Die Rüsselbildung bei Säugetieren der Gegenwart und Vorzeit.

Von

Arnold Jacobi.

(Aus dem Zoologischen Museum in Dresden.)

(Mit 8 Figuren im Text.)

Unter den Fortschritten, die Georg Cuviers osteologische Untersuchungen über die känozoischen Säugetiere in seinen „Ossemens Fossiles“ der Zoologie einbrachten, war bekanntlich einer der fruchtbarsten die Verbindung der morphologisch und physiologisch vergleichenden Methode. Wohldurchdachte Schlüsse aus zahlreichen Beobachtungen führten ihn zu einem Verfahren — später das „Korrelationsgesetz“ genannt —, durch das er aus der funktionell beeinflußten Form einzelner Tierbestandteile die Gestalt und Lebensweise des betreffenden Geschöpfes selber wiederherstellen lehrte. Obwohl sich Cuvier dabei wegen seines Untersuchungsstoffes überwiegend mit dem Skelettbau beschäftigte, hat er doch nicht versäumt, bei passender Gelegenheit auch Weichteile in Betracht zu ziehen. Dazu gehört der Versuch, aus der Größe und Lagerung gewisser Schädelknochen auf das Vorhandensein einer rüsselförmig verlängerten Nase bei gewissen eozänen Huftieren zurückzuschließen — Unternehmen, die für andere Vertreter dieser Ordnung in neuerer Zeit wiederholt worden sind. Auf Grund eigener Vergleiche an rezenten Formen habe ich den Eindruck gewonnen, daß nicht nur Cuviers Gedankengang mit Fehlern behaftet war, sondern daß die letzterwähnten Versuche überhaupt auf unhaltbarer Grundlage fußen. Die hiermit gelieferte Auseinandersetzung befaßt sich auch mit dem Vorkommen und der Bildung von Rüsselnasen bei den Säugetieren überhaupt, weil die Feststellung der morphologischen Bedingungen für solche bisher nicht scharf genug durchgeführt worden ist.

Zunächst müssen Cuviers Darlegungen besprochen werden, wofür ihre mehr oder weniger wörtliche Wiedergabe nicht zu umgehen ist. Er sagt bei der Beschreibung des Schädels von Palaeotherium magnum G. Cuv., eines Equiden, folgendes[1]): „Am Profil fällt die Form und Stellung der Nasenbeine auf. Diese überwölben bei den meisten Vierfüßern die Nasengruben der Länge nach bis zur Schnauzenspitze; sie berühren sich in ihrem ganzen Verlaufe mit den Maxillaria, und die äußere Nasenöffnung wird von den Nasenbeinen und den Zwischenkiefern begrenzt. Hier aber liegt die Sache anders; die Intermaxillaria berühren sich überhaupt nicht mit den Nasalia". Und weiterhin (S. 47) zeigt er, daß sich die Nasalia nur eben mit dem dorsalen Rande des Proc. frontalis der Maxillaria berühren und „ganz frei wie ein Wetterdach" über dem proximalen Rande der oben ganz freiliegenden Nasenöffnung schweben. „Bei unserem Tier haben wir eine schiefe und sehr lange Nasenöffnung; sie wird von drei Knochenpaaren umrahmt, den Intermaxillaria, Maxillaria und Nasalia, und die Nasenbeine, statt sich mit den Kieferknochen zu vereinigen, ragen frei über die Nasenöffnung hinaus. Nur bei drei Tiergattungen liegen drei Knochenpaare um die äußeren Nasenlöcher, nämlich den Nashörnern, Elefanten und Tapirn, und die letzteren beiden sind die einzigen, bei denen die Nasenbeine so schwach und kurz sind wie bei unserem Tiere. Bei den Nashörnern dagegen sind sie so lang wie die Schnauze und von außerordentlicher Stärke, um dem Horn zur Stütze zu dienen. Das Pferd ähnelt ihnen in der Schiefe der Öffnung und durch das Überhängen der Nasenbeinenden, oder mit anderen Worten, durch den beiderseitigen tiefen Einschnitt unter den letzteren, aber die Intermaxillaria verlängern sich längs der knöchernen Nasenöffnung soweit nach hinten, daß sie die Nasalia erreichen und sich mit ihnen verschränken. Aus dieser Ähnlichkeit des Knochengerüstes darf man mit Recht Rückschlüsse ziehen auf eine Ähnlichkeit der daran haftenden Weichteile; deshalb haben Elefant und Tapir einen Rüssel, und die Nashörner besitzen in der Oberlippe, die Pferde aber in dem Schnauzenende eine Beweglichkeit, die sich aus der tapirähnlichen Einrichtung herleitet. Bei der Verschiedenheit im Bau der Zwischenkiefer kann Palaeotherium magnum keinen Rüssel wie der des Elefanten gehabt

1) 1835, p. 46—50.

haben, folglich muß man die drei anderen Gattungen zum Vergleiche heranziehen."

Auf Grund dieser Betrachtungen, welche die Länge der Nasenbeine zur Ausbildung eines Rüssels in Beziehung setzen, hat CUVIER weiterhin die Kopfbildung von Palaeotherium medium und minus und der artiodaktylen Gattung Anoplotherium wiederhergestellt[2]). Er schreibt dabei P. magnum G. CUV. und medium*) G. CUV. entsprechend den kurzen, wie beim Tapir gebauten Nasenbeinen einen Rüssel zu, der etwa demjenigen von Tapirus americanus BRISS. gleichkommt, während P. minus G. CUV. mit halbwegs verlängerten Nasalien ein entsprechend kürzeres Organ und Anoplotherium commune G. CUV. mit distal weit vorgezogenen Knochen gar keinen hat.

Diesen jedenfalls begründeten Vermutungen CUVIERS hat GAUDRY[3]) Zweifel entgegengestellt, die aber der zureichenden Begründung entbehren. Wenn er es für zweifelhaft erklärt, daß alle Arten von Palaeotherium einen Rüssel gehabt hätten, so rennt er damit offene Türen ein, denn CUVIER hat ihn nur für drei von sechs Arten vorausgesetzt, und wenn er das Vorhandensein bei Palopl. minus leugnet, so gibt er außer einem wenig klaren Hinweis auf die geringere Größe der Nasenöffnung dafür keine Gründe an. Auch ZITTEL gibt sowohl CUVIERS wie GAUDRYS Äußerungen mißverständlich wieder[4]).

Obwohl man CUVIERS Schlußfolgerungen für die Rekonstruktion jener Kopfbildung durchaus beitreten kann, müssen die Voraussetzungen dazu, die er auf Einrichtungen des Gesichtsschädels lebender Ungulaten gründete, in mehrerer Hinsicht berichtigt werden. Bevor dies geschieht, möchten aber Fragen nach dem Vorkommen rüsselähnlicher Bildungen bei Säugetieren überhaupt und den damit zusammenhängenden Gestaltungen der Hart- und Weichteile eine Beantwortung finden, um mit der Feststellung, was das Wesen eines Rüssels ausmacht, zu schließen.

