Die Evolution der Fischartigen und Fische

von Oskar Kuhn, München

Mit 13 Abbildungen im Text

Es ist heute noch vielfach üblich, die Fische als **eine** Klasse der Wirbeltiere aufzufassen. Aber die Kenntnis der fossilen Formen verlangt eine Aufteilung der „Fische" in verschiedene selbständige Klassen. Das System muß konsequent aufgebaut sein! Wenn man so nahe verwandte Gruppen wie die Amphibien und Reptilien einerseits, und die Reptilien und Vögel andererseits als selbständige Klassen der Wirbeltiere betrachtet, kann man nicht mehr so heterogene Formen wie die Rundmäuler, die „Panzerfische", die Knorpel- und Knochenfische in einer einzigen Klasse zusammenfassen.

Ich folge daher dem Vorschlag englischer Forscher im „Fossil Record" und unterscheide 9 Klassen innerhalb der „Fische". Ich gehe noch weiter und trenne die Cyclostomen (Rundmäuler) von den übrigen Agnathen(d. h. den Ostracodermen) ab.

Soeben geht E. Stensiö (Annal. Paléontol., Vert., 55, Paris 1969, S. 151—192) noch viel weiter. Er unterscheidet nämlich, ohne alle Fischgruppen, wie Superclassis Agnathi, Antiarchi, Acanthodii usw. zu berücksichtigen, folgende Gruppen:

A Superclass Elasmobranchiomorphi
- I. Klasse Placodermata
  - 1. Arthrodira
  - 2. Holocephali
- II. Klasse Elasmobranchii
  - 1. Cratoselachii
  - 2. Cladoselachii
  - 3. Ichthyotomi
  - 4. Bradyodonti
  - 5. Selachii
  - 6. Rajiformes

B Superclassis Teleostomi (Osteichthyes)
- III. Klasse Actinopterygii
- IV. Klasse Dipnoi
- V. Klasse Actinistia (Coelacanthiformes)
- VI. Klasse Struniiformes
- VII. Klasse Porolepiformes
- VIII. Klasse Osteolepiformes

} übrige Crossopterygii

Man unterscheidet demnach folgende Klassen der „Fische“:

1. Klasse Cyclostomi (Rundmäuler), nur rezent bekannt } Superclassis Agnathi
2. Klasse Ostracodermi, Ordovizium-Devon } Superclassis Agnathi
3. Klasse Placodermi, Devon-Karbon
4. Klasse Holocephali, Devon-rezent
5. Klasse Elasmobranchii, Devon-rezent
6. Klasse Acanthodii, Gotlandium-Perm
7. Klasse Actinopterygii, Gotlandium-rezent
8. Klasse Crossopterygii, Devon-rezent
9. Klasse Dipnoi, Devon-rezent.

Ein Blick auf Abb. 1 zeigt, daß alle Klassen gut voneinander abgesetzt sind und plötzlich mit ihren typischen Merkmalen in Erscheinung treten. Bei keiner zweiten Gruppe des Tierreiches läßt sich das plötzliche, unvermittelte Auftreten der Klassen so ein-

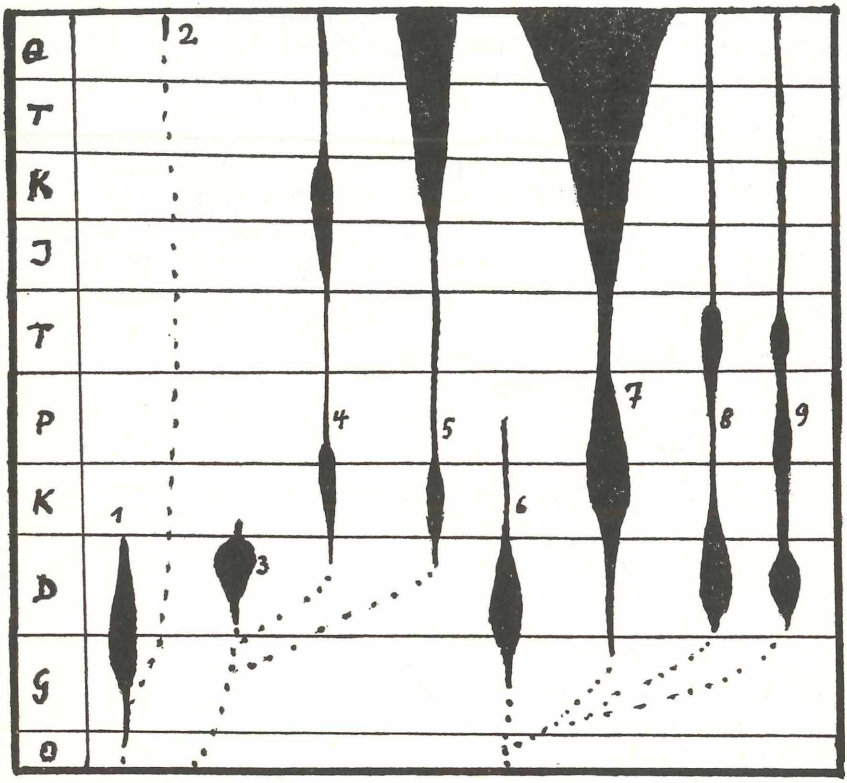


Abb. 1 Die 9 Klassen der Fischartigen und Fische in ihren stammesgeschichtlichen Beziehungen. 1 Agnathi (Ostracodermi), 2 Cyclostomi, 3 Placodermi, 4 Holocephali, 5 Elasmobranchii, 6 Acanthodii, 7 Actinopterygii, 8 Crossopterygii, 9 Dipnoi; Original.

dringlich zeigen, wie bei den „Fischen". Auf die Typogenese folgt eine mehr oder weniger lange Typostase (Orthogenese), meist mit der Typolyse endend.

1. Klasse Cyclostomi Cuvier 1800 (Marsipobranchii Müller 1834)

Die nur rezent bekannten Rundmäuler mit den beiden Gruppen der **Petromyzontoidea** und **Myxinoidea** darf man als Einheit auffassen, da ihre komplizierte Raspelzunge sicherlich nicht mehrmals auf verschiedenen Entwicklungswegen herausgebildet wurde. Ich halte es für eine völlig unbewiesene Annahme, daß die Cyclostomen in den paläozoischen, durch Panzerung und weitere den Cyclostomen fehlende Merkmale ausgezeichneten Agnathen (Ostracodermen) wurzeln. Zwischen den letzten Agnathen des Devons und den rezenten Cyclostomen kennt man keine Bindeglieder.

Verschiedene Zoologen neigen dazu, die Cyclostomen wegen der Raspelzunge als monophyletische Gruppe anzusehen. Hingegen leitet man in der Paläontologie die Cyclostomen meist aus verschiedenen Agnathen ab. Romer (1966) läßt zwar die Cyclostomen aus den Anaspida entspringen, Halstead (Tarlo, 1969) hingegen leitet die Myxinen direkt von den Conodontophoridea ab, die Petromyzonen aber von den Anaspida.

Halstead legt besonderen Wert darauf, daß bei Petromyzonen und Cephalaspiden die Kiemenlamellen ganz anders als bei den übrigen Vertebraten angeordnet sind, nämlich medial von den Viszeralbögen; sonst liegen sie lateral von diesen. Auf Grund dieser Unterschiede kann man nach Halstead zwischen beiden Gruppen keinerlei Verwandtschaft annehmen.

2. Klasse Ostracodermi

Die Ostracodermen liefern die geologisch ältesten Reste der „Fische". Es sind „Panzerfische" mit stark differenziertem Außenskelett, bei denen Nahrungsaufnahme und Versorgung mit Atemwasser primär noch denselben Weg nehmen. Diese ältesten Reste gehören zu den Heterostraci, sie stammen aus dem oberen Ordovicium (früher Untersilur genannt).

Die Ostracodermen sind eine polyphyletische Gruppe, deren Ursprung noch nicht sicher ist. Halstead (Tarlo, 1969) leitet sie polyphyletisch aus den Conodontophoridea ab. Die ältesten bekannten Reste sind leider recht fragmentär erhalten, man kennt sie aus dem oberen Ordovizium (Untersilur) der USA und USSR. Kiefer fehlen stets, dagegen ist der Hautpanzer gut entwickelt. Nasalapparat vorhanden, ebenso Augen und Pinealorgan, dazu ein fortgeschrittenes, früher als elektrisches Feld gedeutetes Acusticolateralis-System. Mit Ausnahme weniger Arten waren die Ostracodermen Schlammwühler. Sie waren wohl primär Meerestiere, die erst später in das Süßwasser übergingen.

