

Die sechste Zehe der Anuren.

Von

Dr. G. Born.

Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.

(Mit Tafel XIV.)

MECKEL¹⁾ und CUVIER²⁾ beschreiben an der Innenfläche des Tarsus der Anuren ein oder zwei Knorpel, welche über den Rand des Fusses vorspringen und deuten dieselben als Rest einer sechsten Zehe. ECKER schildert und zeichnet die betreffenden Bildungen in seiner Anatomie des Frosches ähnlich, wie MECKEL und neigt gleichfalls zu der erwähnten Auffassung. DUGÈS³⁾ und GEGENBAUR⁴⁾ verwerfen diesen Erklärungsversuch; der erste Autor will die beiden Knorpel als die verdrängten cuneiformia I und II auffassen, eine eigenthümliche Anschauung, die schon von GEGENBAUR genügend zurückgewiesen worden ist; GEGENBAUR selbst folgert, da er die »typischen Stücke« des Fuss skelets am Tarsus der Anuren alle nachweisen kann

¹⁾ System der vergl. Anat. II. Theil. 1. Abtheil. pag. 489 u. f. Halle 1824.

²⁾ Recherches s. l. ossemens foss. IV. Edit. Tome X. p. 309.

³⁾ Rech. sur l'ostéol. et la myol. des batr. à l. diff. âges. Mém. prés. p. div. sav. à l'acad. royale des sc. de l'institut de France. Paris 1835. Sc. math. et phys. pag. 77.

⁴⁾ Untersuch. zur vergl. Anatomie. Carpus u. tarsus pag. 66 u. vorhergeh. — Ueber das Gliedmassenskelet der Enaliosaurier pag. 341 Anm. und Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelth. im Allgem. u. s. w. pag. 445; Beides in Jenaische Zeitschrift V. 1870.

und entsprechende Theile den in Bezug auf den Bau des Tarsus niedriger stehenden Amphibien fehlen, dass die fraglichen Knorpel (Knochen bei *Pelobates*) eben nicht als typische zu betrachten, sondern als »erworbene Eigenthümlichkeiten des Fuss skelets der ungeschwänzten Amphibien« anzusehen seien. Da GEGENBAUR mit unbedeutenden Ausnahmen ein weit reicheres thatsächlicheres Material darstellt, als seine Vorgänger und hier, wie überall in seinen grundlegenden Arbeiten über das Extremitätenskelet, den Gegenstand methodisch und erschöpfend behandelt, so konnte ich nur durch Erkenntniss einer Reihe bisher nicht gekannter Thatsachen dazu gelangen, die alte CUVIER-MECKEL'sche Hypothese wieder aufzunehmen, wie ich dies durch die Ueberschrift dieses Aufsatzes gethan habe. Diesen Fortschritt in der Erkenntniss verdanke ich der Anwendung einer Untersuchungsmethode, die die genannten Autoren nur selten oder gar nicht zu Hülfe gezogen haben. Vieles, was man an so kleinen und diffiilen Objecten mittelst Scalpell und Loupe nur unvollkommen und mühsam erkennen kann, lässt die combinirende Durchmusterung einer vollständigen, in zweckmässiger Richtung durch das Object gelegten Reihe mikroskopischer Schnitte mit Leichtigkeit und Sicherheit feststellen. A. ROSENBERG ¹⁾ hat schon dieselbe Methode bei einem Gegenstande, der demselben Gebiete angehört, mit grossem Erfolge angewendet. Ich verfähre zur Herstellung der Schnittserien folgendermassen: Der Fuss, entweder in den beiden langen Tarsalknochen der ersten Reihe oder am Unterschenkel abgetrennt, wird in einem starken Chromsäure- und Salzsäuregemisch entkalkt; nach Entfernung der eingesogenen Säure durch längeres Einlegen in Wasser wird die Extremität zwischen zwei ziemlich dicke Platten gut gehärteter Leber eingebunden und mit derselben auf 24 — 48 Stunden in absoluten Alkohol geworfen. Diese Manipulation hat den Zweck, die fast immer vorhandenen Beugungen und Streckungen der Gelenke zu beseitigen und so Tarsus und Metatarsus u. s. w. in eine Ebene zu bringen, wodurch die Herstellung von Flächenschnitten, die beide Gebilde ziemlich vollständig in sich fassen, ermöglicht wird. Ausserdem kann man durch geschickte Lagerung beim Einbinden den Vorsprung, der an der innern Seite des Fusses die fraglichen Skeletstücke enthält, etwas mehr in die Ebene der angrenzenden Metatarsalien zu rücken versuchen. Man hat nicht zu fürchten, dass der Druck zwischen den beiden Leberplatten an den

¹⁾ Zeitschrift f. wissensch. Zoolog. XXXIII. 1873. pag. 116.

Gewebe des Fusses eines erwachsenen Frosches wesentliche Strukturveränderungen hervorbringt; die Stellung aber, die dadurch dem Tarsus zum Metatarsus gegeben wird, liegt allen bisherigen Beschreibungen des Fuss skelets der Anuren zu Grunde. Nach der Behandlung mit absolutem Alkohol wird die abgetrocknete Extremität in FLEMMING'sche Transparentseife¹⁾ eingeschmolzen. Ich weiss sehr wohl, dass diese Einbettungsmethode durchaus nicht allen an eine solche zu stellenden Anforderungen genügt; schon dass man mit trockenem Messer schneiden muss, ist ein Uebelstand, sie besitzt aber einen Vorzug vor allen übrigen mir bekannten, der sie für mein Object ganz besonders geeignet erscheinen lässt: »In der klaren Seifenpaste übersieht man,« wie der Erfinder sagt, »das Object vollständig und kann nach Belieben die Schnitt richtung wechseln lassen.« Von einem guten Seifenpräparate ist es nicht gerade schwer auch mit freier Hand eine vollständige Reihe Schnitte von der hier erforderlichen Grösse abzunehmen, zumal dieselben durchaus nicht besonders dünn zu sein brauchen. Carminfärbung ist nur bei sehr kleinen und zarten Objecten von Vortheil. Uebrigens habe ich nicht verfehlt mir wenigstens an einzelnen grösseren Exemplaren die Resultate der Schnittserien durch Präparation zu bestätigen.