Als Rüsselträger lassen sich, wenn man jede Verlängerung der äußeren Nase zum Merkmal nimmt, folgende Gattungen

---

2) p. 56, 68, 94, Tab. 147.

*) Jetzt zu Paloplotherium OWEN gestellt.

3) 1864, in Bull. Soc. Géol. France, Tome XXI, p. 312; 1865 Nouv. Arch. Mus. Vol. I, p. 15 f.

4) 1891/93, Handb. d. Pal., Bd. IV, S. 246.

und Arten aufzählen, ohne in Einzelheiten die Vollständigkeit zu erzielen:

Marsupialia.
Hypsiprymnodon, Perameles, Choeropus.

Ungulata artiodactyla.
Madoqua. Saiga. † Sivatherium? Suidae.

Ungulata perissodactyla.
Tapirus. † Paloplotherium? † Palaeotherium.

Ungulata proboscidea.
Elephas und Vorfahren.

Ungulata litopterna.
† Macrauchenia?

Pinnipedia.
Cystophora. Macrorhinus.

Carnivora.
Nasua.

Insectivora.
Sorex und verwandte Gattungen,
Erinaceus,
Talpa u. Verw., besonders Myogale,
Gymnura,
Macroscelides u. Verw.

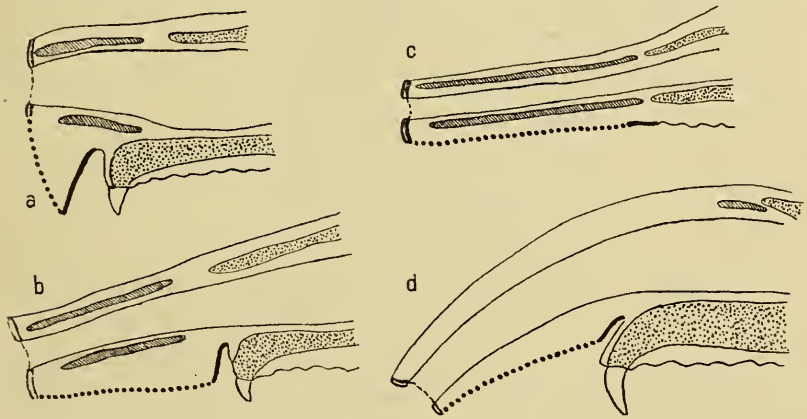
Primates.
Rhinopithecus. Nasalis.

Wie die Träger dieser Gebilde systematisch weit abstehenden Ordnungen angehören, so sind auch die Rüssel morphologisch recht ungleichwertig. Ein Versuch, in die Rüsselformen verschiedener Säugetiere Ordnung und Einsicht zu bringen, ist meines Wissens nur von Boas[5]) gemacht worden, doch zieht er dabei einige Gruppen nicht in Betracht. Bei der grundsätzlichen Bedeutung von Boas' Arbeit, weil sie auch in dänischer Sprache und in einer nicht ohne weiteres zugänglichen Gesellschaftsschrift erschienen ist, halte ich es für angebracht, ihre Grundgedanken, auf die ich noch zurückkommen muß, hier wiederzugeben.

Diejenigen Teile des Gesichts, zumal die zur Oberlippe gehörenden, welche vor der Gingiva liegen, und deren dorsaler Abschluß als Nasenrücken bilden die Schnauze. In sie hinein erstreckt sich der distale Teil des Nasenknorpels. Eine verlängerte Schnauze nennt Boas Rüssel oder „Schnabel" und spricht darauf-

5) 1908.

hin von „Rüsseltieren". Er unterläßt jedoch die Bestimmung, was eine verlängerte Schnauze ist, vielmehr muß der Leser sich die Vorstellung davon erst aus den weiteren Ausführungen entnehmen. Bei der gewöhnlichen Säugerschnauze, z. B. des Hundes (Textfig. 1 *a*), ist die äußere oder distale Fläche der Oberlippe senkrecht gestellt. Bei der sich zum Rüssel verlängernden Schnauze wird diese Fläche geneigt, bis sie mehr und mehr nach unten zu liegen kommt. Ein Beispiel ist der Nasenbär (Textfig. 1 *b*). Also entspricht die Ventralfläche des Rüssels der Außenfläche der Oberlippe. Diesen Stellungswandel sieht man beim Dachs verwirklicht, wo die Oberlippe in schiefem Winkel steht. Ähnlich wie beim Nasenbären ist die Rüsselform beim Schwein, Maulwurf



Textfig. 1. *a* Hund (Canis), *b* Rüsselspringer (Macroscelides), *c* Nasenbär Nasua), *d* Tapir (Tapirus). Einfache starke Linie = Schleimhautseite der Oberlippe. Doppelte starke Linie = Umgebung des Nasenloches. Punktierte Linie = Vorderfläche der Oberlippe. Schraffiertes Feld = Knorpel. Punktiertes Feld = Knochen. Nach Boas 1908.

u. a. m. Andere Insectivora, wie Erinaceus, Centetes und Macroscelides (Textfig. 1 *c*) weichen davon nur insoweit ab, als auch die Schleimhautseite der Oberlippe in die Wagerechte verschoben ist; sie wird dann zur geradlinigen Fortsetzung der ursprünglichen vorderen, jetzt der unteren Rüsselfläche und setzt sich proximal in den harten Gaumen fort, soweit nicht Zähne eine Scheidewand bilden. Beim Tapir (Textfig. 1 *d*) und Elefanten ist die Bildung äußerlich von den eben geschilderten nicht verschieden, aber der innere Bau bietet manches Besondere.

Bei allen Rüsseltieren, mit Ausnahme dieser beiden, setzt sich nämlich der Nasenknorpel durch den ganzen Rüssel bis in

seine Spitze hinein fort. Er ist beim Schweine fast unbeweglich mit dem Schädel verbunden, nur die Rüsselspitze ist beweglich. Bei Talpa und Macroscelides verkalkt der Knorpel zum Teil, was die Beweglichkeit des Rüssels sehr vermindert. Weit regbarer ist er bei Nasua, wo zwischen beiden Teilen lockere Verbindung besteht*). Aber im ganzen ist die Beweglichkeit des Rüssels bei den Säugetieren recht begrenzt und er besteht hauptsächlich aus dem Nasenknorpel und der Haut — ausgenommen Tapir und Elefant. Bei ihnen reicht der Nasenknorpel, von dem überhaupt nur der Anfangsteil dicht vor den Nasenbeinen erhalten ist, nicht bis in den Rüssel hinein, so daß dieser nur aus Weichteilen besteht. Dadurch ist seine Beweglichkeit beträchtlich vermehrt und er wird beim Elefanten sogar ein Greifwerkzeug; beim Tapir kann er der Kürze wegen nicht so viel leisten, aber im Aufbau und dem Muskelreichtum ähnelt er ihm. Dagegen dient der Rüssel anderer Säugetiere nur zum Fühlen und Riechen, bisweilen auch zum Wühlen.

