

Acanthoder - første fisk med kæber

af Sv.E.Bendix-Almgreen

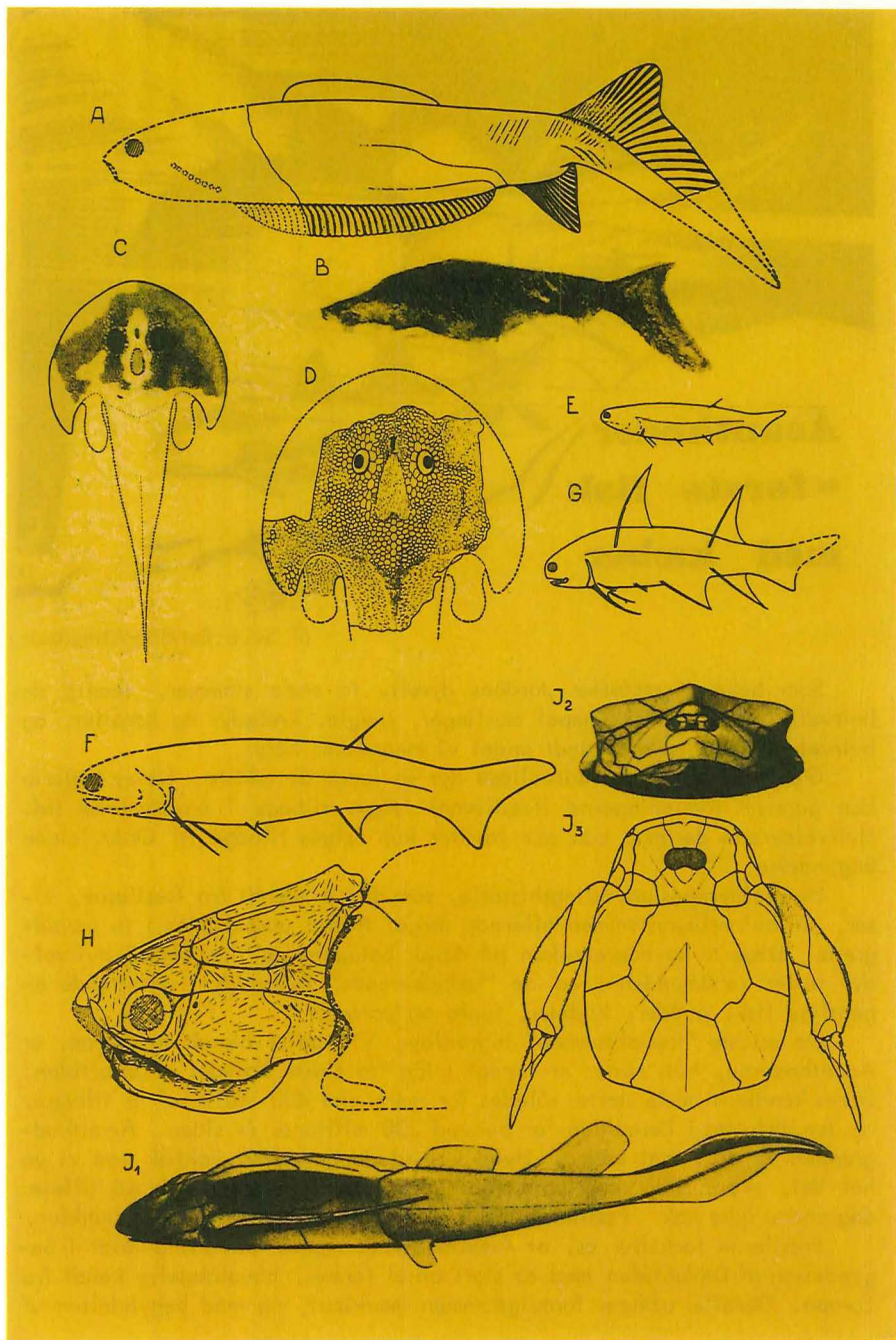
Som bekendt omfatter Jordens dyreliv to store stammer, nemlig de hvirvelløse dyr, for eksempel muslinger, snegle, krebsdyr og koraller, og hvirveldyrene, hvortil blandt andet vi mennesker hører.

