Was Haie sind

Aspekte der Knorpelfischbiologie

Juerg M. Brunnschweiler

Cuvillier Verlag Göttingen

Dieses Buch ist meiner Frau Marlen gewidmet,
die Oktopusse liebt und das Privileg hat,
einen Mann mit Haien zu teilen.

Denn auch den Organismen, die nicht sehr anmutend sind für die Wahrnehmung, gewährt die Natur, in dem sie werkmeistert, im Bereich der denkenden Schau, der wissenschaftlichen Betrachtung, gleichwohl überwältigende Freuden denjenigen, die imstande sind, die Ursachen zu erkennen, und die von Naturanlage Freunde der Wahrheit des Wissens sind.

Über die Teile der Tiere, Aristoteles

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek
Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.ddb.de abrufbar.
1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2005
ISBN 3-86537-662-2

Umschlagsbilder © Wolfgang Leander

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2005
Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen
Telefon: 0551-54724-0
Telefax: 0551-54724-21
www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.
1. Auflage, 2005
Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN 3-86537-662-2

Inhalt

Über dieses Buch ... - 1 -
Faszination Raubtier ... - 2 -
Mythos Hai ... - 2 -
Knorpelfische – eine wenig bekannte Tiergruppe ... - 6 -
Biologie der Knorpelfische ... - 8 -
Sonderfall Chimären ... - 10 -
Die Evolution der Knorpelfische ... - 11 -
Systematik der Knorpelfische ... - 13 -
Knorpelskelett ... - 15 -
Muskulatur, Flossen und Aspekte des Schwimmens ... - 16 -
Innere Anatomie ... - 20 -
Funktion und Struktur des Integuments ... - 22 -
Zähne und Fressmechanismen ... - 24 -
Nahrungsspektrum ... - 27 -
Fortpflanzung ... - 30 -
Nachkommenschaft ... - 33 -
Aspekte des Stoff- und Energiewechsels ... - 35 -
Die sensorische Welt der Knorpelfische ... - 39 -
Das Gehirn der Haie ... - 46 -
Genetische Aspekte der Haibiologie ... - 48 -
Abbildungen ... - 52 -
Ökologie und Verhalten der Knorpelfische ... - 60 -
Diversitäts- und Lebenszyklus-Charakteristiken ... - 61 -
Verbreitung der Haie ... - 62 -
Migrationen ... - 63 -
Körpersprache und agonistisches Verhalten ... - 65 -
Räuber-Beute-Interaktionen ... - 69 -
Jagdstrategien ... - 70 -
Schlafen Haie? ... - 71 -
Lernfähigkeit von Knorpelfischen ... - 72 -
Gruppenbildung ... - 73 -
Lebensgemeinschaften ... - 74 -
Perspektiven der Verhaltensforschung bei Haien ... - 75 -
Bedrohung der Knorpelfische ... - 80 -
Arterhaltung und Fischerei ... - 80 -
Knorpelfischprodukte ... - 82 -
Zerstörung der ufernahen Habitate ... - 85 -
Aussterberisiko ... - 85 -
Internationale Schutzbemühungen ... - 87 -
Was kann der Einzelne zum Schutz der Haie beitragen? ... - 88 -
Mensch-Hai-Interaktionen ... - 90 -
Knorpelfische als Freizeitressource ... - 90 -
Unfälle mit Haien ... - 91 -
Populär- und wissenschaftliche Knorpelfischnamen von in diesem Buch vorkommenden Arten ... - 97 -
Literaturempfehlung ... - 98 -
Glossar ... - 110 -
Index ... - 117 -

Über dieses Buch

Haie faszinieren. Das belegt eine wachsende Anzahl von wissenschaftlichen und populärwissenschaftlichen Haibüchern und -dokumentationen, die in den letzten Jahren auf den Markt gekommen sind. Es gibt immer mehr Menschen, die sich beruflich oder in der Freizeit mit Haien beschäftigen. Der direkte Kontakt wird gesucht – vor allem auch von Tauchern und Fotografen, die diesen Tieren in ihrem natürlichen Lebensraum begegnen möchten. In einigen Ländern führt das gesteigerte Interesse dazu, dass der Haischutz vermehrt als Traktandum auf der politischen Agenda auftaucht. Einzelne Gesetze werden erlassen, die im besten Fall verhindern sollen, dass die Lebensräume der Haie zerstört oder ganze Populationen vernichtet werden. Tatsache aber ist, dass das Wissen über die Biologie der Knorpelfische, verglichen mit anderen Tiergruppen, immer noch lückenhaft ist.

Ziel dieses Buches ist es, ein vielschichtiges und differenziertes Bild der Knorpelfische – das sind Haie, Rochen und Chimären – zu erstellen und damit zu einem tieferen Verständnis dieser Tiergruppe und so auch zu ihrem Schutz beizutragen. Ein breites Spektrum wissenschaftlicher Literatur zu verschiedenen Themen der Knorpelfischbiologie wird zu einem Gesamtbild verarbeitet, und ein Überblick über den gegenwärtigen Wissensstand wird präsentiert.

Die dem Buch zugrunde liegende Literatur ist in der Literaturempfehlung in verschiedene Kategorien eingeteilt. Am Ende einzelner Kapitel finden sich Literaturhinweise zu Abbildungen und Grafiken, die das Geschriebene verdeutlichen. Leserinnen und Lesern, die ein Interesse daran haben, ihr Wissen über einzelne Aspekte der Haibiologie zu vertiefen, wird das Buch *Biology of sharks and their relatives* von Carrier, Musick & Heithaus empfohlen. Der Wissensstand zur Biologie der Knorpelfische ist darin kompetent abgebildet.

Faszination Raubtier

Im eingangs zitierten Ausspruch wendet sich Aristoteles (384-322 v. Chr.) gegen eine naive und simple Unterscheidung zwischen “schönen” und “hässlichen” Tieren. Er selber ist begeistert vom “inneren Bauplan” der Natur. Auf welche Tiergruppe könnte man dieses Zitat besser anwenden als auf die Haie und ihre Verwandten. Beschreibt man sie, werden nahezu immer Superlative verwendet – im negativen wie auch im positiven Sinn: Superräuber, Menschenfresser, schwimmende Nasen, Urtiere oder Herrscher der Meere. Diese Attribute und Umschreibungen basieren allerdings meist nicht auf Ergebnissen der zoologischen Forschung. Vielmehr haben sie ihren Ursprung in einem weit verbreiteten Unwissen aufgrund der mangelhaft erforschten Biologie dieser Tiergruppe. Manche Teilaspekte der Knorpelfischbiologie mögen geklärt sein, doch viele interessante Fragen, wie auch im folgenden Beispiel, sind noch nicht beantwortet.

Fieber bedeutet eine erhöhte Körpertemperatur und ist bei allen Wirbeltieren, von den Fischen bis zu den Säugetieren, zu finden. Üblicherweise wird es als Reaktion auf bestimmte Krankheitserreger ausgelöst. Das grosse Spektrum an Arten, die Fieber haben können, legt eine adaptive oder vorteilhafte Funktion im Zusammenhang mit dem Immunsystem des Tiers nahe. Verschiedene Studien haben gezeigt, dass eine erhöhte Körpertemperatur sowohl bei wechsel- als auch bei gleichwarmen Tieren die Überlebenschancen eines infizierten Organismus erhöhen kann. Bei wechselwarmen Tieren kann die Injektion eines Krankheitserregers dazu führen, dass eine wärmere Umgebung als normalerweise üblich aufgesucht wird. In diesem Fall spricht man von verhaltensinduziertem Fieber. In einem grösseren Kontext betrachtet, ist Fieber eine fakultative Reaktion auf unvorhersehbare Störfaktoren in der Umwelt des Organismus. Schnelle Verhaltensänderungen und physiologische Reaktionen auf solche unvermeidbare Störungen erhöhen letztlich die Fitness des Tiers.

Dass Haie auf Infektionen durch Krankheitserreger mit Fieber reagieren, wurde von der Wissenschaft noch nicht nachgewiesen. Dieses Beispiel soll veranschaulichen, wie wenig die Wissenschaft, im Vergleich mit anderen Tiergruppen, über das Funktionieren dieser Organismen weiss. Diese Wissenslücken animieren Forscher dazu, Knorpelfische intensiver zu studieren.

Mythos Hai

Haie faszinieren und interessieren nicht nur Biologen und Taucher. In gewissen Religionen versinnbildlichen diese Tiere wichtige Götter. Vor allem im pazifischen Raum kommen Haie in mythologischen und religiösen Erzählungen immer wieder vor. Stellvertretend für viele andere solcher Geschichten sei hier ein Beispiel von den Fidschi-Inseln erzählt:

Dakuwaqa ist einer der bekanntesten Götter der Fidschi-Inseln. Er war der Bewacher der Riffe, angstlos, stark und eifersüchtig. Häufig verwandelte er sich in einen Hai und streifte um die Inselgruppen, um gegen andere Riffbewacher zu kämpfen. Eines Tages machte er sich auf den Weg zur Lomaiviti-Gruppe. Nachdem er von dort siegreich nach Hause zurückgekehrt war, schwamm er nach Suva, der heutigen Hauptstadt der Fidschi-Inseln. Der hiesige Riffbewacher forderte Dakuwaqa allerdings heraus, und es kam zu einem furchtbaren Kampf zwischen den beiden. Die Wellen waren so gross, dass weite Teile flussaufwärts im Innern der Insel überschwemmt wurden. Doch Dakuwaqa gewann auch diesen Kampf und setzte seinen Weg fort. In der Nähe der Insel Beqa traf er auf seinen alten Freund Masilaca, der auch ein Haigott war. Dieser erzählte ihm von den Riffbewachern von Kadavu und deren angeblicher Stärke. Er fragte ihn auch, ob er Angst vor einem Treffen mit ihnen hätte. Wie ein Pfeil schoss Dakuwaqa los Richtung Kadavu und traf am Eingang des Riffes auf einen grossen Oktopus, der dieses bewachte. Mit vier seiner Arme hielt sich der Oktopus am Riff fest und drückte mit seinen anderen vier Tentakeln Dakuwaqa beinahe zu Tode. Dakuwaqa erkannte die Gefahr, in der er sich befand, und flehte den Oktopus an, ihn nicht zu töten. Er versprach ihm, falls er ihn freiliesse, niemals einem Bewohner von Kadavu ein Leid zuzufügen, egal in welchen Gewässern in Fidschi sich diese befänden. Der Oktopus liess ihn daraufhin frei, und Dakuwaqa hielt sein Versprechen. Bis zum heutigen Tag fürchten sich die Bewohner von Kadavu nicht vor Haien, wenn sie fischen oder im Meer schwimmen.

Das Bild vom Hai

Die Wissenschaft weiss verhältnismässig wenig über Knorpelfische. Vieles ist pure Spekulation – weder bestätigt noch widerlegt. Gleichzeitig steigt das öffentliche Interesse an den Haien. Die wachsende Anzahl der Haiberichte in den Printmedien, vor allem aber im Fernsehen, machen dies deutlich. Dieser Umstand ist darauf zurückzuführen, dass Natur- und Tierdokumentationen allgemein auf grosses Interesse stossen. Zudem ist es heute möglich, Haie in nahezu allen Lebensräumen qualitativ hochwertig zu dokumentieren und Aspekte ihres Lebens und Zusammenlebens mit anderen Organismen einer breiten Öffentlichkeit zugänglich zu machen. In einer technisierten Welt, in der sich viele Menschen immer weiter von der Natur entfremden, entsprechen direkte und indirekte Einblicke in das Leben der Tiere einem Bedürfnis.

Auch ist es dem Menschen heute häufiger möglich, Haien in ihrem natürlichen Lebensraum zu begegnen. Die Tauchindustrie boomt, und mit Haien wird nicht selten gezielt Werbung für Tauchreisen gemacht. Ihr kommerzieller Wert ist von der Tauch- und Tourismusindustrie erkannt worden.

Einen nachhaltigen Eindruck des Tiers Hai hat der Film Der Weisse Hai *(Jaws)* von Steven Spielberg aus den 70er-Jahren hinterlassen. Ein Klassiker der Filmgeschichte, der unser Bild vom Hai tief geprägt hat. Dieser Film hat einer ganzen Tiergruppe das Image des Bösen verpasst und Vorurteile zementiert, die nur schwer wieder abgebaut werden können. Wie schwierig das ist, musste auch der Autor der Romanvorlage zum Film, Peter Benchley, erfahren. So gibt er in seinem aktuellen Buch seiner Faszination für dieses scheue Tier Ausdruck und weist auf dessen Bedrohung durch den Menschen hin. Bis heute spielen die Medien mit der Angst vor Haien. Bei Haiunfällen wird Hysterie und Angst geschürt. Selten wird vorurteilslos analysiert.

Es ist dieses Spannungsfeld zwischen Angst, Faszination und Unwissen, das den Mythos Hai am Leben erhält und viele Menschen nach immer neuen Begegnungen und spektakulären Bildern suchen lässt. Zwischen tatsächlichem Wissen und dem Bedürfnis einer interessierten Öffentlichkeit nach Informationen und sensationellen Bildern von Haien besteht eine deutliche Kluft. Haie als Tiergruppe wecken gleichzeitig grosse Neugier und Interesse und sind von der Wissenschaft erst wenig verstanden.

Ins gleiche Spannungsfeld von Angst, Faszination und Unwissen gehört auch die Vorstellung, Haie seien grundsätzlich gefährliche Tiere. Ebenso wenig sind sie alle gute Schwimmer, schwimmende Nasen, neugierig oder partiell warmblütig. Das sind alles Attribute, die wohl auf einige oder mehrere Arten zutreffen, nicht aber auf die ganze Gruppe der Haie. Die Wissenschaft kennt heute gegen 500 Haiarten, die von fingerlangen Formen wie dem wahrscheinlich kleinsten Hai, dem Zwerglaternenhai (*Etmopterus perryi*), bis zum grössten aller Fische, dem Walhai (*Rhincodon typus*), reichen. Diese verschiedenen Formen besiedeln unterschiedliche Lebensräume, haben unterschiedliche Lebenszyklusstrategien und zeigen unterschiedliche Verhaltensweisen. Gemeinsam sind ihnen lediglich diejenigen biologischen Merkmale, die sie von anderen Wirbeltierklassen als Gesamtgruppe unterscheiden.

Wird ein Dompteur von einem Tiger verletzt, kommt es uns kaum in den Sinn, zu sagen, Säugetiere seien gefährliche Tiere. Auch eine Hauskatze ist ein Säugetier, und wir akzeptieren sie ohne Furcht Tag für Tag in unserer unmittelbaren Umgebung. In diesem Fall differenzieren wir sehr genau zwischen Arten. Auf Haie trifft das häufig nicht zu. Obwohl es “den” Hai nicht gibt, genauso wenig wie “das” Säugetier oder “den” Vogel, verwenden viele Menschen diese Formulierung. Diese ungenaue Ausdrucksweise mag daher kommen, dass Haie den meisten Menschen nur wenig bekannt sind. Ein erster wichtiger Schritt, Haie besser zu verstehen, ist damit getan, dass zwischen den einzelnen Arten oder Gruppen unterschieden wird und generalisierende Aussagen kritisch hinterfragt werden. Was für die eine Art gilt, braucht noch lange nicht für alle Haiarten zuzutreffen.

Anthropomorphismus

Verhaltensweisen von Tieren werden häufig mit anthropomorphen Ausdrücken beschrieben. Anthropomorphismus ist der Versuch, nichtmenschlichen Dingen oder Ereignissen menschliche Charakteristika zuzuschreiben. Beispielsweise sprechen wir vom “bösen” Wolf, der “dummen” Gans

oder dem “aggressiven” Hai. Es liegt auf der Hand, dass wir als Menschen Gegenstände und Ereignisse mit der uns eigenen Sprache beschreiben, die wiederum Produkt unserer menschlichen Evolution ist. Trotzdem ist es gerade bei der Beschreibung von tierischem Verhalten wichtig, Anthropomorphismen zu vermeiden. So suggeriert der “böse” Wolf eine Eigenschaft oder einen Hintergrund, die von uns Menschen als solche nicht erkannt und demnach auch nicht verifiziert werden können. Ein Wolf kann für sich genommen nicht “böse” oder – im Gegensatz dazu – “gut” sein. Wenn er hingegen ein für den Hirten wertvolles Schaf reisst, erscheint er uns Menschen als böse und schädigend. Die Annahme, dass der Wolf auch tatsächlich die Absicht hatte, etwas “Böses” zu tun, ist absurd. Für ihn ist es lediglich eine Möglichkeit, sich Nahrung zu verschaffen.

Der Mensch neigt dazu, eine Eigenschaft oder ein Verhalten, die er bei einem oder wenigen Individuen beobachtet hat, auch auf die anderen Artgenossen oder Mitglieder der Gruppe zu übertragen. Anthropomorphismen vernebeln unseren Blick auf die Realität. Vor dem Hintergrund der Komplexität tierischen Verhaltens ist es schwierig, Anthropomorphismen abzulegen. Um Verhaltensweisen zu beschreiben, brauchen Menschen häufig Wörter, die sie aus ihrem Alltag kennen und verstehen. Das kann auch hilfreich sein und wurde selbst von grossen Naturalisten wie beispielsweise Charles Darwin (1809-1882) gemacht. Anthropomorphismus ist ein vielschichtiges und intellektuell anspruchsvolles Thema. Nicht alle Forscher sind sich über die Definition und den genauen Gebrauch des Begriffs einig, und es gibt selbstverständlich verschiedene Formen oder Stufen von Anthropomorphismus. So beschreibt der “naive Anthropomorphismus” den Versuch des Kleinkindes, mit einem Hund zu sprechen. Andererseits setzt der Begriff “kritischer Anthropomorphismus” voraus, dass das Tier ein Bewusstsein hat. Die Frage nach dem Bewusstsein des Tiers wiederum führt zwangsläufig zur Auseinandersetzung mit neurobiologischen Aspekten.

Obwohl also Anthropomorphismen ihren Reiz haben und je nach Situation und Wissen der Diskussionspartner durchaus verwendet werden können, sollten sie grundsätzlich mit grosser Vorsicht eingesetzt werden.

Gemeinsame Evolution

Raubtiere – unabhängig davon, ob sie land- oder wasserlebend sind – üben auf viele Menschen eine starke Faszination aus. Dies ist unter anderem darin begründet, dass einige Raubtiere im Verlauf der Evolution mit uns Menschen den Lebensraum geteilt haben. In vielfältiger Art und Weise sind wir mit ihrer Existenz verwoben, Verhaltensweisen wurden gegenseitig angepasst. Für unsere Vorfahren stellten Grosskatzen wie Löwe oder Tiger sowohl eine Konkurrenz wie auch eine Bedrohung dar. Menschen wurden und werden bis zum heutigen Tag (wenn auch selten) Opfer von Grosskatzen. Sie können zudem unseren Nutztierherden Schaden zufügen oder Krankheiten übertragen. Und dennoch ist es gerade diese Tiergruppe, die unter den landlebenden Raubtieren eine grosse Faszination auf den Menschen ausübt. Dieser Mechanismus kann aus evolutionsbiologischer Sicht erklärt werden.

Was die Grosskatzen der Serengeti, Kalahari und Sundarbans auf dem Land verkörpern, sind die Haie im Meer: Superräuber, die an der Spitze der Nahrungskette stehen und praktisch keine natürlichen Feinde haben. Eine Umfrage in Grossbritannien im Jahr 2003 hat ergeben, dass unter 50 Dingen, die man im Leben unbedingt tun oder sehen muss, an fünfter Stelle die Begegnung mit einem Weissen Hai steht. Die steigende Anzahl von Menschen, die viel Geld für Haibeobachtungen ausgeben, oder die mediale Aufmerksamkeit, die dem Versuch geschenkt wird, einen Weissen Hai in einem Aquarium der breiten Öffentlichkeit zugänglich zu machen, sind Hinweise auf die Faszination, die Haie auf uns Menschen ausüben.

Grosse Haiarten wie Bullenhaie (*Carcharhinus leucas*), Tigerhaie (*Galeocerdo cuvier*) oder Weisse Haie (*Carcharodon carcharias*) können allein aufgrund ihrer Körpermasse für den Menschen eine potenzielle Gefahr darstellen. Im Lauf der Entwicklung haben Menschen, die den Lebensraum Meer mit Haien teilen, gelernt, mit dieser Tatsache umzugehen. Der Mensch hat als Produkt der Evolution Instinkte, die ihn vor Gefahren aus seiner Umwelt warnen und ihm die Möglichkeit geben, sich diesen Gefahren anzupassen und Verhinderungs- oder Verminderungsstrategien zu entwickeln. Diese können kulturell sehr verschieden sein. Die Scheu vor einem uns ebenbürtigen oder überlegenen Raubtier ist

tief in uns verankert. Sie hat uns während unserer Entwicklung das Überleben gesichert. Auch wenn wir heute dank technischer Entwicklung überlegen sind, ist diese Angst und Vorsicht gespeichert. Sie prägt unseren Umgang mit Raubtieren entscheidend.