Diesen Darlegungen von Boas gegenüber lassen sich die Äußerungen anderer Morphologen nur ganz kurz auf den Gegenstand ein. So versteht Max Weber[6]) unter Rüssel „die Verlängerung der äußeren Nasenöffnungen, häufig unter Beteiligung der Oberlippe". Und His[7]) sagt an einer Stelle: „Hebt sich die Nase so weit vom Kiefergebiete ab, daß zwischen den Nasenlöchern und der Lippe ein längerer Abstand entsteht, so nimmt die hervortretende Nase den Charakter eines kürzeren oder längeren Konus an und wir bezeichnen sie nun als Rüssel".

Vor weiterem Eingehen auf die mit dem Vorkommen eines Rüssels verbundene Umbildung des Gesichtsschädels muß aber noch einiger Vorkommnisse gedacht werden, die Boas nicht berücksichtigt hat. Dahin gehört zunächst die Nase der Saigaantilope (Saiga tartarica L.). Sie ist von Murie[8]) und Glitsch[9]) anatomisch untersucht worden, von letzterem aber ist

---

*) Ähnlich dürfte es bei Myogale und Rhynchocyon sein, die ausgesprochene Tastrüssel haben. Ob die von J. F. Brandt (1851 in: Mélanges biol. St. Pétersb., Tome I, p. 183) über die erstere angekündigten Mitteilungen erschienen sind, kann ich literarisch nicht ermitteln.

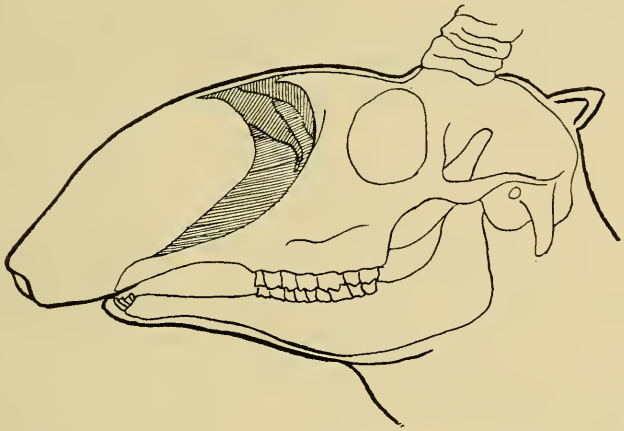
6) 1904, Die Säugetiere, S. 156.

7) Angeführt bei Wiedersheim, S. 343.

8) 1870.

9) 1870, aber wirklich erschienen erst 1871.

die Wiedergabe wenig gewandt, und die Abbildungen entbehren der Deutlichkeit. Das im männlichen Geschlechte am stärksten verlängerte Organ (Textfig. 2) ist im Profil und in den seitlichen Begrenzungen halbmondförmig, also nach den terminalen Nasenlöchern hin verschmälert und der Verlängerung fähig. Im Zustande der Erschlaffung hängt die Nase einige Finger breit über die Unterlippe herab, während sie beim Fressen und besonders beim Wittern scharf nach rückwärts gezogen und dabei in eine



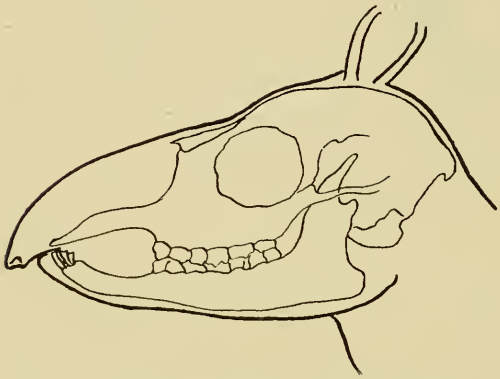
Textfig. 2. Saiga tartarica L. — Die Nasenknorpel schraffiert.

Menge von Querfalten gelegt wird. Dieser Rüssel enthält, weil die Nasenbeine*) nur wenig über die hintere Begrenzung der

*) Über die Ausdehnung der Nasalia sind bisher falsche Angaben gemacht worden. Sowohl Pallas (1777, Spicilegia Zoolog., Vol. XII, p. 44) wie Glitsch (1870, S. 5) behaupten, daß sie fehlen, wofür letzterer in seiner wenig klaren Darstellung eine Verlängerung der Frontalia als Ersatz zu betrachten scheint. Murie (1870, S. 459) erwähnt sie zwar als vorhanden, hat aber ihre hintere Begrenzung verkannt, weshalb er die Länge nur auf 1 engl. Zoll (25 mm) angibt. In Wirklichkeit erreichen sie je nach dem Alter bis 42 mm Länge, aber sie sind hinten merkwürdigerweise völlig mit den Stirnbeinen verwachsen, ohne eine Spur von Trennungslinie oder Sutur. Dies ist so bei beiden Geschlechtern und auch schon bei jungen Tieren (ganz jugendliche Schädel habe ich nicht zur Verfügung). Indessen kann man — was die Vorgänger übersehen haben — die ursprüngliche Länge fast vollständig an der medianen Berührungskante verfolgen, die geradlinig verläuft. Da wo die Kante in eine gezähnelte Linie, nämlich in die Sutura frontalis übergeht, beginnen eben die Stirnbeine. Was Murie anscheinend als Hinterränder genommen hat, sind unregelmäßig auftretende Querfurchen in der Dorsalfläche der Nasenbeine.

Nasenöffnung vorspringen und die Nasenknorpel sehr verkürzt sind, distal von den Molaren gar keine Hartteile, sondern ist von häutig-muskeliger Beschaffenheit.

Der Saiga schließen sich einige afrikanische Antilopen der Gattung Madoqua Ogilby in der Nasengestalt an, und zwar M. kirkii Günth., M. damarensis Günth. und M. guentheri Thos., die einen beweglichen Rüssel haben, während bei den übrigen Gattungsgenossen die Nase von der gewöhnlichen Bildung der Wiederkäuer ist. Das Gebilde von M. kirkii scheint nach den Abbildungen wenig über die Unterlippe hinauszuragen, so daß die Kopfbildung ungefähr wie bei der jungen Saigaantilope, nur weniger plump, erscheint, aber bei M. guentheri wird die Muffel dem Tapirrüssel — wenigstens einiger Arten — in Gestalt und Länge ähnlich (Textfig. 3). Genauere Beschreibungen des äußeren Baues der weichen Nase, geschweige ihrer Anatomie, gibt es noch nicht.

