

# Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren.

Von

**Dr. Baron G. J. v. Fejérváry.**

Kustosadjunkt und Leiter der Herpetologischen Sammlungen des Ungarischen Nationalmuseums zu Budapest.

Gelegentlich seines Budapester Aufenthaltes im August 1. J. überreichte mir Bolkay einen Separatabdruck seiner im XXXI. Bande des „Glasnik zemaljskog muzeja u Bosni i Hercegovini“ 1919 erschienenen Abhandlung — man könnte sie auch eine Osteologische Monographie der Anuren nennen — welche den Titel „Osnove uporedne osteologije Anurskih Batrachija sa Dodatkom o porijeklu Anura i sa skicom naravnoga Sistema istih“ führt.

Diese hochinteressante Arbeit, welche von einem „Elements of the Comparative Osteology of the Tailless Batrachians (with an Appendix on the probable Origin of the Anurous Batrachians and a Sketch of their Natural System)“ betitelten, leider nur allzu kurzen, englischen Auszug begleitet ist, muß in osteologischer Hinsicht als eine hervorragende wissenschaftliche Leistung bezeichnet werden, zu der ich den Verfasser nur wärmstens beglückwünschen kann. Besonders wenn die dazugehörigen 33 lithographierten Tafeln — deren meisterhafte Originale ich bereits kennen gelernt habe — erscheinen werden, wird die Arbeit die Bedeutung eines geradezu epochalen Werkes in der Osteologie der Anuren erlangen.

Zahlreiche (74) demonstrative Figuren im Texte veranschaulichen einerseits den schematischen Aufbau des Anuren-Schädels, — bei dem Bolkay stenobasal-gymnokrotaphe, stenobasal-zygokrotaphe, stenobasal-stegokrotaphe und platybasal-gymnokrotaphe Typen unterscheidet — sowie die meisten bemerkenswerten Eigenschaften des Skeletes, andererseits dienen sie aber zur Erläuterung der eingehenden anatomischen Terminologie, die durch Bolkay in diesen osteographischen Beschreibungen zum Teile von den früheren Autoren übernommen, zum Teile aber neu geschaffen wurde.

Leider vermisste ich in der Arbeit die Schilderung der meso- und meta-carpalen und -tarsalen Elemente, sowie der Phalangen gänzlich. Die hohe phyletische, bionomische und morphologische Bedeutung dieser, allenfalls schwieriger zugänglichen Skeletteile scheint Bolkay's Aufmerksamkeit entgangen zu sein.

Wie es bereits aus dem Titel der Arbeit ersichtlich ist, gliedert sich dieselbe in zwei Hauptteile: eine Osteographie und eine phyletische und systematische Verwertung der osteologischen Ergebnisse.

Im Untenstehenden möchte ich u. a. auf einige Punkte dieser zwei Hauptteile reflektieren in denen ich Bolkays Ausführungen auf das entschiedenste entgegneten muß.

Angesichts meiner Unkenntnis der kroatischen Sprache, in der die 75 Seiten des Textes geschrieben sind, war ich gezwungen, mich vornehmlich auf die Berücksichtigung dessen, was sich im englischen Auszuge befindet, zu beschränken. Allenfalls wurden hierbei auch jene Teile des kroatischen Textes mit berücksichtigt, welche mich infolge meiner früheren Spezialstudien besonders interessierten, und welche mir s. Zt. durch Bolkay freundlichst ins ungarische übertragen wurden.

#### A. Zur Osteologie.

1. **Os nasale und Os turbinale.** Es ist zweifelsohne Bolkay's Verdienst, die Aufmerksamkeit der Fachkreise letzterem hochinteressanten Knochen der Anuren zugewendet und für seine einzelnen Teile eine praktische Terminologie geschaffen zu haben. Bolkay war, meines Wissens, der erste<sup>1)</sup>, der den morphologischen Wert dieses Knochens bei den Anuren anerkannt und zu schätzen gewußt hat. Sogar in Gaupps trefflichem Monumentalwerke: „E. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches“, finden wir nur eine geradezu lakonische Auskunft über die Morphologie dieses Skelettelementes der Nasenhöhle.

In seiner soeben erschienenen Osteologie beschäftigt sich nun Bolkay wieder mit dem Turbinale verschiedener Anuren-Gattungen. Auch hier bezeichnet Bolkay die Turbinalia als „Ossa nasalia“, was in der neueren Litteratur als ein ungewohntes und wohl auch ungerechtfertigtes Homologisieren der betreffenden Elemente bedeutet. Die in der bisherigen Litteratur vorwiegend als Nasalia angeführten Knochen werden von Bolkay, Copes und C. B. Brühls Vorgehen befolgend, als „Präfrontalia“ angesprochen.

Diese Terminologie resp. Homologisierung muß, meines Erachtens, im besten Falle als verfrüht und nicht genügend begründet bezeichnet werden.

Ob die bisher als Nasalia gedeuteten Knochen auch wirklich als solche oder als Präfrontalia aufgefaßt werden sollen, kann heute noch nicht definitiv entschieden werden. Bei den Fischen ließ es sich sehr wohl nachweisen, daß die Nasalia entwicklungsgeschichtlich nur Deckknochen darstellen, während die Präfrontalia Mischknochen (d. h. knorpelig präformiert und an der Oberfläche dermal angelegt) sind. Bei den Urodelen betrachtet R. Wiedersheim<sup>2)</sup> sowohl das Präfrontale als auch das Nasale als „Deckknochen“ und bei den Anuren werden die „Ossa nasalia“ durch Gaupp eben-

<sup>1)</sup> St. J. Bolkay, On the Nasal Bone of the Tailless Batrachians (Preliminary account), Glasnik zem. muz. u. Bosn. i. Herc. XXXI, Sarajevo, 1919, p. 63.

<sup>2)</sup> D. Kopfskelett d. Urodelen, Leipzig 1877, p. 12.

falls zu den „Allostosen“ gerechnet.<sup>1)</sup> Somit dürfte die Frage nach der Homologisierung der bisher als „Nasalia“ bezeichneten Elemente des Anurenschädels auf entwicklungsgeschichtlichem Wege wohl kaum geklärt werden, und es bleibt hierin nur eine Möglichkeit übrig: die morphologisch-topographischen Verhältnisse zu erwägen. Eine vergleichende Untersuchung des Schädels der Stegocephalen, Urodelen und Anuren läßt es durchweg als wahrscheinlich gelten, daß die bisher als „Nasalia“ gegoltenen Knochen der Froschlurche auch wirklich mit den Nasenbeinen der Stegocephalen und Urodelen identifiziert werden dürfen, umsomehr, da es sich hier im allgemeinen eine phyletische Tendenz nach dem Verdrängen der Präfrontalia zu Gunsten der Nasalia resp. der Processus frontales der Maxillaria bemerkbar zu machen scheint, deren ziemlich vervollkommnetes Stadium in *Batrachoseps attenuatus* Eschsch.<sup>2)</sup> erblickt werden kann, und deren gegenwärtiger Kulminationspunkt in *Desmognathus fuscus* Raf.<sup>3)</sup> erreicht wurde. Natürlich gibt es auch Formen, bei denen wir auf eine hochgradige Reduktion der Nasalia stoßen, während die Präfrontalia kräftig entwickelt sind, so z. B. bei dem Aistopodiden Stegocephalen *Dolichosoma longissimum* Fritsch, oder der neotenischen Larve von *Amblystoma*.<sup>4)</sup> Allein dies sind Ausnahmen, und noch dazu Ausnahmen, welche durch eine besondere Spezialisierung (*Dolichosoma*) resp. durch Neotenie (*Amblystoma*) bedingt sind, sodaß diese bei der Beurteilung einer allgemeinen phyletischen Richtung kaum berücksichtigt werden dürfen. Insofern ist aber das bei *Dolichosoma* und *Amblystoma* beobachtete Verhalten der Nasalia doch von Wichtigkeit, indem hierdurch für die Verkümmerng der Nasalia auch im Kreise der Amphibien Beispiele vorliegen. Somit konnte an eine dergleiche Möglichkeit wohl auch bei den Anuren gedacht werden, auf Grund der morphologisch-topographischen Verhältnisse der besprochenen Elemente muß aber anstandslos zugegeben werden, daß ihre Deutung als „Praefrontalia“ bei den Anuren gegenwärtig noch als durchaus unbegründet zurückgewiesen werden muß.<sup>5)</sup> Und trotzdem hat Bolkay diese bereits der Vergangenheit angehörende Benennungsart einfach in die anatomische Litteratur von neuem hineingeschleudert, ohne an die Notwendigkeit einer ersten Begründung derselben gedacht zu haben.

Mit ähnlicher Leichtfertigkeit hat derselbe Autor die Turbinalia (= Septomaxillaria, Intranasalia) der Anuren als „Nasalia“ be-

<sup>1)</sup> Anat. d. Frosches, I, Braunschweig, 1896, p. 25.

<sup>2)</sup> Wiedersheim, op. cit. Taf. VII. Fig. 94.

<sup>3)</sup> op. cit. Fig. 101 u. 103.

<sup>4)</sup> op. cit. Taf. III. Fig. 44.

<sup>5)</sup> Auch G. A. Boulenger schreibt (in: Les Batr., Encycl. Sc., Bibl. de Zool., Paris 1910, p. 10): „Les préfrontaux sont distincts chez les Apodes et la plupart des Urodèles, absents, ou fusionnés avec les nasaux, chez les Anoures“. (Sperrdruck von mir!)



zeichnet. Warum? Vielleicht weil er die Osteologie des Urodelen-Schädels zur Basis nahm, bei welchem bloß Präfrontalia und Nasalia, aber keine Turbinalia auftreten? Auch hier hat Bolkay keine Erklärung gegeben.

Entwicklungsgeschichtlich scheint die Frage kaum lösbar zu sein. Die Turbinalia werden durch Gaupp<sup>1)</sup> ebenfalls zu den „Allostosen“ gezählt, sodaß hierin kein Unterschied zwischen ihnen und den Nasalien bestehen würde. Auch Wiedersheim rechnet das „Septomaxillare“ zu den „Deckknochen“, obzwar die ganz eigenartige Morphologie dieses Knochens vielleicht anderes voraussetzen ließe.<sup>2)</sup> So viel läßt sich aber bereits auf rein morphologischem Wege doch mit ziemlicher Sicherheit nachweisen, daß das Turbinale der Anuren nicht mit dem Nasale identifiziert werden kann. In keiner einzigen Wirbeltier-Gruppe finden wir ein ähnlich gebautes kompliziertes Nasale, — bei allen, auch bei *Dolichosoma*, besitzt das Nasale den typischen Bau und die Aufgabe eines „Deck“-Knochens — sodaß Bolkays neue Identifizierung bisher durch rein gar nichts gestützt oder auch nur wahrscheinlich gemacht wird.

In dieser Beziehung kann also die neue Bolkay'sche Terminologie nicht befolgt werden, denn es wäre ein ungerechtfertigtes Verfahren, das halbwegs Bewiesene, das Plausible, für das, was bloß auf einer unbegründeten persönlichen Idee beruht, zu opfern.

Der phyletischen und entwicklungsgeschichtlichen Seite der osteologischen Untersuchungen, und der hiermit verbundenen auf natürlicher Basis beruhenden Terminologie, hat Bolkay durch dieses Vorgehen zwar keinen positiven Nutzen gebracht, ein Vorteil kann aber auch diesem Verfahren nicht abgesprochen werden, derjenige nämlich, daß Bolkay hierdurch die Aufmerksamkeit der Fachkreise einem bisher nur allzu vernachlässigten Problem der Anuren-Osteologie zugewendet hat.

**2. Rippen und Processus transversi.** Im Jahre 1918 publizierte meine Frau ihre Untersuchungen „Über die rudimentären Rippen der anuren Batrachier.“<sup>3)</sup> Das Resultat ihrer eingehenden, auf komparativ-morphologischem und topographischem Wege gewonnenen Untersuchungen faßte sie in folgendem zusammen:<sup>4)</sup> „So ist es denn durchaus falsch ausgedrückt, wenn wir in der Literatur lesen, die Anuren besäßen mit Ausnahme der Discoglossiden keine Rippen; im Gegenteil, sämtliche Anuren weisen Rippen auf, der

<sup>1)</sup> l. c.