Haitourismus

Die Faszination für Raubtiere führt dazu, dass immer mehr Menschen diese Tiere in ihrer natürlichen Umgebung sehen und erleben wollen. Für den Anblick eines Löwenrudels in der Serengeti oder das weit aufgerissene Maul eines Weissen Hais nehmen wir eine Reise um die Welt in Kauf. Denn kein noch so guter Dokumentarfilm kann die direkte Begegnung ersetzen. Viele Menschen der westlichen Welt erfüllen sich diesen "Traum" irgendwann im Leben.

Dieser Trend, der im Hinblick auf die Haie während der letzten Jahre und mit der Entwicklung des Sporttauchens stark zugenommen hat, muss aus vielerlei Hinsicht kritisch hinterfragt werden. Der Wunsch von Menschen, die in urbanen Gebieten leben, nach authentischer Natur und Tiererlebnissen ist nachvollziehbar und legitim. Die Realisierung dieses Wunsches ist allerdings nicht unbedingt auch zum Vorteil des Tiers. Es ist zwar richtig, dass gerade das Beobachten bedrohter Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum auch von Nutzen sein kann. Wird die lokale Bevölkerung beispielsweise bei der Einrichtung und dem Betrieb von Reservaten mit einbezogen, kann die Aufmerksamkeit für bedrohte Tiere sowie deren Schutz gefördert werden. Reservate – und somit der Zugang zu den darin lebenden Tieren – müssen allerdings nachhaltig kontrolliert werden. Und dies bedeutet in den meisten Fällen in erster Linie eine Limitierung der Besucher, was häufig den Gründungsideen widerspricht. Am Beispiel des Weissen Hais kann dieser Zusammenhang verdeutlicht werden.

Die Wahrscheinlichkeit einer zufälligen Begegnung zwischen einem Weissen Hai und einem Menschen ist äusserst gering. Selbst wenn man sich in einem Meeresgebiet aufhält, wo sich Weisse Haie nachweislich aufhalten, ist es nahezu unmöglich, ohne entsprechende Hilfsmittel einem dieser Tiere zu begegnen. In den vergangenen Jahren hat sich an einigen Orten dieser Welt eine eigentliche "Weisse-Hai-Industrie" entwickelt. An Plätzen in Südafrika oder Südaustralien, an denen viele Weisse Haie leben oder lebten, haben Touristiker mit Hilfe von Wissenschaftlern und mit der Unterstützung von Tierdokumentations-Produzenten die Infrastruktur zur Besichtigung von Weissen Haien aufgebaut. Diese Anbieter nehmen Interessierte mit Booten aufs Meer hinaus, wo Weisse Haie mit Ködern aller Art ans Boot gelockt werden. Nähert sich ein Hai, wird versucht, diesen so lange wie möglich in der Nähe des Bootes zu halten und den zahlenden Gästen die Gelegenheit zu bieten, Bilder zu machen oder in einen Käfig zu steigen, um Weisse Haie unter der Wasseroberfläche zu filmen oder zu beobachten.

Die Zahl der Anbieter solcher lukrativer Touren ist in den vergangenen Jahren förmlich explodiert. Wo früher ein Boot auf das Meer hinaus fuhr, sind es heute 10 oder mehr, und die Konkurrenz unter den einzelnen Anbietern ist stark gestiegen. Die Nachfrage wird allerdings immer grösser, sodass damit gerechnet werden muss, dass weitere folgen. Es gibt zwar einige Regulierungen, die in den meisten Fällen aber nur auf dem Papier existieren.

Im Zuge dieser Kommerzialisierung geht fast immer die Frage vergessen, was dies für die Tiere bedeutet. Es ist schwierig abzuschätzen, welchen Einfluss die Boote, die täglich und über mehr oder weniger das ganze Jahr ködern, auf Weisse Haie haben – und wie das ihr Verhalten beeinflusst. Inwieweit beeinträchtigen die Abgase der Boote und der Abfall, der versehentlich im Meer landet, den Lebensraum dieser Tiere? Und welchen Effekt hat die Begegnung mit einem Boot voller Touristen auf einen Weissen Hai, wenn diese bei seinem spektakulären Biss in den Köder vor Entzückung kreischen? Fest steht, dass alle diese Punkte das Verhalten eines Weissen Hais beeinflussen. Beobachtungen von Anbietern solcher Touren lassen vermuten, dass die Effekte schlimmer sind als befürchtet. Mehr Haie konnten früher während längerer Zeit beobachtet werden, und ihr Verhalten scheint sich geändert zu haben. Solche Entwicklungen können nicht automatisch auf den zunehmenden touristischen Druck abgewälzt werden. Andere Faktoren wie die Fischerei und ökologische Veränderungen spielen wahrscheinlich die weit wichtigere Rolle. Trotzdem spiegeln diese Beobachtungen ein bekanntes Bild: Mit zunehmendem touristischem Druck nimmt die Häufigkeit von Tiersichtungen in bekannten

Reservaten ab. Hohe Preise lassen sich nicht mehr rechtfertigen, und die geschützten Gebiete werden touristisch unattraktiv.

Knorpelfische – eine wenig bekannte Tiergruppe

Die Klasse der Knorpelfische, zu denen Haie, Rochen und Chimären gehören, ist – verglichen mit anderen Tierklassen wie den Vögeln oder Reptilien – in Bezug auf ihre Biologie immer noch wenig erforscht. Dieses Unwissen hat mehrere Gründe.

An erster Stelle steht die Tatsache, dass Haie einen uns Menschen nicht ohne weiteres zugänglichen und fremden Lebensraum bewohnen. Seien es Riffe, Flussmündungen, der offene Ozean oder die Tiefsee – alle diese Lebensräume sind dem Forscher nur mit technischen Hilfsmitteln zugänglich. Erst in den vergangenen Jahrzehnten wurde es mit Hilfe des Presslufttauchens und mit dem Bau von U-Booten möglich, in die Lebensräume der Haie vorzudringen und Daten über sie zu sammeln. Nach wie vor aber bestehen für die wissenschaftliche Erforschung der Haie in ihrem natürlichen Lebensraum grosse Schwierigkeiten. Die Beobachtungsdauer ist meist begrenzt, viele Lebensräume – beispielsweise die Tiefsee – sind trotz technischen Errungenschaften immer noch weitgehend unzugänglich. Eine Vielzahl von potenziellen Lebensräumen der Haie erschwert es zudem, die Biologie und das Verhalten dieser Tiere systematisch zu erforschen. In diesem Kontext wird ersichtlich, weshalb in der Vergangenheit ein wesentlicher Teil der Erkenntnisse zur Biologie der Haie an toten Tieren gewonnen wurde: Wichtiges und Grundlegendes etwa zur Morphologie oder zur Physiologie der Haie; ökologische und verhaltensbiologische Aspekte wurden aber mit dieser Methode meist ausgeklammert.

Eine weitere Schwierigkeit bei der Erforschung der Haie betrifft die Aquariumshaltung von Knorpelfischen. Bei vielen Tierarten wie Mäusen, Delphinen oder Insekten wurden wichtige Erkenntnisse an gefangenen Tieren gewonnen. Langzeitbeobachtungen von gefangenen Individuen unter kontrollierbaren Bedingungen ermöglichen Einblicke in verschiedenste Aspekte der Biologie der betreffenden Art. Mit Haien ist dies nur in Ausnahmefällen möglich. Die wenigsten Haiarten lassen sich über einen längeren Zeitraum in Aquarien halten. Von den Grosshaiarten sind dies nur ganz wenige wie Ammenhaie (Ginglymostomatidae), Sandtigerhaie (*Carcharias taurus*) oder Bullenhaie.

Das fehlende Wissen über Haie und ihre Verwandten ist schliesslich auch eine Folge davon, dass viele Menschen – auch Biologen – Haie als gefährliche Tiere einstufen. Filme wie *Jaws* haben dazu beigetragen. Die Angst vor Haien hat in vielen Fällen bis heute verhindert, dass sie von Biologen in ihrem natürlichen Lebensraum studiert wurden.

Trotz diesen Hindernissen bei der Erforschung der Knorpelfische ist absehbar, dass sich in nächster Zeit unsere Erkenntnisse über diese faszinierenden Tiere mehren werden. Nur mit zusätzlichem Wissen kann unberechtigten Ängsten begegnet werden, was wiederum Voraussetzung dafür ist, dass die verschiedenen Haiarten, deren Existenz heute akut bedroht ist, effektiv geschützt werden können.

Hainamen

Die Namen der verschiedenen Haiarten variieren von Sprache zu Sprache. Für dieselbe Art existieren zum Teil unterschiedliche Bezeichnungen. So wird die im deutschen Sprachgebrauch als Sandtigerhai oder Gewöhnlicher Sandhai bezeichnete Art in Australien *Grey nurse shark* und in Südafrika *Raggedtooth shark* genannt. Ein anderes Beispiel ist der Bullenhai, der in Afrika aufgrund seines Vorkommens im Fluss Sambesi auch als *Zambezi shark* betitelt wird. Lokale Namen existieren für die meisten Arten. Diese sprachabhängige Namensgebung führt häufig zu Verwechslungen. Wer viel mit Haien zu tun hat, benutzt aus diesem Grund die wissenschaftlichen Artnamen.

Über die Herkunft des Wortes S*hark* wurde und wird viel spekuliert. Eine mögliche Erklärung leitet das englische Wort für Hai vom Wort *Xoc* aus der Sprache der Maya ab. Wie die Spanier hatten auch die Engländer das Wort *Tiburón* gebraucht, das von den karibischen Indianern für die Bezeichnung grosser Haie verwendet wurde. Die Wörter *Tiburón* und *Shark* fanden erst mit dem Beginn der Entdeckungsfahrten Eingang in die entsprechenden Sprachen. Sowohl die Spanier als auch die Engländer hatten Namen für kleine Haiarten. Die Spanier benutzten das Wort *Cazón*, welches auch

heute noch für die Bezeichnung kleiner Haie gebraucht wird. Die Engländer hingegen nannten kleine Haie *Dogfish*, *Huss*, *Nuss* oder *Nurse*. Erst mit den Entdeckungsfahrten im 16. Jahrhundert und dem Vordringen in unbekannte Gewässer wurde es nötig, auch für grosse Haiarten einen Namen zu finden. Dabei wurde vorerst auf die existierenden, lokalen Namen zurückgegriffen.

Biologie der Knorpelfische

Die Knorpelfische stellen eine der letzten Hauptgruppen lebender Wirbeltiere dar, deren Biologie immer noch weitgehend unbekannt und unerforscht ist. Dies ist umso erstaunlicher, als Vertreter dieser Wirbeltierklasse die zahlenmässig weitaus häufigsten Grossräuber aller marinen Habitate sind.

Die Biologie der Knorpelfische umfasst verschiedene Teilgebiete wie Morphologie und Anatomie, Physiologie, Genetik oder die Verhaltensökologie. Jede dieser thematischen Disziplinen hat ihre eigene Arbeitsmethodik. Viele Aspekte der Anatomie oder der Physiologie der Haie und Rochen sind bekannt und gut erforscht. Laborstudien haben hier die Grundlagen gelegt. Viele Aspekte des Verhaltens und der Ökologie der Knorpelfische sind demgegenüber – aufgrund der eingangs erwähnten logistischen und methodischen Schwierigkeiten – nur marginal erforscht. Auf dem Gebiet der Verhaltensökologie ist aber dank neuen Methoden wie der Satellitentechnik oder der Weiterentwicklung molekularbiologischer Arbeitstechniken ein grosser Wissenszuwachs zu erwarten.

Die folgenden Kapitel geben eine Einführung in die Biologie der Knorpelfische. Dabei ist das Augenmerk auf die Funktion des Organismus gerichtet. Im Kapitel Ökologie und Verhalten (s. 60) steht dann die Verhaltensökologie der Haie im Vordergrund. Diese Gliederung macht deshalb Sinn, weil viele Aspekte des Verhaltens eines Tiers nur mit dem entsprechenden Wissen zur Funktion des Organismus verstanden werden können. Die Interaktion zwischen Haien und Saugfischen kann beispielsweise nur dann interpretiert werden, wenn die hydrodynamischen Aspekte des Schwimmens oder die Verteilung von Sinneszellen über die Körperoberfläche bekannt sind.

Klassifikation

Die Anzahl aller existierenden Tierarten wird auf mehrere Millionen geschätzt. Mit einem wissenschaftlichen Namen bezeichnet, und somit beschrieben, sind über 1.5 Millionen Arten. Weniger als 5% davon sind Wirbeltiere, und von diesen wiederum gehören mehr als die Hälfte zu den Fischen. Diese Artenzahlen sind nur ungefähre Richtwerte. Was darauf zurückzuführen ist, dass Biologen sich über die Definition des Begriffs “Art” nicht einig sind. Die geschätzte Anzahl der noch zu entdeckenden Arten reicht denn auch von 10 bis 100 Millionen.

Solch immense Zahlen verlangen nach einer Gruppierung ähnlicher Formen. Dies geschieht mit Hilfe von Kategorien, die als Gesamtheit das zoologische System darstellen. Eine erste grobe Unterscheidung wird zwischen Wirbeltieren (Vertebrata) und Wirbellosen (Invertebrata) gemacht. Der Begriff Vertebrata wurde 1801 vom französischen Naturforscher Lamarck (1744-1829) als Gruppenbezeichnung eingeführt und steht der Sammelbezeichnung Invertebrata für alle wirbellosen Tiere gegenüber. Der Begriff Invertebrata ist eine Sammelbezeichnung, aber keine taxonomische Einheit. Der Grossteil aller heute bekannten Tierarten sind Wirbellose.

Stamm (phylum)	Chordata
Klasse (classis)	Chondrichthyes
Ordnung (ordo)	Carcharhiniformes
Familie (familia)	Carcharhinidae
Gattung (genus)	*Carcharhinus*
Art (species)	*Carcharhinus limbatus*

Tabelle 1: Die wichtigsten Kategorien des zoologischen Systems, dargestellt am Beispiel der systematischen Stellung des Schwarzspitzenhais, *Carcharhinus limbatus*.

Die Wirbeltiere gehören zum Stamm der Chordatiere (Chordata), der seinerseits sieben Klassen von Wirbeltieren umfasst: Kieferlose (Agnatha), Knorpelfische (Chondrichthyes), Knochenfische (Osteichthyes), Amphibien (Amphibia), Reptilien (Reptilia), Vögel (Aves) und die Säugetiere (Mammalia).

Im Sinne einer binären Nomenklatur, die 1739 vom schwedischen Naturforscher Carl von Linné (1707-1778) im Werk “Systema naturae” – einem ersten umfassenden Klassifikationsversuch –

eingeführt wurde, wird jede Tierart taxonomisch durch ihren *kursiv* gedruckten Gattungs- und Artnamen gekennzeichnet (Tabelle 1, s. 8).

Die Klasse der Knorpelfische umfasst die Vertreter der beiden rezenten Unterklassen Elasmobranchii (Haie und Rochen) und Holocephalii (Chimären) sowie zahlreiche fossile Formen ausgestorbener Gruppen, deren Wurzeln mehr als 400 Millionen Jahre zurückreichen. Knorpel- und Knochenfische können allgemein als aquatische, fischartige, kiemenatmende, flossentragende und bekieferte Wirbeltiere diagnostiziert werden. Rezente Vertreter der Knorpelfische zeichnen sich zudem durch folgende Merkmale aus:

- Endoskelett aus kalzifiziertem Knorpel
- Gepaarte Oberkiefer (Palatoquadratum) und Unterkiefer (Meckelscher Knorpel)
- Verbundene Hyoid- und Branchialbögen
- Hyostyle Kieferaufhängung
- Vier bis sieben voneinander getrennte interne und externe Kiemenöffnungen
- Fehlen von Lungen oder Schwimmblasen
- Einfaches, schachtelartiges Neurocranium, welches das Gehirn und cephalische Sinnesorgane enthält
- Wirbelsäule mit Notochord, das sekundär durch kalzifizierte Wirbelkörper verstärkt wird
- Paarige Brust- und Bauchflossen
- Unpaare Rücken- und Afterflossen (sekundär in einzelnen Gruppen nicht vorhanden)
- Präkaudale Flossen gestützt durch innere, proximale knorpelige Basalia und distale Radialia
- Paarige Kopulationsorgane (Myxopterygien oder Klasper) als nach hinten weisende Verlängerungen der Basalia der Bauchflossen
- Schwanzflosse gestützt durch die Wirbelsäule
- Flossen mit Ceratotrichia als Stützelemente
- Dermalskelett aus Placoidschuppen
- Lebenslanger Zahnersatz
- Normalerweise präorale Schnauze mit Nasenlöchern auf der ventralen Seite
- Nasenlöcher mit nur einer Öffnung, die durch knorpelige Hautfalten unterteilt ist

Ursprüngliche Knorpelfische sind eierlegend (ovipar), und etwa ein Drittel aller rezenten Arten legen Eier mit einer Schale. Diese werden am Boden oder in Riffstrukturen abgelegt und bleiben dort bis zum Schlüpfen der Jungtiere. Im Gegensatz dazu entwickelten die restlichen zwei Drittel der Knorpelfischarten verschiedene Formen der Lebendgeburt (Viviparie), bei denen das Muttertier voll entwickelte Jungtiere zur Welt bringt.

Vielfalt der Knorpelfische

Die Gruppe der Elasmobranchier (griechisch *elasmos* = Platte und *branchios* = Kieme) umfasst so verschiedene Arten wie den Gefleckten Adlerrochen (*Aetobatus narinari*), den Weissen Hai, verschiedene Hundshaie (*Mustelus* sp.) oder die Raue Meersau (*Oxynotus bruniensis*). Gegenwärtig sind insgesamt gegen 500 Haiarten und über 600 Rochenarten bekannt. Die Klasse der Knorpelfische umfasst damit ungefähr 1200 Arten. Verglichen mit den anderen Klassen der Wirbeltiere, insbesondere den Knochenfischen mit über 25‘000 Arten, sind die Chondrichthyes bezüglich Artenzahl eine vergleichsweise kleine Klasse.

Diese Zahlen sind nicht als endgültig zu verstehen. In allen Klassen der Wirbeltiere werden mit fortschreitendem Wissen und vertiefter Forschung neue Arten beschrieben und hinzugefügt. Alleine im Jahr 2004 haben Meeresforscher in den Ozeanen 106 unbekannte Fischarten gefunden. Die Entdeckung und Beschreibung neuer Arten ist ein langwieriger Prozess, an dessen Ende die Namensgebung steht. Die lateinische oder griechische Form der Benennung ist verbindlich, und die Namen müssen in einer anerkannten wissenschaftlichen Zeitschrift offiziell publiziert werden. Die

Benennung neuer Arten wird von der internationalen zoologischen Nomenklaturkommission kontrolliert und bestätigt. Nach einem Gesetz dieser Kommission darf ein wissenschaftlicher Name nie geändert werden.

Auch die Artenzahl der Knorpelfische wird sich in Zukunft zweifellos vergrössern. In zahlreichen Museen und Sammlungen dieser Welt werden unbeschriebene Exemplare konserviert, die noch keinen wissenschaftlichen Namen tragen und über deren systematische Stellung noch nichts bekannt ist. Diese unbeschriebenen Arten stammen meist aus Gebieten und Lebensräumen, die aus logistischen, finanziellen oder politischen Gründen nur schwer zugänglich sind. Die Erforschung der Tiefsee beispielsweise ist nach wie vor nur unter grossem finanziellem Aufwand möglich und stellt höchste Ansprüche an die technische Ausrüstung der Forscher. So ist es verständlich, dass eine systematische Suche nach neuen Hai- oder Rochenarten der Tiefsee nur selten unternommen wird. Neue Arten werden viel eher zufällig im Zusammenhang mit der Tiefseefischerei oder während Arbeiten bei geologischen oder petrochemischen Tiefseebohrungen entdeckt. Erst kürzlich wurde beispielsweise ein fluoreszierender Hai in einer Tiefe von 5000 m gesichtet. Ob es sich dabei tatsächlich um eine neue Art handelt oder um eine bereits bekannte, bei der erstmals fluoreszierende Stellen erkennbar waren, ist noch nicht geklärt.

Die Erkennung neuer Arten setzt fundiertes Wissen voraus. Nur selten ist ein Experte zugegen, wenn auf Fischerbooten Fänge gelandet werden, die potenziell neue Arten bergen könnten. Es ist davon auszugehen, dass wohl schon häufig der Wissenschaft unbekannte Arten unerkannt zurück ins Meer geworfen worden sind.

Die Entdeckung neuer Knorpelfischarten ist auch aus unzugänglichen Küstengebieten oder Süsswassersystemen zu erwarten. Der pazifisch-südostasiatische Raum ist in Bezug auf die Biodiversität der Haie und Rochen ein vielversprechendes Gebiet. Unzählige Inseln und endlose Küstenlinien, die häufig unbesiedelt und dementsprechend nur sehr schwer zugänglich sind, lassen es als wahrscheinlich gelten, dass in diesen Habitaten heute noch unbekannte Arten leben. Gleiches gilt für die ausgedehnten Süsswassersysteme im Landesinnern. In diesen logistisch schwierig zu erforschenden Gebieten kann es von Vorteil sein, mit der lokalen Bevölkerung zusammenzuarbeiten und deren Wissen über die lokalen Artbestände zu nutzen.