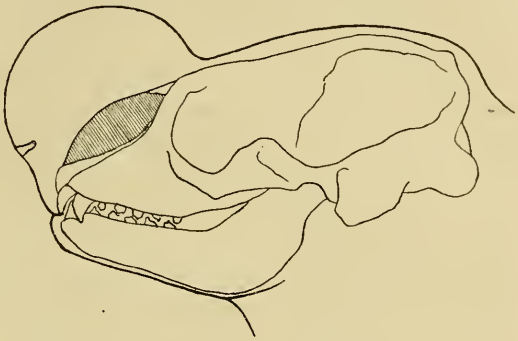


Textfig. 3. Madoqua guentheri Thos.

Als nächste Ordnung kommen die Flossenfüßer in der Unterfamilie der Blasenrobben (Cystophorinae) in Betracht, mit den beiden Gattungen Klappmütze (Cystophora Nilss.) und Seelefant (Macrorhinus Fr. Cuv.). Beide haben nur im männlichen Geschlecht einen Rüssel und nur von der ersteren Form ist er genau beschrieben, während die Verhältnisse bei der Elefantenrobbe trotz des neuerdings reichlich von Sammelexpeditionen (Walter Rothschild, American Museum of Natural History u. a. m.) erbeuteten Materials noch nicht genauer untersucht worden sind. Aus der einzigen, weit zurückliegenden Mitteilung von Rapp[10]) über die Klappmütze (Cyst. cristata Erxl.) läßt sich folgendes entnehmen. Die äußeren Nasengänge des Männchens sind ungemein erweiterungsfähig und können durch

10) 1829, in: Archiv f. Anat. u. Phys., S. 237—241; Tab. 7 (S. 237—239).

eingepreßte Atemluft bei verschlossenen Nasenlöchern zu einer Blase von der Größe eines Menschenkopfes aufgetrieben werden (Textfig. 4). Äußerlich ist die Blase einheitlich, innerlich durch eine häutige Scheidewand (also das Septum mobile) längsgeteilt, während die Nasenknorpel sich auf einen proximalen Rest des Septum cartil. beschränken. Im erweiterten Zustande ragt die Blase mit ihrer distalen Peripherie zwar beträchtlich über den Unterkiefer vor, aber man kann zweifelhaft sein, ob sie sich dem Rüssel der anderen Rüsselträger gleichstellen läßt, weil hier die kegelförmige Verlängerung der Nasenspitze fehlt. Anders liegt das bei Macrorhinus (Textfig. 5), der einen echten verlängerten Rüssel besitzt; er wird aber nicht durch Luft gebläht, sondern von Muskeln aufgerichtet[11]).



Textfig. 4. Cystophora cristata Erxl.

Textfig. 5. Macrorhinus leonium L.

Was die Verhältnisse bei Elephas, Tapirus, Nasua und den Insektivoren anbelangt, so hat Boas das zum Vergleiche nötige gebracht, was ich oben auszugsweise wiedergegeben habe. Zu berücksichtigen bleiben noch die Primaten mit den ost-

11) Vgl. Townsend, C., 1912, in: „Zoologica" (New-York), Vol. I, p. 166—167, fig. 53—60.

asiatischen Nasenaffen der Gattungen Rhinopitheus A. M.-Edw. und Nasalis E. Geoff. Bei der ersteren Gattung darf man unter den früher gemachten Voraussetzungen überhaupt nicht von einem Rüssel sprechen, sondern nur von einer, übertriebener menschlicher Bildung vergleichbaren, Stumpfnase. Das nach Alter und Geschlecht in der Größe und Form sehr wandelbare Gebilde des Nasenaffen von Borneo (Nasalis larvatus Wurmb) würde der, freilich mehr als wünschenswert verallgemeinernden, Hisschen Begriffsbestimmung der Rüssel entsprechen, nicht aber der Boasschen, zumal es jetzt außer Zweifel steht, daß der Nasenvorsprung von Nasalis weder zum Fühlen noch zum Greifen dient. Überhaupt haben sich die Berichte über die Natur des Gebildes bis zum heutigen Tage in den auffälligsten Widersprüchen bewegt, die sogar in der neuesten Bearbeitung von Brehms „Tierleben“[12]) mitgeführt werden, obgleich die Beobachtungen von Nieuwenhuis[13]) eigentlich jeden Zweifel beseitigen. Er sagt nach dem Verhalten in der Freiheit und in der Gefangenschaft: „Ich beobachtete niemals, daß sogar große alte Männchen sich mit ihrer Nase abgaben, oder daß sie ihnen irgendwie lästig gewesen wäre. Auch bemerkte ich niemals eine auffallende Veränderung in Umfang oder Gestalt der Nase; sie hängt immer vor dem Munde herunter als ein ziemlich steifes, nebensächliches Anhängsel, auch wenn Gefangene in Furcht oder Erregung sind“. Demnach wird man der Schlußfolgerung Wiedersheims[14]) in seiner Abhandlung über Nasalis nicht beitreten können, wenngleich er durch vergleichend-anatomische Untersuchung zu ihr kommen mußte: „Eines steht nach meinen Befunden außer allem Zweifel, nämlich das, daß die Nase als Ganzes nicht nur unter Muskeleinfluß steht, sondern daß sie ein extrem bewegliches Organ darstellt, und daß sie in dieser Hinsicht, abgesehen vom Elefanten- und vielleicht Tapirrüssel, alle anderen Rüssel-, Schnauzen- und Nasenbildungen in der ganzen Säugetierreihe weit hinter sich läßt“. Da die Beobachtungen am Lebenden unbedingt den Ausschlag geben, muß diese Feststellung als widerlegt gelten, die Nasalisnase nicht als ein Rüssel, sondern als eine der vielen Artauszeichnungen betrachtet werden, deren wahre Bedeutung wir noch nicht kennen.

---

12) 1916, Säugetiere, Bd. IV, S. 611.

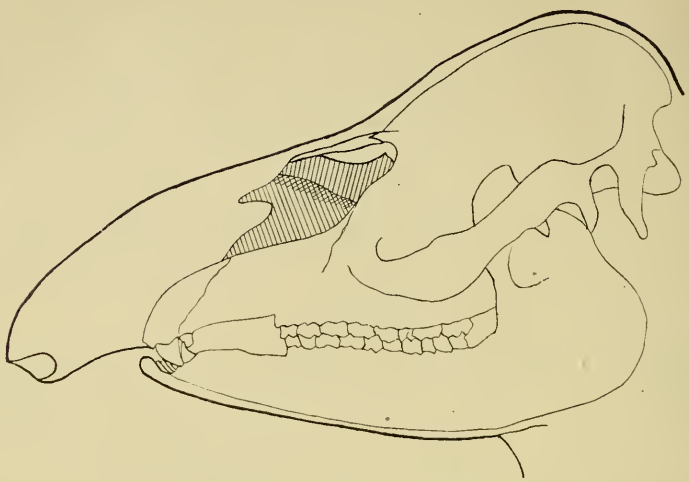
13) Mitgeteilt von Jentink, 1902, in: Notes Leyden Mus., Vol. XXIII, p. 121.