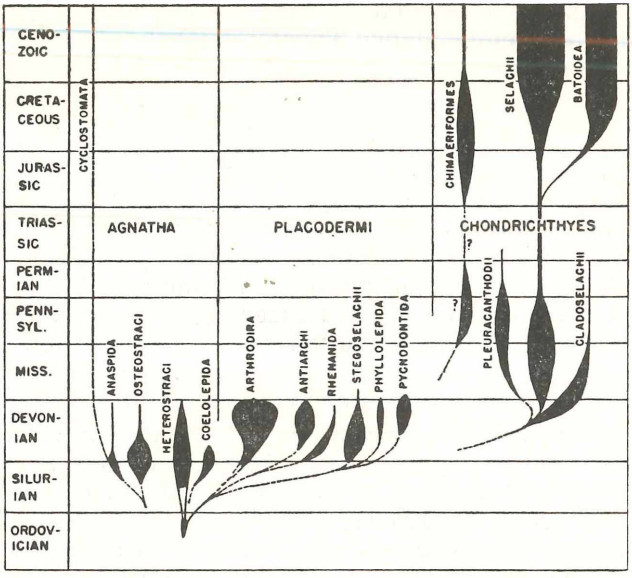


Abb. 2 Die Beziehungen der Agnathen, Placodermen und Chondrichthyes; nach A. S. Romer 1966.

Romer (1966) faßt noch Ostracodermen und Cyclostomen zusammen und gliedert sie in:

I. Unterklasse Monorhina
   1. Ordnung Osteostraci (Cephalaspidomorpha)
   2. Ordnung Anaspida
   3. Ordnung Cyclostomata (Marsipobranchii, Monorhina s. str.)

II. Unterklasse Diplorhina
   4. Ordnung Heterostraci (Pteraspidomorpha)
   5. Ordnung Coelolepida (Thelodonti)

Alle diese Gruppen treten unvermittelt auf (Abb. 3, 4), Zwischenformen kennt man nicht.

Die **Osteostraci** entwickeln bereits Paarflossen. Der Panzer erinnert zunächst noch an den gewisser Heterostraci (Cyathaspiden), da der Ventralpanzer auch konvex ist. Später wird er flach, der dorsale hingegen wird noch stärker gewölbt. Indem der hintere Panzerabschnitt etwas abgebaut wird, wird der bewegliche Körperteil größer, was der Beweglichkeit (Propulsion) zugute kommt. Die Cornua der Cephalaspiden wurden als Schutz der zarten Paarflossen gebildet.

Die **Anaspida** entstanden mit den Osteostraci aus derselben Wurzel, doch kennt man keine Übergänge. Die äußeren Unterschiede zwischen Anaspida und Osteostraci sind sehr groß. Die Anaspida stehen in vieler Hinsicht den Cyclostomen näher, als andere Ostra-

codermen. Romer (1966) hat daher alle Cyclostomen auf die Anaspida zurückgeführt. Aber Strahan (1958) zeigte, daß nur die Petromyzonen von den Anaspida abstammen können, die Myxinen jedoch nicht, da ihr Branchialapparat schon viel zu spezialisiert ist. Doch zeigt Jamoytius, daß damals noch Formen lebten, wo der Branchialapparat noch nicht konzentriert war; sein Knorpelskelett ist dem der Myxinen vergleichbar, der Mund war ganz rund.

Älteste Heterostraci kennt man aus dem oberen Ordovicium, diese Formen sind die geologisch frühesten Vertreter der „Fische" überhaupt. Laterale Flossen fehlen noch stets. Meist handelt es sich um wenig mobile, am Boden liegende Tiere von abgeplatteter Form.

Der Vorderteil hat die größte Breite, hier ist ein „Carapax" ausgebildet. Der Hinterteil ist viel schmäler und höher. Schwanzschläge bewegten diese Tiere voran. Der Ventralpanzer ist deutlich konvex. Die Heterostraci haben viele aberrante Formen hervorgebracht;

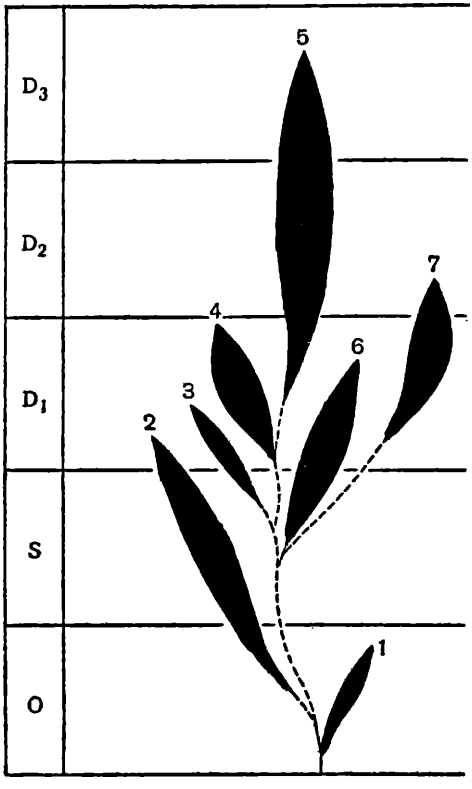


Abb. 3 Der Stammbaum der Heterostraci. 1 Astraspidida, 2 Eriptychiida, 3 Traquairaspidida, 4 Pteraspidida, 5 Psammosteida, 6 Cyathaspidida, 7 Amphiaspidida; nach Osnovy Paleontologii, Moskau 1964.

trotz der Mängel des Baus, vor allem trotz Fehlens der Lateralflossen, erfuhren diese Tiere eine beachtliche Differenzierung. *Astraspis* ist die primitivste zur Zeit bekannte Form, hier sind viele kleine Einzelelemente im Panzer vorhanden. Aus *Astraspis* sind die Cyathaspiden hervorgegangen; hier ist die Zahl der Panzerplatten schon stark herabgesetzt. Bei diesen Tieren sind paarige Nasensäcke anzunehmen, denn es sind paarige äußere Nasenöffnungen nachgewiesen. Somit liegen keine „Monorhinen" vor, vor, wie sie die Cyclostomen, Anaspida und Osteostraci darstellen. Alle Heterostraci haben eine gemeinsame Kiemenöffnung am Hinterrand des Panzers.

Am Ende des Devons erlöschen die Heterostraci, nur die Psammosteiden beginnen eine neue Radiation. Hier ist die Ventralplatte konvex, der Mund liegt dorsal. Die Brachialplatte hat Sonderausformung.

Die **Coelolepida** haben keinen echten Carapax, es sind viele kleine Hautzähnchen vorhanden, die Kiemen münden in isolierten Öffnungen. Nach Ritchie konzentrieren sie sich aber nach Art der Heterostraci. Die Thelodonti sind aus primitiven Heterostraci abzuleiten, Halstead führt sie direkt auf Conodontophoridea zurück.

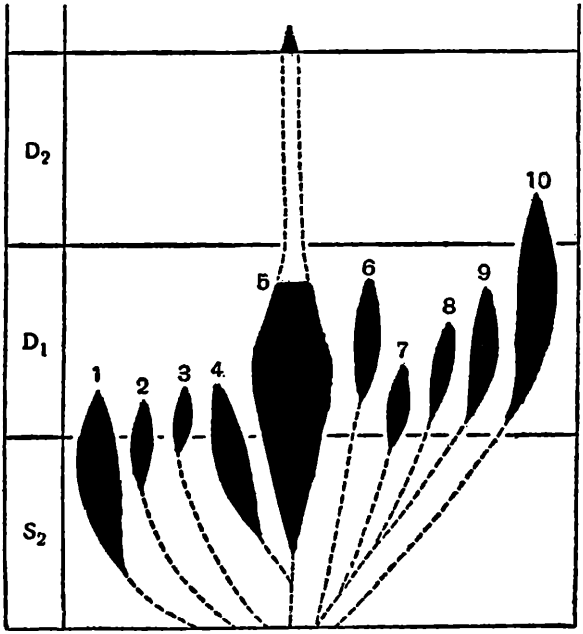


Abb. 4 Der Stammbaum der Osteostraci. 1 Trematapididae, 2 Tannuaspididae, 3 Sclerodontidae, 4 Ateleaspididae, 5 Cephalaspididae, 6 Kiaeraspididae, 7 Hemicyclaspididae, 8 Mimetaspididae, 9 Benneviaspididae, 10 Nectaspididae; nach Osnovy Paelontologii, Moskau 1964.

Dieser englische Paläontologe, dem wir eine ausgezeichnete Darstellung der Phylogenie der Vertebraten verdanken, hält die Agnathen bzw. Ostracodermen (d. h. gepanzerte Agnathen des Paläozoikums) für ausgesprochen polyphyletisch. Er leitet die Anaspida und Cephalaspida von den Conodontophoriden (einer noch problematischen, bisher nur durch höchst variable Zahnbildungen belegte Gruppe sehr primitiver Chordaten) ab. Die Heterostraci und Thelodonti kommen nach Halstead zwar auch von den Conodontophoriden her, aber aus einer ganz anderen Gruppe derselben.