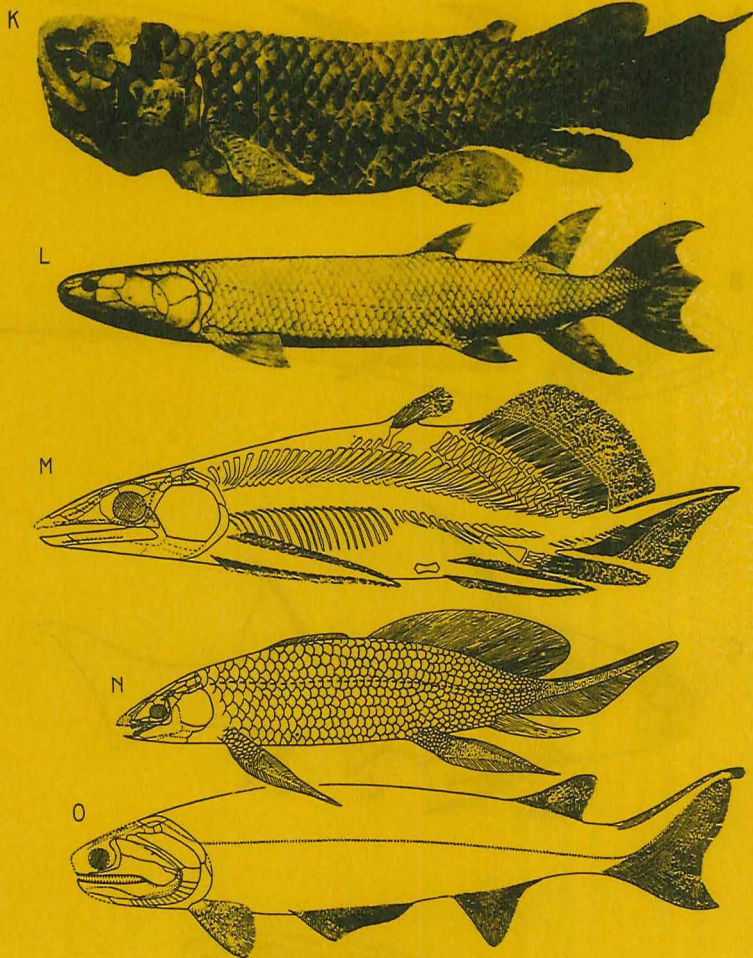
Geologisk set er de hvirvelløse dyr så langt de ældste. Deres historie kan gennem forsteningerne (fossilerne) følges tilbage i prækambrisk tid. Hvirveldyrene derimod kan som fossiler kun følges tilbage til Ordoviciums begyndelse.

Hvirveldyrenes udviklingshistorie, som den er kendt fra fossilerne, viser, at hvirveldyrstammen allerede meget tidligt udspaltedes i to hovedgrene. Disse to hovedgrene kan på dansk betegnes de "kæbeløse" hvirveldyr (eller rundmundene) og de "kæbebærende" hvirveldyr (omfattende egentlige fisk, padder, krybdyr, fugle og pattedyr).

