

DIE EVOLUTION DER FISCHE

von Hubert GASSNER

EINLEITUNG

Als typischen Fisch stellt man sich ein im Wasser lebendes, beschupptes, flossentragendes, mit Kiemen atmendes Wirbeltier vor. Diese einfache Darstellung läßt noch nichts erahnen über die Vielfalt und die Artenzahl der rezenten Fische. Sie stellen mit fast 30 000 Arten fast die Hälfte aller Wirbeltierarten der heutigen Zeit dar. Man findet auch als augenfälliges Beispiel für die erstaunliche Variabilität, mit Ausnahme einiger Wale, die größten (15 m) und die kleinsten (11 mm) Wirbeltiere unter den Fischen.

Die heutige Vielfalt ist durch die Anpassung an die unterschiedlichsten aquatischen Lebensräume entstanden. Der Zeitraum dieser Anpassung umfaßte rund 450 Millionen Jahre (STACHOWITSCH, 1983). Die ersten fossilen Funde, die nicht den Evertebraten zuzuordnen sind, stammen aus dem Ordovizium, 480 bis 430 Millionen Jahre vor unserer Zeit (MC KERROW, 1981).

Diese von primitiven Fischen stammenden Reste sind Zeugnis eines sehr bedeutenden evolutionären Schrittes, der es uns heute ermöglicht, eine Grobgliederung der Tierwelt in Evertebraten und Vertebraten zu machen. Die Vertebraten schufen durch das Auftreten eines neuen Bauplans die Voraussetzung für die explosive Evolution von hochentwickelten aquatischen Tieren. Letztlich hat dieser Bauplan auch dazu geführt, das Wasser zu verlassen und den Lebensraum Land zu erobern (STACHOWITSCH, 1983).

Aus mehreren Gründen sind von den primitiven fischähnlichen Vertebraten reichhaltig Fossilien vorhanden, wobei die günstigen Voraussetzungen für die Fossilisation bzw. Sedimentation im flachen Küstenbereich der Meere sowie in Lagunen und Flußmündungen war. Ein weiterer wichtiger Grund für die Menge und den Erhaltungszustand der fossilen Fischfunde ist die zum Teil starke Bepanzerung dieser ersten Arten. Hiermit liefert die fossile Lebensgeschichte der Fische ein Musterbeispiel dafür, daß voreiszeitliche Arten sich sehr wesentlich von den rezenten Arten unterscheiden. Das ist auch mit ein Beweis für die fortwährende Änderung und Evolution der Lebewesen auf unserer Erde (STACHOWITSCH, 1983).

Im folgenden werden nun hauptsächlich die morphologischen Besonderheiten der vier heute bekanntesten Großgruppen behandelt. In diesem Heft sind die drei ersten Gruppen, die Ostracodermi, die Placodermi und die Condrichthyes behandelt.

Teil 2 (in der nächsten BUFUS-Info) befaßt sich mit der vierten Gruppe, den Osteichthyes und gibt eine kurze Zusammenfassung der "Evolution der Fische".

Die Ostracodermi (Kieferlose Panzerfische)

Die erste und wohl primitivste Großgruppe der Vorfahren unserer rezenten Fische bildeten kieferlose, bepanzerte Wirbeltiere, die als Verwandte der heutigen Neunaugen und Schleimaale gedeutet werden. Im Zeitalter des Ordoviziums und des Silur waren die als Ostracodermi bezeichneten Tiere beheimatet. Sie hatten eine durchschnittliche Größe von 10 Zentimetern. Der gesamte Vorderkörper war von einem einheitlichen, abgeflachten Panzer (Kopfbrustschild) umhüllt. Mit Reihen von langen Schuppen war das bewegliche Hinterteil bedeckt. Es endete mit einer ungleichlappigen Schwanzflosse. Zur Stabilierung dienten während des Schwimmens ein oder zwei Rückenflossen. Echte paarige Flossen fehlten. Der Körper war stark abgeflacht, der kleine Mund lag an der Unterseite nahe der vorderen Kante des Kopfschildes. Die eng beisammen liegenden Augen saßen auf der Oberseite des Kopfschildes.