(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Hamlett 1999)

Sonderfall Chimären

In der antiken griechischen Mythologie wurden Zwitterwesen als Chimären bezeichnet. Chimären (Unterklasse Holocephalii, Figur 1, s. 14) werden aufgrund ihres Aussehens häufig auch als Seeratten, Seekatzen, Geisterhaie oder Elefantenfische bezeichnet. Die Biologie dieser Tiere ist nahezu unbekannt und wird erst seit kurzer Zeit systematisch erforscht.

Chimären können durch folgende Merkmale, die teilweise im Widerspruch zur Klasse der Knorpelfische stehen, charakterisiert werden:

- Holostyle Kieferaufhängung
- Notochord, das auf der ganzen Länge nicht eingeschnürt ist
- Keine echten Wirbelcentra, nur Wirbelbogen
- Keine Rippen
- Placoidschuppen nur im Kopf- und Rückenbereich; häufig nur bei Jungtieren zu finden und im Adultstadium meist ganz fehlend
- Zähne zu drei kontinuierlich wachsenden, nicht ersetzbaren und hypermineralisierten Platten verschmolzen, eine im Munddach und zwei im Mundboden
- Keine Spiracula und keine Pseudobranchien
- Nur vier Kiemenspalten
- Falscher Kiemendeckel, der die Kiemenspalten zudeckt und durch Elemente des Hyoidbogens gestützt wird

- Keine Darmspirale
- Keine Kloake
- Schwanz zu dünnem Faden ausgezogen
- Grosse 1. Rückenflosse mit Stachel, der eine Giftdrüse enthält
- Immer ovipar
- Marin

Gegenwärtig werden eine Ordnung (Chimaeriformes) und drei rezente Familien (Chimeridae, Callorhynchidae und Rhinochimaeridae) mit aktuell 33 beschriebenen Arten unterschieden. Vermutlich existieren weitere Arten, die wissenschaftlich noch nicht beschrieben sind. Experten gehen davon aus, dass die Zahl der rezenten Holocephalii 45 Arten nicht überschreitet. Im Erdaltertum (Paläozoikum) waren die Chimären möglicherweise die dominierenden marinen Fische. Bis zu zwölf Ordnungen oder Unterordnungen existierten zu dieser Zeit.

Chimären unterscheiden sich in gewissen Merkmalen wesentlich von der Unterklasse der Elasmobranchii (Haie und Rochen). Ihre systematische Stellung im zoologischen System ist umstritten. Aufgrund der grossen Unterschiede kann davon ausgegangen werden, dass sich die Entwicklungslinie der Chimären erdgeschichtlich sehr früh von derjenigen der Haie und Rochen getrennt hat. Die Unterklasse der Holocephalii evolvierte aus einem knorpelfischartigen Vorfahren im Paläozoikum (Tabelle 2, s. 12). Es gibt Experten, die fordern, dass die Chimären in eine eigene Klasse gestellt und nicht zu den Chondrichthyes gezählt werden. Aus praktischen Gründen ist die Einführung einer neuen Klasse bei einer so kleinen Reliktgruppe allerdings unwahrscheinlich.

Chimären leben weltweit in kühleren Regionen und sind vorwiegend Tiefseebewohner bis mindestens 3000 m. Ihre Grösse reicht von ungefähr 60 cm bis 1 m. Wie Haie und Rochen zeigen auch Chimären eine innere Befruchtung. Im Gegensatz zu vielen Haien sind sie aber immer ovipar. Die Weibchen produzieren grosse, dotterreiche Eier, die denjenigen der eierlegenden Haie und Rochen gleichen. Die Form der Eihülle ist für jede Familie charakteristisch. Meist werden vom Weibchen zwei Eier gleichzeitig im Substrat verankert.

Die Evolution der Knorpelfische

Knorpelfische sind eine der erfolgreichsten tierischen Entwicklungslinien in der Geschichte der Erde und eine der frühesten kiefertragenden Gruppen. Sie dominieren die Meere seit über 400 Millionen Jahren und überlebten alle Zeitalter und Katastrophen der Erdgeschichte. Heute stellen sie eine sehr spezialisierte Gruppe von Meerestieren dar.

Erste Funde früher Knorpelfische stammen aus dem Zeitalter des Ordoviziums und sind somit ungefähr 455 Millionen Jahre alt. Mit den Haien und ersten zeitgleich auftretenden Knochenfischen begann das Zeitalter der Fische. Nachweise frühester Haie – in Form von Schuppen und Zähnen – stammen aus dem Gebiet der Mongolei oder Spaniens. Und im sogenannten *Aztec Siltstone* in der Antarktis fand man erste grosse Ansammlungen fossiler Haie. Aber auch die Schweiz ist Fundstätte vieler fossiler Haiarten wie *Isurus desori flandrica*, ein Makohai des unteren Oligozäns (ca. 35 Millionen Jahre v.u.Z.) in der Region Basel. Eine für fossile Knorpelfische reiche Fundstätte liegt in den USA und ist unter dem Namen *Bear Gulch Limestone* bekannt. 126 fischartige Taxa sind in diesem Gebiet gefunden worden: Davon sind 60% zu den Knorpelfischen zu zählen, 33% zu den Strahlenflossern (Actinopterygii) und 5% zu den Quastenflossern (Crossopterygii). Diese taxonomische Zusammensetzung kontrastiert stark mit der Vielfalt heutiger fischartiger Gruppen. Geht man von einer Artenzahl aus, die sich auf – konservativ geschätzt – 25'000 Arten beläuft, so sind davon nur gerade 3.4% Knorpelfische und 96% Knochenfische. Die rezenten Quastenflosser repräsentieren 0.004% der gegenwärtigen Fischformen.

Die Entwicklungslinie von Knorpel- und Knochenfischen trennte sich früh. Entsprechend sind Haie mit den Knochenfischen nur sehr entfernt verwandt. Von den frühen Haiformen kennt man in den meisten Fällen nur die Schuppen. Das reale Abbild dieser Urtiere bleibt spekulativ. Erste fossile Haizähne stammen aus dem Devon und sind gegen 420 Millionen Jahre alt. Der Grund für diese

schlechte Überlieferung liegt in der geringen Haltbarkeit von Knorpelskeletten. Meistens sind es nur Zähne – die am meisten gesammelten Vertebratenfossilien überhaupt –, Dornen oder eben Schuppen, die als Zeugen der Vergangenheit erhalten bleiben. Eine Ausnahme: Vor kurzem wurde in Kanada ein teilweise erhaltenes Skelett eines Hais aus dem Devon gefunden. Daran sind die einzelnen Zahnfamilien *in situ* zu erkennen. Das Tier besass zudem paarige Dornen an den Brustflossen, ein bislang unbekanntes Merkmal bei Knorpelfischen.

Zeitalter	Grössere Perioden	Millionen Jahre v.u.Z.	
Quartär	Holozän	0.01	*Homo sapiens*
	Pleistozän	1.6	
Tertiär	Pliozän	5	Verwandte des Menschen
	Miozän	23	
	Oligozän	35	Evolution auf getrennten Kontinenten und periodische Migrationen
	Eozän	57	Säugetiere und Vögel diversifizieren sich
	Paläozän	65	Massenaussterben
Mesozoikum	Kreide	146	Ende der Dinosaurier
	Jura	208	Meere voller Ammoniten
	Trias	245	Dinosaurier zu Lande
Paläozoikum	Perm	290	Massenaussterben Superkontinent Pangäa
	Karbon	362	
	Devon	410	Fische und Amphibien
	Silur	438	Besiedlung des Festlandes
	Ordovizium	505	Grösste Ausdehnung des Urozeans
	Kambrium	545	Auftreten der Trilobiten und anderer mariner Tiere
Präkambrium	Proterozoikum	2500	Vielzelliges Leben
	Archaikum	3500	Eindeutige Spuren von Leben

Tabelle 2: Zeitalter der Erdgeschichte.

Viele Tiergruppen durchlebten im Verlauf der Erdgeschichte ihre Blütezeiten. Man denke nur an jene der Saurier, die 200 Millionen Jahre nach den Haien in der Evolution auftraten: gigantische Reptilien, die alle Habitate der Erde bevölkerten. Genauso durchliefen auch die Haie ihre Blütezeiten. Im Gegensatz zu den Reptilien sind sie aber noch immer dominant und weisen eine grosse Verbreitung mit teilweise hohen Populationsdichten auf. Die erste Blütezeit der Haie begann im Zeitalter des Devons vor 400 Millionen Jahren und dauerte etwa 150 Millionen Jahre bis ins mittlere Perm. Sie wurde von primitiven Formen, den cladodonten Haien, beherrscht. Das Wort cladodont bezieht sich auf den

Zahnbau: eine basale Scheibe, auf der ein zentraler, konischer Höcker und zwei kleine seitliche Spitzen sitzen. Im Mesozoikum wurden die Meere vorwiegend von hybodonten Haien bevölkert. Die Evolution der meisten rezenten Haifamilien war mit dem Ende der Kreidezeit grundsätzlich abgeschlossen.

Der bekannteste Vorfahre aus dem Devon ist *Cladoselache*, mit dem die heutigen Haie noch viele Merkmale teilen. *Cladoselache* besass fünf Kiemenspalten, zwei gut entwickelte Rückenflossen mit Dornen, Brust- und Bauchflossen sowie einen mächtigen symmetrischen Schwanz. Der Oberkiefer war am Schädel nur lose befestigt (Hyostylie), und der Unterkiefer trug viele scharfe Zähne, jeder davon mit einer grossen zentralen und zwei kleinen seitlichen Spitzen.

Eine weitere relativ gut bekannte fossile Haiart ist *Hybodus*. Diese Art zählt man nach dem Namen zu den Hybodontiern, die in Schichten des Mesozoikums gefunden werden. *Hybodus* hatte wie *Cladoselache* zwei mit Dornen bestückte Rückenflossen. Die wichtigsten Veränderungen im Vergleich zu *Cladoselache* waren: der verlängerte obere Lappen der Schwanzflosse, eine Afterflosse und kleine Kopfdornen bei den Männchen, die wohl bei der Paarung eine Rolle spielten. Die Hybodontier besassen vorne am Kiefer kleine spitze und hinten viel breitere Zähne, ähnlich wie bei den heutigen Stierkopfhaien (Heterodontiformes), zu denen allerdings keine Verwandtschaft besteht.

Obwohl hybodonte Formen bis in die Kreidezeit auftreten, entwickelten sich bereits in der frühen Trias und im Jura vor ungefähr 200 Millionen Jahren moderne Elasmobranchierformen, die als Neoselachier bezeichnet werden. Diese verbreiteten sich schnell und prägen seit der Erdneuzeit, dem Kanäozoikum, das Bild der Meere.

Im Fossilnachweis erscheinen als Erste die Sechs- und Siebenkiemerhaie. Sie haben nur noch eine Rückenflosse und besitzen am Oberkiefer spitze und im Unterkiefer breite, sägeartige Zähne, mit denen sie Fleischstücke aus einem grossen Beutetier herausreissen. Im Mesozoikum entwickelten sich auch die meisten heute noch anzutreffenden Haifamilien. Der genaue Verlauf der Evolution ist jedoch bis heute ungeklärt.

Der vielleicht erstaunlichste fossile Hai ist *Carcharodon megalodon*, ein Verwandter des rezenten Weissen Hais. Fossile Zähne dieses Riesen mit einem Alter von 3 bis 25 Millionen Jahren werden immer wieder gefunden. Mit Hilfe dieser Zähne konnte man die Grösse des Tiers rekonstruieren: Ausgewachsene Individuen mussten eine Grösse von über 15 m erreicht haben. Das Gewicht dürfte sich auf gegen 50 t belaufen haben. Wie sein heutiger Verwandter ernährte sich der Megalodon wahrscheinlich von anderen Haiarten und meeresbewohnenden Säugern. Trotz der Ähnlichkeit – zum Beispiel der Zahnform von *C. megalodon* und *C. carcharias* – weiss man heute, dass keiner der beiden Vorfahre des anderen war. Die beiden Arten lebten zeitgleich im Miozän und Pliozän (24 bis 1.7 Millionen Jahre v.u.Z.) und zeigten wahrscheinlich ein ähnliches Verbreitungsgebiet. Am Ende des Pliozäns verschwand *C. megalodon* aus der Fossilgeschichte.

Zur Evolution von *C. carcharias* existieren unterschiedliche Theorien. Eine von ihnen besagt, dass der heutige Weisse Hai aus der sogenannten grosszahnigen Linie der Weissen Haie (*Carcharodon* sp.) evolvierte, zu der auch *C. megalodon* gehörte. Eine andere Theorie geht davon aus, dass *C. carcharias* aus dem miozänen Makohai *Isurus hastalis* hervorging. Das zur Klärung dieser Frage zur Verfügung stehende Fossilmaterial ist zu wenig zuverlässig, als dass eine abschliessende gesicherte Aussage gemacht werden könnte.

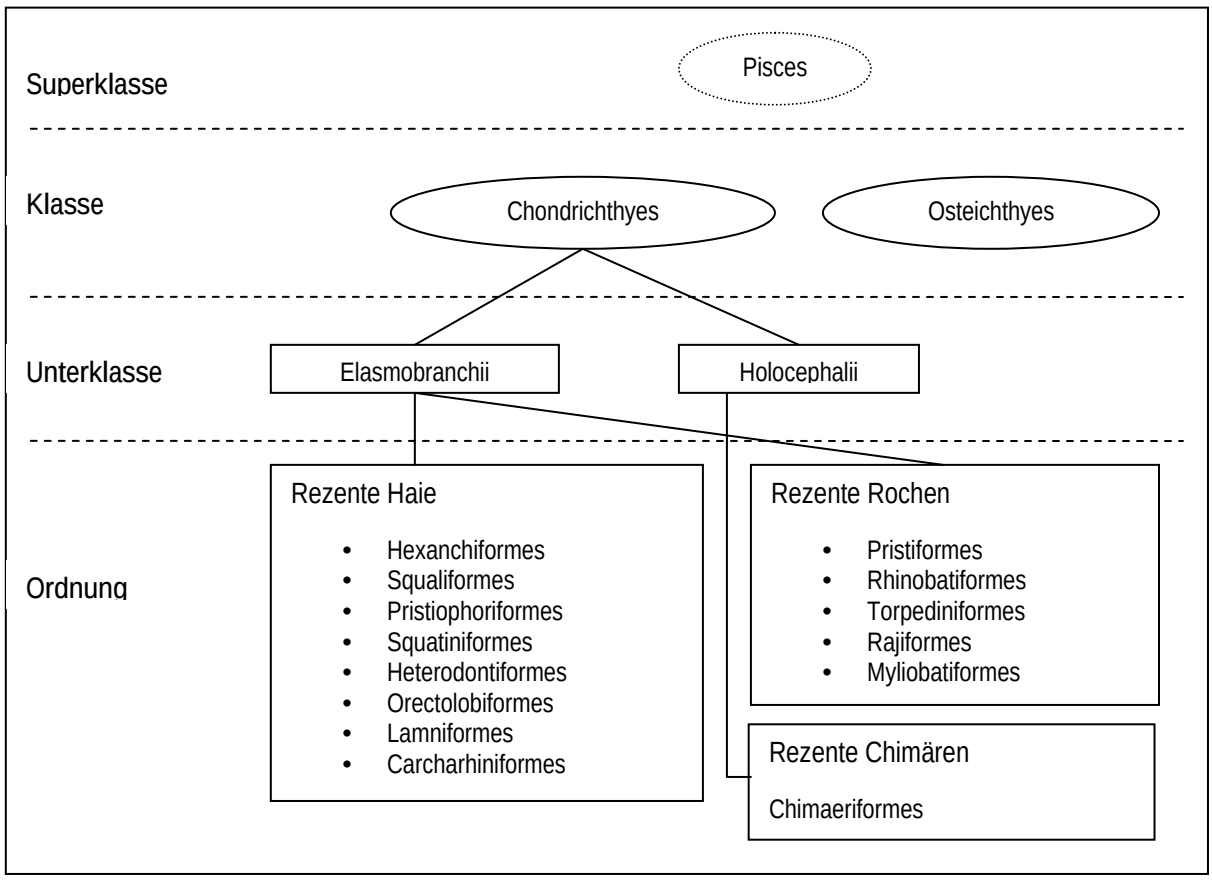
(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Hamlett 1999; Miller et al. 2003)

Systematik der Knorpelfische

Die Elasmobranchier sind in der Klasse der Chondrichthyes die dominierende Gruppe. Von 60 Familien, 186 Gattungen und gegen 1200 Arten gegenwärtiger Knorpelfische stellen die Haie und Rochen ungefähr 96%. Nur 4% davon sind Chimären. Innerhalb der Gruppe der Elasmobranchier sind die Rochen mit ungefähr 56% den Haien mit 44% bezüglich der Artenzahl überlegen.

Bei den rezenten Knorpelfischen werden zwei Unterklassen unterschieden: die Holocephalii und die Elasmobranchii (Figur 1, s. 14). Die zu den Elasmobranchii gehörenden Neoselachii werden weiter unterteilt in acht Haiordnungen und fünf Rochenordnungen. Die Ordnung Hexanchiformes beinhaltet

zwei Familien mit mindestens fünf Arten. Zu dieser Gruppe gehören die Sechs- und Siebenkiemerhaie und der Kragenhai (*Chlamydoselachus anguineus*). Die Ordnung Squaliformes besteht aus sieben Familien mit über 100 Arten. Die wohl bekannteste Haiart dieser Gruppe ist der Gewöhnliche Dornhai (*Squalus acanthias*). Die Ordnungen Pristiophoriformes, Squatiniformes und Heterodontiformes umfassen je nur eine Familie mit mindestens 5, 15 und 9 Arten. Dies sind die Säge-, Engels- und Stierkopfhaie. Die Ordnung Lamniformes enthält sieben Familien mit mindestens 15 Arten. Zu dieser Gruppe gehören einige der bekanntesten Haiarten wie der Weisse Hai oder der Sandtigerhai, aber auch die Fuchshaie (*Alopias* sp.), der Riesenhai (*Cetorhinus maximus*) oder der Riesenmaulhai (*Megachasma pelagios*). Der Riesenmaulhai ist erst seit 1976 bekannt, als ein erster Vertreter dieser Art vor Hawaii entdeckt wurde. Bis heute wurden nur sehr wenige Individuen – in den meisten Fällen tote Tiere – gefangen oder gefunden, und die Biologie, insbesondere das Verhalten des Riesenmaulhais ist nur sehr oberflächlich erforscht. Die Ordnung Orectolobiformes umfasst sieben Familien mit mindestens 31 Arten. Diese Ordnung beinhaltet das grösste fischartige Lebewesen, den Walhai, aber auch kleinere Formen wie die Wobbegongs. Die artenmässig weitaus grösste Ordnung Carcharhiniformes besteht aus acht Familien und mindestens 207 Arten. Hierzu gehören bekannte Arten wie der Bullenhai, der Graue Riffhai (*Carcharhinus amblyrhynchos*) oder der Kleingefleckte Katzenhai (*Scyliorhinus canicula*).



Figur 1: Die Systematik der Knorpelfische. Erklärungen siehe Text.

Die Rochen weisen eine im Vergleich mit den Haien grössere Artenvielfalt auf. Die Ordnung Pristiformes umfasst lediglich eine Familie mit ungefähr sieben Arten. Dies sind die Sägerochen, die im Unterschied zu den Sägehaien (Pristiophoriformes) keine Nasenbarteln am Rostum tragen. Zudem befinden sich ihre Kiemenspalten wie bei allen Rochenarten auf der Körperunterseite und nicht seitlich am Kopf. Die Ordnung Rhinobatiformes umfasst drei Familien mit mindestens 47 Arten. Zu dieser Gruppe gehören die vielgestaltigen Gitarrenrochen. Die Ordnung Torpediniformes besteht aus vier Familien mit mindestens 54 Arten. Wie der Name schon sagt, gehören zu dieser Gruppe die Torpedo- und Zitterrochen. Die Ordnung Rajiformes umfasst drei Familien und über 234 Arten und beinhaltet die

Echten Rochen. Die Ordnung Myliobatiformes umfasst neun Familien mit insgesamt mindestens 171 Arten. Diese vielgestaltige Gruppe umfasst die Stechrochen, Falterrochen, Adlerrochen und Kuhnasenrochen. Auch die Teufelsrochen, beispielsweise der Manta (*Manta birostris*), gehören zu dieser Ordnung.

Die Entdeckung neuer Arten und die genauere morphologische und molekulargenetische Beschreibung bereits beschriebener und klassifizierter Arten stellen die Taxonomen vor Probleme. Die Entdeckung neuer Arten verdeutlicht immer wieder, dass es eine unwiderlegbar gültige Klassifizierung nicht gibt und dass die höhere Klassifikation der Knorpelfische nicht endgültig ist. Die Entdeckung neuer Arten führt zudem dazu, dass auch auf Art- und Gattungsniveau Veränderungen an existierenden Einteilungen vorgenommen werden müssen. Weiter kann ein und dasselbe Fossil oder eine bestimmte rezente Art von verschiedenen Forschern unterschiedlich interpretiert und ins System gestellt werden.