3. Klasse Placodermi

Diese ungemein formenreiche, ausgesprochen polyphyletische Gruppe bildete einen bewehrten Freßmund aus; Paarflossen sind weit verbreitet, entstehen aber vielfach erst hier. Bei den Ostracodermen kommen zwar schon Paarflossen vor, doch bestehen zwischen diesen Formen der Agnathen und den Placodermen keine direkten stammesgeschichtlichen Beziehungen. Die ursprüngliche Identität von Nahrungsaufnahme und Atemversorgung ist jetzt aufgegeben. Neben den Mund sind zusätzliche Atemwege getreten, wenn dieser dauernd oder temporär in den Dienst der Ernährung gestellt ist. Ein neues System der Placodermi verdanken wir Miles (1969), wonach folgende Gruppen zu unterscheiden sind:

I. Ordo Arthrodira (Euarthrodira)
   Subordo Dolichothoraci (Arctolepida), 5 Familien
   Subordo Brachythoraci, 17 Familien
II. Ordo Ptyctodontida (weiter gliederbar)
III. Ordo Phyllolepida (nur 1 Genus)
IV. Ordo Petalichthyida (weiter gliederbar)
V. Ordo Rhenanida (Ratodinida, Acanthothoraci, Rhenanida s. str.)
   Subordo Palaeacanthaspidoidei (incl. Kolymaspidida)
   Subordo Gemuendinoidei (weiter gliederbar)
VI. Ordo Antiarchi
   Subordo Yunnanolepidoidei, 1 Familie
   Subordo Asterolepidoidei, 4 Familien
   Subordo Bothriolepidoidei, 1 Familie
VII. inc. sed. Stensioeellida (sensu Gross 1962).

Dieses System von Miles unterscheidet sich in einigen Punkten von dem in Osnovy Paleontologii (Abb. 6). Aber die Stammbäume beider Autoren stimmen darin überein, daß das übergangslose Auftreten der verschiedenen Gruppen der Placodermen ausdrücklich betont wird.

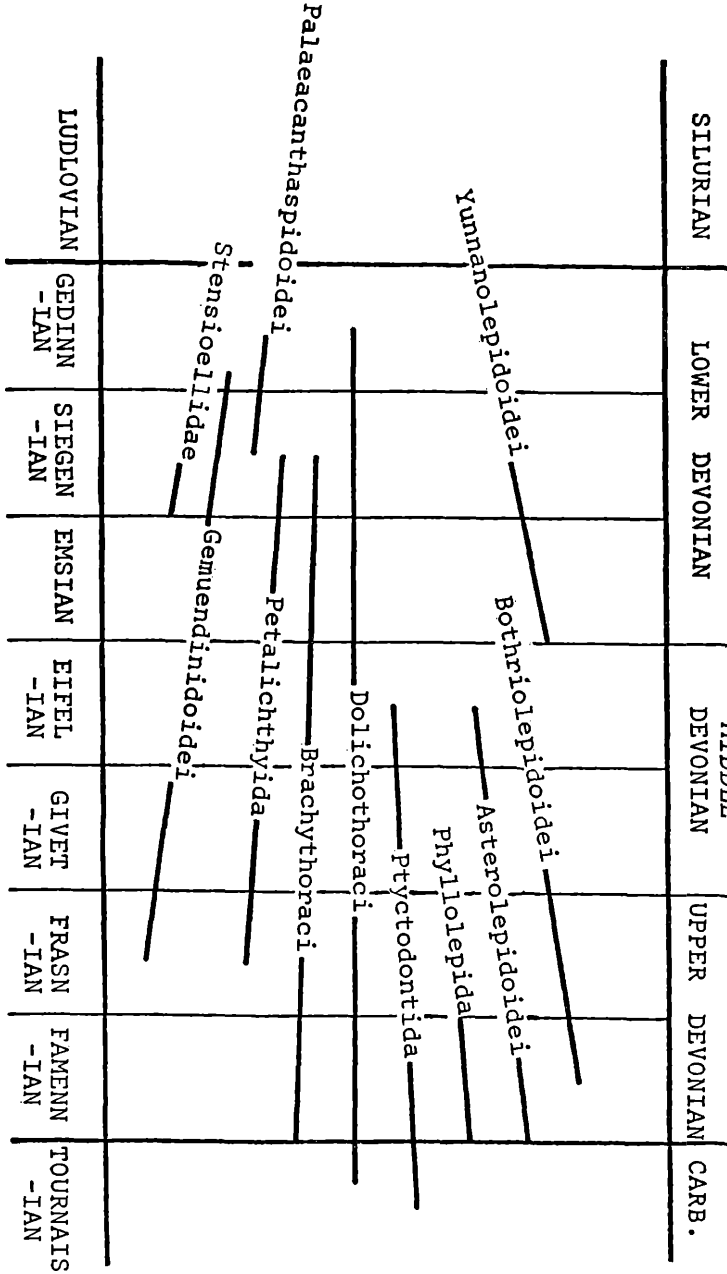


Abb. 5 Der Stammbaum der Placodermi; nach Miles 1969.

Die Ratodinida gelten als sehr primitiv. Die hier, aber auch bei den Rhenanida s. str. und den Stensioeellida vorkommenden Tesserae zeigen, daß es sich bei diesen Formen um noch sehr ursprüngliche Placodermen handelt, deren Panzer erst im Werden ist. Die Tesserae sind Vorstufen der Hautknochen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß *Ratodina,* Rhenanida und Stensioeellida denselben Rang einnehmen wie die Antiarchi und die Arthrodira s. str.

Die Herkunft der Placodermi ist noch ein ungelöstes Problem. Halstead leitet sie von den Heterostraci ab, aber der morphologische Abstand ist sehr groß; Zwischenformen kennt man nicht.

Ihrerseits leiten die Placodermen zu den Holecephalen und Elasmobranchii über. Hingegen scheinen die Acanthodii nicht in Placodermen, sondern, wie Halstead annimmt, in den Heterostraci zu wurzeln. Doch sind das alles noch Vermutungen, die durch weitere Funde noch zu untermauern sind.

4. Klasse Holocephali (Chimärenartige)

Über diese Gruppe verdanken wir wertvolle Aufklärung sowohl Patterson (1965), als auch Bendix-Almgreen (1968). Danach sind die Holocephalen und die Haie zwar verwandt, aber das ist paläontologisch noch nicht belegt, da frühe, zwischen beiden Gruppen vermittelnde Formen noch unbekannt sind. Man muß wohl annehmen, daß Haie und Chimären aus verschiedenen Gruppen der Placodermen hervorgegangen sind.

Eine kritische Neuuntersuchung der Holocephalen ergab nach Patterson (1965) wesentlich mehr Ordnungen, als bisher angenommen wurde. Patterson unterscheidet folgende Gruppen:

Superclassis Elasmobranchiomorphi
I. Classis Holocephali
1. Ordo Chimaeriformes
   Subordo Chimaeroidei
   Subordo Squalorajoidei
   Subordo Myriacanthoidei
   Subordo Menaspoidei (mit *Deltoptychius*)
2. Ordo Copodontiformes
3. Ordo Psammodontiformes
4. Ordo Helodontiformes
5. Ordo Petalodontiformes
6. Ordo Edestiformes
6. Ordo Chondrenchelyiformes
8. inc. sed. Cochliodontidae.

Seid Woodward (1921) ist es üblich, das Groß der paläozoischen Holocephalen als „Bradyodonti“ zusammenzufassen. Man stellte die Cochlodontidae, Psammodontidae, Copodontidae u. a.

hierher. Diese Formen fallen durch große Variabilität auf, sowohl hinsichtlich des Cranial-, als auch des Postcranialskelletts, der Bezahnung und des Dermaskeletts. Es sind mindestens 4 selbständige Linien anzunehmen, die sich nach Bendix-Almgreen (1968) wohl schon sehr früh voneinander getrennt haben, nämlich Chondrenchelyiden, Helodontiden, Menaspiden und Edestiden. *Janassa* ist kein sicherer Bradyodonte.

Bendix-Almgreen zeigte, daß die Chimären keine Abkömmlinge der Bradyodonten sind. Der holostyle Zustand beider Gruppen ist kein Beweis für direkte Deszendenz, denn dieser Zustand ist mehrfach beiden Fischen ausgebildet worden. Gegen die nahe Verwandtschaft der modernen Chimären und der Bradyodonten spricht, daß kein Vertreter letzterer die typische Lage der Ethmoidalregion zeigt, wie sie den Chimären zukommt. Auch sind Unterschiede in der allgemeinen Form und den Proportionen des Palatoquadratums festgestellt. Labialknorpel fehlen allen Bradyodonten.

