

## Zeitliche und räumliche Verbreitung und Stammesgeschichte der fossilen Fische.

Von **Max Schlosser.**

Vorgelegt von R. v. Hertwig in der Sitzung am 5. Mai 1917.

Die Fische sind zwar an sich als Wasserbewohner für die Überlieferung in fossilem Zustand überaus geeignet, aber gleichwohl weist ihre Geschichte doch manche Lücken auf, wenn auch lange nicht mehr so viele wie zu jener Zeit, als das berühmte grundlegende Agassizsche Werk erschien. Heutzutage würde höchstwahrscheinlich selbst dieser Forscher ernstliche Bedenken tragen, die geologische Verbreitung der Fische als Beweis für die Richtigkeit der Kataklysmentheorie anzuführen, denn inzwischen wurden nicht wenige neue Fundstellen von fossilen Überresten entdeckt, wodurch das Bild von der Verbreitung und dem Erscheinen der verschiedenen Fischtypen beträchtliche Veränderungen erfuhr. Namentlich ergab sich ein viel inniger Zusammenhang zwischen den Formen der Trias, des Jura und der unteren Kreide, sowie zwischen jenen der oberen Kreide und des Tertiärs, als aus den zur Zeit von Agassiz bekannten Fischtypen zu entnehmen war. Wir werden das im folgenden ersehen.

Was den Erhaltungszustand der fossilen Fische anlangt, so finden sich vollständige Skelette oft in großer Menge in tonigen, mergeligen und kalkigen Schiefergesteinen, die als feiner Schlamm in marinen, brackischen oder limnischen Gewässern zum Absatz gelangten. Auch manche feinkörnige Sandsteine schließen viele und wohlerhaltene Fischreste ein,

deren Knochen sich noch in natürlichem Zusammenhang befinden. Dagegen treffen wir in Gesteinen von größerem Korn sowie in solchen, welche in bewegterem Wasser oder in der Tiefsee abgelagert wurden, nur einzelne Zähne, Schuppen, Hautschilder, Wirbel, Schädel- und Flossenteile und Otolithen. In vielen Schichten fehlen Fischreste fast vollständig, so daß die an fossilen Fischen reichen Ablagerungen oft durch mehr oder weniger sterile voneinander getrennt sind, was sich jedoch meistens aus der verschiedenen Art der Entstehung dieser Sedimente erklären läßt, denn nur bei direkter Aufeinanderfolge von feinkörnigen, der Überlieferung günstigen Schichten können wir auch eine lückenlose Folge der auseinander hervorgegangenen Fischfaunen erwarten, soweit es sich wenigstens um Skelette handelt.

Die ältesten Spuren von Fischen kennt man aus dem *unter-silurischen* Kalkstein von Cañon City in Colorado, allein diese Schuppen und Hautplatten lassen sich nicht näher bestimmen, wenn schon ihre Zugehörigkeit zu Placodermen ziemlich wahrscheinlich ist. In Europa erscheinen die ältesten Fische in Schottland im *obersilurischen* Bonebed und im Sandstein von Larnakshire, ferner im dolomitischen Kalk der Insel Oesel und in sandigen Schiefen von Galizien und Podolien, in Nordamerika finden sich Fische im Onodagasandstein von Pennsylvanien. Die bestimmbaren Formen verteilen sich auf Anaspida-Birkeniden —, Heterostraci — Coelolepiden und Pteraspiden — und Osteostraci — Cephalaspiden und Tremataspiden. Die Elasmobranchier haben einen sicheren Respräsentanten in Onchus.

Im *Devon* entfalten die Fische schon einen ziemlichen Formenreichtum, auch sind sie häufig sehr gut erhalten, namentlich im Oldred Sandstein von Großbritannien und in weichen Gesteinen der russischen Ostseeprovinzen, sowie in manchen Ablagerungen von Nordamerika. Auch in Böhmen, Belgien, Westfalen, Nassau und in der Eifel kommen vereinzelt Fischreste vor, eine größere Ausbeute namentlich von Arthrodira lieferte die Lokalität Wildungen bei Kassel. Noch reicher an solchen

und noch dazu teilweise riesigen Formen — *Dinichthys*, *Megalichthys*, *Diplognathus* — ist das Mittel- und Oberdevon von Ohio, Jowa, Wisconsin und New York.

Die Fischfauna des Devon besteht aus *Heterostraci*, *Gemündeniden*, *Pteraspiden* und *Drepanaspiden*, — *Osteostraci* — *Cephalaspiden* —, *Antiarchi* — *Asterolepiden* —, *Dipnoern* — *Dipteriden* und *Phaneropleuriden* —, *Arthrodiren* — *Coccosteiden*, *Mylostomatiden* und *Ptyctodontiden* — und *Crossopterygiern* — *Holoptychiiden*, *Rhizodontiden* und *Osteolepiden*. Dazu kommt noch ein bereits sehr hoch entwickelter Typus, nämlich die zu den *Palaeonisciden* gehörige Gattung *Cheirolepis*. Die später so formenreichen *Elasmobranchier* sind nur durch *Acanthodier* vertreten. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß die schon im Silur existierenden Familien nicht über das Unterdevon hinaufreichen.