<sup>2)</sup> Es würde sich lohnen den Ossifikationsvorgang dieses Knochens im Laufe der ontogenetischen Entwicklung bei den Anuren zu untersuchen, um endgültig festzustellen, ob es sich hier wirklich um einen typischen Deckknochen und nicht etwa um einen Ersatz- oder ev. um einen Mischknochen handelt.

<sup>3)</sup> Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien, 1918, p. (114)—(128), Textfig. 1—6.

<sup>4)</sup> op. cit. p. (128).

Unterschied liegt bloß darin, inwiefern die Rippen in den einzelnen Gruppen ihren ursprünglichen, selbständigen Charakter bewahrt haben. Diese Tatsache werden übrigens auch noch andere ontogenetische Phänomene beweisen, die ich unlängst bei den Phaneroglossen studierte und die ich in einem künftigen Aufsätze zu veröffentlichen gedenke.“ Bolkay sah sich genötigt, die hierin ausgedrückte Tatsache, welche auch von Prof. Dr. O. Abel in seinem klassischen Werke über „Die Stämme der Wirbeltiere“<sup>1)</sup> anstandslos anerkannt wurde, auf p. 309 des kroatischen Textes seiner Osteologie anzufechten.

Die den *Processus uncinati* der Vögel ähnelnde Gebilde des I. und II. Rippenpaares (am 2. und 3. Wirbel) wurden von meiner Frau mit dem Namen *Proc. recurvati costae Iae* und *Proc. rec. costae IIae* belegt, während die etwas abweichenden Rugositäten des III. Rippenpaares (am 4. Wirbel) als *Protuberantiae costae IIIae* bezeichnet wurden. Als Ausgangspunkt diente ihr die *Disco-glossiden*-Wirbelsäule, bei der die autogen ossifizierten Rippen noch als freie Elemente durch Knorpelsubstanz mit den *Processus transversi* der Wirbel verbunden sind. Aus der Lage der an diesen Rippen befindlichen *Processus recurvati* und aus der relativen Länge von *Proc. transversi* und Rippen, gelang es meiner Frau — von den ontogenetischen Untersuchungen abgesehen — schon auf diesem Wege die Identifizierung der betreffenden Querfortsatz- und Rippen-Abschnitte sämtlicher rezenten Anuren-Familien durchzuführen, und zu konstatieren, daß „rudimentäre Rippen in sämtlichen Anurenfamilien vorhanden sind.“<sup>2)</sup> In Bezug auf weitere Details muß ich natürlich auf ihre Originalarbeit verweisen.

Dieser höchst natürlichen Lösung der Rippenfrage, welche eigentlich dem Problem des Ei des Columbus gleicht, schließe ich mich ohne jeglichem Vorbehalt an. Ich hatte die Gelegenheit, s. Zt. die Originalpräparate meiner Frau eingehend zu besichtigen, und konnte mich persönlich von der Richtigkeit ihrer Schlußfolgerung überzeugen. Eben darum will ich nun, im Interesse der Sache, auf Bolkays „Widerlegung“ reflektieren.

Bolkays Gedankengang, durch den er die auf Grund der Längenverhältnisse und insbesondere auf Grund der *Proc. recurvati* erfolgte Homologisierung des distalen „Querfortsatz“-Abschnittes mit den rudimentären Rippen zu widerlegen sucht, kann folgendermaßen geschildert werden:

Die *Suprascapula* soll, laut Bolkay, den Querfortsätzen aufliegen, und soll eine mechanische Irritation auf letztere ausüben. Als Resultat dieser mechanischen Irritation sollen die Häkchen resp. Rugositäten immer gerade dort auftreten, wo die *Suprascapula* die Querfortsätze (also nicht Rippen!) berühren soll. Somit sollen genannte Häkchen und Protuberanzen bloß die variierende Berührungssphäre

<sup>1)</sup> Berlin und Leipzig, 1919, p. 260 und 319.

<sup>2)</sup> op. cit. p. (115).

der Suprascapulae mit den bezüglichlichen Fortsätzen anzeigen, und nicht etwa einen beiläufigen Aufschluß über die einstige Grenze zwischen Proc. transversus (s. str.) des Wirbels und der mit ihm verschmolzenen Rippe gewährleisten.

Schade, daß ich diese sinnreich erdachte und ihrer „begreiflichen Einfachheit wegen einem jeden gebildeten Laien sofort einleuchtende Erklärung“<sup>1)</sup> als Fachmann auf das entschiedenste zurückweisen muß, zumal dieselbe auf durchwegs falschen anatomischen und kinetischen Vorstellungen beruht.

Aufrichtig gestanden, bin ich mir überhaupt nicht im klaren, was Bolkay mit dieser „Erklärung“ zu erklären meint. Will er etwa behaupten, daß die distalen Teile der Fortsätze darum nicht als Rippen betrachtet werden können, weil sie unter der Suprascapula liegen? Dürfen denn die Rippen nicht auch bei den übrigen Anuren dieselben topographischen Beziehungen zum Gesamtskelete, und so auch zu der Suprascapula besitzen, wie es an dem Skelete eines Discoglossiden beobachtet werden kann? Oder meint etwa Bolkay, daß die Knochenhäkchen und -Leisten verschiedenartig, je nach dem Umfange der Suprascapula, auf den „Querfortsätzen“ der verschiedenen Anurenformen placiert sind, und hierdurch eine Homologisierung der betreffenden Abschnitte illusorisch machen?

Diesbezüglich möchte ich folgendes feststellen:

1. Die Proc. recurvati und die Protub. costae IIIae treten aus myologisch-mechanischen Gründen, bei den verschiedenen Anuren, stets relativ auf denselben Fortsatz-Abschnitten auf, wobei es sich ganz gleich bleibt, welchen relativen Umfang die Suprascapula besitzt, ob ihr medialer Rand auf die, über den Neuralbögen der Wirbel befindliche Muskelschicht zu liegen kommt, oder auf jene, welche bereits den Fortsätzen aufliegt.

2. Die rudimentären Rippen resp. die Querfortsätze stehen mit der Suprascapula in überhaupt gar keinem unmittelbaren Kontakte, wodurch von einer so unmittelbaren, auf die „Querfortsätze“ ausgeübten, mechanischen Druck- resp. Reib-Aktion der Suprascapula, wie sie Bolkay vergegenwärtigen will, gar keine Rede sein kann. Bekanntlich liegt eine recht dicke Muskelschicht zwischen Querfortsätzen + Rippen und Suprascapula.

Diesbezüglich kommen vor allem jene Muskeln in Betracht, welche sich an der Ventralseite der Suprascapula ansetzen, weiterhin der Longissimus dorsi.

Hätte Bolkay diese, zu den primitiven myologischen Kenntnissen gehörende Tatsachen berücksichtigt, so hätte auch er das einsehen müssen, was nach dem obengesagten, „einem jeden gebildeten Laien sofort einleuchten“ wird, daß nämlich die in Rede stehenden Knochenhäkchen resp. Leisten unmöglich als durch Reiben resp. Drücken der Suprascapula entstandene Hyperossifikationen gedeutet werden können, sondern die Ansatzstellen von Muskeln sind, welche

<sup>1)</sup> Bolkay's mir gegenüber gemachte mündliche Äußerung.



— nebst den relativen Längeverhältnissen der betreffenden Fortsatzabschnitte, — im Vergleiche mit den freie Rippen tragenden Anuren eben die verlässlichsten und wertvollsten Homologieschlüsse in Bezug auf die Identifizierung von Rippe- und Proc. transversus gestatten.

Ich ergreife mit Freuden diese Gelegenheit, um die rein osteologisch aufgebauten Feststellungen meiner Frau nun auch myologisch zu begründen.

a) Der Proc. recurvatus costae Iae (F.-Lgh.) bildet die Ansatzstelle für den zwischen dem 2. und 3. Wirbel auftretenden, bisher als *Musculus intertransversarius* bezeichneten Muskel, für den ich die anatomisch richtigere Benennung *Musculus intercostalis primus* vorschlage.

b) Der Proc. recurvatus costae IIae (F.-Lgh.) bildet die Ansatzstelle für den *Musculus intercostalis secundus interior*.<sup>1)</sup>

Der *M. intercost. secundus exterior*<sup>2)</sup> ist ein besonders typischer Intercostalmuskel, der noch weniger als die übrigen mit den Intertransversarii homologisiert werden kann; er entspringt von der knorpeligen Epiphyse des II. Rippenpaares.

Die Proc. recurv. des II. Rippenpaares sind entschieden die am kräftigsten entwickelten Rippen-Fortsätze, was vielleicht jenem Umstände zuzuschreiben wäre, daß „die tiefen Portionen“ des *M. longissimus dorsi* „in den Intertransversarius zwischen III. und IV. Wirbel“ übergehen,<sup>3)</sup> und somit eine stärkere Entwicklung dieser Ansatzstelle bedingen dürften.

c) Die *Protuberantia costae IIIae* dürfte die Ansatzstelle für den *M. ileo-lumbaris lateralis* bilden.

Die *Protuberantia costae IIIae* stellt kein ausschließliches Rippengebilde dar, sondern kann sowohl am proximalen Rippenabschnitte als auch am distalen Teil des *Processus transversus* (s. str.) auftreten. Eine exakte Homologisierung der betreffenden Abschnitte ist also in diesem Falle kaum denkbar, besonders weil die *Protub. costae IIIae* bei den Discoglossiden beständig zu fehlen scheint. Vielleicht könnte daran gedacht werden, daß das Fehlen resp. die mehr oder minder starke Entwicklung dieser Protuberanz unter anderem auch mit der Kinetik und Ethologie der verschiedenen Anuren im Zusammenhange steht und somit teilweise auf die Aktion des hier in erster Linie zu berücksichtigenden *Ileolumbaris lateralis* zurückgeführt werden dürfte.

Auf Grund dieser Protuberanz kann also an einen einheitlichen Homologisierungsversuch nicht gedacht werden, sodaß der Rippen- und Querfortsatzabschnitt im Falle des 4. Wirbels (also der

<sup>1)</sup> Bisher als „medialer *M. intertransversarius* zw. III. und IV. Wirbel“ bezeichnet.

<sup>2)</sup> Bisher „lateraler *M. intertransversarius* zw. III. und IV. Wirbel“ genannt.

<sup>3)</sup> Vgl. Gaupp, op. cit. p. 111.

Costae IIIae) bloß durch die vergleichende Berücksichtigung der relativen Längenverhältnisse beiläufig festgestellt werden kann.

Eben darum war es ein in vergleichend-anatomischer Hinsicht durchaus begründetes und sehr richtiges Verfahren, diese Knochengebilde mit einer anderen Benennung zu belegen als die beiden vorhergehenden, um hierdurch der eventuellen Annahme einer zwischen ihnen bestehenden Gleichwertigkeit entschieden vorzubeugen. Unter den bis jetzt aufgezählten Rippengebilden ist es zweifellos dieses Gebilde, welches durch sein allzu ofttes Fehlen, und durch seine wechselnde Lage und Beschaffenheit den geringsten morphologischen Wert besitzt,<sup>1)</sup> während der Proc. recurvatus costae secundae die weitaus größte Konstanz aufweist. Er ist für die ancestralen Discoglossinen und Pelobatinen besonders charakteristisch.

d) Die Crista trapezoidea (Bolkay, 1915), welche besonders den Raniden und auch manchen Cystignathiden (*Leptodactylus*) zukommt, und bei den freien Rippen tragenden Anuren durchwegs zu fehlen scheint, kann in Bezug auf die Homologisierung „auch nicht als Stützpunkt dienen.“<sup>2)</sup>

Sie bildet die Ansatzstelle für die von Ecker als Mm. intertransversarii capitis benannten Muskeln, welche vielleicht eher als Musculus exoccipito-costalis superior und inferior zu bezeichnen wären. Ihrer Lage nach scheint die Cr. trapezoidea sowohl an dem, dem I. Rippenpaare entsprechenden Abschnitte vorzukommen, als auch die Rippe und den eigentlichen Querfortsatz vorne zu begrenzen. Auch diese Knochenleiste kann nicht als typisches und exklusives Rippengebilde angesprochen werden.

Somit habe ich nun alle den Rippen resp. den Rippen und den Proc. transversus zukommende Knochengebilde erwähnt, und den Nachweis geführt, daß sie auf die Tätigkeit der anhaftenden Muskeln zurückzuführen sind, d. h. sie verdanken diesen ihr Dasein.