Bei folgenden Anuren habe ich in der angegebenen Weise den Tarsus untersucht: *Rana esculenta* L. — *Rana temporaria* L. — *Hyla arborea* L. — *Bufo variabilis* Laur. — *Bufo calamita* Laur. — *Phryne vulgaris* Oken — *Pelobates fuscus*, Laur. — *Bombinator igneus* Ros. Von jeder Art sind die beiderseitigen Tarsi einer ganzen Reihe von Exemplaren womöglich verschiedener Grösse zerlegt worden. Im Folgenden werde ich immer nur den distalen Tarsusabschnitt und die Lage der Basen der Metatarsalien zu demselben beschreiben; zu den bekannten Darstellungen der übrigen Theile habe ich nichts Neues hinzuzufügen und übergehe dieselben deswegen ganz. Auch die von GEGENBAUR als Sesambeine aufgefassten Gebilde vor der Verbindung des IV. Metatarsale mit dem Fibulare habe ich nicht berücksichtigt, da mir zur definitiven Entscheidung über ihre Bedeutung ein Zurückgehen auf die Ontogenese nöthig erschien, das mir vorläufig nicht möglich war. In der Benennung folge ich selbstverständlich der rationellen Methode GEGENBAUR's.

Am Fusse von *Rana esculenta* finde ich die Knorpel der zwei-

¹⁾ Siehe darüber: Eine Einbettungsmethode von W. FLEMMING. SCHULZE'S Archiv 1873. IX. pag. 123.

ten Reihe des Tarsus constant folgendermassen zu einander, zu dem gemeinschaftlichen Knorpelüberzug des Fibulare und Tibiale und zu den Basen der Metatarsalien angeordnet; — die von GEGENBAUR als accessorische aufgefassten Gebilde der »sechsten Zehe« weisen Variationen auf, die eine gesonderte Behandlung erfordern.

M_{II} und M_{III} ¹⁾ ruhen mit ihren abgestumpften proximalen Enden auf einem platten und langen Knorpel (Fig. I_{2,3}), der in den meisten Schnitten im Bereiche von M_{II} gleichmässig hoch erscheint, von dessen fibularer Spitze aus unter M_{III} hin sich allmählig zuspitzt und der Basis von M_{IV} nur dorsalwärts auf eine kurze Strecke mit abgestutzter Fläche anliegt, im übrigen aber aus seinem fibularen Ende eine Bandmasse entstehen lässt, die den Raum zwischen dem gemeinsamen Gelenkknorpel von F und T und der Basis von M_{IV} , an letztere angewachsen, ausfüllt. Soviel ich aus meinen Präparaten ersehen kann, erstreckt sich das Band nicht über die tibiale Ecke der Basis von M_V hinaus. Tibialwärts endet der Knorpel entsprechend dem Zwischenraume zwischen den Basen von M_{II} und M_I . Zwischen dieser Endfläche und dem benachbarten Theile der Basis von M_I schiebt sich in den mehr volarwärts fallenden Schnitten die Schneide eines annähernd keilförmigen Knorpels ein (Fig. I₁), der die Basis von M_{II} , mit der er durch Bandmasse verbunden ist, nicht mehr erreicht. Die eine Seite des Keils liegt im Gelenk M_I an, die zweite ist theils gelenkig, theils durch lockeres Bindegewebe der zugewandten Seite von $T_{2,3}$ verbunden, die winklige Basis berührt den nächsten Tarsalknorpel und den gemeinsamen Gelenkknorpel von F und T . Die Figur dieses Knorpels ist nicht auf allen Schnitten ganz gleich²⁾; dorsalwärts verschmächtigt er sich in allen Dimensionen und wird von seinen Nachbarn überlagert. Der übrige grössere Theil der Basis von M_I stösst noch in demselben Gelenk, wie mit T_I , mit zwei Knorpeln zusammen. Der erste von diesen beiden (Fig. Ia) ist in entgegengesetzter Richtung wie der vorige keilförmig gestaltet, übrigens viel länger als derselbe. Die Basis des Keils ist T ,

1) Statt der umständlichen Schreibweise erstes, zweites u. s. f. Metatarsale vom Tibialrande aus gezählt setze ich nach GEGENBAUR's Vorgange M_I , M_{II} u. s. f., ebenso für die entsprechenden Tarsalia T_I , T_{II} u. s. w. und für Fibulare und Tibiale F und T .

2) Bei GEGENBAUR, DUGÈS, ECKER, finde ich diesen Knorpel nicht, MECKEL l. c. scheint ihn seiner Darstellung nach gesehen zu haben, er spricht auch für rana von drei Tarsalknorpeln der zweiten Reihe, abgesehen von den beiden, die über den Rand des Tarsus hervortreten.

und in mässiger Ausdehnung M_1 zugewandt, die eine lange Seite ruht auf einem proximalwärts abfallenden Theile des Gelenkknorpels von T , die andere trägt den zweiten, gleich näher zu beschreibenden Knorpel in einem stets schön ausgebildeten Gelenke. Bis hierher stimmen alle untersuchten Tarsen von *Rana esculenta* — und es waren dies mehr als zwanzig Exemplare — durchaus überein; bei den folgenden Gebilden stiess ich auf Variationen, die sich weder an eine bestimmte Grösse, noch an das Geschlecht hielten. Ich schliesse zunächst die am reichsten gegliederte Form an. Bei dieser folgen noch drei durch Gelenke getrennte Knorpelstücke. Das erste von ihnen (Fig. Ia_1), das noch an die Basis von M_1 grenzt, tritt stark volar- und tibialwärts aus der Ebene des Tarsus heraus, seine Gestalt erinnert, wie ein Blick auf die Figur lehrt, merklich an die eines kurzen Röhrenknochens und in der That liegt dasselbe auch eigentlich neben den Metatarsalien, wenn man berücksichtigt, dass die Grenze zwischen den Tarsalien der ersten und zweiten Reihe keine quere gerade Linie, sondern an der tibialen Seite proximalwärts zurückweicht und mit ihr auch der Knorpel, der a_1 trägt. An seine tibiale Fläche setzen sich starke Muskelmassen an. Auf seinem distalen Ende, einem weit tibialwärts herumgreifenden Gelenkkopfe, sitzt die entsprechend geformte Basis des zweiten Knorpels (Fig. Ia_2). Dieser zeigt die Gestalt einer stark abgeplatteten Phalange; auf den Schnitten, die senkrecht auf seine Fläche fallen, daher geradezu die einer ziemlich langen Phalange, — die Figur gibt dies viel schlechter wieder, als es viele Präparate erkennen lassen. Der dritte Knorpel (Fig. Ia_3) endlich, dem Kopfe des vorigen mit verbreiteter Basis im Gelenk aufsitzend ist oft etwas gekrümmt, viel kürzer und endet verschmälert und abgerundet unter einem dicken Bandüberzuge.