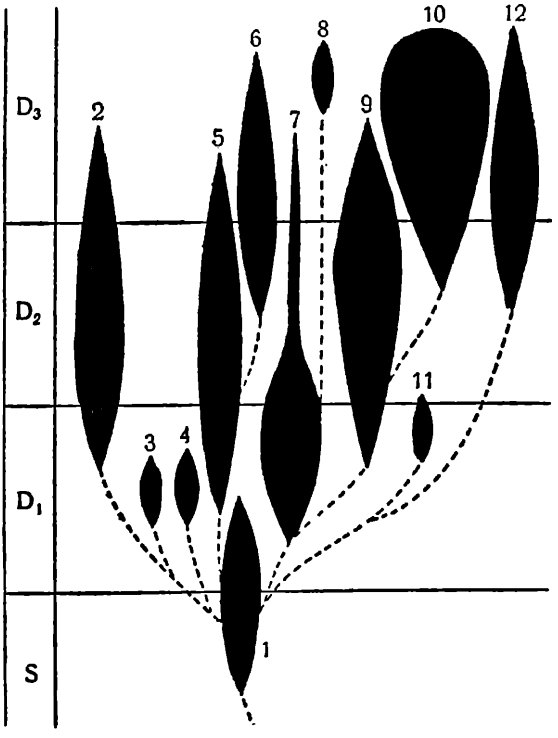


Abb. 6 Der Stammbaum der Placodermi, 1 Ratodinida, 2 Gemuendinida, 3 Stensioeellida, 4 Palaeacanthaspidida, 5 Macropetalichthyida, 6 Ptyctodontida, 7 Arctolepidida, 8 Phyllolepidida, 9 Coccosteida, 10 Pachyosteida, 11 Kolymaspidida, 12 Antiarchi; nach Osnovy Paleontologii, Moskau 1964.

Woher kommen nun die Holocephalen überhaupt? Mit den Arthrodiren haben sie viele Merkmale gemeinsam, vor allem im Bau der Branchialregion und im vorderen Teil der Wirbelsäule. Ferner sind Anklänge in der Bezahnung, in Schädel- und Körperform, wohl auch des Beckens festgestellt. Besondere Ähnlichkeit besteht zwischen den Ptyctodontiden und den Holocephalen, denn beide haben paarige Rostralknorpel, Lippenknorpel und eine zweite Dorsalflosse. Doch zeigt *Deltoptychius,* daß beide Gruppen hinsichtlich der Beschuppung und Panzerung so sehr differieren, daß man nur gemeinsame Ahnen, nicht aber direkte Deszendenz annehmen kann. Es ist noch kein Arthrodire bekannt, den man in jeder Hinsicht als Ahnen der Holocephalen ansprechen könnte. Nur die Rhenanida (*Stensioeella, Ratodina, Gemuendina,* u. a.) zeigen eine allgemeine Körperform, von der *Deltoptychius* abzuleiten wäre. Andererseits ist zu sagen, daß die allgemeine Ähnlichkeit zwischen Rhenanida und Holocephalen noch auf Beibehaltung eines allgemein primitiven Zustands beruht, nicht aber auf direkter Verwandtschaft.

Ctenurella, mit starken Anklängen an die Holocephalen, ist eine zu diesen konvergente Form!

5. Klasse Elasmobranchii (Haie und Rochen)

Die meist torpedoförmigen Fische umfassen mehrere selbständige Unterklassen bzw. Ordnungen (nach Romer 1966, S. 349—351), nämlich:

1. Ordnung Cladoselachii (Pleuropterygii)
2. Ordnung Pleuracanthodii
3. Ordnung Selachii (spindelförmige Haie)
   Subordo Hybodontoidea
   Subordo Heterodontoidea
   Subordo Hexanchoidea (Notidanoidea)
   Subordo Galeoidea
   Subordo Squaloidea
4. Ordo Batoidea (Rochen)
   Subordo Pristoidea
   Subordo Rhinobatoidea
   Subordo Torpedinoidea
   Subordo Rajoidea
   Subordo Myliobatoidea.

Früher schloß man hier auch noch die Acanthodii an, doch bilden diese eine selbständige Klasse, wahrscheinlich mit den Teleostomen nahe verwandt. Abb. 7 zeigt die frühe Aufspaltung der Haie im Devon; selbständig treten hier gleich zu Anfang sehr verschieden gestaltete Gruppen auf, darunter schon recht modern anmutende

Formen, wie die Hybodontidae. Die Haie sind überhaupt eine sehr konservative Klasse, die nur geringe Änderungen im Laufe ihrer Evolution durchmachte. Ihre Ahnen sind noch nicht aufgefunden, aber wohl innerhalb der Placodermen zu suchen. Aus diesen sind auch die Holocephalen hervorgegangen. In beiden Fällen fehlen aber noch die Übergangsformen.

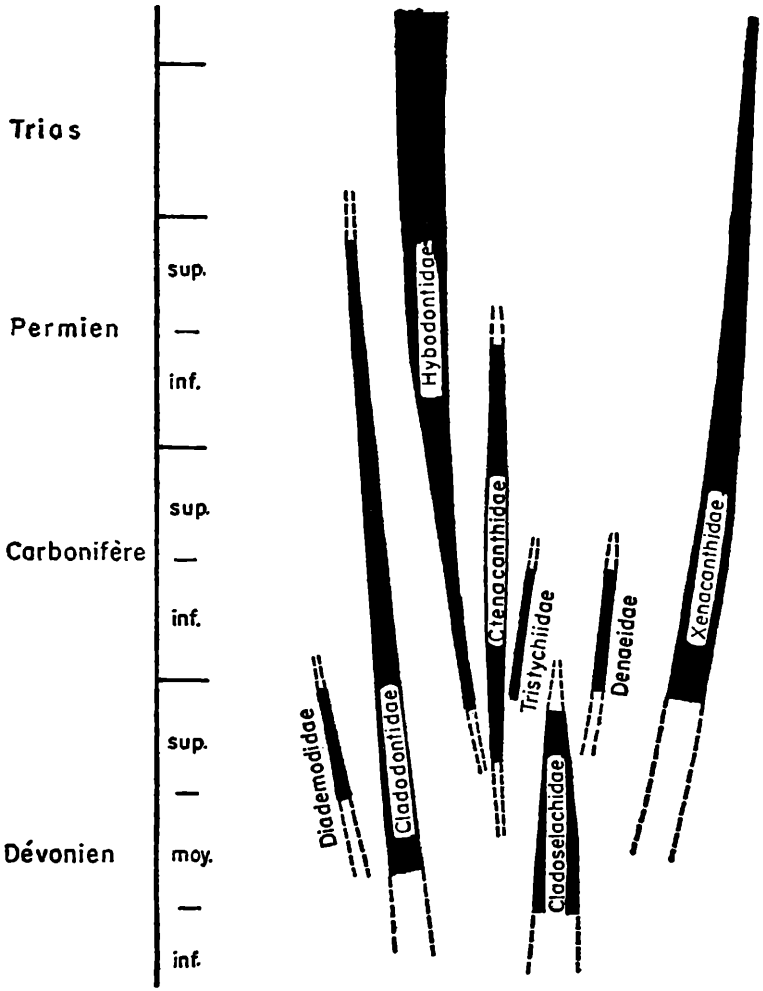


Abb. 7 Das spontane Auftreten der ältesten Chondrichthyes; nach Harris 1951.

6. Klasse Acanthodii (Stachelhaie)

Früher als normale Haie betrachtet erkennt man heute in den Acanthodii eine selbständige Klasse, die aus Heterostraci entstanden sein dürfte. Halstead (1969) nimmt an, daß die Acanthodii die Ahnen der Actinoperygier, Crossopterygier und wohl auch Dipnoer sind. Watson (1937) nahm bei den Acanthodii einen freien Hyoidbogen an und vereinigte sie mit den Placodermen als „Aphetohyoidea". Diese Gruppe muß jetzt aufgegeben werden, sie ist künstlicher Natur. Miles (1964, 1965) zeigte, daß der dorsale Teil des Hyoidbogens der Acanthodii, das Hyomandibulare, mit der Ohrkapsel gelenkt. Die Acanthodii sind also, wie auch die primitiven Knorpelfische, amphistyl.

Miles (1964, 1965) nahm als erster Verwandtschaft mit den Osteichthyes an, was aber meines Erachtens noch nicht bewiesen ist, da die Acanthodii in vieler Hinsicht schon spezialisiert sind. Doch wäre bei Annahme sprunghafter Typenneuentstehung eine Ableitung höherer Fische von den Acanthodii durchaus möglich.