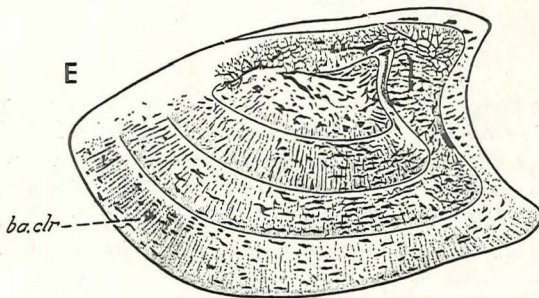
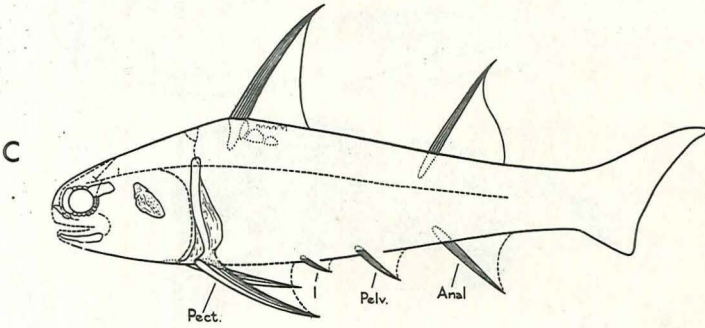
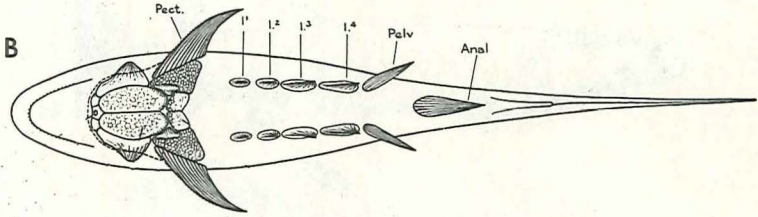
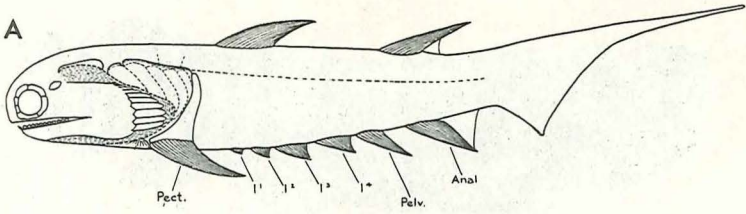
De ældste "kæbebærende" hvirveldyr, vi træffer blandt fossilerne, er Acanthoderne, hvis rester er fundet i lag fra sidste halvdel af Silurtiden. Deres kendte historie starter således for mere end 400 millioner år tilbage, og den afsluttes i Permtiden for henved 230 millioner år siden. Acanthodgruppen er kort sagt uddød. Hvad ved vi da om den? Faktisk ved vi en hel del, skønt man med palæontologens sædvanlige hjertesuk må tilføje: dog endnu ikke nok. Fossilerne har indtil nu snydt os på enkelte punkter.

Fossilerne fortæller os, at Acanthodernes rigeste udvikling faldt i begyndelsen af Devontiden med et stort antal former, hovedsagelig kendt fra Europa. Derefter aftager formrigdommen mærkbart, og med begyndelsen af

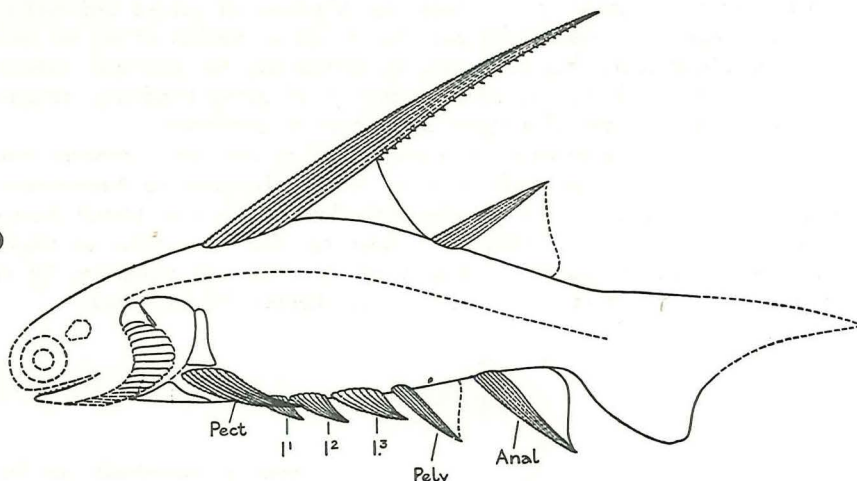




Ved Escuminac Bay i Canada findes en rigt fossilførende lagserie fra slutningen af Devontiden. Fund herfra giver et godt indblik i en ca. 350 millioner år gammel hvirveldyrfaunas sammensætning. A - D er kæbeløse Panserrundmunde (A-B: Anaspider, C-D: Cephalaspider). E - G er ACANTHODER. H - J er repræsentanter for Panserhajerne (H: en ledpanserhaj, J: en armpanserhaj set fra siden, forfra og oppefra). K - L viser to kvastfinnede fisk. M - N er to lungefisk, medens O er en tidlig strålefinnet fisk.