Die zweite ebenso häufige Variation ist die, dass statt der letzten drei Knorpel ein einziger, an der der Grenze von a_1 und a_2 entsprechenden Stelle geknickter Knorpel gefunden wird; die punctirte Linie in Fig. I umgrenzt seine Gestalt. Seltner ist schon, dass statt a_2 und a_3 ein einheitlicher, langer Knorpel auftritt, der im Gelenk dann a_1 aufsitzt; diesen Fall bilden allgemein die Autoren ab. Nur einmal traf ich an Stelle von a_1 und a_2 einen einzigen entsprechend geformten Knorpel und auf diesem, vollständig abgetrennt, ein wohl ausgebildetes a_3 . Offenbar sind die drei eben aufgeführten, einfacheren Formen aus der am reichsten gegliederten durch theilweise oder vollkommene Verschmelzung der dort getrennten drei Stücke während

der Ontogenese entstanden zu denken. In der That habe ich mehrere Male beobachtet, dass die Trennung zwischen zweien dieser Knorpel keine ganz durchgehende war und schon theilweise knorpelige Verbindung eingetreten. Für die Annahme einer späteren Trennung eines einheitlich angelegten Stückes lässt sich nicht der geringste Grund beibringen. Diejenige Form, die die zahlreichsten Knorpel enthält, ist also für die ursprünglichere zu halten, die übrigen sind erst secundär aus dieser abzuleiten, Deutungsversuche haben sich demnach auch allein an die erste zu halten.

Den ersten angeführten Knorpel der zweiten Reihe nenne ich, wie GEGENBAUR $T_{2,3}$, er trägt die Metatarsalien gleicher Nummer. Dagegen muss ich den folgenden, bei GEGENBAUR nicht erwähnten Knorpel als T_1 ansprechen, während der von GEGENBAUR so genannte in meiner Abbildung unter α aufgeführt ist. Jener Knorpel berührt nur die Basis von M_1 und muss daher als Träger desselben aufgefasst werden. Die Berührung von M_1 mit den beiden tibialwärts gelegenen Knorpeln wird leicht als ein Product der sehr gewöhnlichen Verschiebungen von Metatarsalien über die Grenzen ihrer eigentlichen Träger hinaus erkannt. Sobald aber so ein anderes T_1 gefunden ist, erscheint α nur noch in wesentlicher Beziehung, worauf auch seine ganze Lagerung hinweist, zu den drei mehr oder weniger phalangenähnlichen, in proximal-distaler Richtung aneinandergereihten Knorpelstücken, die das »Messer« der älteren Autoren ausmachen und zwar als Träger derselben. Zwei Knorpel, hors de rang, wie sie GEGENBAUR kannte, durften noch als accessorische Bildungen gedeutet werden, nicht aber eine gegliederte Reihe von vier, die in ihrer Gestalt und Lagerung unverkennbar ein Tarsale, Metatarsale und zwei rudimentäre Phalangen nachahmen. Ich werde die Bildung daher kurzweg als »sechste Zehe« aufführen, wobei ich aber mit der Zahlenbenennung nur ausdrücken will, dass diese Reste eines »Strahls« als Reste eines sechsten zu den übrigen fünf (die Stammreihe mit eingerechnet) an dem Fusse der Anuren bisher angenommenen hinzukommen.

An einem sehr jungen Exemplare von *Rana temporaria*, das schon um die Mitte des April h. gefangen war, zeigte die Untersuchung, abgesehen von den Grössendifferenzen und unwesentlichen Formabweichungen, dieselbe Zahl und Anordnung der Tarsal- und Metatarsalknorpel, wie bei der am reichsten ausgestatteten Form des Tarsus von *Rana esculenta*. T_1 ist verhältnissmässig gross; Tarsale,

Metatarsale und die beiden Phalangen der sechsten Zehe erscheinen durch gut ausgebildete Gelenke getrennt. Bemerkenswerth ist noch, dass sich a_3 , welches im Ganzen schon verhältnissmässig grösser als bei *Rana escul.* erscheint, distalwärts in eine dünne Knorpelspitze auszieht, in der die Knorpelzellen anders, wie im übrigen Theile gestellt sind: man könnte daran denken, diese später wohl durch Umwandlung in Bandmasse schwindende Bildung als Rest einer dritten Phalange aufzufassen. — Ein anderes etwas grösseres Thier bot schon merkliche Abweichungen in der Bildung des Tarsus, die sich aber noch mit Leichtigkeit auf das eben geschilderte Stadium zurückführen liessen: Die im Bilde von *Rana esc.* mit a_1 a_2 a_3 bezeichneten Knorpel sind zu einem Stücke verschmolzen, Spuren der anfänglichen Trennung sieht man aber noch sehr deutlich daran, dass an der Stelle, die der ursprünglichen Grenze von a_1 und a_2 entspricht, eine Schicht Grundsubstanz durch den Knorpel zieht, die keine Knorpelzellen enthält, zu der die benachbarten Zellen aber ähnlich gestellt sind, wie zu freien Knorpelflächen; eine ähnliche, nur nicht durch alle Schmitte durchgehende, homogene Schicht findet sich auch an der imaginären Grenze von a_2 und a_3 . T_1 ist noch vollständig vorhanden. Bei allen übrigen untersuchten Exemplaren von *Rana tempor.* fand ich statt der drei Knorpel a_1 a_2 a_3 immer nur einen einheitlichen, der nur noch durch die eigenthümliche Knickung an die Entstehung aus drei getrennten Stücken erinnerte. Auch zeigte sich T_1 bis auf geringe, mitunter in einem Bande, das unter der Spitze von M_1 gelegen, nachweisbare Reste von Knorpelzellen geschwunden, so dass ich annehmen muss, dass während bei *Rana esculenta* die Trennung der Glieder des sechsten Strahls sich in der Hälfte der Fälle, ein deutliches T_1 aber in allen untersuchten Fällen erhält, bei der andern einheimischen Art die Verschmelzung der in jungen Stadien getrennten a_1 a_2 a_3 sehr früh und sehr constant eintritt, T_1 aber immer im Laufe der Ontogenese bis auf unerhebliche Spuren schwindet. Eine Ausnahme hiervon machten die Tarsi zweier ganz abweichend gefärbter, ausgewachsener Exemplare, die aber nach Stellung der Vomerzähne, dem dunklen Schläfenfleck u. s. w. zu *Rana temporaria* gehörten. Die Thiere waren auf hellgelblichem und hellgrünlichem Grunde mit Ausnahme der Unterfläche ganz dicht und klein dunkelbraun gefleckt; sie besaßen durchaus denselben Bau des Fuss skelets, wie *Rana esculenta* in ihrer reichsten Form.