7. Klasse Actinopterygii (Strahlenflosser)

DieActinopterygii, Crossopterygii und Dipnoi werden vielfach noch als Teleostomi oder Osteichthyes zusammengefaßt; doch dürfte es sich empfehlen, die drei genannten Gruppen als selbständige Klassen zu betrachten, da sie sich ganz selbständig gegenüberstehen. Erste Teleostomen hat W. Gross (1969) aus dem obersten Silur (Downton) nachgewiesen. Es handelt sich wohl um Actinopterygier. Gross stellte die dürftigen Reste aus dem Downton zur neuen Ordnung Lophosteiformes (Subklass. indet.).

Im frühenDevon stehen sich schon Actinopterygier, Dipnoer und Quastenflosser selbständig gegenüber. Ihre Trennung müßte man in das untere Silur verlegen, einen Zeitabschnitt, aus dem man aber fast noch keine Fischreste kennt, ausgenommen einige wenige, sehr fragmentär erhaltene Ostracodermen.

Die Gliederung der Actinopterygier begegnet großen Schwierigkeiten. Immer noch sind die beiden großen Gruppen der **Ganoidei** und der **Teleostei** üblich.

Die **Ganoidei** sind noch schwieriger in das System einzuordnen, als die Teleostei, was damit zusammenhängt, daß sie vorzüglich fossil bekannt sind und das fossile Material vielfach recht ungenügend bekannt ist.

A. S. Romer (1966, S. 352) hat folgende Gruppen der Ganoiden unterschieden, wobei zu bemerken ist, daß die Zahl der Ordnungen, die hier ausgeschieden werden, wesentlich zu erhöhen ist. Das System von Romer lautet:

I. Infraclassis Chondrostei (Knorpelganoiden)
1. Ordo Palaeonisciformes
Subordo Palaeoniscoidei
Subordo Platysomoidei
Subordo Tarrasioidei
Subordo Ptycholepoidei
Subordo Pholidopleuroidei
Subordo Luganoidei
Subordo Redfieldoidei
Subordo Perleidoidei
3. Ordo Polypteriformes
3. Ordo Acipenseriformes

II. Infraclassis Holostei (Knochenganoiden)
4. Ordo Semionotiformes
Subordo Semionotoidei
Subordo Lepisostoidei
5. Ordo Pycnodontiformes
6. Ordo Amiiformes
Subordo Parasemionotoidei
Subordo Amioidei
7. Ordo Aspidorhynchiformes
8. Ordo Pholidophoriformes (Halecostomi)

Die **Chondrostei** (Knorpelganoiden) enthalten verschiedene Ordnungen und Unterordnungen, deren Abgrenzung gegeneinander sehr schwierig ist. Man sehe sich den Stammbaum Abb. 11 an. W. Gross wies auf die großen Schwierigkeiten hin, die Fülle der Chondrostei-Familien auf höhere Kategorien zu verteilen.

Nach ihm sind nur selten die Wurzeln einzelner Stammeslinien klarzulegen. Bei den meisten Formen der Trias fällt die Tendenz zur Verkürzung des dorsalen Schwanzlobus auf, während die Mundbildung primitiv bleibt. Wir haben das Bild einer sehr lebhaften Radiation aus einer gattungsarmen devonischen Wurzel. Zahlreiche Äste reichen bis in die Trias, wenige darüber hinaus. Nur zwei erreichen die Gegenwart, die Acipenseriden und Polypteriden. Letztere haben eine feste Wirbelsäule mit voll verknöcher-Wirbeln. Beide genannten, in die Gegenwart reichenden Stämme sind außerordentlich verschieden, ihre Phylogenie erst ungenügend bekannt.

Die zweite große Ganoidengruppe, die **Holostei** (Knochenganoiden), setzt im Perm ein, in Jura und Unterkreide sind sie sehr formenreich. Nach Gross ist diese Gruppe polyphyletisch. Doch kann man kaum auf sie verzichten, da sie eine gewisse Entwicklungshöhe anzeigt. Die **Pycnodontoidei** sind aus den subholosteiden Bobasatraniidae hervorgegangen, sie erlöschen im Eocän.

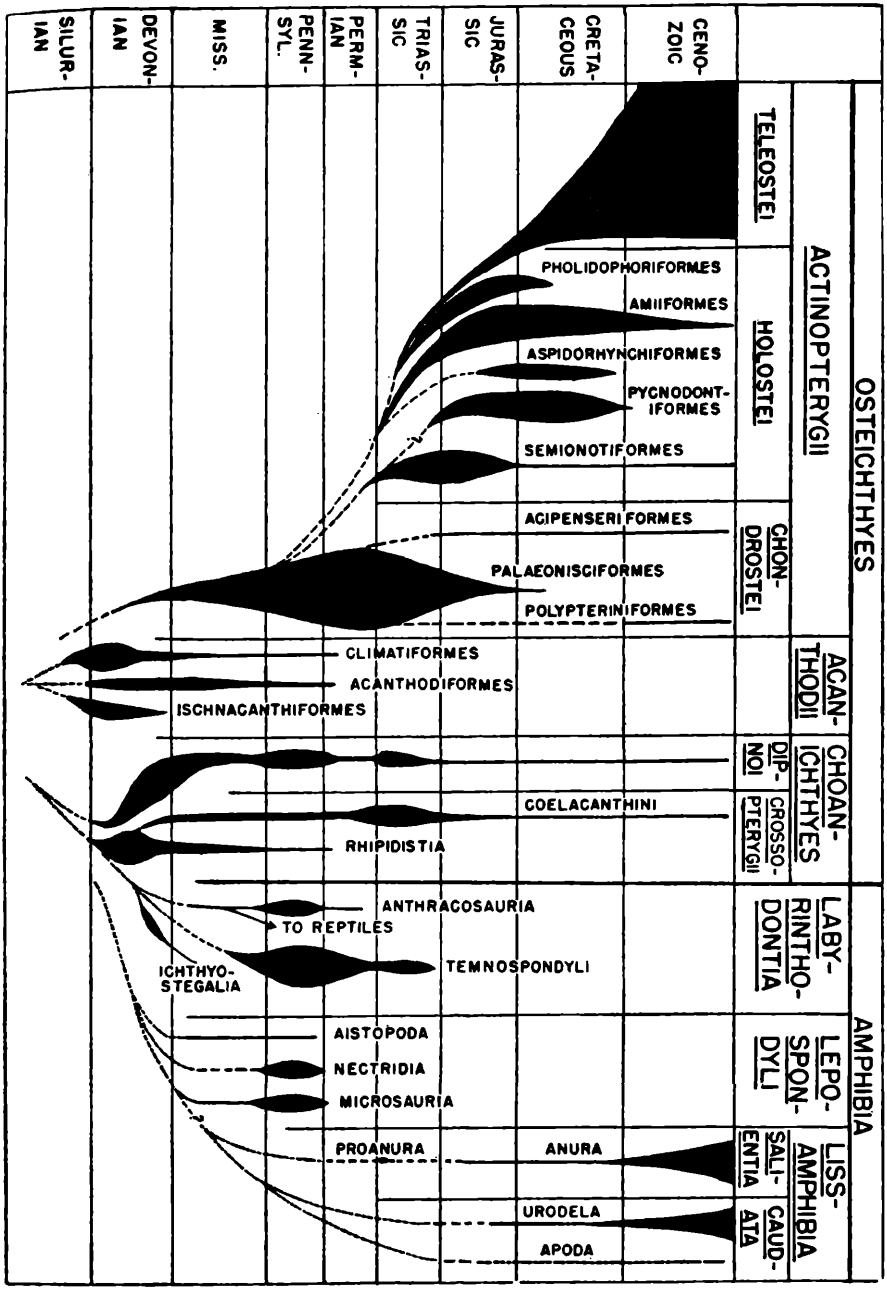


Abb. 8 Die Beziehungen der Osteichthyes untereinander, sowie zu den Amphibien; nach A. S. Romer 1966.

Die **Semionotoidei** sollen nach Gardiner (1960) aus Elonichthyiden (Palaeoniscoidei) hervorgegangen sein. Pycnodontoidei und Semionotoidei sind sehr artenarme Gruppen.