Die Fische des *Karbon* stammen teils aus dem marinen Kohlenkalk, teils aus Schiefen und Sandsteinen der produktiven Steinkohlenformation. Von der devonischen Fischfauna unterscheidet sich die karbonische vor allem einerseits durch das Verschwinden der *Heterostraci*, der *Osteostraci*, der *Antiarchi* und der *Arthrodiren*, andererseits durch den Reichtum an *Elasmobranchiern*, von denen freilich fast nur Zähne beziehungsweise *Kauplatten* und *Flossenstacheln* vorhanden sind. Die hierher gehörigen *Cochliodontiden*, *Psammodontiden* und *Petalodontiden* sind fast ganz auf das Karbon und zwar auf den marinen Kohlenkalk beschränkt. Das gleiche gilt auch von den *Edestiden*. Neben ihnen treten auch schon *Cestracioniden* — *Campodus* — und *Hybodontiden* — *Orodus* und *Ctenacanthus* — auf. Die *Acanthodier* dauern noch fort, die *Pleuracanthiden* und *Cladodontiden* beginnen. Neben den *Elasmobranchiern* spielen die *Crossopterygier* — *Rhizodontiden* — eine nicht ganz unwichtige Rolle, auch treten schon *Coelacanthiden* auf. Die etwas rätselhaften *Ctenodontiden* haben ebenfalls Repräsentanten aufzuweisen und die heterozerken *Ganoiden* — *Palaeonisciden* und

Platysomiden sind schon durch eine nicht ganz unbeträchtliche Anzahl von Gattungen vertreten und zwar stammen sie fast ausschließlich aus Ablagerungen der produktiven Kohlenformation, was übrigens auch für die *Crossopterygier* gilt.

Die Fische des *Perm* schließen sich enger an jene des Karbon an. Sie finden sich im Rotliegenden des Saarbeckens, in Böhmen, Sachsen, Schlesien und Frankreich, sowie im Magnesian Limestone von England. Reich an Individuen ist auch der Kupferschiefer von Hessen und Thüringen. Auch das Perm von Texas und Neumexiko hat einige fossile Formen geliefert. Weitaus am zahlreichsten, namentlich an Individuen sind die *Heterocerken* — *Palaeonisciden* und *Platysomiden*, daneben kommen auch ein Paar *Crossopterygier* — je ein *Coelacanthide* und ein *Ctenodontide* vor. Im Vergleich zur karbonischen Fischfauna ist die permische arm an *Elasmo-brachiern*, denn man kennt von *Hybodontiden*, *Cochliodontiden* und *Petalodontiden* nur je eine Gattung, *Wodnika*, bzw. *Menaspis* und *Janassa*. Von den rätselhaften *Edestiden* hat sich noch ein Vertreter — *Helicoprion* — erhalten. Um so häufiger sind dafür die *Pleuracanthiden* und *Acanthodiden*, die hier den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen und am Ende des Perm vollständig erlöschen.

Die schroffe Unterbrechung der Entwicklung, welche sich bei den meisten Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches am Schluß des paläozoischen Zeitalters geltend macht und offenbar auf den gewaltigen Veränderungen beruht, welche damals sowohl in der Verteilung von Wasser und Land als auch in den klimatischen Verhältnissen stattfanden, finden wir auch beim Vergleich der permischen Fischfauna mit jener der Trias. Die ältesten Ablagerungen der *Trias*, der Buntsandstein, ist als mehr oder weniger terrestrische Bildung so gut wie völlig steril an Fischen, erst mit der Bildung des marinen Muschelkalks begannen auch wieder günstigere Verhältnisse für die Überlieferung von fossilen Fischresten. Der Unterschied zwischen der paläozoischen und der triadischen Fischfauna äußert sich in erster Linie in dem Fehlen der zahlreichen stark speziali-

sierten Elasmobranchier, welche natürlich am wenigsten geeignet waren, sich neuen Verhältnissen anzupassen. Nur Vertreter der Hybodontiden scheinen jene tiefgreifenden Änderungen des Klimas und der Erdoberfläche überdauert zu haben. Sie spielen als *Hybodus* und *Acrodus* im Muschelkalk und Keuper eine nicht unwichtige Rolle und sind vielleicht der Ausgangspunkt aller späteren Elasmobranchier, was sich aber wohl nie wird entscheiden lassen, da leider in der Trias stets nur isolierte Zähne und Flossenstacheln vorkommen. Von Dipnoern finden wir in der Trias die Gattungen *Ceratodus*, von Crossopterygiern die Gattungen *Coelacanthus* und *Graphiurus*. Man kennt allerdings nur äußerst wenige Skelette dieser Fische, dafür sind aber wenigstens die als *Ceratodus* beschriebenen Zähne in der Lettenkohle keineswegs selten.

Weitaus die Mehrzahl aller aus der *Trias* beschriebenen Fische gehören zu den durch ihre glänzenden massiven Schmelzschuppen ausgezeichneten Ganoiden. Sie verteilen sich auf die Familien der Pycnodontiden, Palaeonisciden, Catopteriden, Stylodontiden, Sphaerodontiden, Pholidophoriden und Caturiden, neben welchen die langgestreckten und scheinbar schuppenlosen oder doch nur teilweise beschuppten Belonorhynchiden wegen der relativen Häufigkeit ihrer sehr charakteristischen Zähne — *Saurichthys* — besonderes Interesse verdienen. Der Zusammenhang mit den permischen Ganoiden ist ein ziemlich inniger, denn einige dieser Familien reichen so gut wie unverändert aus dem Paläozoikum in die Trias herauf — Palaeonisciden, Catopteriden — und die übrigen lassen sich ziemlich ungezwungen teils von diesen, teils — Pycnodontiden — von den ebenfalls permischen Platysomiden ableiten. Dagegen ist die Herkunft der Belonorhynchiden vorläufig noch nicht zu ermitteln. Die Hauptfundplätze von triadischen Fischen, wenigstens von Habitus-exemplaren, sind der schwarze plattige Muschelkalk von Perledo am Comersee und ähnliche etwas jüngere Schiefer von Raibl in Kärnten, die Asphalt-schiefer von Seefeld und anderen Orten in den bayrisch-tiroler Alpen und der obere Hauptdolomit von

Adnet bei Salzburg. Auch der Keupersandstein von Schwaben, Thüringen und Franken, sowie die Sandsteine der Karroformation in Südafrika, die Hawkesburyschichten von Neu Südwales und die schwarzen Schiefer von Connecticut schließen wohlerhaltene Skelette von Fischen ein.