Von den Kröten habe ich *Bufo variabilis*, die ich allein in Breslaus Umgegend auffinden konnte, nie die anderswo gemeinere Cala-

mita, am häufigsten untersucht und den distalen Abschnitt ihres Tarsus in Figur II abgebildet. M_{III} ruht wieder auf einem platten Knorpel Figur II_{3,2}, der bis an die Seitenfläche des stark proximalwärts in den Tarsus eintretenden M_{IV} reicht, auf der andern Seite aber nicht der ganzen Basis von M_{II} anliegt, so dass diese mit der Hälfte oder einem Drittel darüber hinausragend noch in Gelenkverbindung mit dem nächsten, von mir T_1 genannten Knorpel tritt. Die Berechtigung zu dieser von der GEGENBAUR'schen abweichenden Benennung schöpfe ich, abgesehen von der Nothwendigkeit den von GEGENBAUR T_1 genannten Knorpel wegen seiner in die Augen fallenden gleichen Lagerung und Beziehung mit a von *Rana esculenta* zu homologisiren, daraus, dass dieser Knorpel mit M_I in sehr enge gewebliche Verbindung tritt; er ist von ihm grösstentheils nur durch eine schmale Schicht eines stellenweise kaum mehr fasrigen Gewebes geschieden, eine Annäherung, wie sie wohl schwer zwischen zwei einander ursprünglich fremden Bildungen anzunehmen ist. Ausserdem liegt die Basis von M_I noch, wie die Figur zeigt, dem schon erwähnten, wieder annähernd dreieckigen Knorpel a an. Auf diesem ruht dann, auch noch in Beziehung zu M_I ein ganz wie bei *Rana* gestaltetes a_1 im Gelenk auf. Dann folgen distalwärts 2 ganz ähnlich, wie die von *Rana*, geformte Knorpel a_2 und a_3 (Figur II); sie sind immer durch Gelenke von einander und von dem vorhergehenden getrennt und zeigten niemals Neigung zum Verschmelzen. Mit Ausnahme von zwei Thieren sah ich auf dem ziemlich schlanken und phalangenähnlichen a_3 in meinen Schnitten immer noch ein kleines abgerundet dreieckiges Knorpelchen, mehr oder weniger deutlich von diesem getrennt, aufsitzen. Da ich aber die Möglichkeit nicht absolut von der Hand weisen kann, dass in diesen Fällen nur die gekrümmte Spitze von a_3 durch eine entsprechende Schnittführung von dem Reste abgetrennt sei und so einen selbstständigen Knorpel vortäusche, so will ich auf diesen, immerhin sehr häufigen Befund nicht zu grosses Gewicht legen und nur meiner subjectiven Ueberzeugung Ausdruck geben, die dahin lautet, dass hier kein Kunstproduct vorliegt. Freilich besässe dann ein Randstrahl mehr Glieder als sein nach der Mittellinie der Extremität gelegener Nachbar, ein Verhalten, das meines Wissens nach nie beobachtet ist. Es muss aber dabei noch hervorgehoben werden, dass diese ganze Bildung, die ich hier unter der Benennung der sechsten Zehe aufführe, meiner Ansicht nach aus einer Zeit erhalten ist, in der die Gliederzahl und Gliederanordnung noch keine so fest bestimmte war, wie wir

sie an den Extremitäten unserer höheren Wirbelthiere von den Amphibien aufwärts kennen und dass dieses rudimentäre Gebilde, die sog. sechste Zehe der Anuren, wahrscheinlich gar nicht an den Processen theilgenommen hat, die eben zu der Fixation und Differenzirung der gewöhnlichen Zehenzahl und Gestalt führten.

Den Knorpel, welcher die Basis von M_{III} ganz und die von M_{II} zur Hälfte trägt, habe ich $T_{2,3}$ genannt, muss aber dabei erwähnen, dass in dem dreieckigen, auf den meisten Schnitten mit Bandmasse ausgefüllten Raume, den die einander zugewandten Seiten des genannten Knorpels, des T_1 und M_{II} umgrenzen, mitunter kleine undeutliche Reste von Knorpelzellen gefunden wurden. Dieser Befund erscheint dadurch nicht ganz unwesentlich, dass bei der nahverwandten Phryne genau an derselben Stelle ein bei manchen Exemplaren ganz unverkennbarer Knorpelrest auftritt, der nothwendigerweise als rudimentäres T_2 aufgefasst werden muss. Inwieweit etwas ähnliches für *Bufo variabilis* anzunehmen ist, wodurch dann der breite Knorpel allein T_{III} entspräche, wage ich ohne entwicklungsgeschichtliches Material nicht zu entscheiden. Im Uebrigen ergibt sich meine von der GEGENBAUR'schen abweichende Deutung und ihre Begründung aus dem oben gelieferten Text und der Benennung der Theile in der Figur.