**In der Regel stellen also die Processus recurvati costae Iae et IIae sowohl in osteologischer als auch in myologischer Hinsicht typische Rippenkennzeichen dar,** während die Protub. costae IIIae und die Cr. trapezoidea in dieser Beziehung nicht maßgebend sind.

Da die Rippen der Anuren osteologisch atrophische Gebilde sind, darf man „nicht vergessen, daß die rudimentären Organe schon als solche in vielen Beziehungen der Variation unterworfen sind, denen sich dann noch die sogenannten individuellen Variationen anschließen, wodurch ein klarer Überblick in solchen Fällen wohl etwas erschwert wird.“<sup>3)</sup> Eine gewisse individuelle Inkonstanz d. h. ein beschränktes Displacement der in Rede stehenden Ansatzstellen, was besonders für die Protub. costae IIIae gilt, hat natürlich auch ihre myologische Basis. Bei sehr vielen Anuren fehlen schon die in

<sup>1)</sup> Vgl. auch Baronin A. M. v. Fejérváry-Iá ngh, op. cit. p. (127).

<sup>2)</sup> l. c.

<sup>3)</sup> l. c.



Rede stehenden Haken und Leisten vollständig, so daß sie, ebenso wie die Anurenrippen selbst, von meiner Frau treffend als „erlöschende Charaktere“ bezeichnet wurden.

Gleichwie die Anurenrippen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung rudimentär geworden sind, besitzen auch die mit ihnen etwas dorsal verlagerten Mm. intercostales I—III gegenwärtig wohl eine von der früheren abweichende Aktivität, sodaß sie hierdurch in vielen Fällen keine besonders solide Ansatzstellen bedingen. Die Aktion des Muskels steht im innigsten Zusammenhange mit dem Knochen, welcher infolge dieser Aktion, besonders an seiner Ansatzstelle, durch den Muskel modifiziert wird; und die Formation einzelner Skeletteile steht wiederum mit der Ethologie und Oekologie des betreffenden Geschöpfes im Zusammenhange, beeinflusst hierdurch die Muskulatur, kurzgefaßt, es entsteht jener Circulus, in welchem die kineto-mechanischen Faktoren von erstklassiger Bedeutung sind.

Es ist sehr interessant hervorzuheben, daß es die I., II. und III. Rippenpaare sind, welche bei den Discoglossiden ihre osteologische Selbständigkeit bewahrt haben, und auch bei den übrigen Anuren ließ sich ihr Vorhandensein klar nachweisen, ebenso wie es die I., II. und III. Intercostalmuskeln sind, welche ihre myologische Selbständigkeit bis heute aufrecht erhielten. Die Fortsätze des 5.—9. Wirbels sind — im postembryonalen Stadium — morphologisch in Bezug auf ihren Rippenabschnitt nicht mehr zu analysieren, und auch die ihnen entsprechenden Intercostalmuskeln haben ihr selbständiges Gepräge eingebüßt, indem sie „durch die tiefsten Schichten des Ileolumbaris“ repräsentiert werden.<sup>1)</sup>

Zu den rein osteologischen Betrachtungen zurückkehrend, möchte ich noch die Rippenfrage betreffend

3. einige Analogiefälle aus dem Kreise anderer Gruppen in Bezug auf die Verschmelzung von Proc. transversus und Rippe anführen, von denen Bolkay ebenfalls keine Kenntnis zu besitzen scheint.

Eine nahezu spurlose Fusion zwischen Querfortsatz und Rippe kommt besonders leicht in jenen Fällen zustande, wo es sich um einköpfige Rippen — wie jene der Anuren — handelt. Sogar bei den Vögeln kann in der Sakralgegend<sup>2)</sup> eine derartige Verschmelzung beobachtet werden. Ein weiteres sehr lehrreiches Beispiel hierfür hätte Bolkay bei dem Theromorphen Pelycosaurier *Dimetrodon* finden können, bei dem von den etwa 27 präsakralen Wirbeln die vorderen zweiköpfige freie Rippen tragen, vom 10. Wirbel ab werden die Rippen einköpfig, und bleiben noch bis zum 24. Wirbel frei, während die hierauf folgenden letzten Rippenpaare mit

<sup>1)</sup> Vgl. Gaupp, op. cit. p. 114.

<sup>2)</sup> Vgl. Wiedersheim, Vergl. Anat. d. Wirbeltiere, 6. Aufl., Jena 1906, p. 61. Auch die Amphibien und Reptilien betreffend wird dort die Herkunft der „Proc. transversi“ der Sakralwirbel von Rippen erwähnt.

der Diapophyse verschmelzen.<sup>1)</sup> Neuerdings wurde von Prof. O. Abel<sup>2)</sup> auf die „bisher kaum gewürdigte Tatsache“ der häufigen „Verschmelzung der Rippen mit den Wirbeln“ bei den von ihm als Ordnung bezeichneten *Deuterosauria* hingewiesen. Auch bei den Schildkröten sind die Rippen mit den Processus transversi verschmolzen; bei dieser Ordnung handelt es sich jedoch um eine mit dem Carapax verbundene Spezialanpassung, sodaß uns gegenwärtig dieser Fall am wenigsten interessieren dürfte. An und für sich ist also auch die Koossifikation von Rippe und Querfortsatz, besonders bei den wechselwarmen Vertebaten, kein befremdendes Phänomen.

Nachdem die morphologischen Punkte des Rippenproblems durch das Gesagte wohl genügend erläutert sein dürften, und die absolute Unhaltbarkeit der Bolkay'schen Annahme hierdurch an den Tag gelegt wurde, möchte ich hier die Anurenrippen bezüglich noch einige bionomische resp. phyletische Reflexionen einschalten.

Prof. Dr. O. Abel<sup>3)</sup> schreibt die Häkchen der Anurenrippen betreffend folgendes: „Sehr häufig zeigen die Rippen größerer Stegocephalen eine starke Verbreiterung des unteren (distalen) Endes (z. B. Metoposaurus, Metopias); bei vielen Gattungen ist der Mittelteil der Rippe zu einem flügelartigen Fortsatz verbreitert, welcher die hintere Rippe erreicht (z. B. bei Euchirosaurus, Archegosaurus, Mastodonsaurus); bei Ophiderpeton (Fig. 198, A) ist dieser Fortsatz lang. Diese Fortsätze deren Rudimente (= Proc. recurvati, A. M. von Fejérváry, 1918) bei den Anuren noch vorhanden sind, funktionieren jedenfalls in derselben Weise, wie die Processus uncinati der Vögel und einiger Reptilien (z. B. der Krokodile) und sind auch wahrscheinlich diesen Fortsätzen homolog.“<sup>4)</sup> Ich glaube dieser Annahme Prof. Abels nicht ganz beistimmen zu können. Es ist eben die Funktion dieser Häkchen, welche bei den Vögeln etwas ganz Speziales ist, und kaum mit derjenigen identifiziert werden dürfte, welche denselben bei den Amphibien und Reptilien zukommt. Ich glaube nämlich, daß die platten und langen Proc. uncinati der Vögel in erster Linie eine osteologische Rolle spielen, sie stellen, wenn ich mich so ausdrücken darf, einen für sich abgeschlossenen osteologischen Mechanismus dar; sie „greifen dachziegelartig auf die nächsthinteren

<sup>1)</sup> Siehe Broili in K. A. v. Zittel's neubearbeiteten Grundz. d. Paläont. (Paläozool.), München u. Berlin, 1911, p. 195.

<sup>2)</sup> op. cit. p. 374.

<sup>3)</sup> op. cit. p. 260.

<sup>4)</sup> Hienach schreibt Prof. Abel über den Sakralwirbel, und über die „Sakralrippe“. Im Laufe meiner Sakrum-Studien (s. u.) — welche sich nur auf adultes Material bezogen — habe ich die Elemente der „Sakralrippen“ nicht nachweisen können, und habe somit nur die Proc. transversi als teilweise Komponenten der Sakralflügel erwähnt. Das ehemalige Verhalten von Querfortsatz und Rippe konnte vom V. Wirbel an noch gar nicht verfolgt werden (vgl. Baronin v. Fejérváry-Lángh, op. cit., p. [128]).

Rippen über und bringen dadurch ein sehr festes Gefüge zustande.<sup>1)</sup> Dies ist weder bei den Amphibien noch bei den Reptilien der Fall. Bei diesen Tieren erfordert die Lokomotion keinen soliden Brustkorb, wie bei den dem Luftleben angepaßten Vögeln. Sogar bei den von Prof. Abel angeführten Amphibien, welche besonders lange Rippenhaken besitzen, wie *Ophiderpeton*, glaube ich, eben auf Grund der Kinetomechanik dieser Tiere, mit Recht annehmen zu dürfen, daß die in Rede stehenden Fortsätze in erster Linie als Ansatzstellen für Muskeln dienen, und somit in erster Linie eine myologische Aufgabe erfüllen.

In morphologischer Hinsicht aber halte auch ich die Proc. uncinati als für homolog mit den Proc. recurvati; die zwischen beiden bestehende Verschiedenheit in der Funktion dürfte einem bei den Vögeln schon sehr bald eingetretenen Funktionswechsel, resp. einer weitergreifenden ganz besonderen Spezialisierung zugeschrieben werden.

Weit schwieriger ist die phyletische Seite dieses Problems zu klären. Einige ancestrale Amphibien (Stegocephalen) haben Proc. recurvati besessen; dieselben Gebilde finden sich bei einem großen Teile unserer rezenten Anuren, desgleichen bei dem rezenten Sphenodonten *Hatteria*, weiterhin bei Krokodiliern und endlich bei den Vögeln. Laut Wiedersheim<sup>2)</sup> „liegen“ in den Processus uncinati der Vögel „verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien“ vor, und Prof. Abel bezeichnet die Proc. recurvati der Anuren als „Rudimente“ derjenigen, welche sich bei den Stegocephalen finden. Betrachten wir nun die stammesgeschichtlichen Beziehungen der soeben aufgezählten Formen, deren Rippen mit Proc. recurvati resp. Proc. uncinati ausgestattet sind, und nehmen wir noch dazu, daß die wohl von Dinosauriern abzuleitenden Saururen Vögel (*Archaeopteryx*) glatte, rundliche und schlanke Rippen besaßen, während die Proc. uncinati schon bei den ancestralen *Odontolcae* (*Hesperornis*) eine hochgradige Entwicklung aufweisen: so gelangt man unwillkürlich zu dem Schlusse, daß an eine phyletische Kontinuität zwischen den Proc. recurvati und Proc. uncinati kaum gedacht werden kann. Desgleichen könnte man sich schwerlich eine phylogenetische Kontinuität zwischen den Proc. recurvati der oben angeführten Stegocephalen und der Anuren einerseits, oder zwischen denjenigen der Stegocephalen und der Reptilien (*Sphenodon*, *Crocodylia*) andererseits, vergegenwärtigen. Überall stoßen wir in dieser Beziehung auf klaffende Lücken, und wollen wir uns nicht durch Spekulation verleiten lassen, sondern voraussetzungslos auf unseren derzeitigen Kenntnissen beharren, so kann das Vorhandensein der Proc. recurvati und Pr. uncinati bei den hier angeführten Formen bionomisch und phyletisch bloß auf eine parallele Erscheinung, auf eine partielle, ursprüngliche

<sup>1)</sup> Wiedersheim, D. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, 6. Aufl., Jena, 1906, p. 73.

<sup>2)</sup> l. c.



je einer gleichen Funktion zuzuschreibenden, Homoeogenesis ihrer Rippen zurückgeführt werden.

An eine phylogenetische Epistrephogenese<sup>1)</sup> ist in diesem Falle, eben auf Grund der bis jetzt bekannt gewordenen stammesgeschichtlichen Beziehungen und ontogenetischen Merkmale der in Rede stehenden Formen eigentlich gar nicht zu denken.

**3. Sacrum.** Vor drei Jahren habe ich in der ungarischen geologisch-paläontologischen Zeitschrift „Földtani közlöny“ (Bd. XLVII, 1917) eine „Anoures Fossiles des Couches Préglaaciaires de Püspökfürdő en Hongrie, en considération spéciale du Développement phylétique du Sacrum chez les Anoures“ betitelte, auch als Separatum erschienene Arbeit veröffentlicht, in der ich mich besonders mit der Beschaffenheit und stammesgeschichtlichen Entwicklung des Anuren-Sakrums und des Urostyls befaßte, und auf vergleichende Studien gestützt die Homologiefragen der einzelnen Teile der „Sakralflügel“ und des Urostyls zu klären gesucht habe.