14) 1901, S. 338.

Nachdem wir so die Reihe der Rüsselträger durchlaufen und die Beschaffenheit ihrer Rüsselgebilde in den Grundzügen festgestellt haben, möge die Betrachtung sich zunächst der Gestaltung der beteiligten Schädelknochen zuwenden. Als Cuvier die hierher gehörigen Bedingungen zu ermitteln suchte (s. oben), legte er Wert auf die Feststellung, daß bei Säugetieren, welche einen Rüssel oder wenigstens eine verlängerte Oberlippe haben wie die Nashörner, die Nasenbeine und Zwischenkiefer sich nicht berühren, sondern durch den aufsteigenden Fortsatz des Oberkiefers in verschieden weitem Abstande getrennt bleiben. Hierbei ist Cuvier der bei seiner Kennerschaft der vergleichenden Osteologie sehr befremdliche Irrtum unterlaufen, den Elefanten jene Anordnung mit zuzuschreiben, während in Wirklichkeit die Intermaxillaria in besonders enger Berührung mit den Nasalia stehen. Dagegen hätte er Alce und Camelus als weitere Beispiele heranziehen dürfen. Es gibt indessen keine Abhängigkeit zwischen jener Trennung der Nasenbeine von den Zwischenkiefern und der Rüsselbildung, denn sie kommt in ganz sprunghafter Verteilung bei vielen Ungulaten und Pinnipediern vor, die nicht einmal Ansätze zu einer Schnauzenverlängerung haben. Zum Beispiel sind bei allen telemetakarpen Cerviden der neuen Welt, einschließlich Rangifer, die beiden Knochenpaare getrennt, bei den altweltlichen Gattungen Capreolus und Hydropotes in Berührung; innerhalb der Traguloidea ist es bei den Gattungen Hyomoschus und Tragulus ebenso; unter den Antilopen schwankt es bei Cephalophus, Capricornis und Gazella, sowie bei der Hirschgattung Elaphodus sogar zwischen den Arten; auch Seehunde und Ohrenrobben zeigen jede Veränderlichkeit.

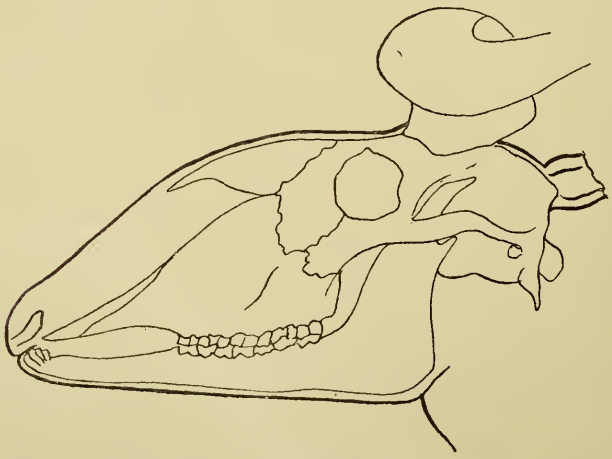
Irrig ist auch die Beziehung, welche Cuvier (S. 49—50) zwischen der Verlängerung der Oberlippe des Pferdes und der Stellung der Nasenbeine macht, indem er deren freies Herausragen, das den tiefen Einschnitt zwischen Nasale und Intermaxillare bedingt, mit der Anordnung bei Tapirus (Textfig. 6) vergleicht. Diese Parallele ist nicht haltbar, denn erstens ist doch noch ein gewaltiger Unterschied zwischen dem Tapirrüssel und der Pferdelefze, zweitens findet sich bei anderen Ungulaten derselbe Bau, ohne Verlängerung der Schnauze. So ist es bei den Nashörnern, wo zwischen Rhinoceros simus, Rh. bicornis und Rh. unicornis der Übergang von einer rinderähnlich breiten, stumpfen Muffel zu der zipfelbewehrten Oberlippe vollzogen ist, während das Knochengerüst kaum abweicht. Und die merkwürdige

Antilope Budorcas (Textfig. 7) hat fast ebenso freigestellte Nasalia wie Tapirus indicus, aber keine Spur von einem



Textfig. 6. Tapirus terrestris L.

Rüssel. Bei dieser Gelegenheit möchte auf die den Tatsachen zuwiderlaufenden Annahmen hingewiesen werden, die sich Gaudry



Textfig. 7. Budorcas tibetana M.-E.

zum Zwecke einer stammesgeschichtlichen Ableitung gemacht hat. Nach Depérets [15]) Wiedergabe ist die Entwicklung der Familie

15) Die Umbildung der Tierwelt, deutsch von Wegner. 1909, S. 140. — Die eigentliche Quelle war bibliographisch nicht zu ermitteln.

der Rhinocerotiden von GAUDRY auf Grund der schrittweisen Entwicklung der Nasenknochen von Palaeotherium aus dem Eozän an bis zu den heute lebenden zweihörnigen Nashörnern verfolgt worden: diese Reihe würde mit dem Palaeotherium medium beginnen, dessen schlanke und ein wenig langgestreckte Nasenbeine darauf schließen lassen, daß es „einen fleischigen Rüssel besaß“ usw. Mit diesem Rückschlusse vermehrt GAUDRY die Verwirrung, die er in die Frage der Rüsselbildung bei den Palaeotheriinen getragen hat (s. oben), denn es wurde bereits angedeutet, daß CUVIER auf dem richtigen Wege war, als er die Rekonstruktion dieses Organs nach der Analogie mit lebenden Säugetieren versuchte und dabei gerade die Verkürzung der Nasenbeine mit der Verlängerung der Nase in Verbindung brachte. In denselben Fehler ist LYDEKKER [16]) verfallen, indem er Hippidium und Onohippidium wegen der außerordentlich langen Nasalien „eine Art kurzen Rüssels, dem der Saigaantilope vergleichbar“, zuschrieb, obwohl er selber zugesteht, daß die Nasenbeine bei diesem Tiere gerade verkürzt seien; er muß dann schwierige Gedankensprünge machen, um die Ungereimtheit, aus einem Gegensatze ein und dasselbe zu erklären, zu beseitigen.

Auf eine andere Weise ist STUDER [17]) dazu gekommen, bei Onohippidium und Hipparion (proboscideum STUD.) das Vorhandensein von Rüsseln anzunehmen. Er geht davon aus, daß bei Equus caballus die — sehr seichte — präorbitale Grube des Maxillare dem Oberlippenheber (M. levator lab. sup. propr.) als Ursprung dient. Da die Grube bei jenen Gattungen ungemein vertieft, außerdem verdoppelt ist, sollen entsprechend kräftigere Muskeln davon ausgegangen sein, womit der Gedanke naheläge, die Muskeln hätten einen Rüssel bewegt, in den sich die Nase des Tieres verlängerte. Hiergegen wäre zunächst das Bedenken zu erheben, dem sich STUDER (S. 199) selber nicht entzogen hat, daß ähnliche Gruben bei sehr vielen Wiederkäuern vorkommen, wo sie aber eine Hautdrüse einschließen. Er möchte aber die Homologie mit der Equidengrube deshalb ausschließen, weil in allen Fällen letzterer Art das Foramen infraorbitale (STUDER lapsu cal. „inframaxillare“) weit von der Grube entfernt liege und diese selbst weiter oben am inneren Augenwinkel. Ich muß gestehen,

16) 1907, Guide to the specimens of the Horse family. Brit. Mus. London, p. 7.