Für die Agnathen namensgebend ist das Fehlen jeglicher Kieferstrukturen. Bei anderen Ordnungen der Ostracodermi fand man auch eine aus mehreren Platten bestehende gepanzerte Kopfregion oder ein Schuppenkleid aus kleineren Schuppen (STACHOWITSCH, 1983).

Es wird angenommen, daß die meisten Ostracodermen Bodenbewohner waren und ihre Nahrung aus dem Schlamm der Seeböden filterten. Die Kiemen dienten sowohl als Atmungs- als auch als Nahrungsorgan. Durch die Beschränkung der Beweglichkeit ergab sich für die Ostracodermen eine kaulquappenähnliche Schwimmweise (MC KERROW, 1981), was auch letztendlich dazu führte, daß sie bereits Ende des Devons - Anfang des Karbons der Konkurrenz höherentwickelterer Formen weichen mußten. Sie wurden somit auch zur ersten ausgestorbenen Großgruppe der Wirbeltiere (STACHOWITSCH, 1983).

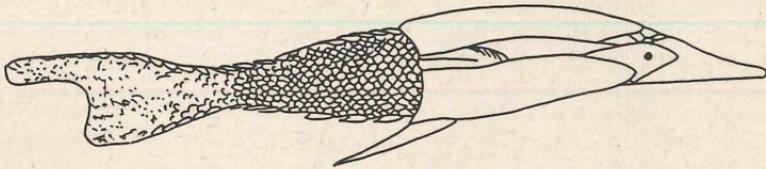


Abb. 1. *Pterapis* als typischer Vertreter der kieferlosen Panzerfische hat einen kräftig beschuppten Hinterkörper und einen kräftigen, bestachelten Kopfbrustpanzer.
Aus: STACHOWITSCH M. 1983.

Die Placodermi (Kiefertragende Panzerfische)

Die zweite Großgruppe der Wirbeltiere bilden die Gnathostomata, deren archaische Vertreter auf Grund ihrer noch stark ausgebildeten Bepanzerung als Placodermen bezeichnet werden (REMANE et al., 1986). Im Gegensatz zu den Ostracodermen besitzen die Placodermen eine Bepanzerung, bei der man je einen getrennten Kopf- und Rumpfteil unterscheidet. Sie sind gelenkig miteinander verbunden. Ein weiteres Kennzeichen ist der Besitz von ausgeprägten seitlichen Stacheln in der Schulterregion, sowie das Vorhandensein eines Ober- und

Unterkiefer. Man nimmt heute an, daß sich das Kiefer aus den Kiemenbögen entwickelte, wobei noch keine echten Zähne ausgebildet wurden. Die knorpeligen oder knöchernen Strukturen der Kiemenbögen liegen jeweils zwischen zwei Kiemenöffnungen und dienen primär zur Verstärkung des Kiemenapparats. Bei den Gnathostomata bildet das zweite Paar dieser zweiteiligen Elemente nun die Kiefer aus, wobei die eine Hälfte dem Oberkiefer (Palatoquadratum), die andere Hälfte dem Unterkiefer (Mandibular) entspricht. Bei vorhandensein einer Beflossung war diese paarig und trat aus einer kleinen Öffnung in der Bepanzerung hervor. Die nicht bepanzerte hinter Körperregion hatte ein stark entwickeltes Schuppenkleid (STACHOWITSCH, 1983; WEHNER und GEHRING, 1990).

Dieser eben beschriebene Grundbauplan wurde in Größe und Form verschiedentlich abgeändert. So war die Ordnung der Arthordia mit einem gut entwickelten Kugelgelenk ausgerüstet, welches Kopf und Rumpf verband (LEHMANN, 1977). Bei der Art *Coccosteus sp.* weisen Furchen seitlich entlang der beiden Panzelemente auf ein gut entwickeltes Seitenlinienorgan hin. In dieser Ordnung war auch das größte Tier dieser Zeit zu finden, so erreichte *Dimichtys sp.* eine Länge von 10 Metern. Eine weitere Variation war *Phyllolepis sp.*, welche im späteren Devon zu finden war. Diese abgeflachte degenerierte Brackwasserart hatte den Kopfpanzer weitgehend reduziert. Nur die mit konzentrischen Ringen ornamentierten Brustteile und der kräftige Stachel blieben erhalten. Eine wichtige und von den übrigen Placodermen abweichende Gruppe sind die Acanthodii. Diese in der Form an heute lebende Fische erinnernden Vertreter sind die ältesten Wirbeltiere. Das Devon ist die Periode ihrer maximalen Verbreitung, doch auch aus dem Silur sind sie durch Schuppen- und Stachelfunde nachgewiesen.