Die Fischfauna des *Lias* oder schwarzen Juras bildet die direkte Fortsetzung und Weiterentwicklung der triadischen. Von den zahlreichen durch Agassiz und Egerton beschriebenen Arten stammt etwa die Hälfte aus dem unteren Lias von Lyme Regis in Dorset, der mittlere Lias ist, weil eine Ablagerung in größerer Meerestiefe arm an Fischen, dafür lieferten die Posidonomyenschiefer und Stinkkalke des oberen Lias in Franken und vor allem in Württemberg, sowie gleichaltrige Schichten von Werther bei Halle, in England und in den französischen Departementen Calvados, Yonne und Côte d'Or wieder eine stattliche Anzahl von Arten.

Die schon in der Trias sehr häufigen Hybodontiden sind auch im Lias nicht selten und sogar manchmal als vollständige Habitusexemplare überliefert. Zu ihnen gesellt sich jetzt ein neuer Typus der Elasmobranchier, der älteste Lamnide, von dem man freilich nur die spitzen schlanken, früher Sphenodus, jetzt Orthacodus genannten Zähne kennt, und, was fast noch wichtiger ist, die ersten sicheren Repräsentanten der Holocephalen. Die Coelacanthinen sind im Lias mindestens eben so selten wie in der Trias, und *Ceratodus* scheint bisher überhaupt noch nicht beobachtet worden zu sein. Belonorrhynchiden kennt man aus dem Lias von England und Württemberg. Bemerkenswert erscheint die Anwesenheit eines Chondrostiers. Die Hauptmasse der liasischen Fische gehört zu den Stylodontiden, Sphaerodontiden und Pholidophoriden, die Pycnodontiden haben einen Vertreter in der Gattung *Mesodon*, die auch schon in der oberen Trias vorkommt. Die Amioidei weisen in den Pachycormiden stattliche Vertreter auf und die bereits in der oberen Trias auftretenden Caturiden entfalten jetzt einen ziemlichen Formenreichtum. Als das wichtigste Ereignis für die allmäh-

lich beginnende Modernisierung der Fischfauna erscheint jedoch das erstmalige Auftreten eines Teleostiers — der *Leptolepis* ähnlichen Gattung *Lycoptera*. —

Der *Dogger* oder braune Jura war wegen seiner oolithischen und daher wohl in stark bewegtem Wasser abgelagerten Gesteinsschichten der Überlieferung von fossilen Fischen wenig günstig. Unsere Kenntnis der damaligen Fischfauna gründet sich daher nur auf isolierte Zähne, Flossenstacheln, Schuppen und Knochen. Die im *Dogger* nachweisbaren Gattungen sind entweder solche, die wir bereits im Lias gefunden haben, oder sie begegnen uns wieder im weißen Jura oder *Malm*. Hier treffen wir nun außerordentliche günstige Erhaltungsbedingungen in den plattigen Kalkschiefern von Solnhofen, Eichstätt und Kelheim in Bayern und in gleichzeitigen, sehr ähnlichen Ablagerungen von Nusplingen in Württemberg und von Cerin im Departement Ain. Eine Fülle von prachtvoll erhaltenen Elasmobranchiern, Ganoiden und einigen Teleostiern stammen von diesen Fundorten. Im Korallenkalk von Kelheim und Schnaitheim, im Kimmeridgee und Portlandkalk von Solothurn, Neufchatel, Hannover und Boulogne sur mer und in den Purbeckschichten von England sind uns trefflich erhaltene Gebisse und Zähne, Stacheln und Schuppen überliefert worden, in den genannten Ablagerungen von Hannover und England auch einige mehr oder weniger vollständige Skelette. Was die Zusammensetzung dieser Fauna betrifft, so zeichnet sie sich vor allem durch den großen Formenreichtum an Elasmobranchiern aus. Von mehreren Typen der Haie und Rochen kennt man vollständige Skelette. Zu den bisher vorhandenen Lamniden und Hybodontiden gesellen sich jetzt auch sichere Repräsentanten der Notidaniden, Scylliden und Cestracioniden, sowie der Squatiniden und Rhinorajiden, und die Hybodontiden selbst bereichern sich um einen neuen Typus, *Asteracanthus*, der allerdings schon im *Dogger* angedeutet ist, was auch für die Notidaniden gilt. Die Holocephalen sind hier viel vollständiger erhalten und auch häufiger als in jeder anderen Ablagerung, dagegen sind die primi-

tiven heterocerken Ganoiden, die Palaeonisciden bis auf eine einzige Gattung *Coccolepis* erloschen. Unter den Crossopterygiern erreichen die Coelacanthinen in Bezug auf Mannigfaltigkeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die wichtigste Rolle unter den jurassischen Fischen spielen jedoch die Pycnodontiden, Sphaerodontiden, Macrosemiiden, Pholidophoriden, Aspidorhynchiden, Pachycormiden, Caturiden und Leptolepiden. Die Oligopleuriden und Megaluriden treten im oberen Jura zum erstenmale auf.

Die Fischfauna des *Wealden* enthält sowohl in Belgien als auch in England und Hannover nur solche Familien und Gattungen, welche uns auch im oberen Jura begegnen und bedarf daher keiner eingehenderen Besprechung. Es soll jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß unter den Pycnodonten bereits ein etwas vorgeschrittener Typus — *Coelodus* — erscheint. Im ganzen ist die Fauna des *Wealden* arm an Formen.

