushima T, Satou M, Ueda K (1986) Glossopharyngeal and tectal influences on tongue-muscle motoneurons in the Japanese toad. Brain Res. 365: 198–203
 Matsushima T, Satou M, Ueda K (1987) Direct contacts between glossopharyngeal afferent terminals and hypoglossal motoneurons revealed by double labeling with cobaltic-sulfide and horseradish peroxidase in the Japanese toad. Neurosci. Lett. 80: 241–245
 Naujoks-Manteuffel C, Manteuffel G (1988) Origins of descending projections to the medulla oblongata and rostral medulla spinalis in the urodele *Salamandra salamandra* (Amphibia). J. Comp. Neurol. 273: 187–206

SM M. submentalis; *SP* M. suprapeduncularis; *T* Zungenmuskel; *TEL* Telencephalon; *TO* Tectum opticum; *V* Nervus/Nucleus trigeminus; *Va* Anteriorer Subnukleus des N. trigeminus; *Vc* Posteriorer Subnukleus des N. trigeminus; *VI* Nervus/Nucleus abducens; *VII* Nervus/Nucleus facialis; *VIIa* Anteriorer Subnukleus des N. facialis; *VIIp* Posteriorer Subnukleus des N. facialis; *VII** Wurzel des R. hyomandibularis des N. facialis; *IX* Nervus/Nucleus glossopharyngeus; *X* Nervus/Nucleus vagus; *XI* Nervus/Nucleus accessorius spinalis; *ISP* Erster Spinalnerv/-nukleus; *2SP* Zweiter Spinalnerv/-nukleus

- Oka Y, Satou M, Ueda K (1987a) Morphology and distribution of the motor neurons of the accessory nerve (XI) in the Japanese toad: a cobaltic lysine study. *Brain Res* 400: 383–388.
- Oka Y, Takeuchi H, Satou M, Ueda K (1987b) Cobaltic lysine study of the morphology and distribution of the cranial nerve efferent neurons (motoneurons and preganglionic parasympathetic neurons) and rostral spinal motoneurons in the Japanese toad. *J Comp Neurol* 259: 400–423.
- Özener N, Wake DB (1969) The morphology and evolution of the tongue and associated structures in salamanders and newts (family Salamandridae). *Copeia* 1969: 91–123.
- Roth G (1976) Experimental analysis of prey catching behavior of *Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Plethodontidae). *J Comp Physiol* 109: 47–58.
- Roth G (1982) Beuteerkennungsmechanismen im Tectum opticum von Amphibien – eine vergleichende Untersuchung. *Funkt Biol Med* 1: 90–98.
- Roth G (1986) Neural mechanisms of prey recognition: an example in amphibians. In: Feder ME, Lauder GV (eds) Predator-prey relationships. Univ Chicago Press, Chicago, 42–68.
- Roth G, Nishikawa KC, Dicke U, Wake DB (1988) Topography and cytoarchitecture of the motor nuclei in the brainstem of salamanders. *J Comp Neurol* (im Druck)
- Satou M, Ewert J-P (1985) The antidromic activation of reticular neurons by electrical stimuli applied to the caudal medulla oblongata in the toad *Bufo bufo* L. *J Comp Physiol* 157: 739–748.
- Satou M, Matsushima T, Takeuchi H, Ueda K (1985) Tongue-muscle-controlling motoneurons in the Japanese toad, *Bufo japonicus*: topography, morphology and neuronal pathways for their activation and inhibition by descending volleys from the optic tectum. *J Comp Physiol A* 157: 717–737.
- Schürg Pfeiffer E, Ewert JP (1981) Investigations of neurons involved in the analysis of gestalt prey features in the frog *Rana temporaria*. *J Comp Physiol* 141: 139–152.
- Shaffer HB, Lauder GV (1988) The ontogeny of functional design: metamorphosis of feeding behavior in the tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*). *J Zool*, Lond. (im Druck)
- Suèesse SL, Gracie MLR, Powell KS (1983) Afferent and efferent components of the hypoglossal nerve in the grass frog, *Rana pipiens*. *J Comp Neurol* 217: 432–439.
- Tagen TL, Pough FH (1983) Prey preference, foraging behavior, and metabolic characteristics of frogs. *Amer Nat* 122: 509–520.
- Takei K, Oka Y, Satou M, Ueda K (1987) Distribution of motoneurons involved in the prey-catching behavior in the Japanese toad, *Bufo japonicus*. *Brain Res* 410: 395–400.
- Thefton AJ, Wake DB, Wake MH (1977) Tongue function in the salamander *Bolitoglossa occidentalis*. *Arch Oral Biol* 22: 361–366.
- Trueb L, Gans C (1983) Feeding specialization of the Mexican burrowing toad, *Rhinophryne dorsalis* (Anura: Rhinophryidae). *J Zool London* 199: 198–208.
- Wake DB (1982) Functional and developmental constraints and opportunities in the evolution of feeding systems in urodeles. In: D. Mossakowski and G. Roth (eds.), Environmental Adaptation and Evolution, G. Fischer, Stuttgart, pp. 51–66.
- Wake DB, Roth G, Wake MH (1983) Tongue evolution in lungless salamanders, III. Patterns of peripheral innervation. *J Morphol* 178: 207–224.
- Wake DB, Nishikawa KC, Dicke U, Roth G (1988) Organization of the motor nuclei in the cervical spinal cord of salamanders. *J Comp Neurol* (im Druck)

Liste der Abkürzungen

AN Anastomose zwischen Facialis- und Glossopharyngeusnerv; *BR* M. basiradialis; *BB* Balsibranchiale; *CB* Ceratobranchiale (Epibranchiale); *CH* Ceratohyale; *DM* M. depressor mandibulae; *GG* M. genioglossus; *GGB* M. genioglossus basalis; *GGM* M. genioglossus medialis; *GHL* M. geniohyoideus lateralis; *GHM* M. geniohyoideus medialis; *H* Hyoid; *HB* Hypobranchiale (Ceratobranchiale); *HG* M. hyoglossus; *IH* M. interhyoideus; *IM* M. intermandibularis; *IR* M. interradialis; *LJ* M. interradialis; *MES* Mesencephalon; *OH* M. omohyoideus; *PH* M. petrohyoideus; *R* Radii; *RCP* M. rectus cervis profundus; *RCS* M. rectus cervis superficialis; *SAR* M. subarcualis rectus; *SH* M. subhyoideus;