Die 3. Gruppe der Holostei, die wohl auf die subholosteiden Parasemionotidae zurückgeht, bildet zahlreiche Familien, die nach

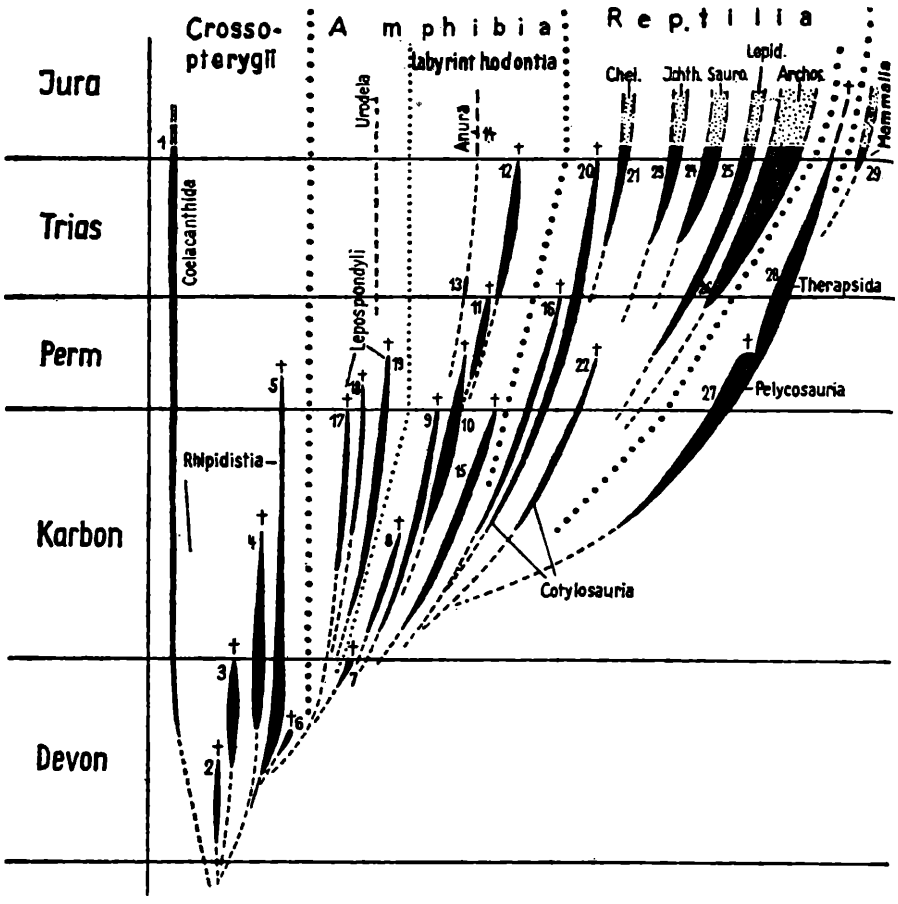


Abb. 9 Die Beziehungen der Crossopterygier, Amphibien und Reptilien zueinander, vom Devon bis Jura. Von den Reptilia sind nur die großen Gruppen dargestellt. Punktreihen trennen Klassen und Unterklassen. Die Anzahl der Arten und Gattungen ist nicht angedeutet. Die Nummern bedeuten: 1 = Coelacanthida; 2 = Porolepidae; 3 = Holoptychiidae; 4 = Rhizodontidae; 5 = Osteolepidae; 6 = *Panderichthys;* 7 = Ichthyostegidae; 8 = Otocratiidae; 9 = Loxommidae; 10 = Rhachitomi; 11 = Neorhachitomi; 12 = Stereospondyli; 13 = Protobatrachus; 14 = Anura; 15 = Embolomeri; 16 = Seymouriamorpha; 17 = Aistopodidae; 18 = Nectridia; 19 = Microsauria; 20 = Diadectomorpha; 21 = Chelonia; 22 = Captorhinomorpha; 23 = Ichthyosauria; 24 Sauropterygia; 25 = Lepidosauria; 26 = Archosauria; 27 = Pelycosauria; 28 = Therapsida; 29 = Mammalia. Nach W. Gross 1964.

Gross wohl eine Radiation der Parasemionotidae darstellen. Diese Formen bilden die **Holostei im engeren Sinne.** Sie sind nach Gross monophyletisch. Die **Amioidei** und die **Teleostei** bilden ungleiche Äste, die heute noch leben. *Amia* verkörpert mit seinen weitgehend verknöcherten, aber doch noch nicht teleosteiden Wirbeln, die erste Gruppe, die sich schon im Mesozoikum erschöpft hat. Die **Pholidophoroidei** wandelten sich rasch, aus ihnen gingen im Jura die Teleostier hervor. Sie sind schon im Lias nachgewiesen, jedoch noch nicht in der Trias, wie zuweilen angegeben wird. Im Oberjura sind schon mindestens 4 Entwicklungslinien der primitiven Teleostier bekannt.

Aus der Unterkreide kennt man 5 Familien der Teleostier, in der Oberkreide 31, im Tertiär 121 und rezent 384. Abb. 12 und 13 zeigen die Evolution der Teleostier. Romer vertritt noch die konservativere Auffassung (Abb. 12), vorwiegend in Anlehnung an W. K. Gregory. Die neuere Auffassung (Abb. 13) hält die Teleostier für eine **ausgesprochen polyphyletische Gruppe,** die bei den Pholidophoriden ihren Ausgang nehmen und über 3 oder 4 Linien zu den primitiven Salmoniden, Osteoglossomorpha und Clupeomorpha führen. Romer hält Clupeoidea und Solmonoidea für direkt miteinander verwandte Gruppen, wobei die Clupeoidea die Ahnen aller Teleostier sein sollen.

8. Klasse Crossopterygii (Quastenflosser)

Die seit dem Unterdevon bekannte Fischgruppe umfaßt zwei große Subklassen, nämlich:

1. **Coelacanthini,** zu denen die lebende *Latimeria* gehört; Choanen fehlen, auch die paläozoischen Formen haben keine Choanen, es handelt sich also nicht um die Ahnen der Vierfüßer (Jarvik).
2. **Rhipidistia,** mit Choanen, Ahnen der Tetrapoden.

Die Rhipidistia umfassen die **Osteolepiformes** und die **Porolepiformes,** letztere sollen die Ahnen der Urodelen sein, erstere die der übrigen Vierfüßer. Diese von Jarvik ausgebaute Theorie wird aber von vielen Seiten abgelehnt, insbesondere von Thomson (1962, 1964, 1967).

C. B. Cox (1967) folgte noch 1967 Jarvik darin, daß er die Lissamphibia (und Lepospondyli, als deren Ahnengruppe) von den Porolepiformes ableitete.

Den Stammbaum der Crossopterygier gibt Abb. 9 und 10 wieder. Schon im frühen Devon treten die beiden Gruppen der Coelacanthini (mit der rezenten *Latimeria*) und der Rhipidistia auf, letztere von Anfang an aufgespalten in zwei Gruppen. Es ist also eine lange Vorgeschichte anzunehmen, die weit in das Silur zurückreichen muß. Hier dürfte auch die Aufspaltung in Crossopterygier und Dipnorer erfolgt sein, aber aus der Frühgeschichte beider Klassen fehlen noch immer die Dokumente.

9. Klasse Dipnoi (Lungenfische)

Die schon im Unterdevon auftretenden Dipnoi, die man mit den Crossopterygii auch als Sarcopterygii [1]) zusammenfaßt, werden bei Romer 1966 noch als Ordnung aufgefaßt, haben aber Klassenrang. Es sind zahlreiche Familien bekannt, die Dipnorhynchidae, Dipteridae, Phaneropleuridae, Ctenodontidae, Sagenodontidae, Uronemidae, Conchopomidae, Ceratodontidae und Lepidosirenidae.