Die Mehrheit der Knorpelfischsystematiker ist der Meinung, dass die rezenten Knorpelfische eine monophyletische Gruppe sind. Monophyletisch bedeutet, dass die Art oder Gruppe von einem gemeinsamen Vorfahren abstammt. Für fossile Arten gilt dies allerdings nicht unwidersprochen, und ein solches Beispiel zeigt, wie schwierig die Einordnung ins System sein kann. Die traditionelle Unterscheidung zwischen Elasmobranchii und Holocephalii wird durch neue Knorpelfischfunde aus dem Paläozoikum immer wieder in Frage gestellt. Eine Minderheit der Knorpelfischsystematiker vertritt die Meinung, dass einige frühpaläozoische Haie wie die berühmte Gattung *Cladoselache* aus dem Devon keine monophyletische Gruppe mit den anderen Elasmobranchii gegenüber den Chimären formt, sondern möglicherweise eine Schwestergruppe der Euselachii und Chimären darstellt.

Knochen- vs. Knorpelfische

Aus evolutionsbiologischer Sicht haben sich sowohl die Knochen- als auch die Knorpelfische aus einem gemeinsamen Vorfahren entwickelt. Dieser letzte gemeinsame Vorfahre muss irgendwann im Silur vor 410 bis 438 Millionen Jahren gelebt haben. Die Bezeichnung Fisch ist keine taxonomische Einheit, und viele Lebewesen, die sich im Wasser fortbewegen, tragen das Wort Fisch in ihrem Namen.

Wenn wir im alltäglichen deutschen Sprachgebrauch von Fisch reden, meinen wir in der Regel einen Knochenfisch, beispielsweise einen Lachs. Systematisch gesehen werden die Knochenfische (Osteichthyes) den Knorpelfischen (Chondrichthyes) gegenübergestellt. Beide Gruppen haben nicht nur das Wort Fisch im Namen gemeinsam, sondern auch einen ähnlichen Habitus. Als Habitus bezeichnet man den charakteristischen Bau eines Tiers. Und tatsächlich ist es von aussen betrachtet nicht immer ganz einfach, einen Knochenfisch von einem Knorpelfisch zu unterscheiden. Beide Gruppen bewegen sich im Medium Wasser mit Hilfe von Flossen fort. Beide Gruppen besitzen auch ähnliche anatomische Strukturen wie die Anordnung der Muskelgruppen oder den inneren Bau der Flossen. Ähnlich heisst aber nicht gleich. In der Anatomie dieser beiden Gruppen gibt es auch grosse Unterschiede. Diese zeigen sich auch auf genetischer und biochemischer Ebene.

Wegen der Ähnlichkeit von Knochen- und Knorpelfischen erstaunt es nicht, dass einige Systematiker die Superklasse der Pisces (Fischartige) eingeführt haben. Superklasse bedeutet, dass die taxonomische Einheit über den Klassen Chondrichthyes und Osteichthyes steht (Figur 1, s. 14).

(Abbildungen: Amorim et al. 2000; Berra 1997; Carrier et al. 2004; Hamlett 1999)

Knorpelskelett

Knorpelfische besitzen im Gegensatz zu den Knochenfischen ein knorpeliges Endoskelett. Der Knorpelanteil am Gesamtgewicht eines Hais wird auf 6% geschätzt. Beim Menschen beträgt der Knorpelanteil dagegen nur ungefähr 1%. Knorpel ist ein Stützgewebe, dessen elastische Interzellularsubstanz – die Matrix – vor allem aus Mucopolysachariden (Chondroitinsulfat) besteht. Im Gegensatz zum Knochen, der seine Festigkeit durch Biomineralisation der organischen Interzellularsubstanz erreicht, fehlen dem Knorpel Blutgefässe. Der Stofftransport zu und von den Knorpelzellen erfolgt innerhalb der Interzellularmatrix durch Diffusion.

Ontogenetisch besteht das Endoskelett der Wirbeltiere primär aus Knorpelgewebe, das später verknöchert. Nur bei einigen wasserlebenden Wirbeltiergruppen, zu denen auch die Knorpelfische zählen, bleibt das Innenskelett auch im erwachsenen Zustand knorpelig. Dennoch kommt es auch im Knorpelfischskelett teilweise zu Verknöcherungen. Dabei handelt es sich um Ablagerungen von Kalziumphosphat in Form von Hydroxylapatit. Kalzifizierungen findet man an der Basis der Placoidschuppen oder im Bereich der Wirbelsäule.

Häufig wird Knorpel im Gegensatz zu Knochen als das stammesgeschichtlich ursprünglichere Stützgewebe betrachtet. Phylogenetisch erscheint Knochengewebe allerdings früher als Knorpel. Obwohl die heutigen Knorpelfische als Skelettsubstanz Knorpel besitzen, stammen sie von knochentragenden Formen ab. Als Reste eines ehemaligen knöchernen Dermalskeletts gelten die für Knorpelfische typischen Placoidschuppen.

Knorpel ist Knochen in vielerlei Hinsicht überlegen, und die lange Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische beweist, dass ein Knorpelskelett eine hervorragende Anpassung an den aquatischen Lebensraum darstellt. Knorpel kann rasch von innen heraus wachsen, während sich Knochen nur langsam durch das Zusammenspiel von Ab- und Aufbauprozessen umbildet. Knorpel ist zudem leichter und elastischer als Knochen.

Alle Wirbeltiere sind bilateralsymmetrische Organismen. Der Bewegungsvorderpol trägt sowohl die Fernsinnesorgane (Gehör, Geruch, Sehen) mit den nachgeschalteten neuronalen Zentren als auch die Öffnungen des Darmtrakts und der Atmungsorgane. Die Gliederung des Schädels folgt diesen Funktionskomplexen, indem das Neurocranium die Kapsel für Gehör und Sinnesorgane (Geruchsorgan, Augen, Labyrinth) bildet und das Splanchnocranium mit serial angeordneten Skelettspangen die vorderen Nahrungs- und Atmungswege umgreift.

Kiefer und Kiemen

Grundsätzlich können die Kieferlosen (Agnatha) den kiefertragenden Wirbeltieren (Gnathostomata) gegenübergestellt werden. Knorpelfische gelten als ursprüngliche kiefertragende Wirbeltiere. Bei den frühen Gnathostomata nahm die Entstehung des Kieferapparates ihren Anfang mit der Differenzierung eines vorderen Kiemenbogens der Agnathen zum Kieferbogen (Mandibularbogen), dessen dorsaler Teil, das Palatoquadratum, heute mit dem ventralen Teil, dem Mandibulare, das primäre Kiefergelenk einschliesst. Das Mandibulare wird bei den Knorpelfischen auch als Meckelscher Knorpel bezeichnet. Der nächstfolgende Kiemenbogen der Agnathen wurde zum Zungenbeinbogen (Hyoidbogen). Die zwischen Mandibular- und Hyoidbogen liegende Kiemenspalte bildet das Spiraculum – einen Gang, der bei einigen Haiarten und den Rochen als Saugloch offen bleibt, bei den Knochenfischen dagegen verkümmert. Bei den Wasseratmern tragen die auf den Hyoidbogen folgenden Kiemenbögen (Branchialbögen) Kiemen. Haie und Rochen besitzen fünf bis sieben dieser Bögen, eigentliche Knochenfische (Teleostier) dagegen nur deren vier. Zwischen den Bögen öffnen sich die Kiemenspalten. Ventral sind die Bogenpaare durch sogenannte Copulae verbunden. Bei den Knochenfischen sind die Kiemen durch einen knöchernen Kiemendeckel (Operculum) geschützt – ein Schutz, der Haien und Rochen fehlt.

(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Hamlett 1999)

Muskulatur, Flossen und Aspekte des Schwimmens

Der Lebensraum determiniert weitgehend die Biologie eines darin lebenden Organismus. Knorpelfische leben im Wasser. Sie bewegen sich in einem Medium, das sich in Bezug auf viele physikalische und biomechanische Aspekte von demjenigen landlebender Wirbeltiere grundsätzlich unterscheidet.

Tiere, welche sich zu Land oder im Wasser fortbewegen, müssen einen spezifischen Energiebetrag aufwenden, der dem Produkt von Widerstand und Geschwindigkeit entspricht. Die Dichte von Wasser ist bei 20 °C und 1 bar $\rho = 1.024 \times 10^3$ kgm^{-3} und demnach rund 800-mal dichter als Luft. Neben der Dichte ist auch die Viskosität des Mediums von Bedeutung. Als Viskosität wird die “innere Reibung” einer Flüssigkeit verstanden, also deren Zähigkeit. Dichte und Viskosität eines Mediums nehmen mit

steigender Temperatur ab. Dies verdeutlicht, wie wichtig ein abiotischer Faktor wie die Temperatur für das Verhalten eines Tiers sein kann. Ändert sich die Umwelt eines Tiers, muss es sich entsprechend anpassen: beispielsweise bei sinkender Wassertemperatur durch einen entsprechend höheren Energieaufwand für die Fortbewegung.

Jeder im Wasser lebende Organismus benötigt zur Fortbewegung neben dem Auftrieb eine Vortriebskraft. Die Erdanziehungskraft wirkt dem Auftrieb entgegen. Der Vortrieb dagegen wird durch eine entgegengerichtete Widerstandskraft gehemmt. Der tatsächliche Widerstand, den ein Tier in seiner natürlichen Umgebung erfährt, ist schwierig zu messen. Grundsätzlich kann zwischen zwei verschiedenen Arten von Widerstand unterschieden werden: Widerstand durch Trägheit (Wirbelwiderstand) und durch Zähigkeit (Zähigkeitswiderstand) der Flüssigkeit, in der die Fortbewegung stattfindet. Der Wirbelwiderstand nimmt mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zu und ist stark abhängig von der Geometrie des Objekts und der damit verbundenen Wirbelbildung. Der Zähigkeitswiderstand dagegen verhält sich proportional zur Geschwindigkeit. Zähigkeits- und Wirbelwiderstand sind in jedem Medium gleichzeitig vorhanden. Das Verhältnis aus Wirbelwiderstand und Zähigkeitswiderstand wird als Reynoldszahl bezeichnet. Die Reynoldszahl ist eine grundlegende und wichtige Grösse der biologischen Strömungsmechanik. Sie beschreibt, was geschieht, wenn ein fester Gegenstand und eine Flüssigkeit sich relativ zueinander bewegen. Darüber hinaus gibt sie Hinweise auf den “Flusscharakter” der Flüssigkeit, die den Gegenstand umströmt.

Änderungen in der Körperform oder der Oberflächenbeschaffenheit können Variablen wie die Reynoldszahl oder die Struktur der anhaftenden Grenzschicht verändern und so den Widerstand vergrössern. Zusätzlich beeinflussen sich die genannten Grössen wechselseitig.

Antrieb und Muskulatur

Die Knorpelfische weisen für eine verhältnismässig kleine Gruppe eine bemerkenswerte Vielfalt an Körperformen und Fortbewegungsarten auf. Alle Haie schwimmen mit einer seitlichen, wellenförmigen Bewegung des Axialskeletts. Allerdings gibt es auch hier Variationen wie bei den bodenlebenden Engelhaien, die den axialen Vortrieb durch eine Undulation der vergrösserten Brustflossen ergänzen. Vier Arten des axialen, undulatorischen Vortriebs wurden bei Haien beschrieben. Sie reichen von aalartigen (anguiliform) bis zu thunartigen (thunniform) Bewegungen.

Haie schwimmen mit einer deutlichen Antriebsbewegung der Schwanzflosse, wobei der Beginn der Bewegung wie bei den Knochenfischen durch die Körpermuskeln via die einzelnen Myomere ein- und weitergeleitet wird. Myomere sind in Serie geschaltete Muskelpakete entlang dem Körper. Körpermuskeln bestehen somit aus Myomeren, die an der Oberfläche wie “slalomartige” Linien erscheinen.

In Wirklichkeit bezeichnen diese Linien jedoch lediglich die bindegewebeartigen Grenzen (Myosepten) der einzelnen Muskelgruppen. Sobald ein Myomer gegen die Wirbelsäule hin betrachtet wird, sieht man, dass jedes Myomer mit mehreren davor und dahinter liegenden Muskeln verschachtelt ist. Diese Verschachtelung macht eine Bewegung erst möglich.

Das Muskelsystem eines Hais wird in epaxiale und hypaxiale Muskulatur unterteilt. Als epaxial werden diejenigen Teile der Muskeln bezeichnet, welche oberhalb des horizontalen Septums liegen. Hypaxial bezeichnet entsprechend die Muskeln unterhalb des Septums. Es ist dabei wichtig, zu verstehen, dass ein Myomer sowohl aus epaxialen als auch hypaxialen Teilen besteht.

Bei Fischen kann allgemein zwischen roter und weisser Muskulatur unterschieden werden, wobei der Hauptanteil aus weisser Muskulatur besteht. Die rote Muskulatur liegt als Band seitlich direkt unter der Haut und zeichnet sich durch eine erhöhte Menge an Hämoglobin aus. Die aerobe rote Muskulatur wird vorwiegend beim langsamen Schwimmen gebraucht. Entsprechend dienen die anaeroben weissen Fasern dem schnellen Schwimmen über kurze Zeiträume. Der prozentuale Anteil roter Muskulatur an der Gesamtmuskulatur liefert einen guten Hinweis auf die Lebensweise eines Hais. So haben aktive Haie, beispielsweise der Gewöhnliche Dornhai oder der Weisse Hai, prozentual wesentlich mehr rote Muskulatur als sedentarisch lebende Arten wie Atlantische Ammenhaie (*Ginglymostoma cirratum*) oder auch Katzenhaie (*Scyliorhinus* sp.).

Im Gegensatz zu den Haien haben die meisten Rochen einen kurzen und relativ unbeweglichen Kopf und Rumpf sowie kurze und dünne Schwänze. Diese Tiere müssen mit der Antriebsbewegung ihrer Brustflossen schwimmen. Man unterscheidet zwei Formen des Antriebs: undulatorisch und oszillatorisch. Die meisten Rochen zeigen einen undulatorischen Vortrieb, bei dem die Brustflossen wellenförmig von vorne (anterior) nach hinten (posterior) bewegt werden. Im Gegensatz dazu schwimmen beispielsweise Manta- und Adlerrochen mit Hilfe von Brustflossenschlägen von unten nach oben ähnlich dem Vogelflug. Diese Form des Vortriebs nennt man oszillatorisch.

Die Chimären schliesslich zeigen eine Kombination von Undulation und Oszillation ihrer Brustflossen, wie es auch bei vielen Knochenfischen vorkommt.

Viele Haiarten schwimmen ständig, zum Beispiel die Vertreter der Ordnung Lamniformes. Diese Arten zeigen eine sogenannte RAM-Ventilation: einen Mechanismus, der die Energie, welche für das Pumpen von Wasser über die Kiemen gebraucht wird, weg vom branchialen Atmungsapparat an die Körpermuskulatur transferiert. Das ständige Schwimmen zur Aufrechterhaltung des hydrodynamischen Gleichgewichts sowie die RAM-Ventilation führen nach Schätzungen zu einer Erhöhung des Schwimmwiderstandes um den Faktor 1.7. Die Zunahme wird durch eine entsprechende Erhöhung des Vortriebs durch die Schwimmmuskulatur ausgeglichen.

Das ständige Schwimmen hat bei den entsprechenden Arten zu zahlreichen effizienzsteigernden Anpassungen geführt. Im Vergleich mit anderen Fischen besitzen lamniforme Haie einen verhältnismässig grossen Muskelanteil in der anterioren Körperhälfte. Dies führt zu einer strömungsgünstigeren Form (“Tropfenform”), wie sie auch bei Thunfischen zu finden ist. Weiter haben Vertreter der Ordnung Lamniformes sogenannte Kiele am Pedunkel. Diese Kiele haben eine widerstands- und turbulenzhemmende Funktion. Eine weitere Anpassung ist, dass der transversale Körperquerschnitt dieser Formen eine eliptische Form zeigt, wobei die längere Achse in der Vertikalen liegt. Dieser Körperquerschnitt vermindert die Drehung um die Vertikalachse als Ausgleich zur starken Vortriebskraft der Kaudalregion.

Rücken- und Schwanzflossen

Flossen dienen den Haien als Antriebsorgane, mit denen sie bremsen, die Position halten oder eine Kurve schwimmen können. Anatomisch lassen sie sich als grosse Körperfalten beschreiben, die von einem Innenskelett gestützt werden. Das Skelett besteht aus Knorpeln, die in parallelen Reihen angeordnet sind und zwei Hauptteile bilden: einen körpernahen aus normalerweise grossen, basalen Knorpeln (Basalia) und einen weiter aussen gelegenen Teil aus distalen Knorpeln (Radialia). An diesen sind Hornstrahlen als Rahmenwerk des grössten Flossenteils befestigt (Ceratotrichia). So erhält die Flosse die nötige Stabilität und Elastizität. Die meisten Haie besitzen zwei trapezoide oder rundliche Rückenflossen, deren Lage von den Lebensgewohnheiten der Arten abhängt. Bei bodenbewohnenden, weniger aktiven Haien wie den Atlantischen Ammenhaien können die Rückenflossen weit nach hinten verschoben sein. Sowohl die Rückenflossen – dabei vor allem die 1. Rückenflosse – als auch die Afterflosse helfen dem Hai, seinen Kurs zu halten und dem seitlichen Schub entgegenzuwirken, der vom Schwanz ausgeübt wird. Dabei wird verhindert, dass der Hai beim Schwimmen zu stark um seine Längsachse oszilliert. Diese Funktion ist für den schnell schwimmenden, aktiven Weissen Hai histologisch und morphologisch belegt.

Die Schwanzflossen übernehmen bei Haien anders als bei vielen Rifffischen die Funktion des Antriebs. Je nach Lebensort und Lebensweise finden sich unterschiedliche Schwanzformen. Schnell schwimmende Hochseeformen wie Makohaie oder Heringshaie besitzen sichelförmige Schwanzflossen mit praktisch gleich langen dorsalen und ventralen Lobi. Die typische Haiflosse haben Vertreter der Gattung *Carcharhinus*. Sie besitzen deutlich asymmetrische Schwänze mit einem längeren oberen Lobus. Eine Extremform dieses Typs findet sich bei den Fuchshaien (Alopiidae). Auch diese Arten sind schnell schwimmend. Weniger kräftig schwimmende Formen besitzen ebenfalls einen verstärkt entwickelten oberen Lobus. Träge, in der Nähe des Bodens lebende Haiarten weisen eine partielle bis vollständige Reduktion des unteren Lobus auf. Zudem fehlt diesen Arten die Afterflosse. Ein Spezialfall ist die Schwanzflosse der Engelhaie: Hier ist der untere Lobus verlängert.

Eine genauere Analyse der inneren Anatomie der Schwanzflosse zeigt, dass sich die Asymmetrien der Lappen (Lobi) in den Muskelmassen und in der Energie widerspiegeln, die sich an die Sehnen auf den erweiterten Teil der Flossen überträgt. Die Sehnen des unteren Lobus haben zum Beispiel einen geringeren Durchmesser. Wo der Schwanzstiel (Pedunkel) auf die eigentliche Flosse stösst, befinden sich oft halbmondförmige Quergrübchen, sogenannte Präkaudalgruben, die vermutlich eine strömungsmechanische Funktion haben.

Um gewisse Aspekte der Fortbewegung bei Haien zu verstehen, ist es unabdingbar, Struktur und Form des Schwanzes genau zu analysieren. Beobachtet man langsam schwimmende Haie von hinten, wird ersichtlich, dass sich der vom oberen beziehungsweise vom unteren Lobus erzeugte Schub unterscheidet. Die schon anfangs des letzten Jahrhunderts formulierte Hypothese, wonach die heterocerke Schwanzflosse sowohl Vortrieb als auch Auftrieb generiert, wird mit modernen Analysemethoden bestätigt.

Der Vergleich verschiedener Schwanzflossen ermöglicht es, schneller und langsamer schwimmende Haiarten zu unterscheiden. Der Weisse Hai, der Gewöhnliche Heringshai (*Lamna nasus*) und der Kurzflossenmakohai (*Isurus oxyrinchus*), die sich alle mit verhältnismässig hoher Geschwindigkeit fortbewegen und rasch beschleunigen können, besitzen Schwanzflossen mit nahezu gleich grossen Lobi. Sie besitzen einen grossen Höhen-Breiten-Quotienten, der noch bei geringen seitlichen Bewegungen einen sehr wirkungsvollen Vortrieb erzeugt. Im Gegensatz dazu findet man bei benthischen Haien wie Katzen- und Atlantischen Ammenhaien sogenannte heterocerke Schwänze. Bei dieser Form ist der obere oder untere Lobus verlängert. Verstärkt wird die Verlängerung durch den Ausläufer der Wirbelsäule, der sich bis in den oberen Lobus zieht.