17) 1910/11, Verh. D. Zool. Ges. 20 u. 21. Jahresvers., S. 192—200.

daß mir dieser Gegensatz nicht recht klar geworden ist, weil meines Erachtens weder die Lage des Lochs zu der Funktion der Grube Beziehungen hat, noch daß die Grube bei Cephalophus, Bubalis, Gazella, Cervulus, Pudua usw. weiter oben am inneren Augenwinkel liegt; sie liegt vielmehr tiefer, woraus ich jedoch ebenfalls keine Bedeutung der bewegten Art abzuleiten vermag. Daß die beregten Schädelgruben der Anheftung besonders kräftiger Bewegungsmuskeln der Schnauzengegend gedient hätten, dafür liefert der Schädelbau rezenter Arten eigentlich gar keinen Anhalt. Die Suiden, deren Rüssel anatomisch und funktionell etwas ganz anderes ist, möchten überhaupt außer Betracht bleiben. Bei dem am ehesten vergleichbaren Equus ist die Grube nur eine Andeutung dessen, was die beiden fossilen Gattungen aufweisen, außerdem dort einfach, hier verdoppelt. Camelus, dessen Schnauze der des Pferdes in Größe, Form und Beweglichkeit nahekommt, hat gar keine Präorbitalgrube, ebensowenig Alce, das Elen, trotz des kräftig entwickelten Muskelapparates [18]). Daß aber die wirklichen Rüsselbesitzer, wie Tapirus*), Elephas, Saiga usw. keinerlei vertiefte Insertionsflächen für ihre Muskeln haben, entzieht der Studerschen Deutung und Rekonstruktion eigentlich den Boden.

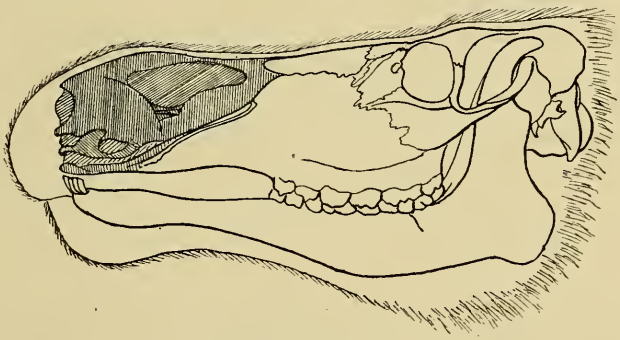
Auch der Bau des Nasenrahmens von Hipparion proboscideum Stud. scheint mir nicht für das Vorkommen eines Rüssels zu sprechen, dafür ist die Apertura pyriformis zu klein. Studer findet den knöchernen Naseneingang ungemein verlängert, weil die Intermaxillaria stark verlängert sind und der Schlitz zwischen Nasenbein und Kiefer sehr weit nach hinten reicht — freilich weniger weit als bei Onohippidium. Aber die Länge der Apertur berechnet sich nicht danach, sondern nach dem Abstande der distalen Enden jener beiden Knochen voneinander, und darüber läßt sich bei H. proboscideum nichts aussagen, weil die Nasenbeine des Fossils nur in ihrem Anfangsteile erhalten sind. Wie sie sich bei den übrigen Arten von Hipparion verhalten, kann ich aus Mangel an Abbildungen nicht ermitteln, aber alle anderen tertiären Equinen haben lange, ja gelegentlich extrem lange Nasenbeine und dementsprechend kurze Nasenöffnungen.

---

18) Jacobi, 1919, in: Anat. Anz. Bd. LII, S. 41—46.

*) Es sei besonders darauf hingewiesen, daß die eigentümliche rinnenförmige Grube des Tapirschädels zwischen Orbita und Nasale nicht dem Ansatze von Rüsselmuskeln, sondern zur Aufnahme des proximalen Ausläufers des seitlichen Nasenknorpels dient (vgl. auch Turner, 1850, in: Proc. Zool. Soc., Vol. XVIII, p. 104).

Um bei Fossilresten aus dem Schädelbau die Nasenbildung zu erschließen, muß man sich eben möglichst an die lebenden Vorbilder halten, wie das CUVIER erfolgreich gelehrt hat. Dieser vergleichende Anatom wies aber von Anfang an darauf hin, daß die Ausbildung eines Rüssels mit der Verkürzung der Nasenbeine Hand in Hand geht[19]. In der Tat zeigen alle Säuger, die einen rein muskulösen, nicht von Knorpel gestützten Rüssel haben, sehr verkürzte Nasalia, indem deren distales Ende nur in beschränktem Maße über die Stirnfortsätze der Maxillaria vorragt. Diese Gesetzmäßigkeit stellen auch GÜNTHER[20], LÖNNBERG[21] und LECHE[22] fest. Die Verkürzung der Nasalia führt natürlich auch zur Verlängerung der Apertura pyriformis und zur stärkeren Neigung ihres Knochenrahmens gegen die Längsachse des Schädels. Hand



Textfig. 8.

in Hand geht damit oft eine Streckung der Intermaxillaria oder der Spina nasalis ant. der Maxillaria. Es ist aber sehr zu beachten, daß alle diese anscheinend bei der Rüsselbildung beteiligten Größen- und Lageverhältnisse der Gesichtsknochen ganz außerordentlich stark beim Elch (Alce BLB.) vertreten sind, also sowohl die Verkürzung der Nasenbeine, wie die Verlängerung der Kieferknochen und damit die der Nasenöffnung, ohne daß die Gestalt der Weichteile das darstellte, was man nach BOAS' Ausführungen einen wirklichen Rüssel nennen darf (Textfig. 8). Er wird vielmehr ersetzt durch die mächtige Entwicklung des knorpeligen Nasenrohrs ohne Vorschiebung der äußeren

19) 1804, Ann. Mus. d'Hist. Nat., Tome III, p. 126 (Tapir); 1835, p. 49.

20) 1880, in: Proc. Zool. Soc., p. 20.

21) 1900, in: Proc. Zool. Soc., p. 715.

22) 1904, p. 35.