Bei *Bufo calamita* trifft man genau in derselben Stellung und Beziehung, die bei *Bufo variabilis* die Knorpel T_1 und a zusammen besitzen, ein einziges Knorpelstück, das aber nur äusserlich einheitlich erscheint, im Innern dagegen unverkennbare Spuren der Entstehung durch noch nicht vollendete Verwachsung zweier ursprünglich getrennter Stücke aufweist. Die im Gelenk dem Tibiale zugewandte Fläche ist ununterbrochen, ebenso lassen die ersten Schnitte von der vola und vom dorsum her meist nichts, was auf Trennung deutet, erkennen: in der Mehrzahl der Schnitte aber, in allen mittleren, dringt von der Zehenseite her ein deutlicher Bindegewebszug tief in den Knorpel ein und trennt ihn so in zwei nur durch eine schmale Brücke von Knorpelsubstanz an der Gelenkfläche mit dem T verbundene Stücke, von denen das eine in Bezug auf Grösse und Lagerungsweise genau dem T_1 , das andere dem a von *Bufo variabilis* entspricht. Ich stehe nicht an diese beiden Theilstücke bei *Bufo calamita* den genannten Knorpeln bei *Variabilis* zu homologisiren. Das T_1 entsprechende wird auf manchen Schnitten noch durch einen zweiten, viel undeutlicheren und weniger tiefen Bindegewebszug von derselben

Richtung unvollständig in zwei Theile getheilt, von denen der eine M_I , der andere mehr M_{II} anliegt, doch ist diese Sondernung nicht so deutlich und so constant, wie der erst beschriebene. Die Gebilde der sechsten Zehe verhalten sich abgesehen davon, dass ich nie etwas von einer dritten Phalange sah und dass die zweite schon sehr klein ist, wie bei *Bufo variabilis*. Der erste Tarsalknorpel der zweiten Reihe von der fibularen Seite trägt ganz, wie bei der andern Art, M_{III} und die Hälfte von M_{II} und wird ebenso wie dort von mir aufgefasst. Von seinem fibularen Ende aus zieht sich ein Polster aus Bandmasse bestehend unter M_{IV} , an dieses angewachsen, hin, doch sehe ich dasselbe, ebensowenig wie bei den übrigen Anuren, sich unter M_V hin verlängern. Die Basis des letztgenannten Metatarsale ruht auf den meisten Schnitten ohne irgend eine zwischengeschobene Lage in einem klaffenden Gelenke auf dem Knorpel des Fibulare auf.

Für *Phryne vulgaris* kann, was die Grössen- und Lagerungsverhältnisse betrifft, die Darstellung der Knorpel $T_{2,3}$ und T_1 auf Figur II ohne weiteres mit angenommen werden, nur dass T_1 von M_I immer durch ein deutliches Gelenk getrennt ist. Die Benennung des fibularwärts gelegenen Knorpels muss freilich, wie aus dem Folgenden erhellen wird, eine andere sein, als die für denselben auf der Abbildung des Tarsusschnittes von *Bufo variab.* festgehaltene. In der dreieckigen Spalte zwischen den einander zugewandten Seiten des eben genannten Knorpels, T_1 und M_{II} liegt, bei verschiedenen Exemplaren verschieden gut erhalten, ein ebenfalls dreieckiger Knorpelrest, mit der Basis am M_{II} angelehnt, mit der Spitze sich zwischen die beiden andern Knorpel hinein erstreckend; von der Spitze geht ein Bandzug aus, der diese und die angrenzenden Ecken der Nachbarknorpel an das T ankittet. Auch da, wo dieser Knorpelrest sich am besten conservirt hat, sind seine Zellen verzogen und missgestaltet, aber doch immer charakteristisch zu zweien gruppiert, die Grundsubstanz ist homogen und nur an den Rändern fasrig, und nimmt bei Picrin-Carminfärbung die Farbe des Knorpels, nicht die des Bindegewebes an. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen Knorpelrest als ein rudimentäres T_2 deute, wo dann für seinen fibularen Nachbar nur die Benennung T_3 übrig bleibt und seine Beziehungen zur Basis von M_{II} als secundär erworben aufgefasst werden müssen. Im Bandpolster unter der Basis von M_{IV} traf ich einmal einen deutlichen Rest von Knorpelgewebe, was die GEGENBAUR'sche Deutung dieses Bandes als Homologon eines T_4 durchaus bestätigt. Die sechste Zehe besteht

aus ganz wie bei den andern Kröten gelagerten und geformten Stücken, einem Tarsale, Metatarsale und einer langen etwas gekrümmten und sich distalwärts zuspitzenden Phalange, alle drei in der von den bisher beschriebenen Anuren her bekannten Weise von einander und von dem angrenzenden M_I , F_I und T durch Gelenke abgesetzt. Ob die eine lange Phalange durch Verschmelzung aus zwei während der Ontogenese entsteht, konnte ich leider nicht feststellen, da zur Zeit jüngere Exemplare von *Phryne vulgaris* nicht zu finden waren.

Bei *Pelobates fuscus* finde ich von der Fibularseite angefangen ebenso, wie GEGENBAUR, zuerst einen breiten, platten Knorpel (Fig. III₃) der die ganze Basis von M_{III} und die grössere Hälfte der Basis von M_{II} trägt. An diesen schliessen sich aber, wie ich abweichend von des genannten Autors Darstellung sehe, nach der tibialen Seite hin zwei vollkommen von einander getrennte Knorpel an, welche zusammen die Gestalt eines spitzwinkligen, etwas nach der distalen Seite gebogenen Dreiecks haben (Fig. III₂ u. ₁). Die Trennungslinie zwischen beiden theilt die langen Seiten des Dreiecks in zwei ziemlich gleichlange Stücke; die schief abgestutzte Basis liegt der tibialen Seite des vorigen Knorpels im Gelenk an, mit dem fibularen Ende der distalen, etwas concaven Seite stösst es auf den meisten Schnitten in grösserer Ausdehnung, als es die Figur andeutet, noch an M_{II} und ist diesem durch Bandmasse verbunden, der übrige Theil derselben Seite liegt meist gelenkig der Basis von M_I an. Doch ragt letztere noch tibialwärts darüber hinaus und liegt den Ecken der Knorpel und Knochen, die ich zur sechsten Zehe rechne, gegenüber. Die zweite lange Seite des Dreiecks ist grösstentheils dem gemeinsamen Knorpel des F und T bindegewebig verbunden, in ihrem letzten Drittel aber wird sie durch den sich dazwischen einschiebenden Knorpel α der Figur III davon abgedrängt. Dieser Knorpel, an Form und Lagerung dem gleichbenannten der übrigen Anuren ähnlich, trägt wie die Figur zeigt, ein verschoben dreieckiges, mitunter auch mehr viereckiges Stück (Fig. III α_1), das im Innern von Knochenbalken und Markräumen durchzogen ist und an allen Seiten ausser der auf den Schnitten tibialen, an die sich Muskeln ansetzen, einen dünnen aber vollständigen Knorpelüberzug besitzt. Dasselbe ragt tibialwärts noch über α hinaus und liegt mit einer Ecke dem Knorpel des T auf, seine Spitze ist dort durch starke Bänder angeheftet. Auf seiner distalen Fläche sitzt ein langer, stark comprimierter, dabei eigenthümlich verbogener