Brustflossen

Basierend auf der Skelettmorphologie, werden anatomisch zwei Typen von Brustflossen unterschieden. Beim ersten Typ reichen die knorpeligen Radialia bis zu 50% in die Flosse hinein. Das distale Netz wird nur durch Ceratotrichia gebildet. Diese Struktur erhöht die Manövrierfähigkeit der Flosse. So kann man beispielsweise Bambushaie (*Chiloscyllium* sp.) beobachten, wie sie auf ihren Brust- und Bauchflossen über das Substrat “robben”. Im Gegensatz dazu reichen beim zweiten Typ die Radialia mehr als 50% in die Flosse hinein und versteifen sie. Diesen Typ findet man vor allem bei lamniformen und carcharhiniden Haien sowie bei den Hammerhaien und den Rochen (Ausnahme Sägefische).

Haie sind spezifisch schwerer als Wasser. Dementsprechend sinken sie, wenn sie aufhören zu schwimmen. Der Abtrieb ist jedoch bei vielen Hochseehaien sehr gering, und sie müssen nur wenig Anstrengung unternehmen, um diesen auszugleichen. Auftrieb wird einerseits mit der Leber erzeugt, in der grosse Mengen an Ölen gespeichert sind; diese Öle sind spezifisch leichter als Wasser und verursachen Auftrieb. Andererseits können auch die Brustflossen Auftrieb erzeugen.

In Zusammenhang mit dem vertikalen Manövrieren wurde die Funktion der Brustflossen nur bei wenigen Arten – zum Beispiel beim Kalifornischen Marderhai (*Triakis semifasciata*) – experimentell untersucht. Solche Experimente haben gezeigt, dass während des ständigen, horizontalen Schwimmens wenig bis kein Auftrieb mit den Brustflossen generiert wird. Die Resultate stehen teilweise in Widerspruch zu früheren Experimenten, bei denen Haien die Brustflossen amputiert wurden. Das Ergebnis solch radikaler Untersuchungen ist allerdings nur schwer zu evaluieren. Dreidimensionale kinematische Analysen sind notwendig, um die Frage der Funktion der Brustflossen im Zusammenhang mit dem Auftrieb zu klären.

In der äusseren Form des Hais liegt eine weitere Möglichkeit, dem Abtrieb entgegenzuwirken. Während der Bauchabschnitt flach verläuft, steigt die Stirn des Hais bis zur 1. Rückenflosse mehr oder weniger steil an. Während der Schwimmbewegung strömt das Wasser schneller über den Rücken als über den Bauch und erzeugt so eine aufwärts gerichtete Kraft. Auch der flache Schnauzenquerschnitt übt einen direkten Einfluss auf das Schwimmen aus, indem er nicht nur seitliche Bewegungen erleichtert, sondern auch den Aufwärtsschub erhöht.

Hammerhaie

Die Hammerhaie gehören in Bezug auf die Körperform und die daraus resultierenden hydrodynamischen Konsequenzen zu den interessantesten Haiarten. Die charakteristische Kopfform wird nur bei dieser kleinen Gruppe fischartiger Lebewesen gefunden und scheint in der Evolution nur einmal entwickelt worden zu sein. Über die Funktion des Hammers wurde viel spekuliert. Verschiedene Erklärungen sind plausibel und wurden für einzelne Hammerhaiarten bestätigt. Hammerhaie besitzen beispielsweise verkleinerte Brustflossen, da der Hammer Steuerung und Auftrieb übernimmt. Die Hammergrösse ist umgekehrt proportional zur Brustflossengrösse. Der Kopf funktioniert als eigentliche Tragfläche, die den Körper stützt und dem Hai hilft, seine Richtung schnell zu ändern. Hammerhaie können sich praktisch an Ort und Stelle um ihre eigene Achse drehen.

Eine weitere wichtige Funktion des Hammers liegt im Bereich der sensorischen Wahrnehmung. Der breite Kopf verstärkt die visuellen und olfaktorischen Fähigkeiten positiv, beispielsweise indem der vergrösserte Augenabstand das Sichtfeld vergrössert. Zudem verbessert der grössere Nasenöffnungsabstand die Richtungssensitivität für olfaktorische Stimuli. Die vergrösserte Kopfoberfläche bietet mehr Raum für das Seitenliniensystem und die Lorenzinischen Ampullen, wodurch eine verbesserte mechanische und elektromagnetische Sensitivität gewährleistet ist. Neben diesen Funktionen, welche die Sinnesleistungen des Tiers potenziell erhöhen, brauchen gewisse Arten wie der Grosse Hammerhai (*Sphyrna mokkaran*) ihren Hammer aber auch zum Beuteschlagen.

Der bedeutendste Funktionsaspekt des Hammers liegt aber, wie bereits erwähnt, im Bereich der Hydrodynamik. Anatomische und elektrophysiologische Studien belegen die hydrodynamische Funktion des Hammerhaikopfes. Hammerhaie weisen im Vergleich zu den ihnen nahe verwandten carcharhiniformen Haien eine unterschiedliche Struktur der epaxialen und hypaxialen Muskulatur im Kopfbereich auf. Im Unterschied zu diesen haben Hammerhaie gut ausgebildete hypaxiale Muskulatur ventral der Wirbelsäule. Die Konsequenz davon ist, dass der Hammerhaikopf beweglicher wird, weil er gesenkt werden kann. Dadurch werden hydrodynamische Momente verursacht. Carcharhiniforme Haie können ihren Kopf dagegen nur heben.

(Abbildungen: Alexander 1965; Carrier et al. 2004; Donley et al. 2004; Hamlett 1999; Lingham-Soliar 2005; Nakaya 1995; Simons 1970; Strong 1990; Thomson & Simanek 1977; Waller et al. 1996; Webb & Keyes 1982)

Innere Anatomie

Die Beschreibung beginnt beim Maul: Es ist sowohl Anfangspunkt des Atmungs- als auch des Verdauungstraktes. Der Atmungsapparat beschränkt sich im Wesentlichen auf die Kiemen. Jede der vorhandenen fünf bis sieben Kiemen besteht aus einem knorpeligen Kiemenbogen, der über einen Satz von Kiemenfilamenten verfügt. Jedes dieser Kiemenfilamente trägt seinerseits wiederum zahlreiche, senkrecht dazu stehende Lamellen, die von Blutgefässen durchzogen sind. Diese komplizierte Struktur dient dazu, die Oberfläche, an der die Gase zwischen Wasser und Gewebe ausgetauscht werden, möglichst gross zu gestalten. Beim Gewöhnlichen Dornhai schätzt man die Oberfläche der Kiemenlamellen auf 0.37 m^2 pro Kilogramm Hai.

Verdauungstrakt

Das Überleben eines jeden Individuums hängt von der Fähigkeit ab, Nahrung in für den Körper aufnehmbare Nährstoffe und Bausteine zu zerlegen. Diese Funktion übernimmt das Verdauungssystem. Die Nahrung wird über das Maul aufgenommen und gelangt über den Kiemendarm (Pharynx) und die Speiseröhre (Ösophagus) in den grossen, zweikammrigen und J-förmigen Magen. Dort wird die Nahrung teilweise gespeichert und mit Hilfe von Zellen, die Säure und proteolytische Enzyme sekretieren, abgebaut. Die Beute wird oft unzerkleinert aufgenommen, zum Beispiel findet man in Mägen von Weissen Haien oder Tigerhaien häufig unzerteilte Fische, Delphine oder Meeresschildkröten.

Der Magen wird durch den Pförtner vom speziell gebauten Spiraldarm abgetrennt. Die innere Wand ist spiralig gefaltet, wodurch die Absorptionsoberfläche vergrössert wird, ohne dass der Darm verlängert

wird. Neben der Vergrösserung der Absorptionsoberfläche wird mit dieser Bauweise auch Platz gespart für die verhältnismässig grosse Leber wie auch für die Entwicklung grosser Embryos. Die Zahl der Falten variiert zwischen einigen wenigen und mehreren Dutzend. Die besondere innere Struktur verhindert, dass unverdauliche Teile der Beute durch den Darm wandern. Anstatt sie mit den übrigen Fäzes via Kloake auszuscheiden, werden sie normalerweise ausgewürgt.

Haie und Rochen besitzen die Fähigkeit, ihren Magen oder Darm auszustülpen. Dass bestimmte Haiarten dies können, ist seit längerer Zeit aufgrund zufälliger Beobachtungen von in Aquarien gehaltenen Haien bekannt. Auch Fischer berichten immer wieder, dass gefangenen oder toten Haien der Magen aus dem Maul hängt.

In den 80er-Jahren wurde in Fachpublikationen erstmals erwähnt, dass Haie aktiv ihren Darm posterior via Kloake ausstülpen können. Dieses Verhalten wurde bei mehreren Haiarten in Aquarien beobachtet, darunter Bullen- und Atlantische Zitronenhaie. Die Dauer des Ausstülpens betrug ungefähr vier bis 60 Sekunden, und die Beobachtungen deuteten darauf hin, dass entweder nur ein Teil oder auch der ganze Darm ausgestülpt werden konnte. Während des Vorgangs wurden kleine Partikel von Nahrungsresten ins Wasser abgegeben, die von anderen Haien oder Fischen gefressen wurden.

Haie und Rochen können den Magen auch anterior via Maul ausstülpen. Ein solches Verhalten, das einem Brechvorgang ähnlich ist, konnte bei Kleingefleckten Katzenhaien und Rochen im Labor durch die Verabreichung bestimmter Substanzen, zum Beispiel Hydrochlorid, ausgelöst werden.

Diese beiden Verhaltensweisen wurden immer nur unter kontrollierten Bedingungen im Aquarium beobachtet, und somit blieb die Frage offen, inwieweit sie zum alltäglichen Verhalten eines Knorpelfischs gehören. Dazu sind Beobachtungen im natürlichen Lebensraum des Tiers notwendig. Erst im Jahr 2003 konnte das Magenausstülpen bei einem freilebenden Hai beobachtet und gefilmt werden. Es handelte sich dabei um einen Karibischen Riffhai (*Carcharhinus perezi*), der seinen Magen zweimal aktiv und gut sichtbar ausstülpte. Insbesondere die Tatsache, dass dieses Ereignis gefilmt werden konnte, war für die Wissenschaft von besonderer Bedeutung. Nur so konnte das Verhalten des Hais anschliessend im Detail analysiert und nach möglichen Erklärungen für das Ausstülpen gesucht werden.

Über die Funktion des Magen- und Darmausstülpens herrscht unter Meeresbiologen weitgehende Einigkeit. Man geht davon aus, dass der Knorpelfisch dadurch seinen Verdauungstrakt von unverdaulichen Fressensresten und Parasiten reinigt. Wie regelmässig er dies tut, ist allerdings noch unbekannt. Um diese Verhaltensweise besser zu verstehen, müssen weitere Beobachtungen, möglichst unter natürlichen Bedingungen und bei verschiedenen Arten, gemacht werden.

Die im Magen unvollständig abgebaute Nahrung wird im Darm mit Hilfe von Enzymen weiterverdaut. Die Enzyme entstammen dem Darm oder der Bauchspeicheldrüse. Ebenfalls an der Verdauung beteiligt ist die von der Leber produzierte und in der Gallenblase gespeicherte Gallenflüssigkeit. Zur Hauptsache werden durch die Galle Fette abgebaut. Passiert der sich im Abbau befindende Nahrungsbrei den Darm, findet eine aktive und passive Resorption der Nährstoffe in den Körper statt.

Am Ende des Spiraldarms befindet sich eine faltenfreie Zone (Rectum), in die das extrarenale Salzausscheidungsorgan der Haie, die Rektaldrüse, einmündet.

Leber

Die grösste Drüse im Verdauungstrakt ist die Leber, die eine erstaunliche Grösse erreichen kann. Das Verhältnis des Lebergewichts zum Gesamtgewicht des Knorpelfischs wird als hepatosomatischer Index bezeichnet. Messungen dieses Indexes haben für sechs Weisse Haie die Werte 20.1, 14.6, 16.3, 17.6, 22.7 und 19% ergeben. In diesen Fällen entspricht das Gewicht der Leber rund einem Fünftel des Gesamtgewichts des Hais. Die Leber ist reich an Fetten und Lipiden. Abgesehen von ihrer physiologischen Funktion ist das Organ für das hydrostatische Gleichgewicht des Knorpelfischs von grosser Bedeutung: Er nutzt die Grösse der Drüse und die hohe Konzentration fettiger Inhaltsstoffe, um sein spezifisches Gewicht zu reduzieren und den Auftrieb zu erhöhen. Schliesslich ist die Leber auch eine nützliche Energiereserve, die es dem Hai erlaubt, längere Zeit ohne Nahrung zu überleben. In

Hungerzeiten kann die Leber eines Hais bis auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Grösse zusammenschrumpfen.

Knorpel- und Knochenfische sind in Bezug auf die innere Struktur in den Grundzügen ähnlich gebaut. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch darin, dass die Knorpelfische keine Schwimmblase besitzen. Zum Teil wird dieses Fehlen durch die grosse Leber kompensiert. Knorpelfische haben zudem keine "Gräten", welche bei Knochenfischen als typische Verstärkungsstrukturen des Skeletts zur Stabilisierung und als Insertionspunkte für die Muskulatur dienen. Bei Haien wird dieser scheinbare Nachteil einerseits durch eine andere Verschachtelung der Myomere erreicht, anderseits durch horizontale Sehnen, welche von den Kegelspitzen der Muskelsegmente ausgehen und so eine verbesserte Zugkraft der Muskeln ermöglichen.

(Abbildungen: Andrews et al. 1998; Brunnschweiler et al. 2005; Carrier et al. 2004; Crow & Howe 1990; Hamlett 1999; Sims et al. 2000; Storch & Welsch 1996; Waller et al. 1996)

Funktion und Struktur des Integuments

Als Integument wird die äussere Körperbegrenzung bezeichnet, die ein- oder mehrschichtig sein kann. Das Integument wird strukturell in Unterhaut (Subcutis) und Haut (Cutis) unterteilt, und Letztere in Oberhaut (Epidermis) und Lederhaut (Dermis). Die Haut der Wirbeltiere grenzt den Organismus gegen die Aussenwelt ab. Sie hat eine vielfältige Schutzfunktion: Schutz vor mechanischer Verletzung, vor kurzwelliger Strahlung mittels Pigmenteinlagerung und Schutz vor Infektionen. Das Integument ist auch bei der Thermo- und Osmoregulation von Bedeutung und vor allem bei fischartigen Lebewesen mit einem Seitenliniensystem zudem noch eine ausgedehnte Rezeptorfläche. Eine weitere Funktion des Integuments ist es, Signalgeber durch optische Muster bei der intra- und interspezifischen Kommunikation zu sein.

Die Haut schützt die Tiere einerseits vor der Abrasion an Riffstrukturen, aber auch vor Bissen, zum Beispiel während der Paarung. Die Schutzfunktion vor kurzwelliger Strahlung scheint bei Haien auf den ersten Blick dagegen eher unwahrscheinlich. Vor wenigen Jahren wurde entdeckt, dass auch Haie sich durch die Einlagerung von Pigmenten in der Haut vor ultravioletter Strahlung schützen. In einem Experiment mit jungen Bogenstirn-Hammerhaien (*Sphyrna lewini*) wurde gezeigt, dass diese bei stärkerer Sonneneinstrahlung im Flachwasser dunkler werden als vergleichbare Tiere im tieferen Wasser. Dieser "Bräunungseffekt" kommt durch einen erhöhten Melaningehalt im Integument der Haie zustande. Eine signifikante Melanisierung der Haut konnte nur an Körperstellen mit direktem Sonnenlichtkontakt nachgewiesen werden. Die Bauchseite blieb in diesem Experiment bei allen Haien weiss.

Körperfärbung

Viele Haie und Rochen sind in der Lage, die Körperfärbung ihrer unmittelbaren Umwelt anzupassen. Dieser Prozess – ein physiologischer Farbwechsel – wird durch Pigment enthaltende Organellen verursacht, die innerhalb von Chromatophoren, d.h. spezialisierten Hautzellen, migrieren. Das häufigste Pigment ist das erwähnte Melanin, das in den Melanophoren enthalten ist. Die Melanophoren sind normalerweise im Zentrum der Hautzelle konzentriert, was der Haut des Tiers ein helleres Aussehen gibt. Wenn sich nun ein Knorpelfisch über dunklen Grund bewegt, kommt es zu einer Dispersion der Melanophoren im Zytoplasma der Hautzelle, und die Haut des Tiers wird dunkler. Ein solcher Effekt kann sowohl für die Feindvermeidung als auch beim Beuteerwerb von Vorteil sein. An erblindeten Hundshaien (*Galeorhinus galeus*) wurde gezeigt, dass das visuelle System bei der Auslösung des physiologischen Farbwechsels eine Rolle spielt. Vermutlich ist aber auch das Pinealorgan an der Regulierung des Farbwechsels beteiligt. Das Hormon Melatonin wird vom Pinealorgan vorwiegend während der Dunkelperiode sekretiert und führt in den Pigmentzellen zu einer Konzentration der Pigmentgranula.

Neben der Fähigkeit zu physiologischem Farbwechsel haben viele Hai- und Rochenarten eine Körperfärbung oder Körpermusterung, welche sie für Räuber schwerer sichtbar macht, mit der sie

potenzielle Beute anlocken oder sie zur inner- und zwischenartlichen Kommunikation verwenden können. So wird beispielsweise vermutet, dass der Walhai mit seiner typischen und unverwechselbaren Färbung und Musterung in seinem Lebensraum, dem offenen Freiwasser, für potenzielle Räuber visuell schwer zu erkennen ist. Dies betrifft nicht nur die Wahrnehmung des Tiers, sondern auch die Einschätzung der exakten Grösse oder der Schwimmgeschwindigkeit.

Placoidschuppen

Strukturell sind die Placoidschuppen das wichtigste Element der Hai- und Rochenhaut. Streicht man vom Schwanz her Richtung Kopf über die Haut, verursacht dies auf der Handfläche ein raues Gefühl. Heute noch wird Haihaut getrocknet, gegerbt und zu einem schleifpapierähnlichen Material verarbeitet. Haihaut wurde schon vor langer Zeit und in vielen Kulturen verwendet: Im antiken Griechenland polierten Handwerker mit ihr hölzerne Objekte, während japanische Schwertschmiede und die alten Perser die Haihaut dazu benutzten, den Griff und die Scheide ihrer Schwerter zu beziehen.

Die Placoidschuppen sind Überreste des dermalen Hautknochenpanzers ancestraler Wirbeltiere wie Ostracodermen und Placodermen. Im histologischen Aufbau entspricht die Placoidschuppe einem Wirbeltierzahn. Sie besitzt wie dieser eine Pulpa mit Blutgefässen, einen Dentinkegel und einen schmelzartigen Überzug, der aus knochenähnlichem Vitrodentin besteht. Dieser Schmelz wird im Unterschied zum Wirbeltierzahn jedoch nicht von Adamantoblasten gebildet, sondern durch Odontoblasten von innen nach aussen aufgelagert. Im Gegensatz zur Struktur der Placoidschuppe besteht die Elasmoidschuppe der Teleostier nur aus je einem dermalen Knochenplättchen ohne jegliche Schmelzauflagerung. Die Elasmoidschuppe wird im Gegensatz zur Placoidschuppe zudem stets von der Epidermis bedeckt.

Haie weisen von Geburt an eine spezifische Anzahl Schuppen auf. Ausgefallene Schuppen werden durch Neubildungen ersetzt, die mit fortlaufendem Wachstum grösser werden und manchmal ihr Aussehen verändern. Auch bei den kräftigen, scharfen Stacheln und Dornen, die sich an den Rückenflossen vieler Haie finden (Gewöhnlicher Dornhai, Heterodontidae), handelt es sich um modifizierte Placoidschuppen.

Haie und Rochen zeigen eine enorme Vielfalt an Schuppentypen. Atlantische Ammenhaie haben beispielsweise an der Schnauze rundliche und am Rücken längliche Schuppen. An der Flanke finden sich gekielte Schuppen und am Bauch solche, die ähnlich wie gerippte Schilde aussehen.

Die wichtigste Funktion der Schuppen ist das Reduzieren des Schwimmwiderstandes. Die Strukturen, welche die Haihaut in eine Raspel verwandeln, erhöhen zugleich auch die Antriebseffizienz. Vergleichbar mit einem von Grübchen bedeckten Golfball, der schneller und weiter fliegt als einer mit glatter Oberfläche. Mathematische Analysen zeigen, dass die Schuppen einerseits gross genug sind, um die Mikroturbulenzen der laminaren Wasserschicht, die den Hai beim Schwimmen umgibt, zu reduzieren. Andererseits sind sie aber klein genug, um eine signifikante Zunahme der durchfeuchteten Oberfläche zu verhindern. Der Widerstand des Wassers wird dadurch reduziert, dass der Zwischenraum der Schuppen mit Wasser gefüllt ist. Dies bewirkt, dass Haie permanent von einer dünnen Wasserschicht umgeben sind. Idealerweise wird die Hautreibung als Bestandteil des Gesamtwiderstandes verringert. Mit der longitudinalen Ausrichtung ihrer Kämme tragen die Schuppen genau dazu bei. Sie verhindern nicht die Separation der Grenzschicht, sondern reduzieren lediglich die Hautreibung durch Erhaltung der laminaren Strömungsverhältnisse.