D



Alle Acanthoder har både parrede og uparrede finner (bortset fra halefinnen) forsynet med en kraftig finnepig. Mange har endogså et antal "ekstra" parrede finnepigge (1 1-4) med eller uden finnebræmme, placeret mellem brystfinne (Pect) og bugfinne (Pelv), hvilket må repræsentere et primitivt bygningstræk. Anal betegner gatfinnen. De her viste Acanthoder er *Climatius* (A-B), *Diplacanthus* (C) og *Parexus* (D), som levede i Devontiden. Figur E viser i cirka 60 ganges forstørrelse den mikroskopiske bygning af deres skæl, hvor de sorte hulrum i skælbasen (ba.clr) er bencellernes plads.

Permtiden er gruppen skrumpet ind til kun at omfatte et par slægter, hvoraf *Acanthodes* er den oftest påtrufne. Gruppen har navn efter denne form.

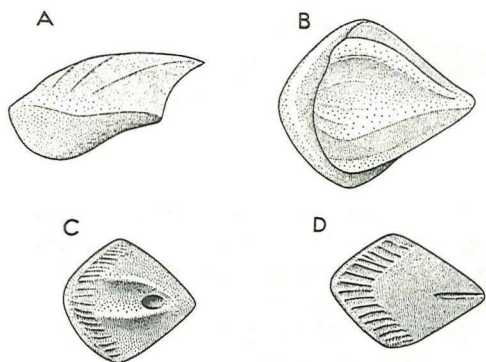
Acanthoderne var ellers udbredt over hele Jorden - selv Antarktis og Grønland har huset dem.

De ældste Acanthoder levede i havet, men omkring Devontidens begyndelse invaderede de talstærkt floder og søers ferske vande, som de gennem Devontiden deler med panserrundmunde, panserhajer, strålefinnede fisk, lungefisk og kvastfinnede fisk. Ved Devontidens slutning forsvinder panserrundmundene og panserhajerne, men til gengæld dukker urpadderne op som et nyt faunaelement, der især ytrer sig i Kultiden og Permtiden. Et fåtal Acanthoder forblev i det gode, gamle, salte hav, og iblandt disse træffer vi gruppens største former.

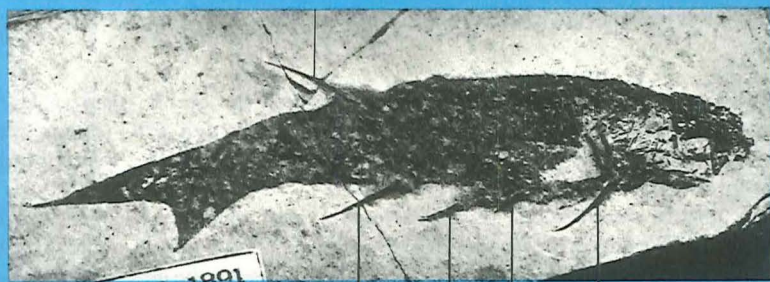
Acanthoderne har været elegante fisk, hvis flertal udgøres af små former, næppe over 15 cm i længde, enkelte kunne blive 50-70 cm lange.

Kroppen er oftest dækket af en meget tæt klædning af ganske små tykke, rhombeformede skæl, medens hovedet hos mange er dækket af en tæt mosaik af små benplader. Hos de seneste repræsentanter, for eksempel Acanthodes, er der dog sket en væsentlig reduktion af denne klædning, således at kun den bageste del af kroppen samt halen er skælklædt.