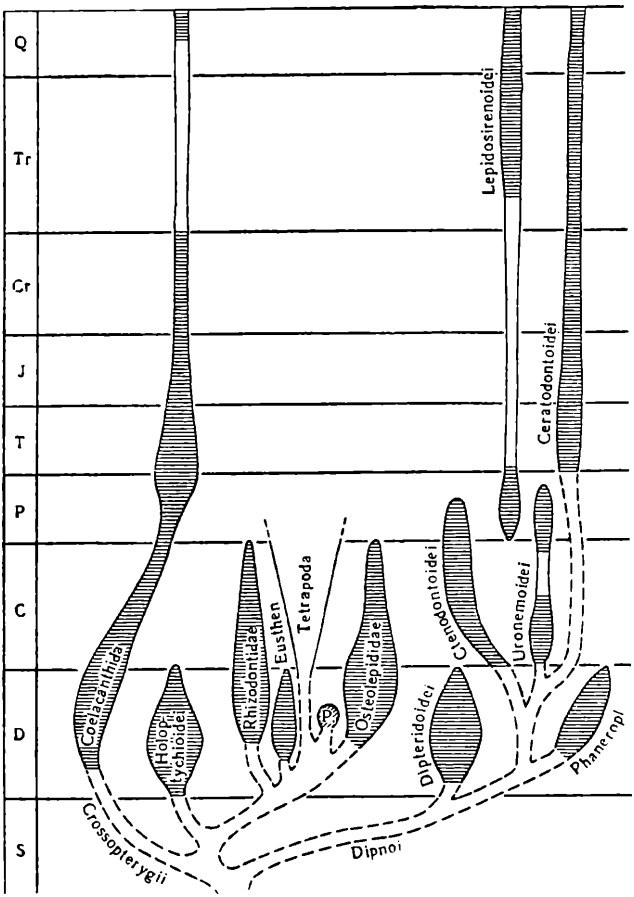
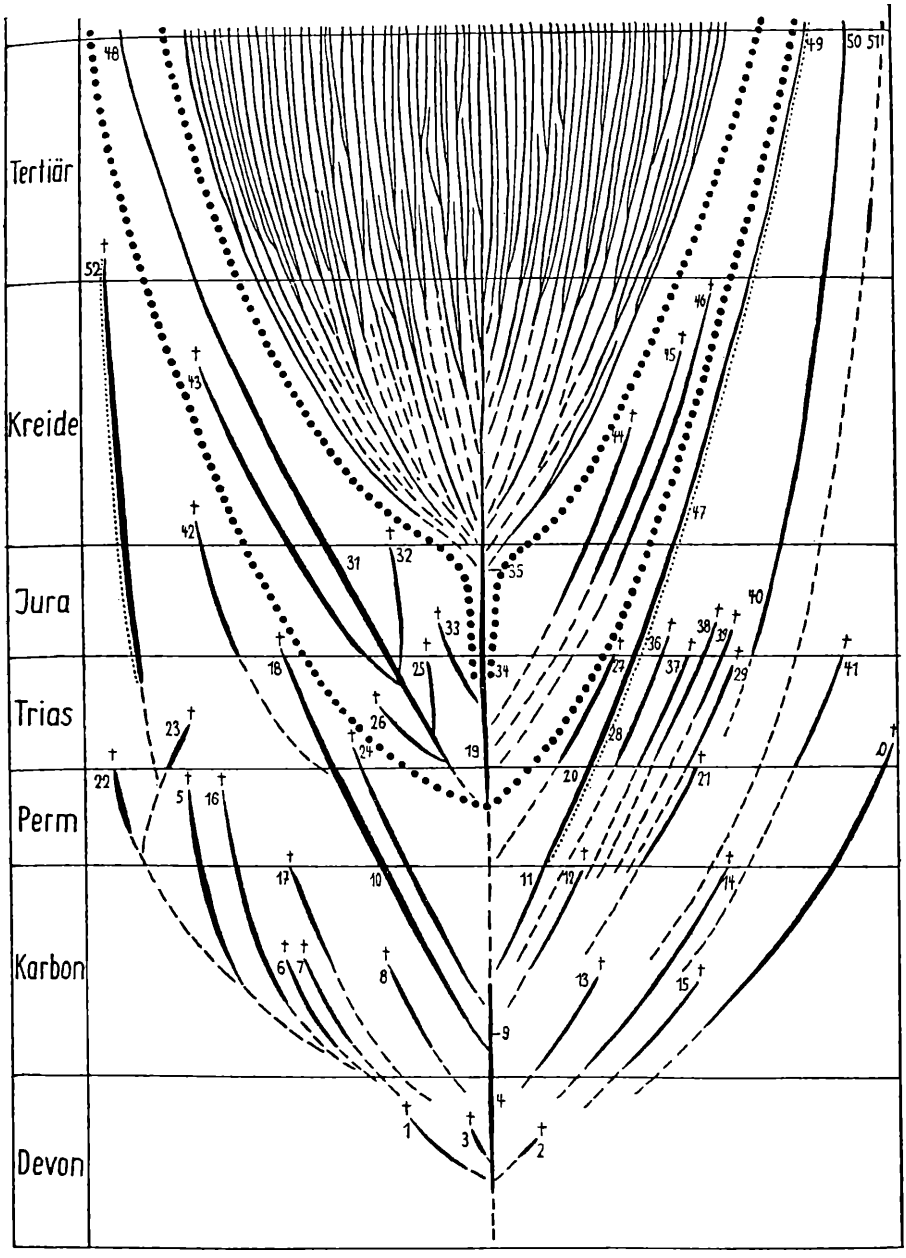


Abb. 10 Der Stammbaum der Crossopterygier und Dipnoer. Die Namen von links nach rechts lauten: Crossopterygii, Coelacanthida, Holoptychioidei, Rhizodontidae, Eusthenopteridae, Teprapoda, P = Panderichthys, Osteolepididae, Dipnoi, Dipteroidei, Ctenodontoidei, Lepidosirenoidei, Uronemoidei, Ceratodontoidei, Phaneropleuroidei. Nach Osnovy Paleontologii, Moskau 1964.

[1]) Gleich überflüssig wie diese Bezeichnung sind auch die Namen Choanata und Choanichthyes, schon deswegen, weil nur ein Teil der Crossopterygier wirklich Choanen (innere Nasenöffnungen) besitzt.



Text für Abbildung 11 siehe nächste Seite.

Die drei erstgenannten kennt man schon aus dem Devon, die 4 nächsten aus Karbon bzw. Perm, also sehr frühe Aufspaltung dieser Klasse, die ihr Entwicklungsoptimum schon im Devon erreichte (Abb. 8, 10).

Abb. 10 zeigt die Verzweigung der Klasse. In diesem Schema sind die von Romer (1966) unterschiedenen Familien als Ordnungen aufgefaßt.

G. v. Wahlert (1968) hat kürzlich die Frage nach der Bezahnung der ursprünglichen Dipnoer aufgeworfen und die Ansicht vertreten, die Zähne der Dipnoer hätten primär gefehlt und stellten Neubildungen dar, was sicher nicht zutrifft.

Eine ausgezeichnete Übersicht über die Phylogenie der Dipnoer hat Westoll (1949) gegeben.

Abb. 11 Graphische Darstellung der Phylogenie der Actinopterygii. Aus Platzgründen sind die drei Radiationen ineinander geschachtelt. Unterhalb der Punktreihe sind die Chondrostei dargestellt, zwischen den Punktreihen die Holostei s. str. und oberhalb der oberen Punktreihe die Teleostei, letztere rein schematisch ohne Berücksichtigung der Anzahl und des Zusammenhanges der Familien. Die Nummern bedeuten: 1 = Cheirolepidae; 2 = *Orvikuina;* 3 = *Stegotrachelus;* 4 = *Moythomasia;* 5 = Cheirodidae; 6 = Cryphiolepidae; 7 = Holuridae; 8 = Canobiidae; 9 = *Rhadinichthys;* 10 und 18 = Palaeoniscidae; 11 = Elonichthyidae; 12 = Phanerorhynchidae; 13 = Tarrasiidae; 14 = Carbovelidae; 15 = Styracopteridae; 16 = Platysomidae; 17 = Haplolepidae; 18 und 10 = Palaeoniscidae; 19 = Parasemionotidae; 20 = *Acenthroporus;* 21 = Urostenidae; 22 = Dorypteridae; 23 = Bobasatraniidae) 24 = Pygopteridae; 25 = Promecosomidae; 26 = *Paracentrophorus;* 27 = Perleididae; 28 = *Semionotus;* 29 = Dictyopygidae; 30 = Acrolepidae; 31 = Caturidae; 32 = Pachycormidae; 33 = Archaeomenidae; 34 = Pholidophoridae; 35 = Leptolepidae; 36 = Saurichthyidae; 37 = Pholidopleuridae; 38 = Ptycholepidae; 39 = Platysiagidae; 40 = Chondrosteidae; 41 = Cleithrolepidae; 42 = Coccolepidae; 43 = Macrosemiidae; 44 = Pleuropholidae; 45 = Oligopleuridae; 46 = Aspidorhynchidae; 47 = *Lepidotus;* 48 = *Amia;* 49 = Lepisosteidae 50 = Acipenseroidae; 51 = Polypteridae. Nach W. Gross 1964.

Literatur:

Bendix-Almgreen, S. E. The bradyodont Elasmobranchs and their affinities, a discussion. Nobel Symposium, 4, 153—170; Stockholm 1968.

Berg, L. S. : Das System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. 310 S., Berlin 1958.

Halstaed (Tarlo) L. B. The pattern of vertebrate evolution. — 209 S., 46 Abb.; Edinburgh 1969.

Klausewitz, W. Fischartige und Fische. — Handbuch Biol., 6; Konstanz 1961—64.

Kuhn, O. (Herausgeber): Handbuch der Paläoichthyologie. Unter Mitarbeit von Applegate, Bendix-Almgreen, Denison, Halstead, Terofal, Turner, u. a. A., 9 Teile; Gustav Fischer Verlag, ab 1972.

Miles, R. S. : (System der Placodermen). — Trans. roy. Soc. Edinburgh, 68 (No. 8); 1969.