Dort habe ich u. a. folgendes geschrieben:<sup>2)</sup> „Nous savons que tous les genres connus d'Anoures vivants aujourd'hui ont sans exception le sacrum composé d'une seule vertèbre.“ Auf p. 309 zitiert Bolkay diesen Passus meiner Abhandlung, und fügt hinzu, daß es wohl meiner Aufmerksamkeit entgangen ist, was Gadow<sup>3)</sup> diesbezüglich mitteilt, laut dem „The sacrum is formed by the ninth vertebra, but there are a few interesting exceptions. *Pelobates*, *Pipa* and *Hymenochirus* possess two sacral vertebrae; and neglecting individual abnormalities, these three genera form the only exception amongst recent Amphibia.“ Bolkay rechnet auch die *Xenopodidae* in diese „Kategorie“. Die von Bolkay soeben angeführte „Kategorie“ ist mir keinesfalls entgangen, ebensowenig als jene litterarischen Angaben, welche sich auf das Vorhandensein eines „doppelten“ Sakrums bei diesen Formen beziehen. Und doch muß ich auch heute ganz entschieden dasselbe wiederholen, was ich diesbezüglich vor drei Jahren festgestellt habe: Sämtliche rezente Anuren besitzen, ohne Ausnahme, ein von einem einzigen Wirbel gebildetes Sacrum.

Hätte sich Bolkay etwas mehr in die morphologischen und phylogenetischen Resultate meiner damaligen Studie vertieft, hätte er die ganze Abhandlung — so auch die Fußnote 1 auf p. 23, wo ich das angebliche „Doppelsacrum“ von *Pelobates*, *Pipa* und *Hymenochirus* selbst erwähne — aufmerksam gelesen und durchgedacht, so wäre es ihm nicht schwer gewesen, den Gegensatz, welcher zwischen der Gadowschen sowie der seinerzeit von mir erwähnten Broilischen

<sup>1)</sup> Vgl. G. J. de Fejérváry, Quelques observ. sur la loi de Dollo et sur l'épistéphogénèse, en consid. spéc. de la loi biogén. de Haeckel. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Lausanne, 54, 1921.

<sup>2)</sup> p. 8 d. Separatabdruckes.

<sup>3)</sup> Amphib. and Rept., The Cambr. Nat. Hist., VIII, London, 1901.

Angabe und meiner Feststellung besteht, zu klären, resp. verständlich zu machen.

In meinem Aufsatz habe ich mich zu einer morphologisch und phyletisch begründbaren strengen Unterscheidung zwischen Wirbel und *Coccyx* (Steißbein) gehalten. Bei den rezenten Formen wird das Sakrum stets vom letzten Wirbel gebildet, und die vorhergehenden beteiligen sich nie in der Bildung des Sakrums.

Ich habe damals morphologisch nachweisen können, daß die flügelartigen Ausbreitungen des Sakralwirbels (*Dilatationes sacrales*, Fejérv., 1917) — welche bisher als *Proc. transversi* angesehen wurden — phylogenetisch auf drei verschiedene Elemente zurück zu führen sind, und zwar:

1. die *Proc. transversi* des Sakralwirbels, welche die vorderen Ränder der *Dilatationes* bilden.<sup>1)</sup>

2. die *Proc. obliqui posteriores*, welche bogenförmig verlängert als Stützen des hinteren Abschnittes der *Dilatationes* dienen, und

3. eine sekundäre Ausfüllungsmasse, welche sich zwischen den Quer- und Gelenkfortsätzen befindet und welche mit der am „*Palaeourostylus*“-Typus auftretenden *Lamina horizontalis* des Steißbeines in enger Beziehung zu stehen scheint.

Der größte Teil derjenigen Formen, welche ich als *platysakral* bezeichnet habe, und zu denen auch die *Pelobatiden*<sup>2)</sup> und *Pipiden* gehören, besitzen eine dem durch den perasakralen *Pliobatrachus*\* *Lánghae* Fejérv. (*hom. inc.*)<sup>3)</sup> am schönsten veranschaulichten „*Palaeourostylus*“-Typus zukommende *Lamina horizontalis urostyli*<sup>4)</sup>, welche z. B. bei *Pelobates* meist mit der „Ausfüllungsmasse“ der *Dilatationes sacrales* koosifiziert ist, wodurch sozusagen eine „morphologische Kontinuität“ zwischen Sakralwirbel und Steißbein entsteht. Das Sakrum wird aber doch, auch bei *Pelobates*, *Pipa*, *Xenopus* usw. von einem einzigen Wirbel formiert! Nie kommen bei diesen Gattungen die von mir als „*synsacral*“ bezeichneten Wirbeltypen vor, welche darin bestehen, daß präsakrale Wirbel (1—2) sich an der Bildung des Sakrums beteiligen, sodaß bei jenen Tieren das Sakrum im ganzen von 2 (*Platosphus* de l'Isle, *Pliobatrachus*\* Fejérv., *Bufo* Portis) resp. von 3 (*Palaeobatrachus* Tschudi) Wirbeln gebildet wird.

<sup>1)</sup> Hier möchte ich noch hinzufügen, daß entwicklungsgeschichtlich auch in diesen die Rippen mit einbegriffen zu sein scheinen. (Vgl. Wiedersheim, *op. cit.* p. 61.)

<sup>2)</sup> Vgl. Fejérváry, *op. cit.* Pl. II. Fig. 4 u. 5 und Pl. III. Fig. 1.

<sup>3)</sup> Betreffs der paläontologischen Nomenklatur (Zeichen, Abkürzungen) siehe meinen Aufsatz: *Notes de Nomencl. paléozoologique*, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., Lausanne, 52, 1919, p. 317—324.

<sup>4)</sup> Vgl. *op. cit.* Pl. I Fig. 4 u. 5. Pl. II Fig. 2 und Pl. III Fig. 4.

Wenn also bei manchen Formen der Sakralwirbel mit dem Steißbeine koossifiziert, — was sogar bei den *cylindrosacral-neurostylen* Raniden vorkommen kann — so heißt es nicht: das Sakrum wird von zwei Wirbeln gebildet, sondern: das Sakrum besteht aus einem Wirbel, welcher ausnahmsweise, gewöhnlich oder oft, — je nach den verschiedenen Formen — mit dem Steißbeine koossifizieren kann, ohne daß das Steißbein hierfür noch heute als „Wirbel“ anzusprechen wäre und ohne hierdurch einen eigentlichen Bestandteil des Sakrums zu bilden! Außer diesem Verhalten gibt es eine Reihe von Abnormitäten, bei denen eine Verlagerung der *Dilatationes sacrales* auf das Steißbein oder auf den 8. Wirbel stattfinden kann. Dieses Verlagern kann sowohl symmetrisch, also vollständig, wie auch assymmetrisch, also partiell, sein. Es würde uns allzu weit führen, dergleichen Fälle aufzuzählen, um festzustellen, was an denselben als Atavismus, und was als bloße Monstruosität zu deuten ist. Adolphi, Boulenger, Camerano und Goette haben solche Abnormitäten beschrieben resp. abgebildet, und in meiner Sakrum-Arbeit habe ich sie auch in Bezug auf ihren eventuellen phyletischen Wert eingehend behandelt, und zum Teile schematisch dargestellt.<sup>1)</sup> Diesbezüglich erlaube ich mir also, auf die bezüglichen Abschnitte<sup>2)</sup> meiner Abhandlung zu verweisen. In keinem dieser Fälle besteht jedoch das Sakrum aus zwei normal geformten Wirbeln, wie z. B. bei den *Palaeobatrachiden*. Ein aus zwei resp. drei Wirbeln bestehendes Sakrum finden wir nur bei den fossilen *Palaeobatrachidae* Tschudi; ein aus zwei Wirbeln bestehendes Sakrum findet sich bei der fossilen Familie *Bufovidae* Fejérv.<sup>3)</sup> — das Verhalten der Raniden-Unterfamilie † *Ranavinae* Fejérv. ist in dieser Beziehung noch durchwegs problematisch, und wird auch auf Grund des einzigen Exemplares kaum zu klären sein — und bei der ebenfalls fossilen bufonoiden Unterfamilie *Platosphinae* Fejérv. Alle übrigen, bis jetzt bekanntgewordenen fossilen, und sämtliche rezente Anuren besitzen ein einfaches, von einem einzigen Wirbel gebildetes Sakrum, und weiß ich wirklich nicht, was Gadow, Broili und Bolkay anläßlich ihrer gegenteiligen Behauptung vorgeschwebt hat, denn wie bereits betont wurde, weder die zwischen Sakralwirbel und Urostyl stattfindende Koossifikation, noch das rein abnormale Gestalten der Sakralgegend einzelner seltener Individuen kann dazu beitragen, daß an diesem Schlusse auch nur ein Wort geändert werde. Punkt 9 des englischen *Résumés* von Bolkay's Arbeit in dem es heißt: „The recent amphisacral type of sacrum is composed of a sacral (s. str.) and a pre-sacral<sup>4)</sup> vertebra“ ist demnach ebenso unrichtig wie unbegründet, und hierdurch morphologisch gerade-

<sup>1)</sup> Pl. III., Fig. 3 und 7.

<sup>2)</sup> p. 20—21; p. 23, Fußnote 1); p. 28—30.

<sup>3)</sup> Vgl. *Remarques sur la position systém. des genres Bufovus et Ranavus*, Ann. Mus. Nat. Hung., XVIII, Budapest 1920—21.

<sup>4)</sup> Sic!



zu unbegreiflich. Auf „Amphi“- und „Monosakralie“ im Sinne Bolkays, werde ich im systematischen Abschnitte noch einmal zurückkommen.

\* \* \*

Was nun die übrigen osteologischen Resultate von Bolkays Untersuchungen anbelangt, so will ich mich hierin gegenwärtig nur auf das beschränken, was mir durch das englische Résumé zugänglich war. Punkt 4, 5 und 6 p. 353 enthalten interessante Angaben über Spezialstrukturen des Ethmoids und des Parabasale. Punkt 7 p. 353, sowie Punkt 11 p. 354, müssen ganz besonders hervorgehoben werden, da Bolkay in diesen sehr wertvolle Angaben über die Bildung der Gelenkfortsätze (Typus: „Art. tricarinata“) und über die eigentümliche Beschaffenheit der „Ischia“ (?) mit „Laminae terminales“ (= Pubis?) bei den *Xenopodidae* veröffentlicht hat.

Trotz der angeführten groben Fehler, welche Bolkay bei der Beurteilung der Rippenfrage und der Sakralgegend begangen hat, muß sein Werk von einem jeden, der sich mit der Osteologie der Anuren befassen will, in vollem Maße gewürdigt werden, da es im übrigen an der Hand einer vorzüglichen synoptischen Terminologie eine bisher allein stehende tüchtige vergleichende Osteographie dieser Wesen bietet.

### B. Zur Phylogenie.

1. Im englischen Résumé der Bolkay'schen Arbeit erfahren wir, daß die Aglossen durch den Verfasser mit den Palaeobatrachiden unter dem Namen *Palaeobatrachoidea* By. vereint wurden.<sup>1)</sup> Schon Cope hat auf die zwischen den Aglossen und Palaeobatrachiden bestehende Affinität hingewiesen, und betrachtete diese Gruppe als eine Mittelstellung zwischen ersteren und den übrigen, also phaneroglossen Arciferen einnehmend. Wolterstorff hat in seiner vorzüglichen, prächtig zusammengestellten Monographie über Palaeobatrachiden<sup>2)</sup>, welche bisher wohl das einzige erschöpfende Werk über diese Gruppe ist, wiederholt die morphologische Übereinstimmung hervorgehoben, welche zwischen *Palaeobatrachus* und den Aglossen besteht. Die Familie *Palaeobatrachidae* Cope ist zweifellos als separate Familie aufrecht zu erhalten, wie dies auch seitens Bolkays<sup>3)</sup> sehr richtig geschehen ist. Boulengers frühere Auffassung<sup>4)</sup>, laut welcher das Genus *Palaeobatrachus* in die Familie der *Pelobatidae* einzureihen wäre, ist so unendlich naiv, und beweist einen so vollständigen Mangel an richtiger phyletischer Verwertung der bezüglichen osteologischen Merkmale, daß es gar nicht dafür

<sup>1)</sup> Punkt 2 auf p. 354.