In der *Kreidezeit* macht sich eine entschiedene Umgestaltung der Fischfauna insoferne geltend, als die bisher vorherrschenden Ganoiden immer mehr von Teleostiern verdrängt werden. Dieser Wechsel ist in der mittleren und oberen Kreide fast vollständig beendet, dagegen haben sich in der unteren noch ziemlich viele Ganoidtypen aus der Jurazeit erhalten. Dadurch zerfällt die Fischfauna der Kreide in zwei scheinbar scharf geschiedene Abteilungen, von denen zur älteren die Fische aus den schiefrigen Kalkablagerungen von Pietraraja, Castellamare und Torre d'Orlando im Neapolitanischen, von Comen in Istrien, Crespano in Venetien, von der Insel Lesina, aus den schwarzen pyritischen Kalken von Grodischt in den Karpathen, aus den Neokomschiefern von Voirons bei Genf und aus ähnlichen plattigen Kalken in Mexiko gehören. Im ganzen ist die Fischfauna der unteren Kreide nicht sehr formenreich, so daß wir wohl nicht im Stande sind, uns ein vollständiges Bild von ihrer wirklichen Zusammensetzung zu machen, denn nur in Voirons, Lesina und in Comen findet sich eine größere Anzahl von Formen, die meisten Lokalitäten liefern nur einige wenige Gattungen und Arten, unter welchen Pyc-

nodontiden, Aspidorhynchiden und Leptolepiden vorherrschen, während Oligopleuriden, Macrosemiiden und Megaluriden, sowie Lamniden stets weit seltener sind.

Das Vorkommen von Clupeiden, Chirocentriden, Elopiden, Enchodontiden und sogar von Carangiden — *Aipichthys* — zeigt uns jedoch, daß die Teleostier damals schon ziemlich weit differenziert waren. Wir kennen Fische eigentlich fast nur aus anormalen Ablagerungen der damaligen Zeit, die typischen Neokomschichten sind vorwiegend Absätze in tieferem oder in bewegterem Wasser, und waren daher der Überlieferung von Fischen wenig günstig, was sich schon in der Seltenheit von Elasmobranchiern äußert, von welchen nur *Notidanus*, *Orthacodus* und *Asteracanthus* etwas häufiger auftreten.

Einen auffallenden Gegensatz hiezu bilden die Ablagerungen der *oberen Kreide*, die sich schon vom Cenoman an gerade durch die Häufigkeit von Elasmobranchier-Zähnen auszeichnen und hierin lediglich von einigen Tertiärablagerungen übertroffen werden. Die Elasmobranchier der jüngeren Kreide verteilen sich hauptsächlich auf Ptychodontiden und Lamniden. Die ersteren reichen nicht mehr in das Tertiär hinauf, dagegen sind die Lamniden schon durch eine Anzahl noch lebender Gattungen vertreten. Neben diesen beiden Familien enthalten die jüngeren Kreideschichten auch Spinaciden und Scylliden, seltener sind Notidaniden und Cestracioniden, letztere nur durch die *Hybodus* ähnlichen Zähne von *Synechodus* repräsentiert. Von Squatiniden kennt man ganze Individuen vom Libanon und aus Westfalen, die erstere Lokalität hat außerdem auch *Pristiden* und *Rhinorajiden* geliefert. *Holocephalen* kommen stets nur als Seltenheiten vor. Bemerkenswert erscheint dagegen die Häufigkeit von *Kaupplatten* eines *Dipnoers* — *Ceratodus* — im Cenoman von Beharieh in der lybischen Wüste, mit denen auch die als *Gigantichthys* beschriebenen *Pristiden*-Zähne vergesellschaftet sind.

Die *Coelacanthiden* sind in der oberen Kreide durch die Gattung *Macropoma* vertreten, von der man außer *Habitus-*

exemplaren auch die Koprolithen kennt. Unter den Ganoiden herrschen die Pycnodontiden bei weitem vor, Zähne von *Coelodus* und *Pycnodus* fehlen wohl in keiner Ablagerung der oberen Kreide. Dagegen gehören die Schuppen eines großen *Lepidotus* zu den Seltenheiten. Die Macrosemiiden haben in *Petalopteryx*, die Oligopleuriden in *Spathiurus* und die Aspidorhynchiden in *Belonostomus* noch sichere Vertreter aufzuweisen. Die Megaluriden sind durch die noch lebende Gattung *Amia* repräsentiert. Ziemlich häufig finden sich endlich in der Kreide von England und Kansas Zähne, Schädelknochen, sowie die riesigen Flossen von *Protosphyraena*, während sicher dazu gehörige Wirbel bis jetzt nicht bekannt sind. Es erscheint daher die Vermutung, daß diese Gattung von den gleichfalls praktisch wirbellosen *Pachycormiden* des Jura abstamme, sehr wohl begründet. Die überwiegende Mehrzahl der jüngeren Kreidefische gehört jedoch zu den Teleostiern und unter ihnen spielen wieder die Clupeiden, Albuliden, Chirocentriden, Elopiden, Dercetiden, Enchodontiden, Saurodontiden, Ichthyodectiden, Scopeliden, Beryciden und Chirotrichiden die wichtigste Rolle, von denen aber nur die Albuliden, Dercetiden, Scopeliden und Beryciden wirklich neue Elemente der Fauna darstellen, während die übrigen sowie die Ctenothrissiden schon in der älteren Kreidezeit gelebt haben oder sich doch ungezwungen von Formen der älteren Kreide ableiten lassen. Bemerkenswert erscheint die hochgradige Spezialisierung der auf die Kreide beschränkten Dercetiden, Plethodiden, Enchodontiden und Ichthyodectiden im Gegensatz zu dem konservativen Verhalten der noch jetzt lebenden Clupeiden. Nicht unwichtig ist auch das freilich nur seltene Auftreten von Carangiden — *Bathysoma* —, Muraeniden, sowie von Perciden, Cottiden und Gobiiden. Die heutzutage die Tiefsee bewohnenden Halosauriden sind wenigstens durch *Echidnocephalus* und *Enchelurus* angedeutet. Der Vollständigkeit halber seien hier noch die auf die obere Kreide beschränkten Tomognathiden erwähnt, sowie

das erstmalige Auftreten der durch Otolithen nachweisbaren Macruriden und von freilich etwas zweifelhaften Stromateiden — z. B. *Platycormus*.