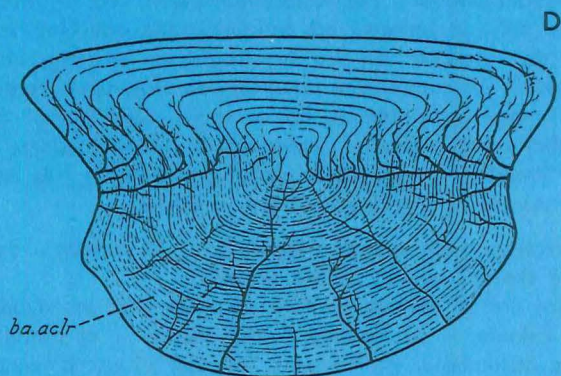
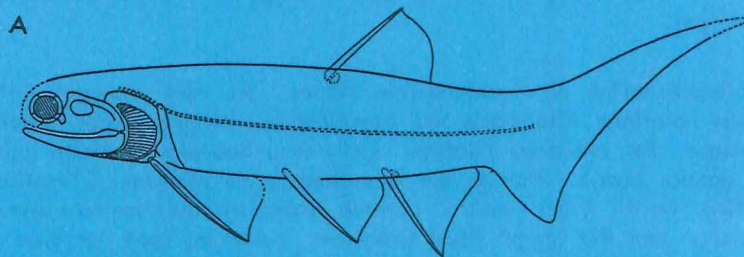
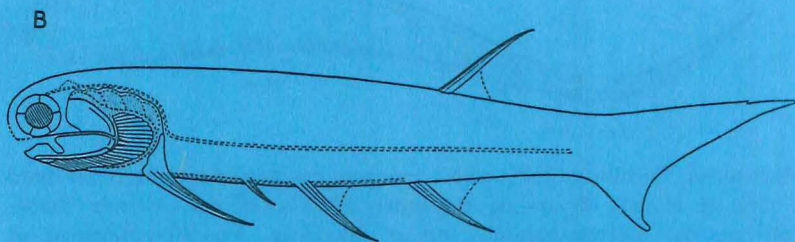
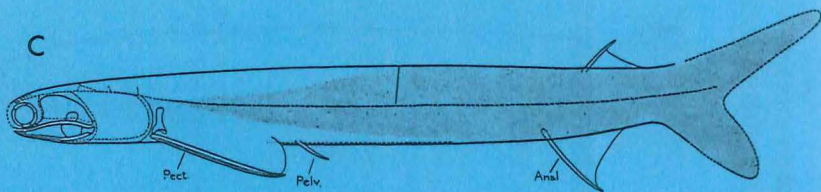
Ser man på den mikroskopiske opbygning af de små skæl, opdager man to væsensforskellige typer, der betegnes Nostolepis-typen og Acanthodes-typen. Disse to typer, der er karakteristiske for hver sin linie blandt Acanthoderne, var allerede tilstede i Silurtiden og afspejler således en meget tidlig deling indenfor gruppen. Følgelig må Acanthoderne mistænkes for at have en lang forhistorie, som vi endnu ikke kender fra fossilfund.

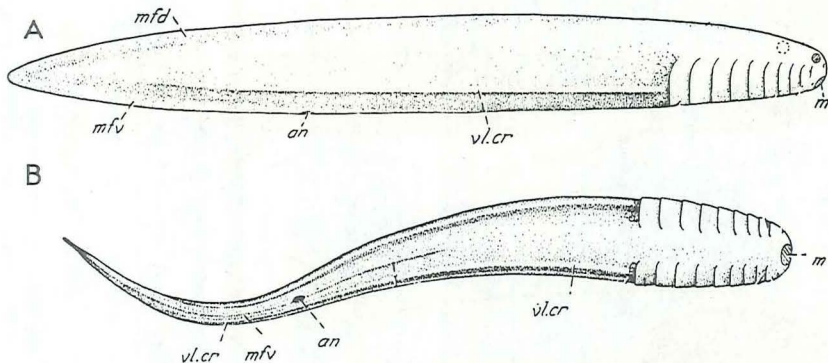


Skæl af Acanthoder set fra siden (A) og oppefra (B-D). 45-50 gange forstørrelse.



Acanthoderne Cheiracanthus (A) og Mesacanthus (B) fra Devontiden, samt Acanthodes (C) fra Permtiden tilhører en udviklingslinie, hvor kropsformen bliver mere og mere langstrakt ålelignende. Deres skæl, som ses figur D cirka 70 gange forstørret, er karakteriseret af tæt bensubstans uden cellehulrum i basen. Figur E viser et fuldstændigt, men helt fladtrykt eksemplar af Mesacanthus.





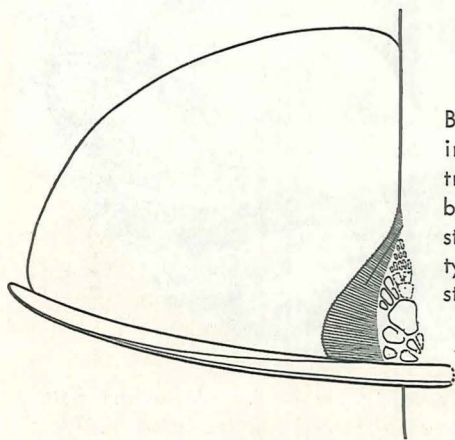
Hypotetisk "urhvirveldyr" med uparrede og parrede finnefolder (mfd + mfv og vl.cr). Bryst- og bugfinner udvikles af den parrede finnefold og det mellemliggende stykke reduceres. Hos Acanthoderne er imidlertid dele af finnefolden mellem bryst- og bugfinner udviklet som "ekstra" finner med finnepigge. m angiver munden, medens an viser gat.