Knochen (Fig. III a_2), der mit einem starken Hornüberzug versehen mit der Convexität der Biegung einen scharfen Vorsprung aus der vola des Tarsus verursacht, — das »Messer« des Pelobates. An seinem oberen und unteren Ende trägt der Knochen einen Knorpelüberzug. Nur einmal gelang es mir an der schief abgestutzten distalen Knorpelfläche desselben ein zweites, kleines Knorpelchen angelagert nachzuweisen; ich opferte später eine ganze Anzahl Thiere vergebens, ich bekam dasselbe nicht wieder zu Gesicht, ohne dabei entscheiden zu können, ob dieses Misslingen der grossen technischen Schwierigkeit aus der dünnen Falte, die von der Spitze des »Messers« zur tibialen Seite von M_I geht und das fragliche Stück enthält, das Gewebe ohne verdeckende, pigmentirte Cutistheile zu erhalten, zuzuschreiben sei, oder ob einer der bei diesen Gebilden so häufigen Fälle von Variation oder ob gar irgend welches Kunstproduct vorliegt.

Der von mir T_3 genannte Knorpel stimmt mit dem gleichnamigen in GEGENBAUR's Darstellung überein, dagegen enthält der von GEGENBAUR T_2 genannte, nach der betreffenden Abbildung zu urtheilen, wahrscheinlich die beiden Knorpel T_2 und T_1 meiner Figur, wenigstens besitzt er dieselbe dreieckige Gestalt, wie diese beiden zusammen. Ich finde dieselben ganz constant vollkommen getrennt und muss demnach den nach der tibialen Seite hin gelegenen kleineren, der nur an M_I stösst, als Träger dieses Metatarsale betrachten und T_1 nennen, den grösseren, der auch M_{II} berührt, dagegen T_2 . Dadurch tritt wieder der nächste grosse Knorpel, GEGENBAUR's T_1 , ausser Beziehung zu irgend einem der fünf bekannten Metatarsalien; seine Form und Lagerung weisen durchaus auf die Homologie mit dem Träger der »sechsten Zehe« bei den übrigen Anuren hin, ich nenne ihn deshalb, wie dort, a . Auf ihm sitzt dann ein im Innern knöchernes Stück, dessen Identität mit dem a_1 der übrigen Anuren trotz seiner etwas abweichenden Form und seiner ungewöhnlichen Annäherung an das T bei einem Blick auf die Figuren wohl nicht angezweifelt werden wird. Endlich folgt noch eine lange knöcherne, gekrümmte Phalange, oben und unten mit einem Knorpelüberzug versehen. Der Nachweis des Restes einer zweiten konnte nur in einem Falle geliefert werden. Die Gebilde »der sechsten Zehe« sind bei Pelobates demnach zwar nicht am reichsten gegliedert, wohl aber am massigsten entwickelt und ausserdem verknöchert. Das hängt wohl damit zusammen, dass dieselben bei Pelobates eine sehr wesentliche Function besitzen, die sie bei den Kröten und Fröschen wohl auch in geringem Maasse

austüben, aber lange nicht so evident, wie bei dem Knoblauchfrosch. DUGÈS l. c. p. 78 schildert dieselbe sehr anschaulich. Beunruhigt man ein Thier, das in einem Glase gehalten wird, so fährt es auf den Grund und sucht sich mittelst lebhafter Bewegungen seiner hinteren Extremitäten rasch in den Schlamm einzuwühlen; hält man ein lebendes Thier in der geschlossenen Hand, so fühlt man bei derartigen Anstrengungen des Thieres deutlich das Reiben »des Messers«. Mir scheint am wahrscheinlichsten, dass die Vergrösserung und Verknöcherung der rudimentären Knorpel, die ursprünglich Reste eines der übrigen Amphibien u. s. f. verlorenen »Strahles« vorstellen, erst bei dem »Functionswechsel«, der sie zu einem Scharrinstrument umbildete, ad hoc aufgetreten und nicht etwa als eine den homologen Gebilden der übrigen Anuren verloren gegangene Eigenschaft zu betrachten sei.

Bei *Bombinator igneus* trägt ein grösserer Knorpel M_{III} , stösst mit einer Seitenfläche an die in den Tarsus einspringende Basis von M_{IV} und mit einer Ecke an M_{II} . Das letztere ruht beinahe ganz allein auf einem ansehnlichen, abgerundet rhombischen Knorpel, T_2 . M_I grenzt hier mit dem grössten Theil seiner Basis an den Knorpel, der seiner sonstigen Beziehungen und seiner Gestalt nach α der übrigen Anuren homolog ist, nur der fibularwärts gerichteten Spitze der Basis von M_I liegt ein kleines, aber deutlich abgegrenztes, beinahe halbmondförmiges Knorpelchen an, das in der Ecke zwischen dem Träger von M_{II} , M_{II} selbst und α gelegen und nur auf dorsalen Schnitten zu sehen ist. Dieses Knorpelchen scheint, wie das ihm homologe bei *Pelobates*, das dort nur umfänglicher erhalten ist, von den Autoren bisher übersehen zu sein. Wenn die beiden ersten Knorpel, wie bei GEGENBAUR, als T_3 und T_2 gelten müssen, so kann dieser kleine Knorpel nur T_1 sein und der grössere, welcher in ansehnlicher Ausdehnung auch noch der Basis von M_I anliegt, erscheint nur noch in wesentlicher Beziehung zu den distalwärts an ihn angeordneten Gebilden. Diese sind: ein länglich viereckiges Knorpelstück, das auch noch eine Strecke an M_I angrenzt, an Form und Lagerung α_1 der Frösche gleich und auch als solche von mir aufgefasst; dann eine Phalange der »sechsten Zehe«, die hier als ein verhältnissmässig langer, sich zuspitzender Knorpel auftritt, der an seiner Spitze meist noch ein anderes rudimentäres Knorpelchen erkennen lässt.