Als die wichtigsten Fundstätten von Fischen der jüngeren Kreide kommen in Betracht die kalkigen Mergel von Kansas, die sich vor allen anderen bekannten Ablagerungen durch den Reichtum an riesigen Teleostierskeletten — *Ichthyodetiden* — und von *Protosphyraena* auszeichnen, die Kalkschiefer vom Libanon, die mergeligen Sandsteine der Baumberge in Westfalen, die weiße Kreide von England und Schweden und das Senon der Nordalpen. Auch Brasilien und Persien haben vor kurzem unsere Kenntnis der oberkretazischen Fischfauna durch manche Beiträge erweitert. Dagegen haben die Funde in der lybischen Wüste fast nur die größere Verbreitung einer Anzahl schon bisher bekannter Formen erwiesen.

Mit Beginn der *Tertiärzeit* tritt die Annäherung an die gegenwärtigen Verhältnisse immer deutlicher hervor: Die älteste Fischfauna des *Eocæn* ist die aus dem Londonton. Soweit es sich bei ihr um Funde aus England selbst handelt, bedarf sie freilich noch einer genaueren Beschreibung, um so besser kennt man jetzt dafür die Fischreste aus gleichaltrigen und etwas jüngeren Ablagerungen in Frankreich, Belgien und Ägypten. Leider bestehen die Funde fast nur aus isolierten Zähnen, Kauplatten, Wirbeln, Schädelknochen und Otolithen, aber trotzdem ist es geglückt, die Anwesenheit einer stattlichen Anzahl von Elasmobranchier- und Teleostiergattungen festzustellen. Was die ersteren betrifft, so schließen sich die Lamniden, Notidaniden, Scylliden und Cestracioniden — *Synechodus* — aufs engste an die Arten der oberen Kreide an. Das gleiche gilt auch von den stets ziemlich seltenen Holocephalen — Chimaeriden. — Die Pristiden werden relativ häufig, als ein neues Element der Fischfauna erscheinen die Myliobatinen. Nach Smith Woodward soll sich diese Abteilung der Rochen aus den *Ptychodontinen* der oberen Kreide entwickelt haben, was aber bei der gewaltigen Verschiedenheit dieser Gebisse und der hochgradigen

Spezialisierung der Zähne von *Ptychodus* nicht wohl möglich ist. Die Teleostier haben jetzt viele neue Typen aufzuweisen, namentlich Gadiden, Siluriden, Labriden, Trachiniden, Spariden, Scombriden, Xiphiiden, Gymnodontiden und Sclerodermi. Die Ichthyodectiden und Protosphyraeniden sind vollständig verschwunden, dagegen hat sich noch ein Pycnodontide — *Pycnodus* — erhalten und die Gattungen *Amia* und *Lepidosteus* sind geradezu charakteristisch für Eocaenschichten und zwar sowohl in Europa als auch in Nordamerika. Im Londonton fanden sich Reste von *Accipenser*, in Ägypten solche von *Polypterus*. Während die bisher erwähnten Formen nur durch isolierte Zähne, Wirbel und andere Skelettreste, zum Teil auch nur durch Otolithen nachzuweisen waren, kennt man aus dem plattigen Kalk von Monte Bolca bei Verona eine Menge guter Habitusexemplare, die unsere Kenntnis der eocaenen Fischfauna in der glücklichsten Weise ergänzen. Reste von Selachiern gehören hier freilich zu den Seltenheiten, wenn auch Scylliden und *Carchariiden* nicht vollständig fehlen und die Rochen sogar verhältnismäßig ziemlich formenreich sind. Die Ganoiden haben hier ihre letzten Vertreter in Pycnodontiden. Unter den Teleostiern herrschen die Acanthopterygier entschieden vor, besonders häufig sind Beryciden, Spariden, Seraniden, Chaetodontiden, Perciden und Carangiden. Diese letztgenannte Familie hat schon hochspezialisierte Formen, wie *Semiophorus* und *Mene* aufzuweisen. Hochspezialisiert sind auch die hier vorkommenden Blenniiden, Blochiiden, Sclerodermi, Gymnodontiden und Pleuronectiden. Als sonstige Bestandteile dieser Fischfauna verdienen auch Clupeiden, Muraeniden, Sphyraeniden und Lophobranchier Erwähnung. Die Verwandten dieser Fische von Monte Bolca leben heutzutage im indisch pazifischen und im tropischen atlantischen Ozean, im roten Meer, und nur zum kleineren Teil auch im Mittelmeer. Die Herkunft dieser reichen Eocaenfauna ist freilich in der Hauptsache noch in Dunkel gehüllt. Eine Anzahl Formen dürfte wohl aus solchen der Kreide vom

Libanon abzuleiten sein, die große Mehrzahl aber muß aus einem uns bis jetzt nicht bekannten, wahrscheinlich jedoch südlichen oder südöstlichen Gebiete eingewandert sein.