Ejendommelige er Acanthodernes finner, der med undtagelse af den kraftige halefinne alle bærer en fremtrædende ben-pig langs forkanten. Hos nogle, for eksempel *Parexus*, kan denne ben-pig i forreste rygfinne være ganske enorm. Hos mange Acanthoder, for eksempel *Climatius*, er endvidere op til 5 par "ekstra" parrede finner til stede mellem bryst- og bugfinner, som det ses på illustrationerne. Heraf ses også, at disse "ekstra" parrede finner oftest kun er repræsenteret af deres benpigge. Det er overordentlig sandsynligt, at de "ekstra" parrede finner er et primitivt træk bevaret hos Acanthoderne. Fra fosterudviklingen ved vi, hvordan de parrede finner (= parrede lemmer) hos hvirveldyrene udvikles fra den parrede "finnefold", der strækker sig fra brystregionen og langt hen ad kroppen (se illustrationen). Almindeligvis udvikles kun afsnittene svarende til bryst- og bugfinner (=for- og baglemmer hos os selv). De "ekstra" parrede finner hos Acanthoderne må imidlertid repræsentere finnedannelsen i de afsnit af den parrede "finnefold", som ellers plejer at forsvinde, og de må på denne baggrund ses som en bevaret primitiv karakter.

Hvirveldyrenes skelet udgøres egentlig af to enheder, der kan betegnes det "ydre skelet" og det "indre skelet".

Det "ydre skelet" dannes direkte som ben i en vis dybde i huden og udgøres hos fiskene - og dermed Acanthoderne - af blandt andet skæl, finnepigge og dæknogler på hovedet. Vender vi os til menneskets skelet er blandt andet pandebenen, isseben og nøgleben rester af det "ydre skelet".

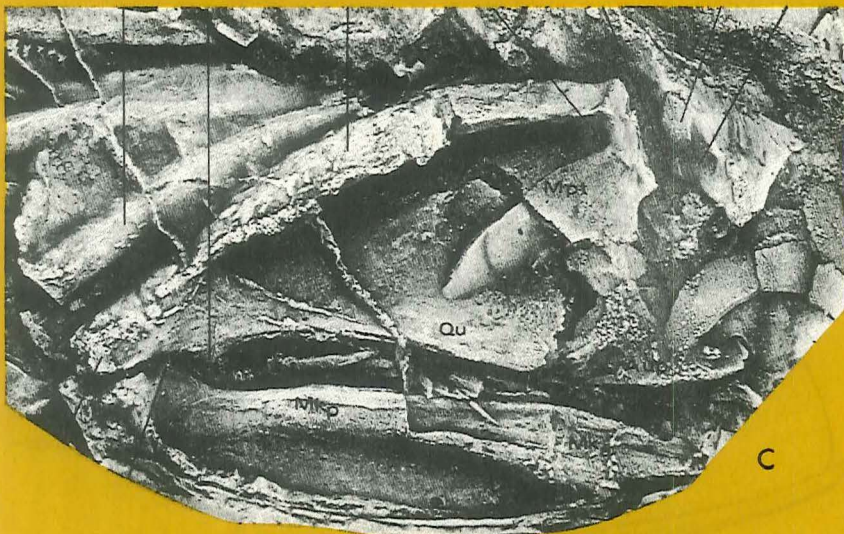
Hvad angår det "indre skelet", dannes dette dybere i legemet, hvor det altid opstår som bruskelementer, som derefter forbener. Det "indre skelet" omfatter blandt andet den primære hjernekasse, det primære svælgskelet (der hos fiskene udgøres af primære kæber, kæbestøttebue og gælleskelet) og rygradens hvirvler.