Diese Schuppen und Stacheln sind charakteristisch für die Acanthodier. Anstatt der bisher üblichen großen Plattenbildungen bekleiden sehr kleine, mosaikartig angeordnete rhombische Schuppen den Körper, sowie auch teilweise die Hautmembranen der Flossen. Es sind keine Hautzähne wie bei den Elasmobranchii, sondern aus einer knöchernen Basis und einer Dentinschicht bestehende Schuppen (MÜLLER, 1985). Die Stacheln waren an den vorderen Enden der oft zahlreichen Flossen angebracht und dienten auch der Verstärkung der häutigen Strukturen. Weitere fortschrittliche Merkmale sind die hier erstmals entwickelten Kiemendeckel, große Augen und teilweise bei manchen Arten echte Zähne (STACHOWITSCH, 1983). Dieser Kiemendeckel bildete sich nicht vom Zungenbeinbogen wie bei den Osteichthyes sondern vom Hinterrand der Unterkiefer aus. Von hier dehnte er sich allmählich nach rückwärts aus, um schließlich die gesamte Kiemenhöhle zu überdecken (MÜLLER, 1985).

Ein repräsentativer Vertreter der Acanthodii war die Gattung *Euthacanthus sp.* Die Acanthodier waren die letzten überlebenden placodermähnlichen Fische, die meisten starben Ende des Devon aus (STACHOWITSCH, 1983).

Die Lebensweise der Placodermen wurde durch die Bildung eines Kiefers, sowie durch die größere Beweglichkeit bestimmt. Dies ermöglichte die Erschließung neuer Nahrungsquellen und die Ausbildung räuberischer Formen, die sich von Mollusken und anderen Wirbellosen ernähren konnten (MC KERROW, 1981). Die meisten der 188 Gattungen der Placodermi starben Ende des Devon aus, einige sind noch im Karbon nachgewiesen und die in ihrer systematischen Stellung unsicheren Acanthodii treten noch im Perm auf (STACHOWITSCH, 1983; MÜLLER, 1985).

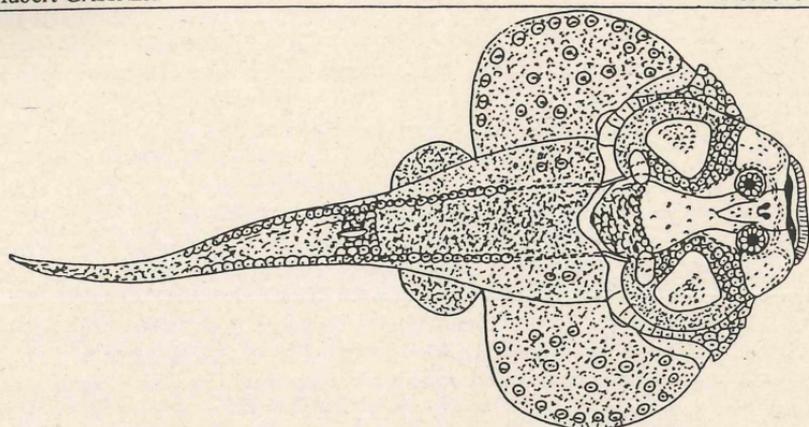


Abb. 2. Rückenansicht von *Gemuendina*, einem kiefertragenden Panzerfisch aus dem Unterdevon. Aus: STACHOWITSCH M. 1983.

Chondrichthyes (Knorpelfische)

Bei der dritten Großgruppe der Wirbeltiere handelt es sich um Fische mit knorpeligem, häufig verkalkten Endoskelett. Im Gegensatz zu den Ostracodermi und Placodermi sind die Chondrichthyes mit heute lebenden Formen vertreten. Diese rezenten Formen der Chondrichthyes sind durch 5-7 spaltförmige Kiemenöffnungen, spezielle männliche Begattungsorgane, einen Spiraldarm, ein relativ kleines Gehirn und große dotterreiche, beschalte Eier gekennzeichnet (MÜLLER, 1985; KUHN-SCHNEYDER, 1984).