Müller, A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Band Fische, Amphibien; Jena 1967.

Obrutchev, E. A. Osnovy Paleontologii, Pisces; Moskau 1964.

Patterson, C. : The phylogeny of Chimaeroids. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, 249, 101—219; 1965.

Piveteau, J. Traité de Paléontologie. Vol. 4, Pisces; Paris 1969.

Romer, A. S. Vertebrate Paleontology, 3. ed., 468 S., 443 Abb.; 1966.

Westoll, T. S. : On the evolution of the Dipnoi. — S. 121—184; 1949.

Wahlert, G. v. : Latimeria und die Geschichte der Wirbeltiere. 125 S., 63 Abb.; Stuttgart (G. Fischer) 1968.

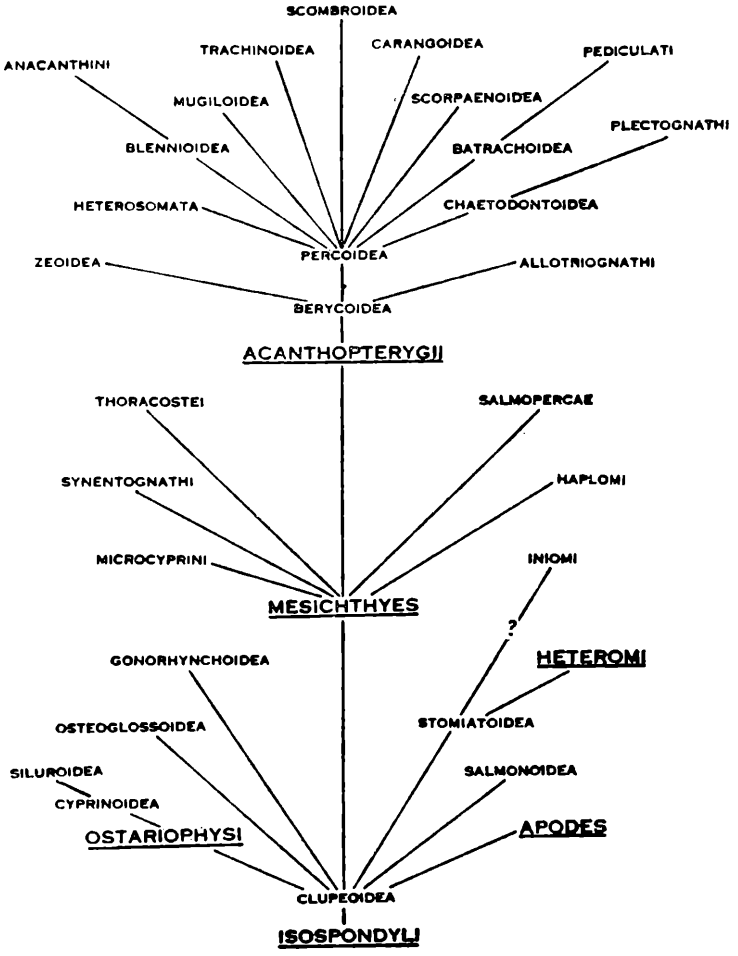
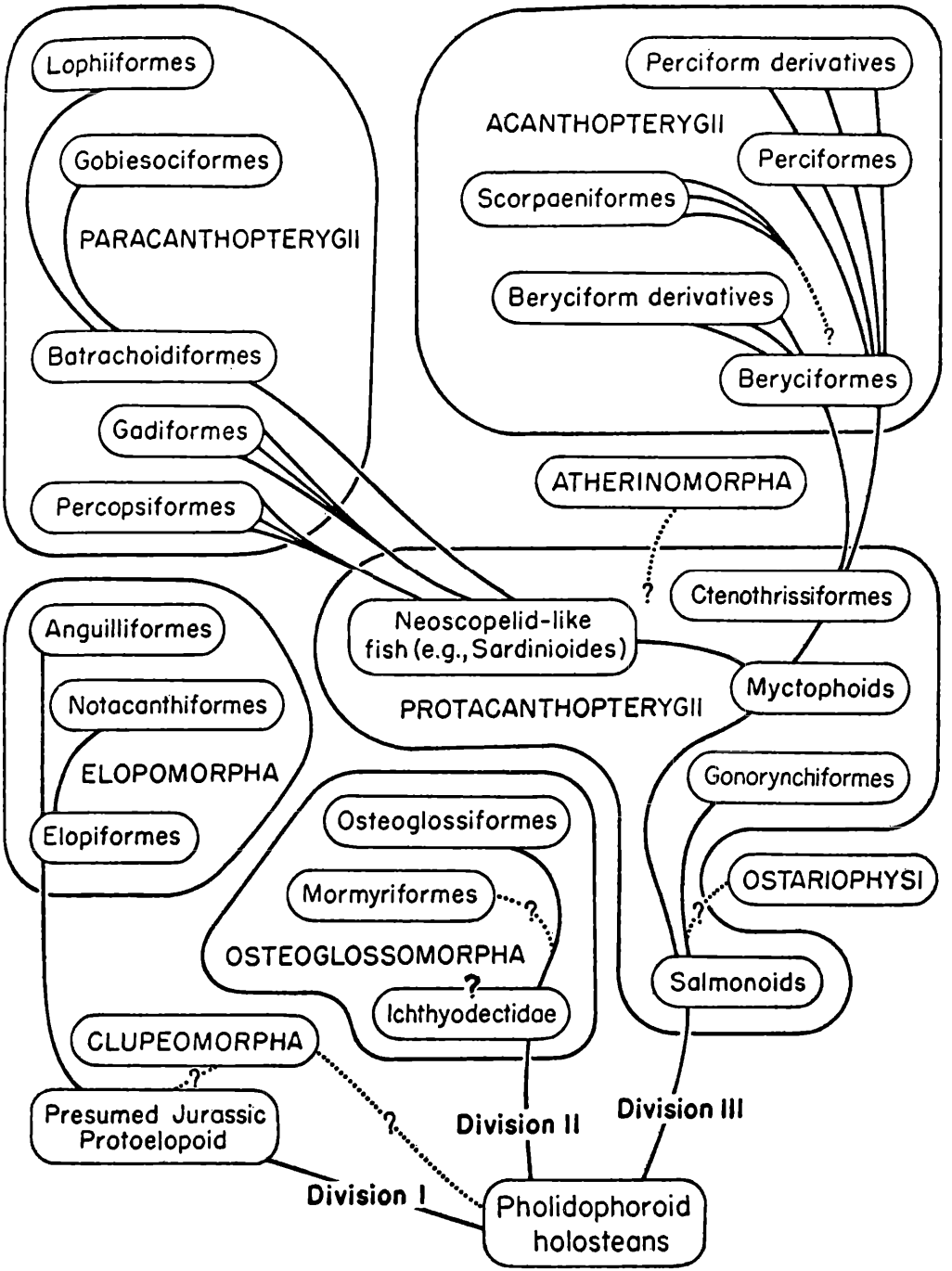


Abb. 12 Stammbaum der Teleostier. Nach A. S. Romer 1966.

Abb. 13 Die neuere Auffassung über die Phylogenie der Teleosteer von *Greenwood, Rosen, Weitzmann, Meyers* 1966. Nachweis dreier Hauptlinien (Divisones), von denen zwei auf dem Isospondylen-Niveau verblieben sind. Ostariophysi und Atherinomorpha mit noch unsicherer Anschlußstelle in Divisio III; Paracanthopterygii als noch nicht auflösbare Sammelgruppe, Acanthopterygii mit ebenso noch nicht aufgelöster Basisgruppe (Berycíformes) und herkömmlicher weiterer Untergliederung. Nach Greenwood, Rosen, Weitzmann und Myers 1966. →


Lophiiformes
Gobiesociformes
PARACANTHOPTERYGII
Batrachoidiformes
Gadiformes
Percopsiformes
Perciform derivatives
ACANTHOPTERYGII
Perciformes
Scorpaeniformes
Beryciform derivatives
Beryciformes
ATHERINOMORPHA
Ctenothrissiformes
Anguilliformes
Neoscopelid-like fish (e.g., Sardinioides)
Myctophoids
Notacanthiformes
PROTACANTHOPTERYGII
ELOPOMORPHA
Gonorynchiformes
Elopiformes
Osteoglossiformes
OSTARIOPHYSI
Mormyriformes
OSTEOGLOSSOMORPHA
Salmonoids
Ichthyodectidae
CLUPEOMORPHA
Presumed Jurassic Protoelopoid
Division II
Division III
Division I
Pholidophoroid holosteans

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der naturforschenden Gesellschaft Bamberg

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: 44

Autor(en)/Author(s): Kuhn Oskar

Artikel/Article: Die Evolution der Fischartigen und Fische 1-23