An der oberen Grenze des Eocaens liefern die schwarzen Dachschiefer von Matt in Glarus, die Menilitschiefer in den Karpathen und die etwas jüngeren Amphysile- oder Melettaschichten im Mainzer Becken, in Oberelsaß, am Nordrand der bayerischen Alpen — Siegsdorf — und in Steiermark eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Gattungen und Arten, unter denen sich auch Tiefseeformen — *Lepidopus* befinden. Aus Glarus, der reichsten Fundstelle dieser Zone sind nach Wettstein 29 Arten von Teleostiern bekannt. Außer dem schon genannten *Lepidopus* kommen als wichtigste Bestandteile dieser Fauna Clupeiden, darunter die durch ungemein charakteristische Schuppen ausgezeichnete Gattung *Meletta*, ferner Albuliden, Gadiden, Zëiden, Scopeliden, Centrisciden, Perciden, Sclerodermi, Scombriden, Trichiuriden und Palaeorhynchiden in Betracht. Im Vergleich zu der von Monte Bolca ist diese Fischfauna ziemlich arm, doch scheinen in manchen Fällen genetische Beziehungen nicht gänzlich ausgeschlossen zu sein, wenn auch einige andere Formen, wie die Trichiuriden, eher auf Verbindung mit dem französisch-belgischen Eocaenmeere hinweisen. Noch enger schließt sich an die Fischfauna vom Monte Bolca jene aus den plattigen Kalken von Chiavon im Vicentin an, denn sie enthält auch Sphyræneniden, Carangiden, Spariden, Gobiiden, Labriden und Cottiden.

Das eigentliche, typisch ausgebildete *Oligocaen*, der Rupelton von Belgien und die Meeressande des Mainzer und Pariser Becken, enthält ziemlich viele Fischreste, allein es sind nur isolierte Zähne, Hautplatten und Flossenstacheln von Haien und Rochen, sowie Wirbel, Kopfknochen und namentlich Otolithen von Teleostiern. Sie verteilen sich fast ausnahmslos auf Gattungen, welche uns schon im Eocaen von Belgien und Nordfrankreich und zwar in ganz ähnlicher Erhaltung begegnet sind, aber es fehlen einige Gattungen, wie *Ginglymostoma*

und Diodon und die Xiphiiden werden entschieden seltener, wie überhaupt diese jüngere Fauna doch schon einen ziemlich ärmlichen Eindruck macht gegenüber der eocaenen.

In den westlichen Staaten Nordamerikas, in den Puerco-, Wasatsch- und Bridger-Schichten von Neu Mexiko und Wyoming kommen fossile Fische ziemlich häufig vor, ja eine Ablagerung, das Green Riverbed, ist geradezu charakterisiert durch die Häufigkeit prachtvoll erhaltener Fischeskelette. Die Beziehungen zu den Fischen des europäischen Eocaen sind freilich sehr gering, denn es handelt sich hier um Süßwasserbildungen, während die gleichzeitigen Ablagerungen Europas marinen Ursprungs sind. Gleichwohl kommen auch in Green River bed Clupeiden — Diplomystus —, Pomacentriden — Priscacara — und sogar ein Roche — Xiphotrigon — vor, was wenigstens auf eine zeitweilige Verbindung dieses Süßwassers mit dem Meere, etwa durch einen großen Fluß schließen läßt. Die außerdem dort nachgewiesenen Gattungen verteilen sich auf Osteoglossiden, Aphredoderiden und Cypriniden. Im übrigen Süßwassereocaen der westlichen Staaten Nordamerikas finden sich nur Siluriden, Lepidosteiden und Amiiden — Amia und Pappichthys, — die auch in manchen Süßwasserablagerungen des europäischen Eocaen vorkommen.

Gut erhaltene Skelette von Amia — Notaeus — und Lepidosteus liefert der eocaene Schiefertone von Messel bei Darmstadt, solche von Amia — Cyclurus — der oligocaene Süßwasserkalk von Armissan in der Provence. In Nordamerika kennt man fossile Reste dieser Gattung auch aus den miocaenen Süßwasserschichten von Florissant in Colorado, welche sich durch den Reichtum von wohlerhaltenen Insekten auszeichnen, von Fischen aber außer Amia nur Aphredoderiden — Trichophanes, — Cypriniden — Amyzon — und Siluriden enthalten.

Im europäischen *Untermiocaen* sind Fischreste nur an zwei Fundorten in größerer Anzahl nachgewiesen, nämlich in den Braunkohlen von Rott bei Bonn, wo neben der auch aus den oligocaenen Süßwasserschichten von Aix in der Provence bekannten Gattung Smerdis, Cypriniden vorkommen und in

Nordböhmen, wo neben *Esox* und *Lebias* auch Cypriniden, Salmoniden, Perciden, Cottiden und sogar noch *Lepidosteus* und *Amia* zum Vorschein gekommen sind.

Um so häufiger sind dagegen Fischreste in der weitverbreiteten miocaenen Meeremolasse, aber sie verteilen sich fast ausschließlich auf Selachier, namentlich Notidaniden, Carchariiden, Lamniden und Rhinorajiden — Trigoninae und Myliobatinae, — die aber in engster verwandtschaftlicher Beziehung zu den eocaenen und oligocaenen Arten und Gattungen stehen. Teleostier sind sehr spärlich und nur durch isolierte Wirbel, Zähne, Knochen und Otolithen vertreten. Mit wenigen Ausnahmen lassen sich diese Reste auf noch lebende Gattungen beziehen. Auch die brakischen Tone von Unterkirchberg bei Ulm, die Süßwasserkalke von Oeningen und Steinheim, die sarmatischen Schichten von Radoboj u. a. O. in Kroatien, die Cerithienschichten im Wiener Becken beweisen, daß zur Zeit ihrer Entstehung die Fischfauna der süßen und brakischen Gewässer in Mitteleuropa nicht sehr erheblich von der jetzt in Südeuropa und Kleinasien lebenden abwich. Nicht uninteressant ist das Vorkommen von *Solea* und *Clupea* in Unterkirchberg bei Ulm neben *Cyprinus*, *Smerdis* und anderen Süßwasserfischen.