Lange Zeit wurde angenommen daß das knorpelige Skelett einen primitiven Zustand darstellt und daß die Chondrichthyes eine ältere Gruppe als die Knochenfische darstellen. Fossile Überreste der Knorpelfische sind jedoch erst aus der zweiten Hälfte des Devon bekannt, Überreste der Knochenfische jedoch schon aus dem unteren Devon. Damit treten die Chondrichthyes als letzte große Fischgruppe in Erscheinung und die Haifische und ihre Verwandten sind nicht als primitiv sondern als abgeleitete Formen anzusehen. Wie bei den Panzerfischen findet auch hier eine Reduktion des Knochenskelettes statt und die Abstammung der Chondrichthyes von primitiven, knochigen, kiefertragenden Panzerfischen wird als wahrscheinlich angenommen (STACHOWITSCH, 1983).

In der Entwicklungsgeschichte der Chondrichthyes werden drei Stadien durchlaufen, die nun jeweils an Hand eines typischen Vertreters beschrieben werden. Der ab dem Oberen Devon bekannte Haifisch *Cladoseleche sp.* gilt als tyoischer Vertreter der ersten Entwicklungsstufe. Sein Körper war spindelförmig und mit einer heterozerken Schwanzflosse ausgestattet. Außerdem sind zwei Rückenflossen und paarige zu einem primitivem Typ gehörende Brust- und Bauchflossen vorhanden. Afterflosse ist keine ausgebildet und Flossenstrahlen kommen nur in der Schwanzflosse vor. Die Körperoberfläche war zum Teil mit Placoidschuppen bedeckt. Diese Gebilde, die einen ähnlichen Bau wie die Zähne haben, entstehen in den Papillen des Coriums, über die die basale Schicht der Epidermis hinweg zieht. Man unterscheidet eine Basalplatte und einen zahnförmigen Oberteil (MÜLLER, 1985). Weitere typische Merkmale waren, die relativ großen Augen und die dicht hintereinander liegenden, mehrspitzigen Zähne mit einem mittleren Hauptzahn sowie jederseits zwei oder mehrere Nebenzähne. Die große Anwuchsfläche und die damit verbundene Starrheit der Flossen, eine lange Kopfkapsel, sowie das Fehlen der Klammerorgane gelten als primitive Merkmale (HENNIG, 1983). Mit dem Unterkarbon sterben die Cladoselechier aus und werden durch die Hybodontiden ersetzt. Diese sind gut bekannt durch den mesozooischen Hai *Hybodus sp.*

Die Blüte dieses zweiten Stadiums der Haientwicklung war Ende des Paläozoikums und im Mesozoikum, erste Formen wurden schon Ende des Devons nachgewiesen. Im Vergleich zu den Cladoselachiern wurde die Kopfkapsel in Richtung der rezenten Haie verkleinert, die Kieferaufhängung blieb primitiv. Weitere Merkmale sind die geringe Anwuchsfläche der Flossen, das Auftreten einer Afterflosse und bei männlichen Tieren der Besitz von Klammerorganen.

Signifikant ist auch die Weiterentwicklung des Gebißes zu einem heterodonten Gebiß. Dies besteht bei den Hybodontiden aus spitzhöckerigen Elementen in den vorderen Zahnreihen und aus stumpfen, flachen Elementen in den hinteren Zahnreihen. Nur mehr flache, zermahlende Elemente hatten die sogenannten Pflastersteinhaie die im späten Devon erstmals auftraten (Stachowitsch, 1983).

Durch einen Faunenwechsel in den Meeren ist das Ende des Paläozoikums gekennzeichnet. Es sterben viele artenreiche marine Gruppen aus, darunter die Trilobiten, einige Gruppen der gestielten Echinoidea, die Foraminiferen, die Brachiopoden und die Crinoiden (MC KERROW, 1981).