Brystfinne af Acanthodes visende det indre finneskelet liggende koncentreret som en fin mosaik ved finnets basis. Resten af finnebræmmen er støttet af den store finnepig og af tynde, vifteformigt ordnede finnestråler.

Det "indre skelet" i Acanthode-finnerne har kun kunnet studeres hos nogle få repræsentanter. Oftest er det ikke bevaret i fossil tilstand. Hvor det er bevaret, består det af små skeletdele, der ligger samlet ved finnets basis, hvad der er et højt specialiseret træk. Specialiceret er også kroppens indre støtteskelet for brystfinnen med dennes store finnepig.

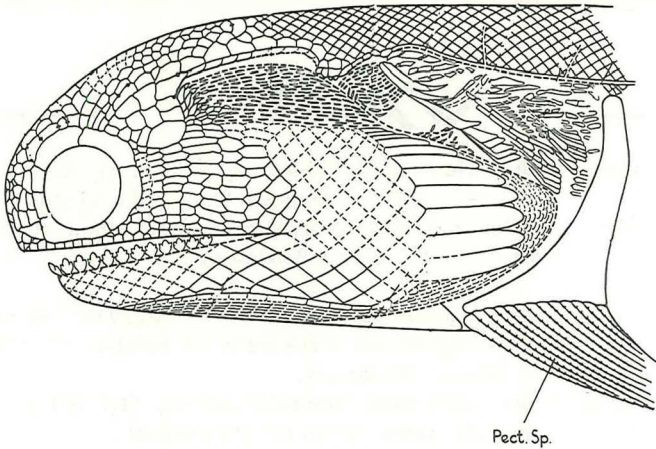
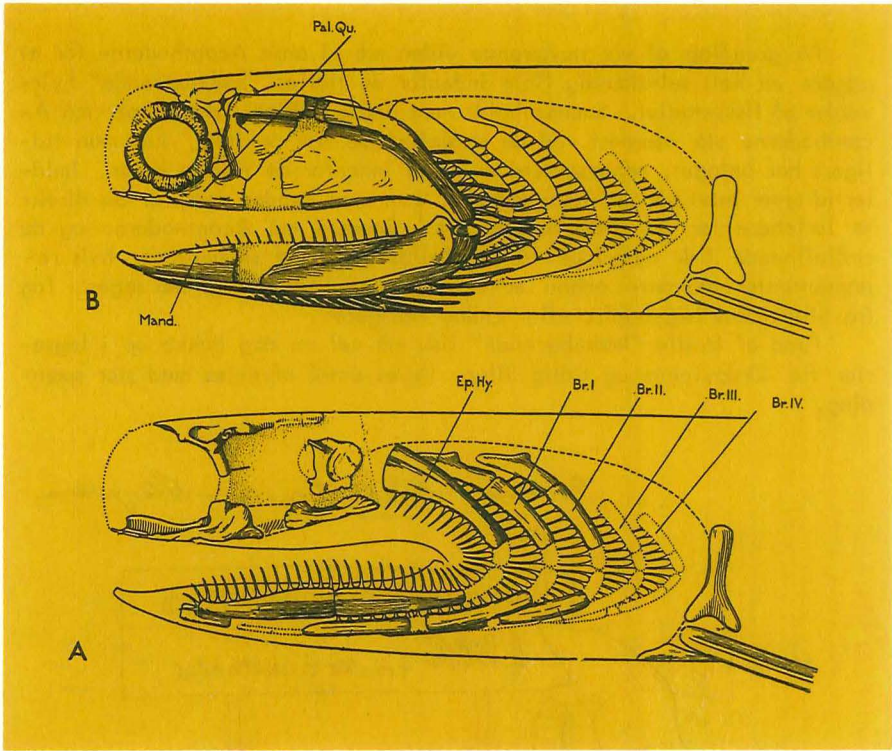
Ved undersøgelsen af fossile hvirveldyr er et detaljeret studium af hovedets "indre skelet" af stor betydning for vurderingen af de pågældende dyrs slægtskabsmæssige stilling og udviklingsmæssige betydning. Hos Acanthoderne omfatter hovedets "indre skelet" - som hos alle fisk - den primære hjernekasse, de primære kæber, kæbestøttebuen og gælleskelettet. Desværre forhindrer fossilmaterialets bevaringstilstand oftest en indgående undersøgelse af dette skeletkompleks hos Acanthoderne. Helt på bar bund står vi dog ikke, idet særligt formen Acanthodes har bidraget til at kaste lys over disse afgørende strukturer. Man har ud fra fossilmaterialet af denne form kunnet sammenstykke et nogenlunde fuldstændigt billede af hovedets "indre skelet", som det ses på hosstående rekonstruktioner. På grundlag heraf må man konstatere, at skønt Acanthoderne er de tidligste repræsentanter for de kæbebærende fisk, er deres primære hjernekasse som helhed, samt forholdet mellem denne, det primære kæbeskelet, kæbestøttebuen og gælleskelettet ikke primitivt. Overraskende er, at det samlede billede af dette kompleks hos Acanthoderne i ikke ringe grad minder om det,