Eine Vermischung von marinen Fischen mit Süßwasserformen zeigt auch die überaus reiche obermiocaene Fauna von Licata in Sizilien, welche sich teilweise auch bei Girgenti in den Gipsmergeln von Sinigaglia, bei Gabbro in Toscana, Lorca in Spanien und in Oran wieder findet. Im ganzen beschreibt Sauvage von Licata 52 Arten, darunter 44 marine Formen. Der Charakter dieser Fischfauna ist ein entschieden mediteraner, die Arten sind allerdings sämtlich ausgestorben.

Zwischen *Pliocaen* und *Jetztzeit* besteht, soweit die Fische in Betracht kommen, kaum mehr ein nennenswerter Unterschied. Freilich kennen wir auch nur wenige Fischreste aus der jüngsten Stufe des Tertiärs.

Aus der zeitlichen Verbreitung der Fische ergeben sich mancherlei Anhaltspunkte für die Stammesgeschichte dieser

Klasse. Im palaeozoischen Zeitalter waren — abgesehen von den Placodermen und Arthrodiren — lediglich Elasmobranchier, Dipnoer und Ganoiden vorhanden, und zwar treten Elasmobranchier und Ganoiden fast gleichzeitig auf, so daß, wenn sie überhaupt auf eine Urform zurück geführt werden dürfen, diese Trennung schon sehr frühzeitig erfolgt sein müßte. Durch die Funde der Anaspiden und der Coelolepiden im Obersilur scheint diese Annahme auch gerechtfertigt zu sein, denn man ist stark versucht, in den ersten Vorläufer der beschuppten Dipnoern und Ganoiden, in den letzteren, mit zähnenähnlichen Hautgebilden versehenen Formen hingegen die Vorläufer von Elasmobranchiern zu erblicken. Die Trennung in jene drei Hauptgruppen müßte also schon im älteren Silur oder im Cambrium erfolgt sein. Die übrigen Placodermen, also alle mit großen einfachen oder komplizierten Hautschildern versehenen Formen scheiden als Ahnen von später auftretenden Fischtypen ohne weiteres aus, dagegen ist es sehr wohl möglich, daß sie als Vorläufer der Amphibien, als persistierende, freilich mißglückte, weil zu stark spezialisierte Larvenstadien derselben zu betrachten sind. Erst die Arthrodiren waren an sich vielleicht weiterer Entwicklung in der Richtung gegen die Amphibien fähig, aber auch hier wären die Riesenformen, wie *Dinichthys*, als wirkliche Vorläufer von Amphibien ausgeschlossen. Es ist jedoch wahrscheinlicher, daß alle uns überlieferten bepanzerten Placodermen sowie die Arthrodiren nur erloschene Seitenzweige darstellen, die wirklichen Ahnen der Amphibien haben wir uns eher als schwach bepanzerte oder völlig nackte, persistierende Kaulquappen vorzustellen, welche daher auch kaum fossilisationsfähig waren.

Was die Elasmobranchier betrifft, so ist zwar bereits etwa vom Ende der Trias an ein ziemlich inniger Zusammenhang zwischen den damaligen Selachiern und den noch lebenden Haien und Rochen festzustellen und von der mittleren Kreide an lassen sich sogar für eine Anzahl Gattungen gut geschlossene Stammesreihen konstruieren, dagegen ist es überaus

zweifelhaft, ob die Ichthyotomi, Acanthodi und die Petalodontiden stammesgeschichtliche Bedeutung haben, — für die Edestiden und Cochliodontiden ist das ohnehin ausgeschlossen — und selbst die Hybodontiden dürften trotz ihrer engen Beziehungen zu den Cestracioniden, welche sich bis in die Gegenwart erhalten haben, wohl eher nur eine erloschene Seitenlinie darstellen.

Wie mit den Selachiern verhält es sich auch mit den Holocephalen. Auch sie treten zuerst im Jura auf und erhalten sich so gut wie unverändert bis in die Gegenwart. Ob sie als Nachkommen der Ptyctodontiden betrachtet werden dürfen, erscheint mehr als zweifelhaft.

Sehr früh begegnen uns die ersten Dipnoer. Haben schon die noch jetzt lebenden Formen seit langem als nahe Verwandte der Amphibien gegolten, so ergeben sich aus der Untersuchung des fossilen Materials noch weitere verwandtschaftliche Beziehungen der Dipnoer, denn sie stehen auch den Arthrodiren und den Crossopterygiern sehr nahe und durch ihre Verwandtschaft mit den ersteren wird abermals ihre Verwandtschaft mit den Amphibien indirekt bestätigt. Alle übrigen Fische — die Teleostomi — bilden einen gesonderten Stamm, der schon im Devon mit einem Palaeonisciden — Cheirolepis beginnt und sich bis in die Trias ziemlich wenig verändert. Neben ihnen erscheinen aber bald platt gedrückte Formen, die Platysomiden, aus denen im Jura die Pycnodontiden hervorgehen. Die weit überwiegende Mehrzahl aller jurassischen Fische einschließlich der ersten Teleostier wurzelt in den wenig spezialisierten Palaeonisciden und ebenso kommt auch wieder dem ältesten Teleostier, — *Lycoptera* — eine ungemein hohe Bedeutung für die meisten, wenn auch schwerlich für alle Teleostier zu. Erst in der unteren und noch mehr in der oberen Kreide erscheinen so hochgradig differenzierte Formen, daß ihre Ableitung von Leptolepiden wohl unmöglich ist. Sie dürften eher, wie das S. Woodward z. B. für die Muraeniden vermutet, zum Teil mit Macrosemiiden, zum Teil vielleicht auch mit Amioideen in Verbindung zu bringen sein.