Mit diesem Aussterben Hand in Hand ging das Ende der spezialisierten Haie dieser Zeit. Hiermit wurde das dritte Stadium der Haievolution erreicht (Stachowitsch, 1983). Diese Formen erreichten eine große Variation, vom torpedoförmigen Räuber über riesige Planktonfresser bis hin zu den Sägefischen und Rochen. So war der Körper von *Carcharodon*, aus der Familie der Blauhaie gestreckt und spindelförmig. Seine Zähne waren bis 15 cm lang, dreieckig, vorne flach und die Seitenränder gezähnt. Außerdem waren keine Nebenzähne vorhanden. Der größte bekannte Fisch, *Carcharodon megalodon* aus dem Miozän mit einer maximalen Länge von 25 m gehört auch zu dieser Familie.

Besonders auffallend ist das schwertförmig verlängerte Rostrum des Sägefisches der Gattung *Pristis*. Auf diesem Rostrum sitzen beiderseits in einer Reihe, dolchartig zugespitzte Zähne, die als besonders vergrößerte Hautzähne betrachtet werden müssen. Scheibenförmig abgeflacht oder rhombisch ist der Körper der Rochen, mit Brustflossen die sich von der Schnauze bis zu den Bauchflossen erstrecken. Man nimmt an, daß sich diese Formen von den anpassungsfähigen omnivoren Hybodontiden entwickelten. Die zirka 500 rezenten Arten stellen den letzten Rest der einst so dominierenden Fischgruppe dar (MÜLLER, 1985; STACHOWITSCH, 1983).

(Fortsetzung folgt demnächst)

LITERATUR

BÖGL H.: Geologie in Stichworten. 4. Aufl. Verl. F. Hirt. 191 Seiten. 1986.

HENNING W.: Stammesgeschichte der Chordaten. 1. Aufl. Paul Parey Verl. Hamburg, Berlin, 1983.

KUHN-SCHNEIDER E. und H. RIEBER: Paläozoologie. G. Thieme Verl. Stuttgart, 1984.

LEHMANN U.: Paläontologisches Wörterbuch. 2. Aufl. Verl. F. Enke. 440 Seiten. 1977.

MC KERROW W. S.: Paläoökologie. 3. Aufl. Kosmos Franck'sche Verlagsbuchhandlung. 248 Seiten. Stuttgart, 1981.

MÜLLER H. A.: Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Vertebraten, Teil 1, Fische-Amphibien. 2. Aufl. Verl. G. Fischer. 655 Seiten. Jena, 1985.

REMANE A., V. STORCH und U. WELSCH: Systematische Zoologie. 3. Aufl. Verl. G. Fischer. Stuttgart, 1986

STACHOWITSCH M.: Das Devon - Zeitalter der Fische. In: Fischerei einst und jetzt (Hrsg.: Amt der Niederöst. Landesregierung, Abt. III/2). Wien, 1983.

WEHNER R. und W. GEHRING: Zoologie. 22. Aufl. G. Thieme Verl. 816 Seiten. Stuttgart,

Zeit- alter	Periode	Jahre in Mill.	Tierwelt	Relative Zeitspannen	
KANOZOIKUM Erdneuzeit	QUARTÄR	2-3	Zeitalter Erscheinen d. Menschen der Säugetiere	KANOZOIKUM	
	TERTIÄR	3-65		MESOZOIKUM	
MESOZOIKUM Erdmittelalter	KREIDE	65-135	Zeitalter der Reptilien	PALÄOZOIKUM	
	JURA	135-195			
	TRIAS	195-225			
PALÄOZOIKUM Erdaltertum	PERM	225-270	Zeitalter der Amphibien	PRÄKAMBRIUM	
	KARBON	270-340			
	DEVON	340-390	Zeitalter der Fische		
	SILUR	390-430			
	ORDOVIZIUM	430-480			Erste 'Fische' (Kieferlose)
	KAMBRIUM	480-570			
	PRÄKAMBRIUM	über 570			

Abb. 3. Aus: STACHOWITSCH M. 1983.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bufus-Info - Mitteilungsblatt der Biologischen Unterwasserforschungsgruppe der Universität Salzburg](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Gassner Hubert

Artikel/Article: [Die Evolution der Fische 25-30](#)