<sup>2)</sup> Ueb. foss. Frösche insbes. d. Genus *Palaeobatrachus*, 2 Theile, Magdeburg 1887 und 1890.

<sup>3)</sup> p. 355.

<sup>4)</sup> Vgl. Wolterstorff, op. cit. p. 155.

steht, ernsthaft auf dieselbe zu reflektieren, um so weniger, da Boulenger seit dem die Unhaltbarkeit seines damaligen Standpunktes offenbar eingesehen, und von dieser Klassifikation bereits Abstand genommen hat.<sup>1)</sup>

Eine Reihe wichtiger osteologischer Charaktere — gewisse Formationen der Wirbelsäule, des Kopfskeletes und besonders der Hände und Füße (Meso- und Metacarpus und -tarsus) — stellt die Palaeobatrachiden der bisher als Aglossen bezeichneten Gruppe entschieden so nahe, daß ich den Bolkay'schen Vorgang, die *Palaeobatrachidae* mit den *Pipidae*, *Xenopodidae* und *Hymenochiridae* zu vereinigen, nur als durchaus logisch, gerechtfertigt, und den Anforderungen eines womöglichst natürlichen Systems vollständig entsprechend bezeichnen kann, sodaß ich mich in dieser Beziehung Bolkays Auffassung anschließe.

2. In Punkt 3 l. c. bezeichnet Bolkay die arciferen Anuren als epistatisch, den firmisternen Formen gegenüber, welche als „epidotisch“ bezeichnet werden. An und für sich ist dies gar nichts Neues. Ich möchte nur bemerken, daß die arciferen Formen eigentlich nicht als „epistatisch“, sondern eher als heterepistatisch gelten können, indem sie in anderen Charakteren oft sehr vorgeschritten sind, so z. B. die *Pipaemorpha* (mihi), welche ein „Diaphragma“ besitzen. Der Terminus Epidosis, epidotisch, ist neu; er wurde von Bolkay treffend für diejenige bionomische Erscheinung eingeführt, welche im Gegensatze zur Epistase, eine schnell fortschreitende phyletische Entwicklung bedeutet. Daß in „each of these groups“ „a few small families with strongly dilated diapophyses (amphisacral type)“ wären, ist nur insofern unrichtig, als die etwas verbreiterte (also nicht „strongly dilated“!) Dilatationes sacrales besitzenden, und morphologisch von mir hier (s. u.) als perasakral bezeichneten Firmisternenfamilien *Dyscophidae*, *Genyophrynidae* und *Brachycephalidae* — ebenso wie alle übrigen rezenten Anuren — nicht „amphi“ sondern „monosakral“ sind. Bolkay ist offenbar nicht im Klaren damit, welche Formen bloß „platysakral“ resp. „perasakral“, und welche wirklich, um seinen Terminus zu gebrauchen, „amphisacral“ sind. Alle bis jetzt bekannt gewordenen amphisakralen Formen († *Palaeobatrachus*, † *Platosphus*, † *Pliobatrachus*\*, † *Bufo*) sind perasakral, jedoch nicht alle perasakralen Formen sind amphisakral, ungeachtet der bis jetzt bekannten platysakralen Typen, welche alle „monosakral“ sind. Trotz seiner obigen Äußerung („each of these groups“) wurden aber die hier in Betracht kommenden Dysco-

<sup>1)</sup> Vgl. G. A. Boulenger, Les Batr., in: Encyclop. Scientif., Paris, 1910, p. 192, wo *Palaeobatrachidae* als separate Familie angeführt wird. Das Genus *Protopelobates* Bieber hat Boulenger (l. c.) ebenfalls zu dieser Familie gestellt, während ich es in 1917 (op. cit. p. 7) auf Grund des Sakrums den *Pelobatidae* anschließen zu dürfen meinte, ein Vorgehen, das ich heute — den Metacarpus und Metatarsus berücksichtigend — nicht mehr billigen kann. Hier (s. u.) habe ich also diese Form als eine, der Subordo *Palaeobatrachoides* angehörende separate Familie behandelt.

phiden, Genyophryniden und Brachycephaliden<sup>1)</sup> in seinem neuen Anuren-System (p. 355 und 356) doch in die von ihm als „Monosakralia“ bezeichnete „Suborder“ eingereiht, und nicht, wie er es auf p. 354 vermuten läßt, in jene seiner „Amphisakralia.“

3. Was Bolkay in Punkt 4 l. c. über die phylogenetische „blind-alley“, in welche die Anuren gerieten, sagt, ist zutreffend, bedeutet aber bei weitem nicht, daß diese Tiere einer „höheren Entwicklung“ unfähig wären. Wäre dem so, so würde es sich hier um eine „fehlgeschlagene Anpassung“ im Sinne Abels handeln, was aber keinesfalls behauptet werden kann. Die Anuren sind nur einer gewissen Kinetik besonders angepaßt, von der es aber, unter Umständen, trotz ihrer hohen kinetischen Spezialisierung, doch einen Rückweg geben kann, nicht zwar durch eine Abänderung der spezialisierten Wirbelsäule<sup>2)</sup> und des korrelativ spezialisierten Ileums, — auf welche sich eben Bolkays „blind-alley“ bezieht — sondern durch die sekundäre Verkürzung der Hintergliedmaßen. Extreme Vertreter dieser epistrophogenetischen<sup>3)</sup> Entwicklungsrichtung sind besonders unter den Brachycephaliden anzutreffen (*Breviceps*, *Hypopachus*, *Cacopus*); ein Anfangsstadium kann aber bereits in der wohlbekannten, laufenden und kaum mehr hüpfenden Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.) erblickt werden. Auch etliche grabende Tiere, wie *Pelobates*, *R. esculenta* subsp. *chinensis* Osb. und var. *Lessonai* (Camer.) Blgr.<sup>4)</sup> — welch' letztere aber noch gewandte Springer sind — können ganz an den Anfang dieser bionomischen Serie gestellt werden. In Bezug auf Wirbelsäule und Ileum stimme ich also Bolkay bei, nicht aber in betreff auf die Unfähigkeit zu einer „höheren Entwicklung“. Da es sich hier bloß um eine „adaptive“ (im Sinne Kowalewskys) kinetische Anpassung handelt, so kann bei den Anuren eine „höhere Entwicklung“ sehr wohl erfolgen, nur wird sie zwischen jene bionomischen Grenzen gesperrt, resp. von diesen gerichtet werden, denen die Entwicklung eines jeden höher spezialisierten Geschöpfes unbedingt Rechnung tragen muß. Der Kern, ich möchte sagen die Intention, der Bolkay'schen Sentenz ist sicher gut gewesen, nur ist dieselbe, zum Teil, nicht passend formuliert.

4. Punkt 5 l. c. besagt, daß die Evolution der „ileo-sakralen Region“ noch keine „definitive“ ist; dies ist wohl zutreffend, kann aber, mit dem selben Rechte, auch von den übrigen Skeletteilen ge-

1) Bei Bolkay alle drei offenbar zu den „*Engystomatidae*“ gerechnet.

2) Die besondere Beschaffenheit der Dilatationes sacrales und des Uroostyls der Anuren, welche auf einer Korrelation zu beruhen scheint, habe ich bereits auf p. 29—30 meiner bezüglichen Arbeit betont.

3) Die Epistrophogenese bezieht sich hier bloß auf die Maßenverhältnisse von Ober- und Unterschenkel.

4) Vgl. G. J. v. Fejérváry. Übl. d. engeren phylet. Beziehungen der zur *Rana esculenta*-Gruppe gehörenden Formen, im: Arch. f. Naturgesch., Berlin, 1921.



sagt werden. Bolkay hat diese Äußerung entschieden auf seine „Mono“- und „Amphisakralie“ der „rezenten“ Anuren bezogen; in dieser Hinsicht hat er aber gewiß nicht recht. Monosakralie ist adaptiv, und blieb erhalten, Amphisakralie gehört hingegen zu den „fehlgeschlagenen Anpassungen“ und wurde eliminiert. In dieser Richtung hat sich also die Evolution der ileo-sakralen Region als „definitiv“ erwiesen.

5. In Punkt 6 l. c. gruppiert Bolkay sämtliche rezente Anuren in folgende 4 „Ancestral groups“: *Palaeobatrachoides* By., *Pelobatoidea* By., *Bufoidea* By. und *Ranoidea* By. Dieses Verfahren ist zum Teile sehr richtig. Auf etliche Punkte, in denen ich Bolkay nicht beistimmen kann, sowie auf diesbezügliche systematish-nomenklatorische Fragen, werde ich bei der Besprechung seiner systematischen Ergebnisse eingehen.

6. In Punkt 7 l. c. schreibt Bolkay, daß die heutigen Amphibien Abkömmlinge solcher Vorfahren sind, welche im Laufe der geologischen Epochen ein „primär aquatisches“, „primär terrestrisches“ und „primär subterrane (stegocephales)“ Stadium durchgelaufen haben. Die ersten zwei Feststellungen dürften wohl ohne weiteres angenommen werden. Es versteht sich natürlich von selber, daß die verschiedenen Formen im Laufe ihrer Entwicklung seit diesem „primär-aquatischen“ resp. „primär terrestrischen“ Stadium verschiedene Male, auch öfters, zu einer der früheren Lebensweisen zurückkehren konnten; da aber die euthygenetische<sup>1)</sup> Verkettung der Amphibien im allgemeinen und besonders der Anuren, eigentlich noch garnicht ermittelt werden konnte, darf das, was ich soeben rein theoretisch gesagt habe, bloß als eine biologische Möglichkeit aufgefaßt werden. Die dritte Annahme ist aber insofern unrichtig, als sie die Stegocephalie unbedingt der subterranean Lebensweise zuzuschreiben scheint. Die modernen palaeobiologischen Forschungen haben uns keinen einzigen Grund zu einer solchen verallgemeinernd klingenden Voraussetzung gegeben, sie machen im Gegenteil diese Generalisierung höchst unwahrscheinlich, resp. geradezu unmöglich. Hätte Bolkay die sehr wohl bekannten osteologischen Verhältnisse verschiedener Stegocephalen berücksichtigt, ihre Dimensionen und den Bau ihrer Gliedmaßen, so hätte er sich selber von der Unhaltbarkeit dieses Standpunktes überzeugen können.

Inwiefern es sich bei der von Bolkay ebenfalls herangezogenen arboricolen Lebensweise um eine sekundäre Erscheinung handelt, bleibt einstweilen völlig unerläutert. Daß der „youngest type of adaptation“ der arboricole ist, trifft prinzipiell zu.

7. Punkt 8 l. c. besagt: „On the strength of the organisation of the Anura we may distinguish between a southern epistatic and a northern epidotic Hemisphere.“ Was Bolkay unter „strength of

<sup>1)</sup> Vgl. G. J. de Fejérváry, op. cit. in: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 1921.

the organisation“ meint, ist ganz unklar. Daß die südliche Halbkugel epistatische, und die nördliche epidotische Formen beherbergt, kann speziell bei den Anuren schwerlich behauptet werden. Beiderseits finden sich beiderlei Formen, und eine relative Majorität könnte schwerlich zu gunsten der einen oder der anderen lokalisiert werden.

8. Was Bolkay diesen Gedankengang fortsetzend in Punkt 9 p. 355, in Bezug auf die allbekannte Tatsache schreibt, daß ursprüngliche Formen, der oekologischen Verhältnisse zufolge, vornehmlich in tropischen resp. subtropischen Regionen vorkommen, und auf welche er bereits in 1913<sup>1)</sup> sein neuerlich als „law of the short recapitulation of the last stages of the phylogeny through living forms“ bezeichnetes Gesetz gründet, trifft also bei den Anuren bloß insofern zu, daß die von mir weiter unten als Subordo bezeichneten *Palaeobatrachoidea* heute auf tropisches resp. subtropisches Gebiet beschränkt sind, während es bei den „other classes of animals“, so z. B. bei den Reptilien und Mammalien, in ausgedehnterem Maße angewendet werden kann.