Den widerstandsmindernden Effekt der Elasmobranchierhaut versuchen auch Biomechaniker und Ingenieure zu kopieren. Flugingenieure entwickelten eine Folie, welche in ihrer Mikrostruktur der Haihaut gleicht. Flugobjekte, die mit dieser Folie überzogen wurden, erzielten signifikante Energie- und somit Treibstoffeinsparungen. Zudem tragen heute die meisten Hochleistungsschwimmer Anzüge, die mit winzigen, placoidschuppenähnlichen Strukturen überzogen sind. Der Widerstand des Athleten im Wasser kann so verringert werden.

Die Placoidschuppen erfüllen nicht nur die Funktion, den Schwimmwiderstand zu verringern. Eine ihrer wichtigsten Aufgaben besteht in einem grundsätzlichen Schutz des Tiers. Bei einigen Arten sind die Schuppen so scharf, dass die Haut als Gesamtheit eine Art Waffe bildet, die einem Angreifer

schwere Wunden zuführen kann. Beim Schwellhai (*Cephaloscyllium suflans*) repräsentieren die lanzenförmigen Schuppen ein ausgezeichnetes Beispiel für Konvergenz. Wie beim Igelfisch richten sich die Stacheln auf, sobald der Hai sich mit Wasser aufpumpt. Sie verhaken den Körper unlösbar in jenem Spalt, in dem er Zuflucht gesucht hat. Eine weitere denkbare Funktion der Placoidschuppen – vor allem bei benthischen Arten – liegt im Schutz gegen Schnitte und Schrammen. Bei den Weibchen vieler Arten, deren Männchen ihnen vor und nach der Paarung heftige "Liebesbisse" zufügen, sind die Epidermis und die Schuppen an einigen Körperstellen verdickt. Die Funktion der Placoidschuppen beinhaltet schliesslich auch den Schutz vor Parasiten.

Schuppen haben neben ihrer Schutzfunktion auch eine wichtige Bedeutung in der Sinneswelt der Haie. Sie schützen etwa gewisse Nervenrezeptoren wie die Sinnesgruben, die oft von zwei breiten Schuppen – einer vorn und einer hinten – umgeben sind. Diese sind so modifiziert, dass sie das Wasser den Gruben zuleiten und sie auf diese Weise für Reize noch empfindlicher machen. Andere Schuppentypen, die im Umfeld der Augen zu finden sind, wirken wie eine Barriere, die das Wasser von diesen empfindlichen Organen ablenkt und den Wasserdruck auf das Auge reduziert.

Bei oviparen Arten schliesslich unterstützen die Placoidschuppen das Schlüpfen aus dem Ei. Die Jungtiere besitzen bereits Placoidschuppen, die zum "Aufreissen" der Eihülle eingesetzt werden.

(Abbildungen: Bechert et al. 2000; Carrier et al. 2004; Hamlett 1999; Pratt & Carrier 2001)

Zähne und Fressmechanismen

Von allen Körperteilen der Knorpelfische sind die Zähne am gründlichsten erforscht. Sie sind entweder wie bei den meisten Haien in Reihen auf dem Palatoquadratum und dem Meckelschen Knorpel angeordnet, oder sie formen grosse Zahnplatten zum Zerquetschen der Beute. Die Zähne sind wie bei Säugetieren in zwei Teile gegliedert: Wurzel und Krone. Histologisch entspricht der Aufbau der Zähne den Placoidschuppen der Haut. Die Zähne sind nicht im Kieferknorpel eingebettet, sondern werden von Bindegewebsfasern in der Haut fest verankert. Mit wenigen Ausnahmen besitzen die Zähne von Haien, die in der Evolutionsgeschichte später auftreten, eine Doppelwurzel, was die meisten Fachleute als Reste der Basalplatte der alten cladodonten und hybodonten Haie deuten. Der Knorpelfischzahn besteht aus einer Markhöhle (Pulpa) und einem Dentinkegel, der von einer Schmelzschicht (Vitrodentin) bedeckt ist. Da diese Substanz kaum organische Stoffe enthält, ist sie ausserordentlich hart und widerstandsfähig.

Haie haben analog zu den Säugetieren eine Zahnformel, im Unterschied zu diesen aber kein eigentliches Milchgebiss und auch kein "permanentes" Gebiss. Die Zähne werden laufend ersetzt, da sie ausfallen oder ausgebissen werden.

Zahnmorphologie

Die Zähne sind spezialisierte Werkzeuge. Manchmal ähneln sie scharfen Klingen (mit oder ohne gezähnten Rand), mit deren Hilfe grosse Fleischstücke aus der Beute herausgerissen werden. Andere sind lang und scharf mit seitlichen Höckern, um schnelle, bewegliche Beute wie kleine Fische oder Kalmare zu fangen. Wieder andere gleichen Mühlsteinen und können Panzer und Gehäuse von Krebstieren und Muscheln zermalmen. Abgesehen von der zwischenartlichen Verschiedenheit sind auch die Zähne der Individuen nicht gleich. Während des Wachstums können sie ihre Form verändern. Meist unterscheiden sich die Zähne des Oberkiefers von denen des Unterkiefers, um einen möglichst wirkungsvollen Biss anzubringen. Die unteren Zähne sind grundsätzlich schärfer und schmaler, oft leicht gekrümmt, um einen besseren Halt zu gewährleisten. Die kräftigeren Oberkieferzähne dagegen haben die Aufgabe, die Beute zu zerschneiden. Während der Ontogenese kann sich die Zahnform verändern, was in den meisten Fällen mit dem Verzehr verschiedener Beutetypen in den unterschiedlichen Altersstadien zu tun hat. Bis 1.5 m grosse Weisse Haie haben längliche, spitze Zähne, die für den Verzehr von Fischen gut geeignet sind. Mit zunehmendem Alter ändert sich das Nahrungsspektrum hin zu marinen Säugetieren. Diese Entwicklung geht mit einer Veränderung der Zahnmorphologie einher. Adulte Weisse Haie haben breitere Zähne.

Vertreter der Ordnung Lamniformes besitzen bereits als Embryo im Uterus gut ausgebildete Zähne. Viele dieser Arten sind oophag oder zeigen wie der Sandtigerhai intrauterinen Kannibalismus, was eine Ausbildung von Zähnen bereits in diesem Entwicklungsstadium sinnvoll macht. Die Zahnmorphologie der Embryos unterscheidet sich sowohl zwischenartlich als auch innerartlich. Wie bei den Adulttieren werden die Zähne in der Regel bereits in diesem Altersstadium fortwährend ersetzt. Der Übergang zur Adultbezahnung, die im Fall der Vertreter dieser Ordnung als lamnoides Zahnmuster bezeichnet wird, erfolgt kurz vor oder nach der Geburt.

Zahnersatz

Haie ersetzen ihre Zähne zeitlebens, sie sind polyphodont. Jeder Zahn befindet sich auf einer Art Laufband (Ligament), das wie ein Förderband funktioniert und permanent in Bewegung ist. So kann in kürzester Zeit jede Position mit einem neuen Zahn besetzt werden. Diese Art von Gebiss nennt man auch Revolvergebiss. Haie und Rochen haben im Ober- und Unterkiefer je nach Art zwischen einer (einige Rochen) und bis zu 300 solcher Reihen (Walhai). Die meisten Haiarten besitzen 20 bis 30 Zahnreihen pro Kiefer.

Die Zahnersatzrate ist artabhängig und wird von vielen endo- und exogenen Faktoren wie dem Alter des Tiers, der Nahrung oder der Wassertemperatur bestimmt. Die meisten Arten ersetzen nur wenige Zähne gleichzeitig. Zudem kann die Ersatzrate im Ober- und Unterkiefer variieren. Eine Besonderheit stellt der Plätzchenstecher-Leuchthai (*Isistius brasiliensis*) dar, der aufgrund seiner speziellen Zahnmorphologie alle Zähne des Unterkiefers auf einen Schlag ersetzt. Die Zeitdauer, in der Zähne ersetzt werden, reicht von wenigen Tagen bis zu mehreren Wochen und kann im Winter und Sommer unterschiedlich sein.

Eine Möglichkeit, die Zahnersatzrate zu bestimmen, bietet sich bei der Arbeit mit Haien in Gefangenschaft. In Aquarien können ersetzte Zähne gesammelt und gezählt werden. Faktoren wie die Wassertemperatur oder das Alter des Tiers können zudem kontrolliert werden. Eine Studie hat gezeigt, dass Sandtigerhaie durchschnittlich 1.06 Zähne pro Tag verlieren. Die Rate hat über eine Zeitspanne von sechs Monaten mit gleichzeitig steigender Wassertemperatur zugenommen. Ein Zusammenhang zwischen Zahnersatzrate und steigender Metabolismusrate ist naheliegend.

In der Organismus-Umwelt-Beziehung ist Nahrung zweifellos der wichtigste biotische Faktor. Sie ist einerseits ein dominierendes Element bei der Interaktion innerhalb der Population, andererseits bestimmt sie auch die gesamten Energiebeziehungen innerhalb eines Ökosystems. Im Energiefluss zwischen den verschiedenen Trophieebenen kommen diese Energiebeziehungen zum Ausdruck.

Fressmechanismen

Rezente Haie und Rochen besitzen eine hyostyle Kieferaufhängung, bei welcher der Oberkiefer über das Hyomandibulare mit dem Schädel in Verbindung steht, aber nicht fest mit ihm gekoppelt ist. Die Verbindung des Oberkiefers mit dem Hirnschädel ist lose über Ligamente und Muskeln gewährleistet. Diese Aufhängung ermöglicht, dass der Kiefer unabhängig vom Rest des Kopfs bewegt werden kann. Die beiden Kieferhälften sind nicht nur in dorsoventraler Richtung sehr bewegbar, sondern auch lateral, da sie nur durch Ligamente verbunden sind.

Der besondere Aufbau des Schädels spricht dafür, dass ein Hai beim Beuteschlagen seinen Kopf nach hinten beugt, während er den Unterkiefer vorschiebt und mit diesem zuerst die Beute berührt. Bei den meisten Arten der Ordnung Carcharhiniformes und Lamniformes sind die Zähne des Unterkiefers so geformt, dass sie die Beute festhalten können. Speziell bei Riffhaien wurde der Mechanismus des Beuteschlagens eingehend erforscht und in fünf Stadien unterteilt. Zu Beginn wird der Kopf durch eine Beugung am Hinterkopf nach hinten gedrückt. Unmittelbar danach senkt sich der Unterkiefer, und die Schnauze wird um 30 bis 40 Grad angehoben. Dadurch gelangt das unterständige Maul in eine endständige Position. Im nächsten Schritt bewegt sich der Oberkiefer nach vorn und nach aussen, sodass dessen Zähne deutlich aus der Maulhöhle hervortreten. Dieses Manöver lässt vermuten, dass das Maul durch eine gleichzeitige Aufwärtsbewegung des Unterkiefers geschlossen wird. Im letzten Stadium des Bisses werden Schnauze und Kopf wieder gesenkt, und der Oberkiefer kehrt in seine

ursprüngliche Position ventral des Schädels zurück. Beisst der Hai mehrfach zu, wird die Ruhestellung erst nach dem letzten Biss wieder eingenommen. Dieser Bewegungsablauf erfolgt in einem Bruchteil der Zeit, die man braucht, um ihn zu beschreiben. Frisst der Hai eine Beute, die für ein direktes Verschlucken zu gross ist, kann man häufig auch ein wildes Schütteln des Kopfes beobachten. Dadurch werden maulgrosse Stücke aus der Beute herausgerissen, die ohne Probleme geschluckt werden können.

Das Hervortreten des Oberkiefers während des Beuteschlagens ist integraler Bestandteil des Fressverhaltens vieler Haiarten. Obwohl in verschiedenen Experimenten mit mechanischen Modellen gearbeitet wurde, ist die biologische Funktion des Kieferhervorstülpens nicht abschliessend geklärt. Mit wenigen quantitativen Daten wurden verschiedene Hypothesen formuliert. Beispielsweise könnte das Hervorstülpen des Oberkiefers ein effizienteres Beissen und Manipulieren der Beute ermöglichen. Auch die Möglichkeit, Beute mit grösserer Präzision vom Boden zu erbeuten, wird diskutiert. Und nicht zuletzt scheint es auch einen Zusammenhang zwischen dem Kieferhervorstülpen von Haien wie Tigerhaien, Weissen Haien oder Schwarzspitzenhaien (*Carcharhinus limbatus*) und dem Verhalten des schnellen und intensiven Kopfschüttelns zum Herausreissen von Beutestücken zu geben. Weitere mechanische Experimente und Analysen müssen hier zu Klarheit verhelfen.

Beschreibt man die Mechanik des Fressvorgangs, spielt selbstverständlich die Art der Beute und deren Verhalten eine ausschlaggebende Rolle. Für den Verzehr eines Fischs ist eine andere Zahnstruktur nötig als für das Fressen eines Schalentiers. Für die meisten Arten sind Fische die Hauptnahrung. Einige Haie und Rochen fressen auch Schnecken, Muscheln, Krebse, Plankton und marine Säugetiere. Entsprechend der präferierten Nahrung besitzen die verschiedenen Arten speziell adaptierte Zahnformen. Haiarten können allein aufgrund ihrer Zähne voneinander unterschieden werden. Gerade bei fossilen Arten ist dies teilweise das einzige verlässliche Erkennungsmerkmal. Viele dieser Zähne gleichen sich stark, und es braucht Spezialisten, um die minimalen Unterschiede erkennen zu können.

Der beschriebene mechanische Ablauf des Fressens bei einem Riffhai kann als idealisierte Variante vieler Fischfresser angesehen werden. Sobald eine andere Nahrungsquelle genutzt wird, unterscheidet sich die Fressmechanik. Grundsätzlich muss man davon ausgehen, dass eine bestimmte Zahn- und Kiefermorphologie das Beutespektrum festlegt. Ein Fischfresser kann nicht plötzlich auf Schalentiere umstellen und umgekehrt. Hierzu gibt es allerdings eine bemerkenswerte Ausnahme, die unter Umständen auch für weitere Arten Gültigkeit haben könnte. Bambushaie (Hemiscylliidae) fressen normalerweise Fische. Es gibt in der Literatur aber auch Hinweise darauf, dass in Mägen von Bambushaien bis zu 40% Krustentiere gefunden wurden. Als ein Student neulich in seinem Labor einem Bambushai eine Krabbe ins Aquarium gab, wurde diese vom Hai sogleich gefressen. Auf den ersten Blick erscheint dies erstaunlich, wenn man an die spitzen, scharfen Zähne eines Bambushais denkt. Haie, die Krustentiere fressen, haben meist plattenartige Zähne, mit denen sie die harte Schale ihrer Beute zerdrücken. Die Analyse dieses bemerkenswerten Fressvorgangs ergab, dass der Bambushai beim Zerdrücken des Krabbenpanzers seine spitzen Zähne nach hinten klappte. Damit kam die vorderste Reihe der Zähne über die zweite zu liegen, die zweite über die dritte und so weiter. Ermöglicht wird dieser Mechanismus durch ein sehr flexibles Ligament, in dem die Zähne eingebettet sind. Inwieweit die Fähigkeit für ein solches “Zurücklegen” der Zähne auch bei anderen Haiarten vorhanden ist, bleibt zu erforschen.

Die Beispiele bei Riff- und Bambushaien verdeutlichen, dass Fressstrategien sehr unterschiedlich sein können und innerhalb der Klasse der Knorpelfische stark variieren. Ein weiteres eindrückliches Beispiel von Fressverhalten wurde erst kürzlich für den Kleingefleckten Katzenhai beschrieben; es schliesst nicht nur das Maul mit ein, sondern auch die bei allen Haien und Rochen zu findenden Placoidschuppen, welche artspezifisch über die Haut verteilt sind. Junge Kleingefleckte Katzenhaie schwammen mit Beutestücken, die für ein direktes Verschlucken zu gross waren, für einige Sekunden umher und zeigten folgendes Verhalten: Der Kopf wird in einer raschen Bewegung nach hinten Richtung Schwanz gedreht, wodurch das Beutestück im Maul des Hais unterhalb der 2. Rückenflosse mit der Haut in Berührung kommt. Der Effekt, der daraus resultiert, ist, dass das Beutestück zwischen

der Kaudalregion und dem Maul eingeklemmt wird und sich an den nach hinten weisenden Spitzen der Placoidschuppen verhakt. Unmittelbar an diese Phase anschliessend wird der Kopf mit grosser Geschwindigkeit wieder nach vorne gedreht. Dadurch wird der Beute ein maulgrosses Stück herausgerissen, das anschliessend gefressen werden kann. Dieser Prozess dauert nur 1.6 Sekunden und wird als “Schuppenraspeln” bezeichnet.

Eine spezialisierte Fressmechanik zeigt auch der Plätzchenstecher-Leuchthai (*Isistius brasiliensis)*. Er hinterlässt bei Fischen und marinen Säugetieren, die wesentlich grösser sind als er selbst, runde Wunden. Die Plätzchenstecher-Leuchthaie “hängen” sich mit ihren Kiefern an das Beutetier und schneiden mit den scharfen Zähnen im Unterkiefer ein Stück Fleisch heraus, indem sie sich um ihre eigene Achse drehen. Anschliessend wird das Fleisch mit Hilfe der verhältnismässig dicken Lippen, einer grossen Zunge und starken Maulmuskeln herausgesogen. Der Schokoladenhai (*Dalatias licha*) und der Grönlandhai (*Somniosus microcephalus*) zeigen ein ähnliches Fressverhalten.

Beisskraft

Die Beisskraft eines Tiers ist abhängig von den Kranialmuskeln und der Anatomie und Morphologie des Kopfes. Sie kann Auskunft über den Platz des Organismus in einem bestimmten Ökosystem geben. Die meisten Werte zur Beisskraft liegen für Säugetierarten vor, und nur wenige Studien haben die Beisskraft von Haien untersucht. Viele Menschen gehen davon aus, dass Haie eine besonders grosse Beisskraft haben. Die gemessenen Werte unterstützen diese Vermutung allerdings nicht. So wurde für den Gewöhnlichen Dornhai beispielsweise ein maximaler Wert von 20 Newton gemessen. Im Vergleich dazu hat ein Rhesusaffe eine Beisskraft von rund 500 N und der Mensch eine solche von 680 N. Allerdings müssen diese Werte mit Vorsicht interpretiert werden, und Verallgemeinerungen oder direkte Artvergleiche sind schwierig, nahezu unmöglich. Das Messen der Beisskraft ist ein in praktischer Hinsicht schwieriges Unterfangen und das Resultat abhängig von der Methode des Experiments. Grundsätzlich korreliert die Beisskraft positiv mit der Grösse des Tiers. So erstaunt es nicht, dass für den Seidenhai (*Carcharhinus falciformes*) eine Beisskraft von 889 N gemessen wurde. Dieser Wert ist allerdings immer noch wesentlich kleiner als derjenige eines Alligators mit 13'300 N.

Der effektive Biss eines Tiers ist selbstverständlich nicht ausschliesslich von der Beisskraft abhängig. Auch Struktur und Form der Zähne sowie die Kopfbewegung im Moment des Bisses spielen eine Rolle. Sowohl die Beisskraft als auch die Beisseffektivität sind immer auch ein Spiegel des Nahrungsspektrums. Arten, die sich von Schalentieren wie Muscheln oder Schnecken ernähren, müssen eine andere Beisskraft haben als Haie, deren Beute Weichtiere sind. Das einfach erscheinende Ereignis des Beuteschlagens bei Haien ist Resultat eines komplexen Zusammenspiels morphologischer, ökologischer und verhaltensbiologischer Faktoren.

(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Clark & Nelson 1997; Fouts & Nelson 1999; Frazzetta & Prange 1987; Hamlett 1999; Huber et al. 2005; Motta & Wilga 2001; Pérez-Zayas et al. 2002; Southall & Sims 2003; Wilga 2002; Wilga & Motta 2000)

Nahrungsspektrum

Haie werden oft als Fressmaschinen wahrgenommen, die alles verschlingen, was ihren Weg kreuzt. Menschen haben eine seltsame Faszination für die Fressgewohnheiten der Haie entwickelt: Kraft und Grösse ihrer Gebisse faszinieren, und zugleich regiert Furcht und Entsetzen in der vermeintlichen Gewissheit, dass auch Menschen potenzielle Beute der Haie sein können. Wie auf vielen Gebieten der Haibiologie ist unser Wissen, was die Dynamik des Fressens und der Nahrungsverarbeitung bei Haien betrifft, im Vergleich mit marinen Knochenfischen und Landwirbeltieren gering. Die meisten Fressstudien beschreiben lediglich den gefundenen Mageninhalt von Haien einer bestimmten Art an einem bestimmten Ort. Nur bei wenigen Arten konnten die Fressrate, das Fressmuster und die Verdauung des Futters nach dem Fressen untersucht werden. Erschwerend für Studien zum Nahrungsspektrum ist, dass Haie häufig mit leeren Mägen gefunden werden, was damit zusammenhängen könnte, dass die untersuchten Tiere mit Langleinen von Fischerbooten gefangen

werden. Man kann davon ausgehen, dass die beköderten Haken vor allem auf hungrige Haie eine Anziehungskraft ausüben. Für Netzfänge kann dieses Erklärungsmuster jedoch nicht herbeigezogen werden. Und dennoch weist auch hier ein sehr hoher Prozentsatz von Haien leere Mägen auf. Dabei würde man in einem solchen Fang doch Haie mit leeren, halb vollen, und vollen Mägen und allen Zwischenstufen der Verdauung erwarten. Die Erklärung: Knorpelfische fressen nicht kontinuierlich.