Hovedets indre skelet hos Acanthodes. Figur A viser de kendte dele af hjerneboksen samt kæbestøttebuen (Ep.Hy.) og gællebuerne (Br. I-IV), alle forsynet med tornagtige spidser. I figur B er den primære overkæbe (Pal-Qu) og underkæbe (Mand.) lagt på plads. Figur C viser over- og underkæbe fra et velbevaret fossil.

vi præsenteres for hos de tidlige strålefinnede fisk, det vil sige forløberne for nutidens størfisk og de højere udviklede benfisk (for eksempel sild, laks). Andre lighedspunkter er de veludviklede øjne og det korte snudeparti, der har huset ret små lugteorganer. Det kan iøvrigt bemærkes, at af de orienteringssanser, vi således kan dømme om, må synet have spillet en stor rolle for Acanthoderne.

På visse punkter afviger Acanthoderne imidlertid radikalt fra de tidlige strålefinnede fisk. Af sådanne afvigende punkter, der kan ses på artiklens illustrationer, må særlig fremhæves finnernes pigge og forskelle i hovedets ydre knoglemønster. Dette sidste har hos mange Acanthoder undergået reduktion, men består primært (for eksempel hos *Climatius*) af mange plader i en tæt mosaik. Nok må dette mosaikmønster betegnes som primitivt, men der er dog næppe vægtige grunde til at anse det som direkte forløber for hovedets ydre knoglemønster hos for eksempel Devontidens strålefinnede fisk. Det kan endelig tilføjes, at forholdet mellem primære kæber, disses ydre knogleklædning og tandbevæbningen er fundamentalt forskellig hos de to grupper.



Acanthoden *Climatius* med den tætte mosaik af benplader som dækker hovedet. Bemærk at kun underkæben er forsynet med tænder. Pect. Sp. er brystfinnens pig.

På grundlag af vor nuværende viden må vi anse Acanthoderne for at udgøre en helt selvstændig linie indenfor de tidlige "kæbebærende" hvirveldyr på fiskestadiet. Sammenholdt med andre tidlige fiskegrupper må Acanthoderne stå nærmest ved de strålefinnede fisk og ikke, som man tidligere har antaget, repræsentere en linie indenfor de tidlige hajer. Imidlertid tyder intet på, at Acanthoderne, som man kender dem, er de direkte forløbere for de strålefinnede fisk. Snarere må Acanthoderne og de strålefinnede fisk udspringe fra en fælles urgammel stamgruppe, hvis repræsentanter desværre endnu er ukendte, men øjensynligt må søges i lag fra Silurtidens begyndelse eller endnu tidligere.

Fund af fossile "kæbebærende" fisk må vel en dag dukke op i lagserier fra Ordovicium og tidlig Silur. Deres entré afventes med stor spænding.

Svend Eirik Bendix-Almqvist



VARV

Postadresse: Tidsskriftet VARV, Mineralogisk Museum, Østervoldsgade 5-7, 1350 København K. (Tlf. Mi 5001).

Redaktion: Valdemar Poulsen (ansvarshavende), Mona Hansen, Søren Floris, Erling Bondesen.

VARV udkommer fire gange om året. Prisen er 13,50 kr i abonnement. Abonnement tegnes ved indsendelse af beløbet til VARV, postgiro 68880. (Moms inkluderet).

Alle henvendelser vedrørende adresseforandring, fejl ved bladets levering, og lignende bedes rettet til postvæsenet.

Eftertryk af tekst og billeder er kun tilladt med kildeangivelse.