Wenn auch bereits in der Trias vereinzelte aberrante Typen, wie die Belonorhynchiden und Pycnodontiden, und später die Aspidorhynchiden existiert haben, so verschwinden sie doch gegenüber der Unmenge von abenteuerlichen Formen, welche jetzt die Meere bevölkern und uns namentlich durch die Tiefseeforschung bekannt geworden sind. Vor dem Tertiär, wo zum erstenmale Tiefseefische — *Lepidopus* — auftreten, kennt man keine Bewohner von größerer Meerestiefe. Es gibt zwar schon in der Kreide Vertreter der Scopeliden, Elopiden und Halosauriden, welche heutzutage in bedeutenderen Tiefen leben, auch *Istæus* und *Tomognathus* bringt Smith Woodward in Beziehung zu Tiefseeformen, sie sind jedoch stets mit entschiedenen Seichtwasserbewohnern vergesellschaftet. Auch war ihre Organisation dem Tiefseeleben noch nicht angepaßt, wie ihre massive Knochenstruktur und die starke Verkalkung der Skelette zeigt. Selbst der erwähnte *Lepidopus* findet sich noch mit Typen zusammen, welche keineswegs für besonders große Meerestiefen sprechen.

Unsere heutigen Süßwasserfische sind wohl sämtlich Nachkommen von marinen Formen. Direkt beobachten können wir dies bei den Dipnoern und den Amioideen. Ihre ältesten bekannten Überreste finden sich immer nur in Meeresablagerungen, erst spät, die Amioideen erst im Eocaen, sind sie in das Süßwasser gewandert. Auch unter den Elasmobranchiern gibt es Formen, — *Ichthyotomi*, — welche einen derartigen Wohnungswechsel vorgenommen haben.

Unsere Ausführungen dürften, und das war auch ihr Zweck, denn doch den Nachweis erbracht haben, daß die Stammesgeschichte wenigstens die Überlieferung der Fische keineswegs so lückenhaft ist, wie das so häufig angegeben wird, ohne daß sich, jedoch die Verbreiter dieses Mythos die Mühe nähmen, den <sup>Sachverhalt</sup> ~~Tatbestand~~ auch wirklich zu prüfen. Obschon also das Material der fossilen Fische viel zahlreicher ist und sich auch zeitlich viel inniger aneinander fügt, als man gewöhnlich annimmt, so wird es doch schwerlich außer in einigen Ausnahmefällen je gelingen, genetische Formenreihen, wie etwa

bei den Säugetieren, aufzustellen. Es ist das jedoch weniger begründet in dem Mangel an Bindegliedern, als vielmehr in der Organisation der Fische überhaupt, namentlich der Teleostier. Besonders erschwerend macht sich die Unmenge von Konvergenzerscheinungen bemerkbar, wie die Scheibenform des Körpers, die Reduktion der Wirbelzahl, verbunden mit Streckung der bleibenden Wirbel oder die Ausdehnung der Rücken- und Afterflosse über einen großen, oft sogar über den größten Teil des Körperrandes, wobei auch der Leib nicht selten schlangenähnlichen Habitus erlangt. Eine öfters wiederkehrende Erscheinung ist auch die Umwandlung der ursprünglich stiftförmigen Zähne in ein Pflastergebiß. Diese Verhältnisse sowie die überraschende Formenmannigfaltigkeit der Teleostier im Eocæn drängt uns unwillkürlich die Vermutung auf, daß die Umformung bei den Fischen zum Teil doch viel rascher verlaufen müßte, als bei den Säugetieren mit ihrer so ruhigen und allmählichen Entwicklung. Im Gegensatz zu dieser Erscheinung steht aber wieder die Tatsache, daß hochgradige, schon im Eocæn erfolgte Spezialisierungen — z. B. die der Gymnodontiden, der Amphysiliden, der Trichiuriden und Xiphiiden sich so gut wie unverändert bis in die Gegenwart erhalten haben. Diese Verhältnisse sowie der oft recht mangelhafte Erhaltungszustand der tertiären Teleostier erschweren die Erkenntnis der genetischen Beziehungen in hohem Grade, so daß wir kaum hoffen dürfen, die Phylogenie der verschiedenen Teleostiergruppen in absehbarer Zeit eben so klar legen zu können wie die der Säugetiere. Wir wissen nur so viel, daß wir die spindelförmige Beschaffenheit des Körpers, frei schwimmende Lebensweise und stiftförmige Bezahnung als die ursprüngliche Organisation anzusehen haben.

Diese Übersicht über die Verbreitung und Stammesgeschichte der fossilen Fische war eigentlich für eine kommende neue Auflage von Zittels „Grundzüge“, Bd. II, Vertebrata, bestimmt, für welche ich auch den die Fische behandelnden Abschnitt übernommen habe. Wenn ich diese Zusammenstellung jetzt schon veröffentliche, so geschieht es aus dem Grunde, weil

unter den jetzigen Verhältnissen das Erscheinen einer Neuauflage doch nicht sobald erfolgen dürfte, das gänzliche Fehlen dieser Übersicht in der letzten, ohnehin nicht sehr glücklichen Bearbeitung von Seite Kokens aber wohl allgemein als ein Mangel empfunden wird. Ich glaube daher im Sinne meines verstorbenen Lehrers v. Zittel zu handeln, wenn ich durch diese Veröffentlichung die letzte Auflage der „Grundzüge“ einigermaßen zu ergänzen suche.

---