Hyla arborea schliesst sich in Bezug auf Zahl, Form und Lagerung der hier in Frage kommenden Tarsal- und Metatarsaltheile, wie in Bezug auf die Gebilde der sechsten Zehe so durchaus an die

am reichsten ausgestattete Form von *Rana esculenta* an, dass ich glaube, einfach auf die vom Fuss skelet dieses Thieres gegebene Abbildung und Beschreibung verweisen zu dürfen.

Ich glaube im Vorhergehenden gezeigt zu haben, dass zu M_1 ein anderes Carpale als Träger gehört, als die Autoren bisher annahmen; bei einer Anzahl von Arten war es denselben entweder ganz entgangen, wie bei *Pelobates*, *Bombinator*, *Hyla*, *Rana* — bei letzterem vielleicht MECKEL nicht — bei anderen *Bufo*, *Phryne* anders gedeutet worden; die Gründe für meine Deutung habe ich oben im Detail dargelegt; die sonstigen Abweichungen meiner Darstellung von der meiner Vorgänger sind für die Lösung meiner Hauptaufgabe unwesentlich und ich recapitulire sie deshalb hier nicht. Der von den Autoren als T_1 bezeichnete Knorpel erscheint meiner Darstellung nach nur noch im Zusammenhang mit einer Anzahl distalwärts an denselben angereihter Stücke, mit denen er ein gegliedertes Ganze darstellt, das bei *Bufo variabilis* wahrscheinlich aus 5, gewiss aber aus 4, bei *Rana esculenta* in der Hälfte der untersuchten Exemplare aus 4, bei *Rana temporaria* im Jugendzustande aus 4, bei *Bufo calamita*, *Hyla arborea*, *Bombinator igneus* ebenfalls aus 4, bei *Pelobates fuscus* vielleicht aus 4, sicher, wie bei *Phryne vulgaris* aus 3 meist deutlich in Gelenken von einander abgesetzten Theilen besteht. Von diesen liegt der erste in einer Reihe mit den Tarsalknorpeln, welche Metatarsusträger sind, ahmt dieselben in Form und Structur nach und ist von den Autoren auch, wie erwähnt, immer als »typischer« Tarsalknorpel aufgefasst worden. Der zweite bei *Pelobates* knöchern, bei den übrigen knorpelig, liegt, wenn man von der unwesentlichen Abweichung volarwärts absieht, in einer Reihe mit den Metatarsalien, stösst auch mit der Basis seines Nachbars im Gelenk zusammen, wie die Basen der übrigen Metatarsalien untereinander und ist wie ein kurzes Metatarsale geformt (bei *Pelobates* mehr unregelmässig). Auf diesen folgen in den meisten Fällen noch 2, bei *Phryne* 1, in manchen Fällen seitlich abgeplattete oder am distalen Ende zugespitzte, aber namentlich bei jungen Thieren immer mehr oder weniger phalangenähnliche Stücke, — ein drittes bei *Bufo variabilis* konnte ich nicht absolut sicher stellen. — Die beiden erwähnten phalangenähnlichen Stücke sind unter sich und von den vorhergehenden durch Gelenke getrennt. Nur bei *Pelobates* ist das eine sehr umfängliche knöchern, ein zweites war nur in einem Falle nachweisbar. Als secundäre Variation ist aufzufassen: Verschmelzung der distalen drei Stücken bei vielen *Ranae esculentae* und fast allen älteren *temporariae* zu einem, ebenso

Verschmelzung zweier Stücke zu einem, wie sie seltner bei *Rana esculenta* gefunden wurde.

Die verhältnissmässige Häufigkeit der Variationen characterisirt diese Bildungen mit als rudimentäre. Die Auffassung einer solchen Reihe characteristisch gestalteter und gelagerter Stücke als Reste eines »sechsten Strahls«, um der GEGENBAUR'schen Auffassung des Fuss skelets zu folgen, erscheint unabweisbar und ich habe nur noch einige naheliegende Einwände zu entkräften, die nicht aus der Betrachtung der Theile selbst, sondern aus anderen Ueberlegungen entspringen. GEGENBAUR erhebt schon im »Carpus und Tarsus« gegen die Aufstellung, dass die ihm dort allein bekannten 2 Stücke hors de rang am innern Fussrande von *Pelobates* und *Rana* und s. f. Rudimente einer sechsten Zehe seien, das Bedenken, dass ja die sonst in Bezug auf Bau und Anordnung der Tarsalthteile viel niedriger organisirten Urodelen und Perennibranchiaten keine Spur einer derartigen Bildung erkennen lassen. Er schliesst demgemäss, dass die betreffenden Theile nur »erworbene Eigenthümlichkeiten« des Tarsus der Anuren seien. Es lässt sich aber leicht zeigen, dass in Bezug auf die Radienzahl die genannten Amphibien-Familien durchaus nicht immer als massgebend betrachtet werden dürfen: keine bekannte Urodele und Perennibranchiate besitzt an der vorderen Extremität mehr als 4 Finger, nirgends ist am Erwachsenen auch nur eine Spur eines fünften nachweisbar: alle Anuren dagegen besitzen, wie ich finde, vom fünften Finger ein Carpale und ein Metacarpale; es muss also auch hier angenommen werden, dass die beiden sonst tiefer gestellten Amphibienclassen in Bezug auf die Zahl der Radien an der vorderen Extremität grössere Reductionen erlitten haben, als die Anuren. Ebenso ist es aber auch durchaus nicht von vornherein von der Hand zu weisen, dass die Anuren am Fusse Reste eines Strahles conservirt haben können, der den Urodelen spurlos verloren gegangen ist. Sind solche Reste einer »sechsten Zehe« aber allgemein verbreitet, in grösserer Zahl und characteristischer Bildung und Anordnung aufzufinden, wie ich dies glaube gezeigt zu haben, so wird diese Möglichkeit zur berechtigten Annahme. Weiterhin ist nicht zu übersehen, dass bei den Enaliosauriern sich noch eine viel bedeutendere Radienzahl erhalten hat; bei *Ichthyosaurus* bis 9; und, wenn auch GEGENBAUR eben deswegen und wegen der sonstigen primitiven Verhältnisse ihrer Flosse zu der Annahme kommt: »dass *Plesiosaurus* früher als die lebenden Amphibien vom Vertebratenstamme sich abzweigete, und dass, wenn zwar das gleiche vom *Ichthyosaurus* gilt, beide Gattungen als