Nahrungszusammensetzung

Knorpelfische sind karnivor und weisen im Vergleich mit Knochenfischen ein limitiertes Beutespektrum auf. Bei den Knorpelfischen gibt es keine Omnivoren oder Herbivoren. Das Nahrungsspektrum reicht von Zooplankton bis zu marinen Säugetieren. Neben natürlicher Nahrung werden oft auch ungewöhnliche Gegenstände – beispielsweise aus Metall – in den Mägen von Haien gefunden. Diese Funde liessen das Interesse an den Fressgewohnheiten der Haie stark ansteigen. In den letzten Jahren erhielt man durch Untersuchungen von Mageninhalten wichtige Hinweise auf die Ernährungsbiologie der Tiere. Es zeigte sich, dass sich die Nahrung der meisten Arten zu 70 bis 80% aus Knochenfischen zusammensetzte. Verschiedene Haiarten fressen unterschiedliche Fischarten, der Prozentsatz an Fischanteilen ist jedoch bei den meisten Arten hoch. Vor allem in der Gruppe der carcharhiniformen Haie liegt der Fischanteil bei über 90%. Viele Haiarten fressen auch Tintenfische, Krabben oder andere Schalentiere. Auch hier variieren die Anteile, doch der Prozentsatz ist – verglichen mit den Knochenfischen – meist gering. Diese Feststellung scheint auf Arten des südlichen Polarmeers nicht zuzutreffen. Aus diesem riesigen Ozeangebiet sind nur fünf Haiarten bestätigt, darunter die beiden Grosshaiarten Gewöhnlicher Heringshai und ein Schläferhai (*Somniosus* cf. *microcephalus*) mit noch unsicherem taxonomischem Status. In den Mägen der letztgenannten Art wurden grosse Mengen an Kopffüssern gefunden, darunter auch sogenannte Riesentintenfische der Arten *Architeuthis dux* und *Mesonychoteuthis hamiltoni*. Damit weist die Schläferhaiart in südlichen Gewässern ein ähnliches Nahrungsspektrum auf wie die Pottwale (*Physeter catodon*) und ist neben diesen erst der zweite wissenschaftlich anerkannte Superräuber, der sich zu einem grossen Teil von Riesentintenfischen ernährt.

Einige Arten wie Weisse Haie oder Tigerhaie zeigen eine spezialisierte Ernährungsweise: Sie ernähren sich regelmässig von marinen Säugetieren. Diese Arten sind ab einem gewissen Alter fähig, sich von lebenden Seehunden, Seelöwen, Seeottern, Delphinen und Walen zu ernähren. Von marinen Säugetieren ernähren sich teilweise auch die Zigarrenhaie (*Isistius brasiliensis* und *I. plutodus*).

Die beiden grössten Arten, der Walhai und der Riesenhai, sowie der Riesenmaulhai nutzen eine für Haie eher ungewöhnliche Nahrungsquelle: Sie ernähren sich grösstenteils von Plankton. Mit Hilfe der Kiemenreusen filtrieren sie gewaltige Mengen von Wasser. Kleine Fische, Krebse und planktonische Wirbellose bleiben dabei hängen. Eine Methode, die mit dem Filtermechanismus der Bartenwale vergleichbar ist.

Einige Nahrungsbestandteile sind nicht verdaubar. Die Liste kurioser Gegenstände, die schon in Haimägen gefunden wurden, reicht von Ritterrüstung, Kiste mit Nägeln, Kleberollen, Flaschen, Büchsen, Kohle, Regenmäntel, Schuhe, Gürtel, Plastiksäcke; Ziegen, Pferde, Schafe, Eidechsen, Schlangen, Hühner bis hin zu Rentier und Affen. Die meisten dieser Landtiere wurden nicht direkt von Haien gejagt, sondern sind ertrunken oder als Abfall ins Meer geworfen worden. Solche Nahrungsteile in Haimägen sind eine Seltenheit. Einige Arten wie der Tigerhai und der Bullenhai haben eine variantenreiche Nahrungsgrundlage und schlucken ungewöhnliche Objekte häufiger als andere Arten.

Die Nahrungszusammensetzung variiert nach den Faktoren Jahreszeit, Aufenthaltsort und Wachstum der Tiere. Viele Haiarten sind opportunistische Fresser, was bedeutet, dass sie verschiedene Nahrungsquellen nutzen können, abhängig von der Verfügbarkeit. Der ontogenetische Wechsel von Fressgewohnheiten ist bei sehr vielen Fischen zu beobachten. Es erstaunt deshalb nicht, dass Haie je nach Grösse, Lebensraum, Fortbewegungsmuster, Schwimmgeschwindigkeit, Kiefergrösse, Energiebedürfnis oder eigener potenzieller Verletzlichkeit ihr Nahrungsaufnahmemuster ändern und dem jeweiligen ontogenetischen Zustand anpassen.

Viele Haie verbringen die ersten Jahre ihres Lebens in Buchten und Lagunen – sogenannte Kinderstuben (*Nursery grounds*), die ihnen Schutz bieten. Die Abgegrenztheit dieser Regionen kann zu einer saisonalen Nahrungsknappheit führen. *Nursery grounds* sind meist seichte Küstengewässer, die für grössere Haie nur schwer zugänglich sind. Der Schutz vor Räubern wird durch ein zeitweise eingeschränktes Nahrungsangebot "erkauft". Je grösser die Jungtiere werden, desto weiter entfernen sie sich von ihren Kinderstuben weg. Sie finden wieder vermehrt Futter, die Nahrungsverfügbarkeit und die Nahrungsgrundlage nehmen zu.

Einige Haiarten nützen die jahreszeitlichen Wanderungen gewisser Fischarten aus und ernähren sich während bestimmter Jahreszeiten nahezu ausschliesslich von grossen Fischschwärmen. Sind diese nicht mehr verfügbar, weichen die Haie wieder auf eine andere Nahrungsquelle aus. Der Kurzflossenmakohai beispielsweise ernährt sich im Winter und im Frühling von *Bluefish* (*Pomatomus saltatrix*), frisst im Sommer aber vermehrt Tintenfische, da die *Bluefish*-Schwärme näher an die Küste schwimmen.

Bei einigen Haiarten wie dem Gewöhnlichen Dornhai, dem Blauhai (*Prionace glauca*) oder Schwarzspitzenhai sind intraspezifische Unterschiede bezüglich des Nahrungsspektrums zu finden. Vor allem Arten, die in verschiedenen Populationen über die Weltmeere verteilt vorkommen, zeigen je nach geografischer Region ernährungsspezifische Unterschiede.

Eine wenig spezialisierte Nahrungsgrundlage ist für den Hai von Vorteil, weil die Nahrung nicht auf eine einzige Beute beschränkt ist und so über einen längeren Zeitraum gesehen keine nahrungsspezifischen Limitierungen auftreten. Eine breite Nahrungsgrundlage ermöglicht die Erhöhung der Populationsdichte der entsprechenden Haiart. Die innerartliche Nahrungskonkurrenz wird verringert und die Verbreitung und Verteilung vergrössert.

Ein ungewöhnliches und nur ansatzweise erforschtes Phänomen im Zusammenhang mit der Ernährung der Haie ist das gemeinsame Jagen. Bei einigen Arten kann beobachtet werden, wie die Haie kooperieren, um beispielsweise Fischschwärme zusammenzutreiben. Von Schwarzspitzen-Riffhaien (*Carcharhinus melanopterus*) ist bekannt, dass sie Fische ins flache Wasser jagen und an Land treiben. Danach robben die Haie auf den Strand, um die Beute zu fressen. Dieses "Rollen" und "Rutschen" konnte auch schon bei Weissen Haien beobachtet werden.

Fressraten

Eine häufig formulierte These ist, dass Haie ein Leben lang auf der Suche nach Nahrung sind und nur darauf warten, attackieren zu können. Durch die Veröffentlichung neuer Informationen zu den Fressgewohnheiten der Haie ändert sich diese Ansicht je länger, je mehr. Es gibt Hinweise darauf, dass Haie lediglich während einer kurzen Zeit intensiv fressen und dann über einen längeren Zeitraum keine Nahrung aufnehmen. Haie haben allgemein eine eher kurze Aktivitätsphase, was die Nahrungsaufnahme betrifft. Dann folgt eine längere Verdauungsperiode. Atlantische Zitronenhaie (*Negaprion brevirostris*) scheinen durchschnittlich nur während 10-12 Stunden zu jagen und zu fressen und danach für mindestens 30 Stunden keine Nahrung aufzunehmen. Andere Haiarten wie der Weisse Hai scheinen in unregelmässigen Zeitabständen von mehreren Tagen zu fressen.

Wie oft Haie Nahrung zu sich nehmen, kann aufgrund der Nahrungsmenge, die im Magen gefunden wird, ermittelt werden. In verschiedenen Studien hat sich gezeigt, dass Haie im Vergleich zu Knochenfischen und anderen Tieren wenig fressen. Als Faustregel gilt: Haie nehmen in einem Monat ungefähr die Menge an Beute zu sich, die ihrem eigenen Körpergewicht entspricht. Räuberische Knochenfische dagegen fressen die entsprechende Menge in einigen Tagen.

Stellung in der Nahrungskette

Durch das zunehmende Wissen über das Fressverhalten von Knorpelfischen wird immer deutlicher, dass Haie als eigentlich opportunistische Fresser auch spezialisierte, d.h. selektive Fressgewohnheiten haben können. Damit kann erklärt werden, weshalb ein vermeintliches Beutetier ausgelassen, das nächste aber attackiert wird. Das Wissen um die verschiedenen Nahrungstypen und -mengen ist

essenziell, um den Einfluss der Haie auf die einzelnen Nahrungsketten in den verschiedenen Ökosystemen wie Riffen, Lagunen, Flussmündungen oder der Hochsee festzustellen und zu verstehen.

Einzelne Haiarten stehen an der Spitze mariner Nahrungsketten. Nahrungsketten sind abstrakte Darstellungen der Verbindungen zwischen konsumierenden und konsumierten Populationen. Dabei stellen sowohl Räuber wie Beute trophische Ebenen oder Stufen dar. Individuen einer Trophieebene können die Organismenzahl oder die Biomasse darunter- oder darüberliegender Stufen beeinflussen. Zur Klärung der Frage, welche trophische Stufe die Haie einnehmen, existieren nahezu keine quantitativen Schätzungen. Die Nahrungsketten, in denen Haie vorkommen, scheinen mit oftmals mindestens vier trophischen Stufen relativ lang zu sein. Dabei nehmen Haie in der Regel die oberen Stufen ein, was sie mit den marinen Säugern gleichstellt. Allerdings ist unklar, welche Effekte dies auf die Struktur der jeweiligen Kommunen haben kann. Wenig verstanden und quantifiziert sind die *top-down*-Effekte. Als *top-down*-Effekt bezeichnet man eine von oben nach unten gerichtete Kontrolle, die typisch ist für Räuber-Beute-Beziehungen. Das Gleiche gilt für die *bottom-up*-Effekte, die früher oder später einen Einfluss auf Haie an der Spitze der Nahrungskette haben und von unten nach oben wirken. *Bottom-up*-Effekte stehen im Zusammenhang mit Nährstoff- und Energieflüssen und treten dann auf, wenn die Wechselbeziehungen durch Nährstoffverfügbarkeit und Konkurrenz geprägt sind. Die trophischen Verhältnisse innerhalb der Kommunen sind schwierig zu messen, weil die verschiedenen Faktoren, durch welche sie beeinflusst werden, komplex sind. Dies gilt insbesondere für marine Kommunen und die Konsumenten auf hohen trophischen Ebenen. Der Hauptgrund für dieses mangelhafte Verständnis liegt in der Logistik. Manipulative Experimente oder Beobachtungen über einen ganzen Jahreszyklus hinweg sind häufig nur sehr schwer durchführbar.

Eine Möglichkeit, um die Rolle der Haie in den marinen Nahrungsketten zu verstehen, sind Modellierungen. Diese mathematischen Formulierungen einfacher und komplexer Zusammenhänge erlauben es, Einflussfaktoren und deren Grösse auf das Gesamtsystem zu ermitteln. Dazu müssen bestimmte Parameter, die in das Modell einfliessen, gemessen oder geschätzt werden. Es ist dabei wichtig, zu verstehen, dass die Resultate und Aussagen solcher Modelle abhängig sind von der Art und Weise der Modellierung und der Parameterschätzung oder -messung. Trotz diesen Einschränkungen können Modellierungen wichtige Grundlagen für das Verständnis komplexer Zusammenhänge liefern.

(Abbildungen: Falcon-Matos et al. 2003; Fergusson et al. 2000)

Fortpflanzung

Die Weibchen der meisten Knochenfische produzieren Tausende wenn nicht Millionen von Eiern, die von den Männchen ausserhalb des weiblichen Körpers besamt werden. Knorpelfischweibchen dagegen produzieren verhältnismässig wenige Eier, zeigen eine innere Befruchtung verbunden mit äusseren Geschlechtsmerkmalen. Somit ähnelt die Fortpflanzung der Haie eher derjenigen von Vögeln und Säugetieren. Die innere Befruchtung verlangt Anpassungen des Verhaltens, der Morphologie und der Physiologie.

Die Klasse der Knorpelfische ist aus mehreren Gründen für Reproduktions- und Entwicklungsbiologen von besonderem Interesse. Zum ersten Mal in der Entwicklungslinie der Wirbeltiere tritt der Prozess der inneren Befruchtung, des Lebendgebärens oder der plazentale Mechanismus zur Ernährung des Embryos in Erscheinung.

Männliches und weibliches Reproduktionssystem

Während der Fortpflanzungszeit produzieren die Haimännchen Samenflüssigkeit in ihren Hoden. Diese paarigen Organe liegen in der Körperhöhle direkt unter der Wirbelsäule. Reife Samenzellen werden bei einigen Arten zu Samenpaketen zusammengefasst. Diese Pakete werden Spermatophoren genannt. Die Spermien werden im Samenleiter (Ductus deferens) oder in der Samenblase in der Nähe der Kloake bis zur Paarung gespeichert. Bei der Paarung setzen die Männchen penisartige Begattungsorgane ein, die sich aus der Innenkante der Bauchflosse heraus entwickelt haben. Diese Organe werden Klasper oder Myxopterygien genannt und sind halb offene Röhren, welche an ihrem

Ende mit knorpeligen Haken und Kämmen versehen sind. Im Laufe der Entwicklung zum geschlechtsreifen Tier kalzifizieren diese Strukturen. Nach dem Einführen eines Klaspers in die Kloake des Weibchens öffnet sich dessen Ende, und Haken und Kämme sorgen dann für eine feste Verankerung. Die Samenflüssigkeit wird anschliessend mit Hilfe der Siphonsäcke in den weiblichen Körper gepresst. Siphonsäcke sind paarige, subdermal liegende Strukturen in der Bauchregion, die in die Klasperfurche münden. Sie werden während der Kopulation mit Meerwasser gefüllt, das nach dem Paarungsakt wieder herausgepresst wird.

Das weibliche Reproduktionssystem besteht aus den Eierstöcken (Ovarien) und den Eileitern (Ovidukten). Die Ovarien können paarige oder singuläre Strukturen sein, die anterior dorsal der Leber liegen. Bei den primitiven Formen sind normalerweise beide Ovarien funktionsfähig, während bei den Gattungen *Scyliorhinus*, *Carcharhinus*, *Mustelus* und *Sphyrna* nur das rechte Ovar funktionstüchtig und das andere verkümmert oder fehlend ist.

Die Ovidukte sind paarige, lange tubuläre Strukturen und laufen in der Körperhöhle entlang der Wirbelsäule. Sie sind differenziert in Ostium, Nidamentaldrüse (Schalendrüse), Isthmus und Uterus. In den Eierstöcken der Haiweibchen reifen Keimzellen zu grossen, dotterreichen Eiern heran, die einen Durchmesser von bis zu 4 cm erreichen können. Nach dem Eisprung wandert das Ei durch das Ostium und gelangt in den Fortpflanzungstrakt. Im Uterus entwickeln sich die Jungtiere, die dort in engem Kontakt zueinander sind. Bei einigen carcharhiniden Haien und bei den Hammerhaien entwickeln sich die Embryos in separaten Kompartimenten.

Das Speichern von Spermien im Körper des Weibchens ist bei einigen Haiarten wie Blauhai, Düsterer Hai (*Carcharhinus obscurus*) oder Atlantischer Spitznasenhai (*Rhizoprionodon terraenovae*) bekannt. Man geht davon aus, dass die Spermien dabei in der Schalendrüse über Monate gespeichert werden, bevor sie die Eier befruchten. Die Befruchtung findet vor oder in der Nidamentaldrüse statt. Von diesem Stadium an kann man drei verschiedene Fortpflanzungsarten unterscheiden (Figur 2, s. 32).

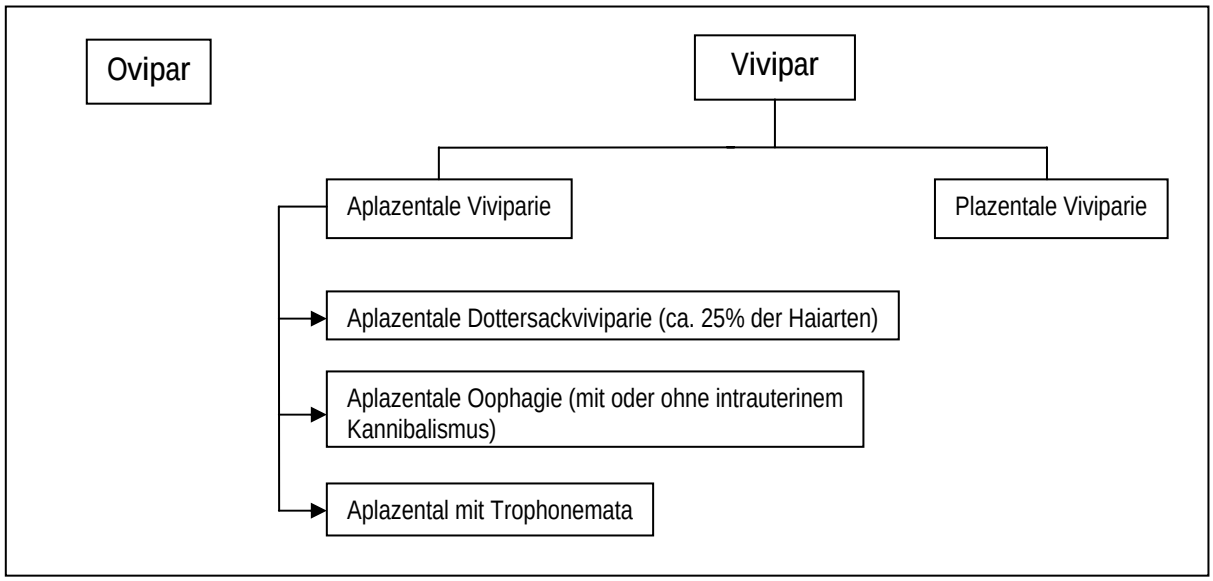
Oviparie und Viviparie

Bereits Aristoteles bemerkte, dass einige Haiarten eierlegend (ovipar) und andere lebendgebärend (vivipar) sind. Er beobachtete auch die Klasper männlicher Haie und stellte weiter den Unterschied zwischen der Plazenta viviparer Haie und derjenigen von Säugern fest. Heute weiss man, dass die Mehrheit der Haie lebendgebärend ist und man nur bei Haiarten, die in der Evolutionsgeschichte früher auftreten, eierlegende Formen findet. Haie und Rochen zeigen eine bemerkenswerte Bandbreite an reproduktiven Spezialisierungen. Diese gewährleisten die Versorgung der Jungtiere mit Nährstoffen, die Entfernung der Abfallstoffe sowie die Respiration. Hinzu kommt der Verzicht auf die Larvalstufe – die bei vielen Knochenfischen zu finden ist –, was potenzielle Verluste an Räuber verhindert.