### C. Zur Systematik.

Untenstehend werde ich vorerst Bolkays Skizze über sein neues Anuren-System reproduzieren:

|                                    |   |        |                               |
|------------------------------------|---|--------|-------------------------------|
| Suborder A<br><i>Amphisaeralia</i> | Ancestral-group I.<br><i>Palaeobatrachoidea</i> | Family | 1. <i>Palaeobatrachidae</i> † |
|                                    |   |        | 2. <i>Pipidae</i>             |
|                                    |   |        | 3. <i>Xenopodidae</i>         |
|                                    |   |        | 4. <i>Hymenochiridae</i>      |
|                                    | Ancestral-group II.<br><i>Pelobatoidea</i>      | Family | 1. <i>Discoglossidae</i>      |
|                                    |   |        | 2. <i>Pelobatidae</i>         |
| Suborder B<br><i>Monosacralia</i>  | Ancestral-group I.<br><i>Bufoidea</i>           | Family | 1. <i>Bufoidea</i>            |
|                                    |   |        | 2. <i>Hylidae</i>             |
|                                    |   |        | 2. <i>Engystomatidae</i>      |
|                                    | Ancestral-group II.<br><i>Ranoidea</i>          | Family | 1. <i>Cystignathidae</i>      |
|                                    |   |        | 2. <i>Ranidae</i>             |

Hierauf läßt Bolkay eine Charakterisierung der soeben angeführten Kategorien folgen. Dieses System bietet in etlichen Punkten zweifellos viel an dem, was phyletisch richtig zu sein scheint, und bedeutet somit eine ganz entschiedene Annäherung an das erstrebte „Natürliche System“, welchem die Phylogenie und die vergleichende Anatomie zu Grunde liegt. Nichtsdestoweniger enthält es auch unübersehbare Fehler, die unbedingt einer Rektifikation bedürfen. Im Folgenden soll sowohl auf die Vorteile wie auch auf die Fehler des Bolkay'schen Systems eingegangen werden:

<sup>1)</sup> In: Additions to the Fossil Herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial Period, *Mitteil. a. d. Jahrb. d. Kgl. Ungar. Geol. R. A.*, XXI, Budapest, p. 229—230.

1. Die Unterscheidung — und noch dazu als „Unterordnungen — von „Amphisacralia“ und „Monosacralia“ ist durchaus falsch. Amphi- resp. trisakrale und monosakrale Formen können systematisch nicht als so hohe Einheiten einander gegenübergestellt werden. Amphi- resp. Trisakralie scheint ein mehr oder minder gemeinsamer Charakter verschiedener ancestraler Typen gewesen zu sein. Er kommt den ziemlich isoliert stehenden *Palaeobatrachidae* zu, weiterhin finden wir Amphisakralie bei den *Bufo*-*vidae* Fejérv., welche natürlich gar keine engeren Beziehungen zu den Palaeobatrachiden besitzen, und auch bei den Bufoniden, bei denen die Unterfamilie *Bufo*-*ninae* Fejérv., — zu der sämtliche rezente Formen gehören, — monosakral ist, während die Unterfamilie *Platosphinae* Fejérv. — mit ausschließlich fossilen Vertretern — den amphisakralen Typus darstellt. Die *Bufo*-*vidae* stehen den *Bufo*-*nidae* zweifellos nahe, und scheinen einen im Tertiär erloschenen Seitenast — der vielleicht auch von den Hyliden nicht entfernt war — darzustellen; wie gesagt, stehen sie aber den Palaeobatrachiden sehr entfernt. Aus dem ergibt sich nun, daß Amphisakralie resp. Monosakralie systematisch nur in der Unterscheidung engerer Gruppen verwertet werden kann, nicht aber, wie es von Bolkay versucht wurde, zur Trennung sämtlicher Anuren in zwei antagonistische Hauptgruppen.

Bolkays Textfiguren 38—42 (p. 316—318), welche die Sakralwirbel und Urostyle von *Pelobates*, *Xenopus calcaratus* Buchh. et Ptrs. und *Bombina salsa* Schr. darstellen, sind dazu berufen, die „Amphisakralie“ dieser Formen zu beweisen.

Es ist allgemein bekannt, daß im Falle von Amphisakralie, auch dann, wenn die betreffenden Dilatationes sacrales vollständig, ihrer ganzen Länge nach, koossifiziert sind, auf ihrer Ventralseite doppelte Nervenlöcher besitzen; solche doppelte „trous de conjugaison“ sind auch bei *Pliobatrachus*\* Fejérv. ersichtlich.<sup>1)</sup> Bekanntlich finden sich gewöhnlich auch am basalen Teile des Urostyls bilateral gelegene Neuralöffnungen, und zwar meistens nur ein Paar (die Palaeobatrachiden und auch *Bombina* z. B. besitzen zwei Paare).<sup>2)</sup> Diese Neuralöffnungen des Steißbeines kennt wohl ein jeder Universitäts-hörer, der gelegentlich der anatomischen Übungen die zur Demonstration meistens verwendete *Rana esculenta* L. oder *R. temporaria* L. untersucht, oder p. 25 von Gaupps „Anatomie des Frosches“ (Bd. I) aufgeschlagen hat.

Nun hat aber Bolkay, erstaunlicherweise, den durch Gaupp als „Foramen canalis coccygei“ und von mir<sup>3)</sup> als „Foramen laterale canalis coccygei“ bezeichnete Neuralöffnung auf den soeben zitierten Figuren als „Foramen neurale vertebrae sacralis“ (!) bezeichnet,

<sup>1)</sup> Siehe Fig. 3. Pl. I meiner Sakrum-Arbeit.

<sup>2)</sup> Vgl. p. 29 meiner zitierten Arbeit.

<sup>3)</sup> op. cit.



während das eigentliche Foramen neurale vert. sacr. (Fejérv. 1917) von Bolkay für ein „For. neur. vert. praesacralis“ (!) angesprochen wird. Ein Blick auf die zitierten Figuren Bolkays von *Pelobates* und *Xenopus*, im Vergleiche mit denjenigen, welche einen fossilen *Pelobates* (*P. robustus* By. hom. inc.)<sup>1)</sup> darstellt und gleichfalls durch Bolkay verfertigt wurde, und in Fig. 5 der II. Tafel meiner Sakrum-Studie ersichtlich ist, genügt, um die mystische „Amphisakralis“ dieser modernen Batrachia Salientia zu entschleiern. — Bolkays 42. Textfigur endlich, welche sich auf ein Exemplar von *Bombina salsa* Schr.<sup>2)</sup> bezieht, ist eine derjenigen individuellen Abnormitäten, welche speziell bei *Bombina* am öftesten auftreten. Hier hat Bolkay die Vertebra sacralis richtig gedeutet, welche somit das Homologon der auf den vorhergehenden Bolkay'schen Figuren als „Vert. praesacralis“ bezeichneten Wirbel darstellt, während die Dilatationes sacrales, vielleicht infolge von Membran- resp. Ligamentverknöcherung, vorne mit den Proc. transversi des praesakralen Wirbels, und hinten mit den bilateralen Urostylfortsätzen knöchernig (?) verbunden sind. Falls es sich nun hier wirklich um Verknöcherung, und nicht bloß um ein solideres Ligament handelt, so stehen wir nur einem sehr interessanten und lehrreichen Ausnahmefall gegenüber, denn die normale Sakralgegend von *Bombina* entspricht durchwegs jener Zeichnung, welche Boulenger auf p. 147 seiner „Tailless Batrachians“ *Bombina bombina* L.<sup>3)</sup> betreffend dargestellt hat. Hat denn Bolkay gar nicht daran gedacht, daß sein ganzes System von „Amphi“- und „Monosacralia“ auf einem homologischen Irrtum, einer anatomischen Mißdeutung beruht, laut der *Bombina* neun, *Pelobates* aber zehn Wirbel besitzen würde, was aber nicht der Fall ist. Es genügt nicht, die Wirbelsäule und den Urostyl diesbezüglich nur ventral zu untersuchen, und dasjenige, was die dorsale Fläche auf den ersten Blick verrät (vgl. Bolkays Textfig. 38 und meine Fig. 4 auf Taf. II, und Fig. 1 auf Taf. III), ganz außer acht zu lassen!

2. Die Gruppe „*Palaeobatrachoides*“ beruht, wie bereits im phyletischen Abschnitte erwähnt wurde, auf natürlicher Basis, und muß unter allen Umständen aufrecht erhalten bleiben. Daß jedoch bei Bolkay in Bezug auf die *Palaeobatrachidae* „Exact anatomical details wanting“ steht, beweist, daß er die Wolterstorff'sche Arbeit nicht genügend gekannt hat. — Ich habe im Vorhergehenden bereits in aller Kürze auf jene osteologischen Momente hingewiesen, welche Bolkays diesbezügliche systematische Einteilung rechtfertigen. Hier möchte ich nur noch eine Vermutung aussprechen. Gewisse Elemente der Nasenhöhlen der *Palaeobatrachiden* haben mir auf Grund von Wolterstorffs Zeichnungen den Eindruck gemacht, als wären dieselben eventuell mit den Turbinalia — welche bisher

<sup>1)</sup> Ebenfalls monosakral!

<sup>2)</sup> = „*Bombinator pachypus* (Fitz.) Bonap.“

<sup>3)</sup> = „*Bombinator igneus* Laur.“

bei den Anuren fossil unbekannt sind — zu identifizieren. Ein sub-ellipsoides, medianwärts geöffnetes Gebilde, am linken Maxillare (unter dem linken Nasale) des durch Wolterstorff<sup>1)</sup> auf Taf. VIII, Fig. 1b veranschaulichten *Palaeob. cf. Meyeri* Trosch., sowie das mit „e“ bezeichnete Element<sup>2)</sup> auf Taf. X, Fig. 1a des Schädels von *P. gigas* v. Mey. sieht dem Turbinale von *Pipa pipa* L. so bestechend ähnlich, daß es sich lohnen würde, die zwei Originalplatten diesbezüglich neuerlich zu untersuchen.

Die Gruppe „*Pelobatoidea*“ stellt ebenfalls eine phyletisch und morphologisch begründete Gruppierung der Discoglossiden und Pelobatiden dar.

Der Vereinigung der *Bufo*nidae und *Hylid*ae in eine gemeinsame höhere Gruppe kann ich ebenfalls nur aufrichtigst beistimmen. Die von Bolkay als 3. Familie hierher gezählten „Engystomatiden“ würde ich aber als separate Gruppe behandeln, da dieselben von den Bufoniden und Hyliden in allzu beträchtlichen Punkten abweichen.

Ungerechtfertigt erscheint mir weiterhin die auf den ersten Blick entschieden sehr verlockende, von Bolkay vorgeschlagene Vereinigung der Cystignathiden und Raniden in eine gemeinsame Gruppe („*Ranoidea*“ By.), da die Cystignathiden zu polymorph und noch viel zu wenig bekannt sind; ihre Beziehungen zu den Raniden sind zwar bei einzelnen Formen nicht zu leugnen, lassen aber eine derartige Vereinigung auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse doch nicht zu.

3. Als systematische Konklusion des oben Entfalteten wünsche ich nun folgendes festzustellen:

Die bisher übliche Einteilung in „*Aglossa*“ und „*Phaneroglossa*“, obzwar dieselbe sich wirklich als zwei engere phyletische Gruppen umfassend beweist, muß, im Hinblick auf die wertvollere osteologische, auch der Paläontologie zugänglichen Gruppierung, als durchwegs unpraktisch und unwissenschaftlich aus unserer Systematik eliminiert werden. Es ist Bolkays Verdienst den ersten und definitiven Schritt in dieser Hinsicht unternommen zu haben, und die Gruppe der *Aglossa* durch jene natürliche, durchwegs befriedigend ersetzt zu haben, welche wir von nun an als *Palaeobatrachoida* bezeichnen werden. Die Anuren auf Grund des Vorhandenseins, resp. Fehlens einer freien Zunge zu unterscheiden, wäre ein geradeso naives und oberflächliches Vorgehen, als es z. B. u. a. die frühere Einteilung des Bruch'schen Anuren-Systems war, das die ecaudaten Batrachier nach der Pupille als „*Orthoglena*“ und „*Plagioglena*“ unterscheiden wollte.

1) op. cit.

2) Dieses wurde von Wolterstorff augenscheinlich als zum Ethmoid gehörend betrachtet.