Nasenlöcher. Hieran bietet die Speke-Gazelle (Gazella spekei Blyth) einen gewissen Anklang. Sie hat auf dem Nasenrücken eine kissenartige Schwiele, die in Querwurzeln gelegt ist und vom Tiere durch Aufblähen der Nasengänge aufgetrieben werden kann. Beide Geschlechter sind damit versehen. Auch hier sind nach Sclater und Thomas[23]) die Nasenbeine kurz und breit und kaum oder gar nicht in Berührung mit den Zwischenkiefern. Diese Tatsachen, welche die oben aufgestellte Bildungsregel durchbrechen, mahnen noch mehr zur Vorsicht bei Versuchen zur Wiederherstellung von Weichteilen bei Fossilien, als die Mißgriffe in den schon erwähnten und einem hernach zu behandelnden Falle.

Einen weiteren Zusammenhang der beregten Art glaubt Leche[24]) von dem Bau der Nase bei der Chiruantilope (Pantholops hodgsonii Abel) ableiten zu können, die zwar keinen Rüssel, aber eine seitlich vor den Nüstern dick aufgetriebene Muffel hat*). Er sagt: „Bei Pantholops ist das bei Gazella gut ausgebildete und freie Nasoturbinale zu einem einfachen Knochenblatt verkümmert, welches an der Sutur zwischen Nasale und Maxillare mit diesen Knochen verwächst. Bemerkenswerterweise ist das Nasoturbinale bei Saiga nicht reduziert. Der übrige Teil des Ethmoideum bei Pantholops ist, verglichen mit dem Verhalten bei Gazella, ebenfalls reduziert, während wie bei Saiga das Maxilloturbinale viel stärker ausgebildet ist als bei Gazella. Sonst haben die Nasensäcke keine Wirkung auf den Schädel ausgeübt". Indem Leche noch darauf hinweist, daß bei Camelus dromedarius das Maxilloturbinale ebenfalls vergrößert ist, zieht er den Zusammenhang dieser Bildung mit der Atmung in verdünnter Luft, in der diese Huftiere leben, in den Bereich der Möglichkeit. Freilich bietet auch Alce ganz ähnliche Größenverhältnisse des ersten und zweiten Ektoturbinale wie Pantholops, ohne das sich die letztere physiologische Verknüpfung geltend machen ließe.

Wenn auch der Schädelbau des Elchs beweist, daß die Größe der Nasenöffnung nicht immer vom Vorhandensein eines wirklichen Rüssels abhängt, so wäre es doch völlig verkehrt, daraus

23) 1897/98, The Book of Antilopes, Vol. III, p. 126.

24) 1904, p. 35.

*) Es gibt noch keine Abbildung dieser sonderbaren Kopfgestalt; auch das Photogramm bei Leche ist gar zu klein und undeutlich.

den umgekehrten Schluß zu ziehen, daß dieses Weichgebilde in gar keinem formenden Zusammenhang mit den stützenden Hartteilen stünde. Dafür geben die Vorkommnisse von der hier betrachteten Art in keinem Falle Berechtigung. Infolgedessen kann z. B. die Rekonstruktion des Kopfes von Moeritherium, dem Andrews eine Art Mittelding zwischen Tapir- und Elefantenrüssel gegeben hat, nicht für richtig erklärt werden[25]). Mir ist ganz unbegreiflich, wie Andrews[26]) von Moeritherium lyonsi Andr. aussagen kann: „Die Nasalia waren klein und die Nasenöffnung sehr groß; die Form dieser Öffnung, im Verein mit den Gruben auf der Oberfläche der großen Intermaxillaria, weisen auf das Vorhandensein einer Art kurzen Rüssels hin". Vielmehr zeigen die von ihm gebotenen Bilder des Schädels in der Ober- und Seitenansicht, daß die Nasenöffnung so klein ist wie bei nur wenigen Huftieren, da sie proximal nur wenig hinter den Eckzahn zurückreicht infolge ansehnlicher Länge der Nasenbeine und ausgedehnter Berührung mit den Zwischenkiefern. Nach Analogie mit den lebenden Säugetieren aller Ordnungen, insbesondere mit den Ungulaten, kann also Moeritherium nur ein Proboscideum ohne Proboscis genannt werden.

Zum Schluß möge betrachtet werden, wie sich die Rüsselgebilde selber nach ihrem Baue einteilen lassen und wie sie sich systematisch auf die Säugetiere verteilen. Nach den von Boas gegebenen Anhaltspunkten sondern sich zunächst diejenigen Schnauzenverlängerungen ab, bei denen sich die Nasenknorpel bis in die Spitze hinein fortsetzen, sei es einheitlich oder in Schaltstücken, mit Verknöcherungen oder ohne sie. Von letzterer Zugabe hängt die Beweglichkeit ab, die sich z. B. beim Maulwurf und Schwein auf die äußerste Spitze beschränkt, beim Nasenbär und Bisamrüßler aber sehr weit geht. Diese Gestaltung kann Knorpelrüssel genannt werden. Auf die Länge der knöchernen Nasenöffnung und die Verkürzung der Nasenbeine hat sie keinen Einfluß. Soviel ich ermitteln konnte, haben die rüsseltragenden Marsupialia und Insectivora, sowie von den Ungulaten die Suidae nur den Knorpelrüssel.

25) 1908, Guide to the Elephants, Brit. Mus.; übernommen von Abel, 1912, Palaeobiologie, fig. 428.

26) 1913, in: Philos. Trans. R. Soc., Vol. CXCVII, p. 113.

Bei dem anderen Typus, der Muskelrüssel heißen mag, ist das knorpelige Stützgerüst der Nase sehr verkürzt, namentlich in den seitlichen Wänden. Die röhrenbildenden Bestandteile schieben sich nach dem Hinterrande der Apertur zusammen; die zur Stütze der Nasenlöcher dienenden Alarknorpel oder Anhangsknorpel verschwinden ganz. Regelmäßig geht damit eine Verlängerung der knöchernen Nasenöffnung einher; sie wird einerseits erzielt durch Verlängerung der beteiligten Kieferknochen (Zwischenkiefer und Nasenfortsatz des Oberkieferbeins), andererseits durch Verkürzung der Nasenbeine, wodurch das Profil der Nasenöffnung einen immer spitzeren Winkel bekommt. Dieser Muskelrüssel ist in jedem Falle sehr beweglich. Die Verkümmerung der eigentlichen Nasenknorpel dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Nichtausbildung sekundärer terminaler Knorpelstäbe den starken Bewegungsmuskeln keine ausreichenden Anheftungspunkte gewährt, so daß die knöcherne Rüsselbasis als einzige Grundlage dienen muß. Da aber weit vorspringende Nasenbeine in ihren dünnen, schmalen und federnden Platten dem Muskelzuge zu schwachen Widerstand leisten, treten sie zurück, während die starken Kieferknochen sich vergrößern. Der Erweiterung des weichen Nasenquerschnitts entspricht die Auseinanderziehung dieser Knochen, wodurch auch den Muskeln breitere Ursprungsstellen verschafft verden.