Repräsentanten sehr weit von einander, wie von allen lebenden Amphibien und Reptilien entfernt stehender Abtheilungen angesehen werden müssen«, so ist doch jedenfalls aus der Erhaltung einer grössern Radienzahl bei den Enaliosauriern der Schluss erlaubt, dass eine solche auch bis in höhere Organisationen hinein bestehen kann. Es scheint mir auch gar nicht dem allmäligen Gange der Entwicklung in der Natur zu entsprechen, dass die Pentadactylie bei den Amphibien schon als eine absolut feste auftreten müsse, jedenfalls dürfte der Nachweis des Gegentheils nicht allzu grosser Verwunderung begegnen.

Schwieriger ist die Rückführung des nun sechsstrahlig angenommenen Anuren-Tarsus auf das Archipterygium-Schema GEGENBAUR'S, namentlich deswegen, weil die beiden langen Knochen in der ersten Reihe des Tarsus nur vermuthungsweise Deutungen — als *F* und *T* oder als Calcaneus und Astragalus — zulassen und bisher jede Anstrengung vergebens gewesen ist den Verbleib der typischen Bestandtheile des Urodelen-Tarsus (*intermedium*, *centralia*) aufzuklären. Ehe aber nicht jede Hoffnung geschwunden ist, jene beiden Knochen durch ontogenetische Forschung gewissermassen in ihre Theilstücke aufzulösen, muss jede Deutung der weiter distalwärts gelegenen Gebilde bei der ungewöhnlichen Zahl derselben als eine vorläufige angesehen werden. Ein Versuch nach jener Richtung erscheint mir aber trotz der Misserfolge meiner Vorgänger nicht ganz hoffnungslos, weil mir mittelst der Schnittmethode z. B. auch am embryonalen Eidechsentarsus Auflösungen gelungen sind, die bisher nur theoretisch construirt wurden. Ich hoffe in nächster Zeit zu einer solchen Arbeit Musse und Material zu finden. Bisher ist die »Stammreihe« des Archipterygiums von GEGENBAUR offenbar durch die erste Zehe am Anuren-Tarsus — die hier rehabilitirte sechste vernachlässigt — gelegt gedacht worden. Da unser rudimentärer sechster Strahl nach innen, tibialwärts, von dieser liegt, kann man einmal an eine Dichotomie der Stammreihe denken — einen ähnlichen Fall führt GEGENBAUR für *Ichthyosaurus* l. c. p. 338 Anm. 1 an aus CUVIER *oss. foss. Quatr. Edit.* Fig. 3. Pl. 238 — oder denselben als einen Rest des biserialen Archipterygiums, das jetzt GEGENBAUR nach dem Extremitätenskelet von *Ceratodus* als Grundform des Extremitätenskelets aller Wirbelthiere aufgestellt hat, betrachten. Diese Anschauung ist nicht so kühn, als es den ersten Augenblick erscheint; so gut wie sich in der langen Entwicklung von dem biserialen Archipterygium bis zur einreihigen Flosse der

Selachier bei diesen nachweisbare Reste der andersseitigen Radienreihe erhalten haben, ist etwas Aehnliches, wenn auch in geringerem Maasse, in der Entwicklung bis zur Amphibien-Extremität möglich. Dichotomie ist häufiger Besonderheit einer Art, als eine einer ganzen Familie gemeinsame Eigenschaft. Wollte man nicht an die Erhaltung eines so ursprünglichen Verhältnisses glauben, so bliebe nichts übrig, als die Stammreihe durch diesen am meisten tibialwärts gelegenen, freilich rudimentären Strahl zu legen, wobei dann offenbar die bisherige erste Zehe der Anuren der zweiten der Urodelen homolog u. s. f., und die bisherige fünfte eine Bildung, die den Urodelen u. s. w. ganz verloren gegangen wäre. Die rudimentäre Beschaffenheit dieses am meisten tibialwärts gelegenen Strahls, und die den fünf Zehen der Urodelen ganz gleiche Gestaltung der übrigen fünf steht dieser Annahme sehr entgegen. Auch müssten dann an Nerven und Muskeln mit gewisser Wahrscheinlichkeit entsprechende Abweichungen von denen der Anuren nachweisbar sein. Im Ganzen erscheint mir der letzte Erklärungsversuch viel weniger haltbar, als der erste.

Ende Mai 1875.

Nachtrag.

Herr Geheimrath PETERS in Berlin war so gütig uns ein Exemplar von *Xenopus laevis* Wagl zu übersenden, das mir Herr Professor HASSE freundlichst zur Besichtigung überliess. Diese Anure, die von den Autoren zunächst neben *Pipa* eingereiht wird, besitzt als besondere Eigenthümlichkeit, jederseits an den drei inneren Zehen schwarze, scharf zugespitzte, nach Art eines kleinen, gekrümmten Hufes (DUM. et BIBR. die Endphalangen umfassende Nägel. Dass bei ihr, wie DUMÉRIL und BIBRON *Erpétologie générale* T. VIII. p. 764 behaupten, an der Fusssohle und der innern Fläche der Zehen keine Auftreibung und kein Tuberculum zu finden sei, kann ich nicht bestätigen: wenn ein solches auch für das Auge nur wenig scharf hervortritt, weil die Haut, wie z. B. auch bei *Bombinator*, ziemlich eben darüber hinwegzieht, so ist es doch leicht durchzufühlen