Desgleichen möchte auch ich als weitere Haupteinteilung die „*Arcifera*“ und „*Firmisternia*“ nicht mehr aufrecht erhalten, worin ich mich also dem Bolkay'schen Standpunkte anschließe. Die Beschaffenheit des Schultergürtels zeigt nämlich so mannigfache Übergänge, daß es, obwohl bei diesen stets zwischen Arciferie und Firmisternie klar unterschieden werden kann, doch als phyletisch, und hierdurch auch als systematisch unzulässig bezeichnet werden muß, die firmisternen Anuren als einheitliche Serie zu betrachten, und den bisher ebenfalls als einheitliche systematische Serie betrachteten Arciferen gleichwertig gegenüberstellen zu wollen. Man darf nicht annehmen, daß es sich hier etwa um zwei stammesgeschichtlich irgendwie „gesonderte“ Gruppen handelt! Wahrscheinlich stehen wir hier vielmehr einzelnen homöogenetischen Gruppen gegenüber, die weder phyletisch noch systematisch auf Grund der Entwicklungen ihres Schultergürtels zusammengezogen werden dürfen, ebensowenig wie die mit Haftscheiben versehenen Raniden (*Rhacophorus*, *Hylambates* etc.) nicht mit den Hyliden vereint sind; im letzteren Beispiele handelt es sich jedoch offenbar um eine Konvergenzanpassung, während im Falle des Sternalapparates die Annahme einer Homöogenese näher zu liegen scheint.

Meinerseits würde ich also folgendes, den Erfordernissen eines, auf den phyletischen Beziehungen beruhenden, „Natürlichen Systems“ gewissermaßen nachkommendes System vorschlagen:

## Ordo: **Salientia** (1768).<sup>1)</sup>

### I. Subordo: **Palaeobatrachoidea** By.

Metacarpalia und Metatarsalia verlängert, je untereinander fast gleichlang, Palmarfläche mehr oder minder einwärts gekehrt; Schulter-

<sup>1)</sup> Die rezenten Anuren-Genera wurden auf Grund der letzten synoptischen Zusammenstellung Boulenger's (op. cit. 1910, in *Encycl. Scientif.*, Paris) aufgezählt. Von einer Kontrolle in Bezug auf die richtige Interpretation des systematischen Wertes der weniger bekannten Gattungen, resp. bzgl. der Synonymisierung anderer, also hier nicht angeführten Genera habe ich jetzt natürlich Abstand nehmen müssen. Die seit 1910 beschriebenen neuen Gattungen wurden aus verschiedenen Gründen (Unzugänglichkeit der neuesten Literatur, Meinungsverschiedenheiten der Autoren und Unmöglichkeit einer einheitlichen persönlichen Kontrolle) nicht berücksichtigt. Die Einreihung der nur noch mangelhaft bekannten Genera in jene Familien, in deren Rahmen sie hier aufgezählt wurden, ist natürlich als provisorisch zu betrachten, und bedarf vom systematischen (d. h. auch gretischen) Standpunkte aus einer künftigen Revision. — Die fossilen Anuren-Genera habe ich auf Grund persönlicher Nachprüfungen resp. Untersuchungen angeführt.



gürtel arcifer; (Diaphragma vorhanden; Eustachröhren vereint; Larven bispirakulär<sup>1)</sup>).

1. Gens: †**Palaeobatrachomorpha** (mihi).

Wirbel procoel; amphi- resp. trisakral; Form der Dilat. sacrales perasakral; Rippen nicht frei; Oberkiefer bezahnt.

Familia: *Palaeobatrachidae* Cope. Genus: *Palaeobatrachus* Tsch.

2. Gens: **Pipaomorpha** (mihi).

Wirbel opisthocoel; monosakral; platysakral; Rippen nur im Larvenstadium frei; Oberkiefer bezahnt oder zahnlos. Heterepistatisch.

Familia 1. *Pipidae* Günth. Zahnlos. Genus: *Pipa* Laur.

Familia 2. *Xenopodidae* Wern. Oberkiefer bezahnt; 3 Innenzehen bekrallt. Genus: *Xenopus* Wagl.

Familia 3. *Hymenochiridae* Wern. Zahnlos; 3 Innenzehen bekrallt. Genus: *Hymenochirus* Blgr.

**Incertae gentis:**

Familia: *Protopelobatidae* (mihi). Schädel relativ kleiner als bei den Palaeobatrachiden; Oberkiefer bezahnt; anscheinend platysakral; Typus der Wirbel und Zahl der Sakralwirbel (ev. monosakral?) noch nicht festgestellt, auch Urostyl nur ungenügend bekannt; Metacarpus und Metatarsus ermöglichen jedoch die sichere Bestimmung der Zugehörigkeit zu dieser Unterordnung. Genus: *Protopelobates* Bieber.

II. Subordo: **Anisobatrachoidea** (mihi).

Metacarpalia und Metatarsalia nicht verlängert, je untereinander von ungleicher Länge, Stellung der Palmarfläche normal; Schultergürtel arcifer oder firmistern (kein Diaphragma; Eustachröhren getrennt; Larven meist monospirakulär).

1. Gens: **Pelobatomorpha** By. (emend. Fejérv.)<sup>2)</sup>

Arcifere, im Oberkiefer Zähne tragende Monosakralier, welche teils aus opisthocoelen, perasakralen<sup>3)</sup>, palaeourostylishen resp.

<sup>1)</sup> Das Verhalten der fossilen Formen hinsichtlich der in Klammer gesetzten Merkmale kann natürlich nicht festgestellt werden, sodaß diese sich bloß auf die rezenten Vertreter beziehen.

<sup>2)</sup> Bei Bolckay heißt die Gruppe: *Pelobatoidea*, welche von ihm seinen *Palaeobatrachoidea* als gleichwertig gegenübergestellt wurde. Da ich letztere als Subordo betrachte, mußte der systematische „Rangunterschied“ auch durch die ungleiche Endung der Namen bezeichnet werden, sodaß ich den Bolckayschen Namen in „*Pelobatomorpha*“ umgeändert habe.

<sup>3)</sup> *Bombina* ist zwar perasakral, steht jedoch der Platysakralie nahe.

neurostylistischen Formen bestehen, mit freien, oft durch Proc. recurvati charakterisierten Rippen, teils aber aus Formen mit unbeständigem Wirbeltypus — amphicoel, opisthocoel oder procoel<sup>1)</sup>, — welche platysakral-palaeourostylistisch sind, und mit den Proc. transversi gänzlich verschmolzene, aber oft noch wohlentwickelte Proc. recurvati aufweisende Rippen tragen. Vorwiegend epistatisch.

Familia 1. *Discoglossidae* Günth. (sensu Blgr. 1910). Wirbel opisthocoel; freie Rippen.

Subfamilia 1. *Discoglossinae* (mihi). Habitus froschartig; Schädel eher stark verknöchert, Fontanelle sehr klein; Palatinum wohlentwickelt; rein perasakral; neurostylistisch; Rippen mit Proc. recurvati.

Genera: *Discoglossus* Otth., †*Latonia* H. v. Mey., (?) *Ascaphus* Stejn.

Subfamilia 2. *Bombininae* (mihi). Habitus krötenartig; Schädel eher knorpelig, Fontanelle groß; perasakral, jedoch der Platy-sakralie nicht entfernt; eher palaeourostylistisch.

Genera: †*Pelophilus*\* Tsch., *Bombina* Oken<sup>2)</sup>, *Alytes* Wagl.<sup>3)</sup>

Familia 2. *Pelobatidae* Lataste (sensu Blgr.). Wirbel procoel, nur bei einigen ancestralen Formen opisthocoel oder variierend<sup>4)</sup>; Rippen mit Proc. transversi koossifiziert; platysakral und palaeourostylistisch.

Subfamilia 1. *Pelobatinae* (mihi). Wirbel procoel.

Genera: *Pelobates* Wagl.<sup>5)</sup>, *Scaphiopus* Holbr., *Pelodytes* (Fitz.) Bonap.<sup>6)</sup>, *Batrachopsis* Blgr.

Subfamilia 2. *Megalophryinae* (mihi). Wirbel opisthocoel resp. variierend.

Genera: *Asterophrys* Tsch., *Megalophrys* Kuhl<sup>7)</sup>.

2. Gens: **Bufonimorpha** By. (emend. et sensu Fejérv.).

Arcifere, durchwegs procoele und perasakrale Formen; Rippen mit Proc. transversi verschmolzen, Proc. recurvati undeutlich oder fehlend; amphisakral-palaeourostylistisch resp. monosakral-neurostylistisch; Kiefer entweder bereits zahnlos, oder im Oberkiefer zähnetragend, oder beide Kiefer mit Zähnen bestanden. Heterepistatisch.

Familia 1. *Bufonidae* Günth. (sensu Blgr.). Ganz zahnlos.

<sup>1)</sup> Vgl. G. A. Boulenger, A Revis. Orient. Pelob. Batr. (Gen. *Megalophrys*), P. Z. S. London, 1908, p. 408—410.

<sup>2)</sup> Ohne Palatina, Rippen mit Proc. recurvati.

<sup>3)</sup> Mit Palatina, Rippen ohne Proc. recurvati.

<sup>4)</sup> Vgl. Boulenger, l. c.

<sup>5)</sup> Proc. recurvati vorhanden.

<sup>6)</sup> Palatinum und Proc. recurvati fehlend.

<sup>7)</sup> Mit variablem Wirbeltypus, vorwiegend opisthocoel.

Subfamilia 1. †*Platosphinae* Fejérv. (1917). Amphisakral-palaeostylisch.

Genera: *Platosphus* de l'Isle, (?) *Diplopelturus*\* Dep., *Pliobatrachus*\* Fejérv.

Subfamilia 2. *Bufo**ninae* Fejérv. (1917). Monosakral-neurostylisch.

Genera: *Scutigera* Theob. (= *Cophophryne* Blgr.), *Oryophryne* Blgr., *Bufo* Laur., *Nectophryne* Buchh. et Ptrs., *Pseudobufo* Tsch. (= *Nectes* Cope), *Atelophryne* Blgr., *Nattereria* Stdr., *Pseudophryne* Fitz., *Notaden* Günth.<sup>1)</sup>, *Myobatrachus* Schleg., *Rhinophrynus* D. et B.

Familia 2. †*Bufo**vidae* Fejérv. (1920). Parietalia und Frontalia getrennt; Oberkiefer bezahnt; amphisakral.

Genus: *Bufo**vus* Port.

Familia 3. *Hyla**idae* Günth. (sensu Blgr.). Oberkiefer bezahnt; monosakral-neurostylisch; letzte Phalangen klauenartig.

Genera: *Chorophilus* Baird., *Acris* Lec., *Hyla* Laur., *Gastrotheca* Fitz. (= *Nototrema* Günth.)<sup>2)</sup>, *Hylella* R. et L., *Nyctimantis* Blgr., *Pterohyla* Blgr., *Corythomantis* Blgr., *Diaglena* Cope, *Triprion* Cope, *Agalychnis* Cope, *Phyllomedusa* Wagl.

Familia 4. *Amphignathodontidae* Blgr. Beide Kiefer bezahnt.

Genus: *Amphignathodon* Blgr.

3. Gens: **Cystignathomorpha** (mihl).

Arcifere monosakrale Cylindrosakralier, nur einige Formen perasakral<sup>3)</sup>; Wirbel vorwiegend procoel, bei einigen Vertretern amphicoel<sup>4)</sup> oder opisthocoel<sup>5)</sup>; Rippen mit Proc. transversi verschmolzen, am I. Paare oft eine Crista trapezoidea. Meist nur Oberkiefer bezahnt, bei einigen auch der Unterkiefer, während noch andere ganz zahnlos sind. In Bezug auf den Gesamthabitus wohl die polymorpheste Gruppe; die meisten Anknüpfungen scheinen auf die nächstfolgende Gens hinzuweisen. Heteropistatisch.

Familia 1. *Hemiphractidae* Cope. Wirbel opisthocoel, amphicoel oder procoel; cylindrosakral; beide Kiefer und auch die Palatina bezahnt.

<sup>1)</sup> Mit Gaumenzähnen.

<sup>2)</sup> Bei Boulenger steht *Nototrema*; nomenklatorisch richtig ist aber *Gastrotheca*; vgl. Zool. Rec. London, 1912.

<sup>3)</sup> Steißbein wahrscheinlich durchwegs neurostylisch.

<sup>4)</sup> Vgl. Boulenger, op. cit. in: Encyclop. Scientif., Paris, 1910, p. 150.