Bei vergleichender Betrachtung gewinnt man den Eindruck, daß jede Vergrößerung des Nasenlumens oder der Muffel auch eine Vergrößerung im Querschnitte der Apert. pyrif. hervorbringt. Denn bei Budorcas (Textfig. 7) geht die übertriebene „Ramsnase“ gleich mit einer Verkürzung und Abspreizung der Nasenbeine Hand in Hand und Pantholops hat letztere im Vergleiche zu den verwandten Gazellen merklich kürzer. Bei den Kamelen ist die Apertur in die Länge gezogen, beim Pferde durch die etwas an Budorcas gemahnende Aufrichtung der freien Enden der Nasenbeine vergrößert. Mit Rüsselbildung darf, wie ausgeführt wurde, die Verlängerung der Oberlippe nicht zusammengeworfen werden.

In Rücksicht auf Fragen nach der Erwerbung und Vererbung funktioneller Umgestaltungen ist es der Beachtung wert, daß die Besonderheiten im Schädelbau von Rüsselträgern letzterer Form immer ein uneingeschränktes Artmerkmal bilden, d. h. sie sind in ganz dem gleichen Grade ausgebildet, gleichviel ob der Rüssel von Geburt an vorhanden ist oder mit dem Alter größer wird oder endlich nur beim männlichen Geschlecht in Erscheinung tritt.

Mit Muskelrüsseln versehen sind nur Ungulaten und Pinnipedier. Die Primaten (Rhinopithecus nasalis) möchte ich so lange von den echten Rüsselträgern ausnehmen, als bestritten werden muß, daß ihre Nasenverlängerungen aktiv beweglich sind und irgendwelche physiologische oder ethologische Bedeutung haben. Bei Rhinopithecus verdient das Stumpfnäschen schon morphologisch kaum die Bewertung als Rüssel, denn die Nasenlöcher haben anscheinend*) keinen erhöhten Sockel, sondern nur die Nasenspitze (im menschlichen Sinne) ist verlängert. Auch eine Rückbildung der Nasenbeine als Folge verstärkter Muskulatur ist nicht recht nachweisbar. Zwar bildet der erste Beschreiber Milne-Edwards[27]) einen Schädel mit völlig von den Maxillen verdrängten Nasalien ab; jedoch bemerkt er, daß sie in anderen Fällen wenigstens als sehr kleine Plättchen erhalten blieben, aber die Größe scheint nach den Abbildungen[28]) sowohl von roxellanae als auch der übrigen Arten zu schwanken. Was Nasalis belangt, so kann ich mich den Äußerungen Wiedersheims[29]) über dessen Nasenskelett nicht ganz anschließen. Wenn man die Schädelbilder bei Jentink[30]) und Elliot[31]) betrachtet, so sind die Nasenbeine selbst beim alten Männchen kaum verkürzt und am Schädel eines sehr alten Weibchens**), die doch ebenfalls ansehnliche Gesichtszierden haben, finde ich sie eher größer als sie es bei einer ganzen Reihe von Semnopithecus-Arten sind Auch die Apertur ist verhältnismäßig nicht größer als etwa bei S. hosei, femoralis, obscurus aus der Inselheimat des Nasenaffen; sie ist nur scheinbar bei ihm höher, weil der Schädel von Nasalis überhaupt schmal ist. Auch die Verlängerung der Proc. ascendentes der Zwischenkiefer, wenn man nach dem auf S. 209 Gesagten darauf Wert legen will, schwankt sehr.

Somit muß ich wiederholen, daß die Nasenverlängerungen

---

*) Über die vier Arten des Genus ist erst außerordentlich wenig bekannt, die Nasenbildung nur von R. roxellanae und nur unvollkommen beschrieben, während von den übrigen nur über Schädel und Haarkleid Abbildungen und Berichte vorliegen.

27) 1868/74, Rech. Hist. Nat. Mamm. Tab. 37; p. 237.

28) Bei Elliot, D., 1913, A Review of the Primates, Vol. III, Tab. X, XI und „Extra Plate".

29) 1901, p. 581.

30) Tab. 3, 4.

31) Tab. XIII,

**) Mus. Dresden B 3372.

dieser beiden Affengattungen sich nicht ungezwungen mit den Rüsseln anderer Säugetiere parallelisieren lassen.

Die festgestellten morphologischen Erfahrungen gestatten es nur bei wenigen ausgestorbenen Huftieren, Rüssel zu vermuten, denn das Beispiel von Alce macht den Boden in den Fällen unsicher, wo die Anknüpfung an lebende Verwandte fehlt. Bei den Elephantidae darf man nach der Schädelbildung bei allen Gattungen Rüssel mit Sicherheit voraussetzen, bei den Palaeotheriinae, wie gesagt, nur bei einigen Arten. Für den merkwürdigen Wiederkäuer Sivatherium erschließt Murie[32]) aus der Kleinheit der Nasenbeine und der mangelnden Verbindung mit den Kieferknochen eine Gesichtsbildung wie bei Saiga und läßt in dem rekonstruierten, malerisch-kühnen Bilde Alt und Jung mit entsprechenden Rüsseln auftreten. Endlich könnte noch Macrauchenia in Betracht gezogen werden, wo die Nasenapertur sehr in die Länge gezogen ist, aber doch die knöcherne Schnauzenspitze am meisten an Camelus erinnert; also brauchen nur die Lippen stärker entwickelt gewesen zu sein.

32) 1871, in: Geol. Mag., Vol. VIII, p. 442.

(Abgeschlossen Januar 1919.)

Verzeichnis mehrmals angeführter Schriften.

1908, Boas, J., Bemaerkninger ved foerelaeggelsen af foerste del af Boas u. Pauli, „The Elephant's head" — in: Ofv. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., p. 197—211, tab. 1—2.

1835, Cuvier, G., Rech. Oss. foss., 4me éd., Tome V, p. 46—50.

1870, Glitsch, L., Über den Bau der Nase der Antilope Saiga Pall., in: Nova Acta Ac. Leop., Vol. XXXVI, Nr. 1.

1904, Leche, W., in: Hedin, S., Scientif. Res. Journ. Centr. Asia, Vol. VI, Nr. 1.

1870, Murie, J., On the Saiga Antelope, Saiga tatarica (Pall.), in: Proc. Zool. Soc., p. 451—503.

1901, Wiedersheim, R., Beiträge zur Kenntnis der äußeren Nase von Semnopithecus nasicus. Eine physiognomische Studie, in: Z. Morph. Anthr., Bd. III, S. 300—348, Tab. 21—23, 9 Fig.

1901 a. Ders., Nachträgliche Bemerkungen über den Semnopithecus nasicus und Beiträge zur äußeren Nase des Genus Rhinopithecus, ib., S. 576—582, 2 Fig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: NF_50

Autor(en)/Author(s): Jacobi Arnold Friedrich Victor

Artikel/Article: Die Rüsselbildung bei Säugetieren der Gegenwart und Vorzeit. 199-218