<sup>5)</sup> Vgl. Boulenger, Proc. Z. Soc. London, 1908, p. 410, und Werner, Rept. u. Amph. in Samml. Götschen, Nr. 383, Leipzig, 1908, p. 168.



Genera: *Hemiphractus* Wagl., *Ceratohyla* Esp., *Amphodus* Ptrs.

Familia 2. *Cystignathidae* Günth. (sensu Blgr.). Wirbel procoel; meist cylindrosakral, einige Formen perasakral; nur Oberkiefer bezahnt.

Genera: *Pseudis* Laur., *Centrolene* Esp., *Mixophyes* Günth., *Cyclorhamphus* Tsch., *Calyptocephalus* D. et B., *Telmatobius* Wieg., *Elosia* Tsch., *Hylodes* Fitz., *Syrrophus* Cope, *Ceratophrys* Boie, *Lepidobatrachus* Budgett, *Edalorhina* Esp., *Paludicola* Wagl., *Leptodactylus* Fitz., *Plectromantis* Ptrs., *Oocormus* Blgr., *Limnomedusa* Cope, *Hylorhina* Bell, *Borborocoetes* Bell, *Zachenus* Cope, *Phanerotis* Blgr., *Limnodynastes* Fitz., *Cryptotis* Günth., *Crinia* Tsch., *Hyperolia* Gray, *Liopelma* Fitz., *Chiroleptes* Günth., *Helioporus* Gray.

Familia 3. *Dendrophryniscidae* Esp. Wirbel procoel; cylindrosakral; beide Kiefer unbezahnt.

Genera: *Batrachophrynus* Ptrs.<sup>1)</sup>, *Dendrophryniscus* Esp.

4. Gens: **Ranomorpha** (mihi).

Firmisterne, durchwegs procoelē und monosakrale Cylindrosakralier; Rippen mit Proc. transversi verschmolzen, am 1. Paare oft eine Crista trapezoidea; entweder beide Kiefer, oder nur Oberkiefer zähnetragend, oder ganz zahnlos. Vorwiegend epidotisch.

Familia 1. *Ceratobatrachidae* Blgr. (1884). Beide Kiefer bezahnt.

Familia 2. *Ranidae* Günth. (sensu Blgr. 1882). Nur Oberkiefer bezahnt.

Subfamilia 1. †*Ranavinae* Fejérv. (1920). Frontalia und Parietalia durch eine Naht getrennt.

Genus: *Ranavus* Port.

Subfamilia 2. *Raninae* Ptrs. (sensu Fejérv.). Frontalia und Parietalia, wie bei den übrigen rezenten Anuren<sup>2)</sup>, zu einem Frontoparietale vereint.

Genera: †*Asphaerion*\* H. v. Mey., *Oxyglossus* Tsch., *Rana* L., *Pyxicephalus* Theob.<sup>3)</sup>, *Staurois* Cope, *Micrixalus* Blgr., *Cornufer* Tsch., *Petropedetes* Ptrs., *Oreobatrachus* Blgr.,

<sup>1)</sup> Kein Trommelfell; keine Eustachröhren.

<sup>2)</sup> Eine Trennung der Parietalia und Frontalia kann bei den rezenten Anuren bloß in den ersten Jugendstadien beobachtet werden.

<sup>3)</sup> Boulenger erwähnt diese alte Gattung in 1910 zwar nicht; in 1912 beschreibt er jedoch eine neue, durch ihn in diese Gattung eingereihte Art (*P. macrotympanum*); so habe ich denn das Genus, fide Boulenger, angeführt. Vgl. Zool. Rec. London, 1912.

*Scotobleps* Blgr., *Gampsosteonyx* Blgr.<sup>1)</sup>, *Trichobatrachus* Blgr., *Nyctibates* Blgr., *Nyctibatrachus* Blgr., *Nannobatrachus* Blgr., *Nannophrys* Günth., *Phrynobatrachus* Günth., *Arithroleptis* Smith, *Sooglossus* Blgr., *Bulua* Blgr., *Phyllobates* D. et B., *Prostherapis* Cope, *Hylaxalus* Esp., *Colostethus* Cope, *Chilixalus* Wern., *Mantidactylus* Blgr., *Rhacophorus* Kuhl, *Chiromantis* Ptrs., *Ixalus* D. et B., *Chirixalus* Blgr., *Heleophryne* W. Sclater, *Phrynomodermis* Blgr., *Batrachylodes* Blgr., *Phrynopsis* Pfeff., *Rappia* Günth.<sup>2)</sup>, *Megalixalus* Günth., *Cassina* Gir., *Hylambates* A. Dum., *Dimorphognathus* Blgr.<sup>3)</sup>

Familia 3. *Dendrobatidae* Cope. Beide Kiefer zahnlos.

Genera: *Dendrobates* Wagl., *Mantella* Blgr., *Cardioglossa* Blgr.

5. Gens: **Brachycephalomorpha** (mihi).

Firmisterne, dem arciferen Typus oft gewissermaßen noch nahe stehende Formen<sup>4)</sup>; procoele und monosakrale Perasakralier, welche meistens unbezahnt sind. Sie stellen eine heterepistatische<sup>5)</sup>, wohlumschlossene Gruppe dar, welche als die am isoliertesten stehende unter allen Anuren angesprochen werden dürfte.

Familia 1. *Dyscophidae* Blgr. Oberkiefer bezahnt.

Genera: *Dyscophus* Grand., *Calluella* Stol., *Colpoglossus* Blgr., *Plethodontohyla* Blgr., *Mantipus* Ptrs., *Discophina* Kamp., *Platyhyla* Blgr., *Phrynocara* Ptrs., *Platypelis* Blgr., *Cophyla* Bttgr., *Anodontohyla* F. Müll.

Familia 2. *Genyophrynyidae* Blgr. (1890), Oberkiefer unbezahnt, vorderer Teil des Unterkiefers (und Gaumen) zähnetragend.

Genus: *Genyophryne* Blgr.

Familia 3. *Brachycephalidae* (part.) Günth. (= *Engystomatidae* Günth. sensu Blgr. 1890)<sup>6)</sup> Beide Kiefer zahnlos.

<sup>1)</sup> Bei *Gampsosteonyx* (und *Trichobatrachus*) brechen die unbedeckten Endphalangen krallenartig durch die Haut hervor, etwa wie die Rippenenden mancher *Pleurodeles* (Urodelengattung) Exemplare. (Vgl. Werner, op. cit. 1908, p. 174.) — *Trichobatrachus* besitzt haarförmige Epidermalgebilde.

<sup>2)</sup> Im Zool. Record von 1915 wurde diese Gattung unter den Hyliden erwähnt.

<sup>3)</sup> Der Oberrand des Unterkiefers ist bei den ♂♂ gezackt, die erste Zacke besitzt die Form eines „Fangzahnes“. Die von Boulenger gegebene Figur (Ann. & Mag. Nat. Hist. XVII, 1916, p. 321) verrät jedoch, daß es sich hier nicht um echte Zähne handelt.

<sup>4)</sup> Vgl. Bolkay, Beitr. z. Osteol. einiger exot. Raniden, Anat. Anz., 48, Jena, 1915, p. 182.

<sup>5)</sup> D. h. einenteils durch epistatische, andernteils durch epidotische Charaktere gekennzeichnet.

<sup>6)</sup> Die Méhely'sche Einteilung dieser Familie in 2 Unterfamilien: „*Eleutherognathinae*“ und „*Symphignathinae*“ ist unzulässig, da dieser Charakter höchstens (?) einen generischen Wert besitzen dürfte.

Genera: *Rhinoderma* D. et B., *Atelopus* Wagl., *Oreophrynella* Blgr., *Brachycephalus* Fitz., *Melanobatrachus* Bedd., *Phrynella* Blgr., *Liophryne* Blgr., *Sphenophryne* Ptrs. et Doria, *Callophrynus* Tsch., *Oreophryne* Bttgr., *Callulops* Blgr., *Cophixalus* Bttgr., *Scaphiophryne* Blgr., *Stereocyclops* Cope, *Hypopachus* Keferst., *Gastrophryne* Fitz. (= *Engystoma* Fitz.)<sup>1)</sup>, *Microhyla* Tsch., *Callula* Gray, *Xenobatrachus* Ptrs., *Phrynomantis* Ptrs., *Cacosternum* Blgr., *Xenorhina* Ptrs., *Cacopus* Günth., *Glyphoglossus* Günth., *Breviceps* Merr., *Rhombophryne* Bttgr., *Pseudohemisus* Mocq., *Hemisus* Günth.

### Anhang.

Fossile Formen, welche **Incertae sedis** sind.

*Eobatrachus* (Marsh) Moodie, (gehört vielleicht zu den *Bufo*nidae).

*Monsechobatrachus*\* n. nom. (neuer generischer Name für den problematischen kleinen Anuren, welcher unter dem provisorischen Namen „*Palaeobatrachus*“ *Gaudryi* Vidal bekannt war, und der wahrscheinlich gar kein *Palaeobatrachide* ist; seine systematische Stellung muß als durchwegs unsicher betrachtet werden).

*Amphirana*\* Aymard.

*Batrachus*\* Pomel

*Protophrynus*\* Pomel.<sup>2)</sup>

Dieses System, welches ich ungefähr in demselben Sinne aufzubauen bestrebt war, wie dies seitens Prof. Max Fürbringers<sup>3)</sup> für die Reptilien schon längst geschehen ist, und auch in meiner fossilen Varaniden- und Megalaniden-Monographie<sup>4)</sup> Anwendung traf, steht, wie ich meine, einem natürlichen, auf phylogenetischer Verwertung der morphologischen Merkmale beruhenden System wohl ziemlich nahe. Wie es aus demselben ersichtlich ist, habe ich mich in mancher Hinsicht der Bolkay'schen Auffassung mit entsprechenden Modifikationen angeschlossen, d. h. etliche Grundsteine habe ich beim Aufbau meines Systems von ihm übernommen,

<sup>1)</sup> Bei Boulenger steht „*Engystoma*“, *Gastrophryne* hat aber die Priorität. Vgl. hierüber Zool. Record, London, 1910.

<sup>2)</sup> Diese problematische Form, von der bloß die bufonoid gebauten Ilea und einige Schädelreste vorgefunden wurden, habe ich 1917 (op. cit. p. 7, 12 u. 34) als zu den *Bufo*nidae, in die Subfamilia der *Bufo*ninae gehörend angeführt. Da aber weder der Oberkiefer noch das Sakrum bekannt sind (vgl. Zittel, Handb. d. Paläont. I. Abth., Bd. III, p. 430), muß dieses Vorgehen als z. Zt. unbegründet zurückgewiesen, und die Form als *Incertae sedis* betrachtet werden.

<sup>3)</sup> Beitr. z. Syst. u. Genealog. d. Rept., Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXXIV. Bd. N. F. XXVII., Jena, 1900.

<sup>4)</sup> Contr. to a Monogr. on fossil Varanidae and on Megalanidae, Ann. Mus. Nat. Hung., XVI, Budapest, 1918.



resp. gegebenen Ortes angewendet. Nichtsdestoweniger weichen unsere Systeme in sehr vielen Punkten beträchtlich von einander ab, was aus dem Vergleiche der vorher reproduzierten Skizze der originalen Zusammenfassung des Bolkay'schen Systems und des von mir hier vorgeschlagenen ohne weiteres hervorgeht.

Schon seit längerer Zeit habe ich den Gedanken gehegt, ein neues „natürliches“ Anurensystem zu verfassen; Bolkays Arbeit, welche diesbezüglich gar manche wichtige Schlüsse enthält, hat mir nun hierzu den unmittelbaren Anlaß gegeben. Die unbefangene Kritik der Fachgenossen und die weiteren Fortschritte der Wissenschaft welche uns einen stets tieferen Einblick in die Natur-Wahrheiten gewähren, mögen künftighin darüber entscheiden, in welchem Maße es mir gelungen ist, in Bezug auf die Zusammenstellung eines „Natürlichen Systems“ der *Salientia* meine Aufgabe zu lösen, und inwiefern es mir geglückt ist, den Erfordernissen eines modernen systematischen Gesichtspunktes nachzukommen.

Budapest, den 30. November 1920.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [87A\\_3](#)

Autor(en)/Author(s): Fejervary [Fejérváry] Baron Géza Gyula Imre [J.]

Artikel/Article: [Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren. 1-30](#)