Unabhängig davon, ob eine Knorpelfischart lebendgebärend oder eierlegend ist, findet eine innere Befruchtung statt, und die ersten Stufen der Embryogenese laufen im weiblichen Genitalsystem ab. Alle Elasmobranchierembryos durchlaufen eine erste Entwicklungsstufe, in der sie von Dotterreserven abhängig sind. Sind diese Reserven aufgebraucht, wird bei viviparen Hai- und Rochenarten mütterliches und embryonales Gewebe strukturell und funktionell umgebaut, um den Zufluss von Nährstoffen zu gewährleisten.

Oviparie findet man nur in drei Haifamilien (Heterodontidae, Scyliorhinidae und Orectolobidae) und bei den Rajiformes. Oviparie ist mit grosser Wahrscheinlichkeit die ursprüngliche und primitive Fortpflanzung der Knorpelfische, aus der später die Viviparie entstanden ist. Die Eier von oviparen Knorpelfischen werden in der Schalendrüse (Nidamentaldrüse) mit einer hornigen Schutzschicht versehen und auf den Meeresboden oder ins Riff gelegt. Dort entwickeln sie sich weiter, der Embryo ernährt sich ausschliesslich vom Dottervorrat. Diese Form der Oviparie unterscheidet sich von derjenigen der Knochenfische. Die Eier der Haie, die auch als Nymphentäschchen bezeichnet werden, sind mit etwa 5 cm verhältnismässig gross und durch eine harte Schale gut geschützt. Die Verlustrate kann allerdings hoch sein, da viele Räuber – von Schnecken bis zu anderen Haien – die Eier fressen. Das Ei wird entweder mit Hornfäden (bspw. Katzenhaie) der Schale am Substrat festgemacht, oder es zeigt schraubenartige Strukturen zur Verankerung (bspw. Stierkopfhaie). Die Eier bleiben für Wochen

oder Monate unbewacht, bis die kleinen Haie schlüpfen. Brutpflege ist bei Knorpelfischen unbekannt. Nach wenigen Wochen der Entwicklung öffnen sich kleine Schlitze an jeder Seite des Eis. Dadurch dass der Embryo im Ei ständig mit dem Schwanz schlägt, werden die Versorgung mit Sauerstoff und der Wasserfluss zum Abtransport der Stoffwechselprodukte gewährleistet. Ovipare Formen leben benthisch und sind meist verhältnismässig klein.



Figur 2: Die verschiedenen Fortpflanzungsarten der Haie und Rochen. Erklärungen siehe Text.

Die meisten Haie sind lebendgebärend. Die Elasmobranchier sind eine Gruppe mit grosser Diversität und einem Kontinuum an reproduktiven Adaptionen, bei denen Oviparie und Viviparie die Enden dieses Kontinuums markieren. Bei der Viviparie entwickelt sich der Embryo vollständig im Uterus der Mutter. Bei lebendgebärenden Arten kann grundsätzlich zwischen zwei Fortpflanzungsarten unterschieden werden, die wiederum Unterkategorien aufweisen (Figur 2): aplazentale Dottersackviviparie, aplazentale Oophagie mit oder ohne intrauterinen Kannibalismus, aplazental mit Trophonemata und plazentale Viviparie mit oder ohne Nabelschnuranhänge. Der Terminus aplazentale Dottersackviviparie hat die früher häufig gebrauchte Bezeichnung Ovoviviparie ersetzt. Bei diesem Modus ist der Embryo zum Wachstum und zur Entwicklung im mütterlichen Uterus vollständig auf Nährstoffe angewiesen, die im Dottersack gespeichert sind. Nach der Phase der Dottersackabhängigkeit schlüpft der Embryo im Uterus. Dieser stellt zwar keine weiteren Nährstoffe zur Verfügung, gewährleistet dafür die Ionen- und Osmoregulation und bietet Schutz. Wie bei den oviparen Knorpelfischen sind die Jungen bei Geburt verhältnismässig klein. Viele Elasmobranchiergruppen zeigen diese Form der Reproduktion: Squaliformes, Hexanchiformes, Squatiniformes, einige Vertreter der Orectolobiformes und Carcharhiniformes und viele primitive Rochengruppen.

Eine andere Form der aplazentalen Viviparie, die Oophagie, findet man bei Haien der Ordnung Lamniformes. Die frühe embryonale Entwicklung ist grundsätzlich gleich wie bei der aplazentalen Dottersackviviparie. Nachdem der eigene Dottervorrat aufgebraucht ist und die Jungtiere im Uterus geschlüpft sind, ernähren sich die Embryonen aktiv von Eiern und dem darin enthaltenen Dotter, die das Muttertier weiterhin produziert. Die Embryos dieser Formen besitzen bereits im Uterus kleine, temporäre Zähnchen, mit denen sie die Eier öffnen können. Meist sind nur wenige der Eier befruchtet, die ins Ovidukt gelangen und aus denen sich Embryonen entwickeln können. Ein in dieser Hinsicht extremes Beispiel ist der Sandtigerhai, bei dem sich sogenannter intrauteriner Kannibalismus findet. Bei dieser Art entwickeln die Embryonen bereits in der Eihülle Zähne. Nachdem das Muttertier einige befruchtete Eizellen mit einer Eihülle umgeben hat, produziert sie viele weitere, nicht befruchtete Eier. Diese werden von den geschlüpften Embryos im Uterus gefressen und dienen als Dotterlieferant. Das Jungtier, das als Erstes eine Grösse von 10 bis 12 cm erreicht hat, tötet und frisst alle seine nach ihm schlüpfenden Geschwister im mütterlichen Uterus (Adelphophagie). Der überlebende Embryo frisst

weiter auch grosse Mengen an Dotter und entwickelt einen gut sichtbaren Dottermagen. Ein bis zwei Monate vor der Geburt hört der Embryo im Uterus auf zu fressen und baut in der verbleibenden Zeit bis zur Geburt den Dottermagen ab. Bei der Geburt bleibt somit pro Uterus je ein Jungtier übrig. Zu diesem Zeitpunkt sind sie dann bereits ungefähr 1 m gross und fähig, sich gegen andere Haie zu verteidigen. Nachgewiesen wurde Adelphophagie bis jetzt nur für den Sandtigerhai. Es ist allerdings möglich, dass diese Form auch beim Krokodilhai (*Pseudocarcharias kamoharai*) existiert. Interessanterweise überleben aber bei dieser Art jeweils zwei Jungtiere pro Uterus. Oophagie findet man bereits sehr früh in der Evolution, sie hat sich als äusserst effektiver Mechanismus erwiesen.

Die dritte Form der aplazentalen Viviparie – aplazental mit Trophonemata – findet man bei Stechrochen. Hier entwickelt der mütterliche Uterus sogenannte Trophonemata (vaskularisierte Villi), die eine nährstoffreiche "uterine Milch" absondern. Diese versorgt das Jungtier, nachdem es seinen ursprünglichen Dottervorrat aufgebraucht hat. Die nährstoffreichen Sekrete können auch von plazentaähnlichen Strukturen im Uterusepithel abgeschieden werden.

Die am höchsten entwickelte Form der Knorpelfischfortpflanzung ist die plazentale Viviparie. Sie findet sich bei den typischen Grauhaien, die auch als Requiemhaie (Carcharhinidae) bezeichnet werden, und bei den Hammerhaien (Sphyrnidae). Diese Gruppen entwickeln ein mütterliches Nahrungssystem, das jenem der Säugetiere gleicht. Nach einer Phase embryonaler Dottersackabhängigkeit wird der leere, schlaffe Dottersack in die mütterliche Uteruswand integriert, und es entsteht eine den Säugern ähnliche Plazenta. Der Embryo wird nun über eine Nabelschnur durch das Muttertier ernährt und mit Sauerstoff versorgt. Die Nabelschnur kann zusätzliche Anhänge aufweisen, über die Nährstoffe aufgenommen werden können. Abfallstoffe werden ebenfalls via mütterlichen Blutkreislauf entsorgt. Bei neugeborenen Haien kann in diesem Fall zwischen den Brustflossen ein Nabel oder eine Narbe beobachtet werden. Typisch für plazentale Haie sind eine lange Schwangerschaft, eine verringerte Anzahl von Nachkommen sowie ein erhöhter mütterlicher Schutz während der embryonalen Entwicklung. Diese Faktoren erhöhen die Überlebensrate der Nachkommen. Bei der plazentalen Viviparie ist die Energieversorgung praktisch unerschöpflich, und die Nährstoffe werden nur durch die Gesundheit der Mutter und ihrer Nahrungsversorgung limitiert.

(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Hamlett et al. 1993; Hamlett 1999; Pratt & Carrier 2001; Waller et al. 1996; Whitney et al. 2004)

Nachkommenschaft

Knorpelfische kennen keine Brutpflege. Bei diversen Arten suchen schwangere Weibchen aber für die Geburt der Jungtiere oder für die Eiablage sogenannte Kinderstuben auf. Dies sind meist geschützte, untiefe und nahrungsreiche Küstenregionen. In diesen *Nursery grounds* sind die Jungtiere vor Räubern und grösseren Haien geschützt. Zudem haben sie für die ersten Jahre ihres Lebens ein ausreichendes Futterangebot. Seichte Küstengewässer wie Mangrovengebiete zählen zu den produktivsten Ökosystemen überhaupt. Sie werden von Organismen verschiedener Taxa genutzt. Nach zwei bis drei Jahren verlassen die Jungtiere diese Kinderstuben und beginnen ihr Leben im Riff oder im offenen Ozean.

Eine im Zusammenhang mit Brutpflege historisch interessante Anekdote ist in einem Artikel zu finden, der 1880 in der Zeitschrift *Science* publiziert wurde. Darin wurde berichtet, dass Haie ihre Jungen bei Gefahr verschlucken, damit sie im Magen der Mutter Schutz fänden. Ein Fischhändler fand nämlich, als er einen schwangeren Gewöhnlichen Heringshai aufschnitt, 10 Jungtiere. Da er davon ausging, dass Haie ovipar sind, und sich auch keine Verdauungsspuren an den Jungtieren finden liessen, nahm er an, dass diese im Magen des Muttertiers Schutz gesucht hatten.

Die Anzahl geborener Jungtiere variiert zwischen 2 und mehr als 100, wobei nur wenige Arten, beispielsweise Blauhaie, solche Geburtenzahlen erreichen. Die meisten viviparen Arten produzieren zwischen 10 und 20 Nachkommen pro Wurf. Die Dauer der Schwangerschaft reicht bei eher kleinwüchsigen Arten von 3 bis 4 Monaten bis zu 22 Monaten beim Gewöhnlichen Dornhai. Typisch für die meisten grösseren Haiarten ist eine Tragzeit von 9 bis 12 Monaten.

Jungtiere werden in der Regel mit dem Schwanz voraus geboren. Ein interessanter Fall sind die Hammerhaie (*Sphyrna* sp.): Die T-förmigen Köpfe junger Hammerhaie sind bei der Geburt weich und biegsam, sodass sie leicht durch den Geburtskanal kommen.

Wachstum und Altersschätzung

Anders als Knochenfische wachsen die meisten Knorpelfische sehr langsam und werden normalerweise erst mit sechs bis 18 Jahren oder noch später geschlechtsreif.

Jeder mehrzellige Organismus kennt als biologisches Phänomen den natürlichen Tod. Während die Körperzellen als Leiche zurückbleiben, leben die Zellen der Keimbahn in der nächsten Generation weiter. Über den Mechanismus des Alterungsprozesses, der schliesslich zum Tod führt, ist wenig bekannt. Sicher tragen Abnützungserscheinungen und die Akkumulation von Endprodukten des Stoffwechsels dazu bei. Auch genetische Prozesse wie Mutationen, die zum Beispiel Krebs verursachen, tragen zur Alterung bei. Grundsätzlich gehört auch der Tod zum genetischen Entwicklungsprogramm eines Organismus.

Für jede Tierart ist eine mittlere Lebensdauer charakteristisch. Diese beträgt beispielsweise für Riesenschildkröten 300, für Elefanten 70-90 und für Ratten drei Jahre. Manche Tiere sterben kurz nach ihrer einmaligen Fortpflanzung. Dagegen wird der Tod bei Tieren, die sich in ihrem Leben mehrmals fortpflanzen, durch allmähliches Altern vorbereitet. Die Reproduktion kann dabei lange vor dem Lebensende eingestellt werden.

Die Fragen, wie alt Knorpelfische durchschnittlich oder maximal werden und welche Alterungsprozesse bei ihnen letztendlich zu einem natürlichen Tod führen, sind – wie viele Aspekte ihrer Biologie – nicht geklärt. Haibiologen beschäftigen sich vor allem mit der Altersschätzung von Knorpelfischarten. Dabei kann sich die Schätzung auf die maximale Lebensdauer des Organismus, aber auch auf die Zeit der Geschlechtsreife beziehen. Diese Parameter sind für populationsdynamische Modelle unerlässlich.

Grundsätzlich werden zur Bestimmung des Wachstums und der Altersabschätzung Hartteile wie Wirbel oder Dornfortsätze untersucht. Der Prozess der Altersschätzung erfolgt im Wesentlichen nach folgenden Schritten: Sammlung der Hartteile, Präparation der Hartteile für die Alterschätzung, eigentliche Altersschätzung, anschliessende Prüfung der Verlässlichkeit des Resultats und schliesslich Interpretation respektive Wachstumsmodellierung.

Wirbelkörper von Knorpelfischen, aber auch die Dornen der Rückenflossen zeigen bei entsprechender Präparation unter dem Mikroskop Strukturen, die Jahresringen gleichen. Bei einem Jahresring handelt es sich – zumindest in der Theorie – um ein schmales und ein breites Band, die zusammen das Wachstum während eines Jahrs repräsentieren. Das schmale Band steht für das Winterwachstum, das breite Band für dasjenige des Sommers. Die Jahresringe können gezählt werden und erlauben eine Altersschätzung. Damit diese Strukturen unter dem Lichtmikroskop sichtbar werden, muss dem Tier vorgängig eine Substanz (beispielsweise Tetrazyklin) injiziert werden. Bei älteren Individuen kann diese Methode allerdings problematisch sein, da die Ringe gegen den Rand des Wirbelkörpers hin enger stehen und somit nur schwierig auseinander gehalten werden können. Dies kann zu einer Unterschätzung des Alters führen. Zudem variiert die Anzahl der Ringe je nach Region der Wirbelsäule. Ungeklärt ist auch, inwieweit ein sichtbares Band tatsächlich ein Jahr repräsentiert. Das Wachstum des Individuums ist neben biotischen auch von abiotischen Faktoren wie der Temperatur abhängig. Somit spielen der Lebensraum des Tiers und auch die dort anzutreffende Temperaturvariation im Verlauf der Jahreszeiten eine Rolle.

Es gibt auch andere Möglichkeiten zur Alterschätzung bei Knorpelfischen. Von Arten, die in Aquarien gehalten werden, können Wachstumskurven erstellt werden, die Auskunft über das Alter eines Tiers geben. Eine erst kürzlich eingeführte Methode arbeitet mit Radiokarbon (^{14}C), einem Kohlenstoff-Isotop, dessen Konzentration in den Weltozeanen in den 50er- und 60er-Jahren aufgrund der atmosphärischen Atombombentests massiv zunahm. Radiokarbon lagert sich in Hartteilen, beispielsweise Korallen, aber auch in Knochen und Knorpel von Fischen ein. Hartteile von Fischen vor der Mitte der 50er-Jahre weisen dementsprechend geringe Mengen an ^{14}C auf, wohingegen solche gegen Ende dieser

Zeitspanne bis in die 60er-Jahre hohe Konzentrationen enthalten. Dieser Marker kann mit Hilfe entsprechender Analysemethoden zur Schätzung der Jahresringformation oder des absoluten Alters eines Organismus herangezogen werden.

Sämtliche Studien über das Alter von Knorpelfischen zeigen, dass Haie, Rochen und Chimären im Verhältnis zu den Knochenfischen spät geschlechtsreif werden und ein hohes Alter erreichen. Die Schätzungen variieren allerdings von Art zu Art. So wird beim Blattschuppen-Schlinghai (*Centrophorus squamosus*) das Alter der Geschlechtsreife bei einer maximalen Lebensdauer von 70 Jahren auf 45 Jahre geschätzt. Haie der Ordnung Lamniformes scheinen im Alter von 5 bis 10 Jahren geschlechtsreif und zwischen 20 und 30 Jahre alt zu werden. Für den Bullenhai wird die Geschlechtsreife auf 20 Jahre und das maximale Alter auf 30 Jahre geschätzt. Die Faktoren Geschlechtsreife und Alter haben weitgreifende Konsequenzen für die Ökologie, aber auch für die Nutzung dieser Tiere durch den Menschen.

(Abbildungen: Campana et al. 2002; Officer et al. 1996)

Aspekte des Stoff- und Energiewechsels

Der Begriff Stoff- und Energiewechsel umfasst die Themenbereiche Energetik, Ernährung, Atmung, Kreislauf, Ionen- und Osmoregulation, Exkretion und Thermoregulation. Einige dieser Bereiche sind bereits erwähnt und diskutiert worden. Im Folgenden werden Aspekte der Thermo- und Osmoregulation sowie des Immunsystems der Haie erläutert.

Thermoregulation

Die Abhängigkeit der inneren "Betriebstemperatur" von der Aussenwelt variiert bei Tieren stark. Grundsätzlich wird zwischen Thermokonformern (Poikilotherme, "wechselwarme" Tiere) und Thermoregulatoren (Homoiotherme, "gleichwarme" Tiere) unterschieden. Während bei wechselwarmen Tieren die Innen- von der Aussentemperatur verschieden ist, können gleichwarme Tiere ihre Innentemperatur gegenüber Schwankungen der Aussentemperatur konstant halten. Haie, Rochen wie auch Knochenfische gehören zu den wechselwarmen Tieren. Auch poikilotherme Organismen können das räumliche und zeitliche Temperaturmosaik ihrer Umgebung so effizient nutzen, dass man von verhaltensgesteuerter Thermoregulation sprechen kann. Diese Form der Körpertemperaturregulation ist bei vielen Landtieren im Detail erforscht, für Knorpelfische dagegen erst spärlich untersucht. Am Beispiel des Glatthais (*Mustelus canis*) konnte allerdings schon früh experimentell gezeigt werden, dass möglicherweise auch Vertreter der Klasse der Chondrichthyes eine verhaltensgesteuerte Thermoregulation zeigen. In dem Experiment bevorzugten die Haie eine Durchschnittstemperatur von 27.1 ºC, wobei der Tageshöchstwert um die Mittagszeit bei 28 ºC lag, bei Sonnenuntergang beim Minimum von 25.9 ºC und bei Sonnenaufgang bei 26.4 ºC. Durch temperaturabhängiges Verhalten – indem zum Beispiel wärmeres oder kälteres Wasser bevorzugt aufgesucht wird – kann die Geschwindigkeit physiologischer Prozesse beeinflusst oder eine optimale Körpertemperatur beibehalten werden.

Im Vergleich zu Sauerstoff diffundiert Wärme zehnmal schneller durch das Gewebe. Im Bereich der Kiemen, wo sich eine grosse Fläche für den Gasaustausch und sehr dünne Gefässwände befinden, entspricht die Bluttemperatur (T_{BL}) derjenigen des Umgebungswassers (T_W). Somit geht praktisch alle Wärme verloren, die aus dem aeroben Metabolismus stammt und via Blut zu den Kiemen transportiert wird. Es gibt allerdings eine Ausnahme: Vertreter der Ordnung Lamniformes, zum Beispiel der Weisse Hai oder die Heringshaie, zeigen Körperstellen, die wärmer sind als das Umgebungswasser (regionale Endothermie). Beim Pazifischen Heringshai (*Lamna ditropis*) wurden Magentemperaturen gemessen, die 21 ºC höher waren als die Umgebungstemperatur. Solche erhöhten Temperaturen findet man im Bereich des Gehirns, der Augen, der roten Muskulatur und in Teilen des Verdauungssystems wie der Leber, dem Magen und dem Spiraldarm.

Die anatomische Basis dieser erhöhten Temperatur ist das "Rete mirabile" (Wundernetz), ein auf dem Gegenstromprinzip basierendes Wärmeaustauschsystem von nebeneinander liegenden

Blutbahnen. Dieses System verhindert, dass Wärme an die Umgebung abgegeben wird. Das arterielle Blut gelangt von den Kiemen, wo es mit Sauerstoff beladen wird, via Arterien und Arteriolen zum Gewebe, wo der Sauerstoff diffundiert. Das venöse, sauerstoffarme Blut fliesst anschliessend wieder zu den Kiemen, und der Kreislauf beginnt wieder von vorne. Das venöse Blut, das von den Geweben zu den Kiemen fliesst, hat eine höhere Temperatur. “Retia mirabilia” sind Regionen, bei denen Venen und Arterien eng nebeneinander liegen und die auf diese Weise Wärme “austauschen” können. Das wärmere, aus dem Körper fliessende Blut erwärmt im Gegenstromprinzip das kältere, von den Kiemen kommende Blut. Ein Teil der Wärme fliesst somit in den Körper zurück und geht nicht verloren.

Wundernetze, die eine lokale “Warmblütigkeit” ermöglichen, findet man auch bei Hochseefischen, zum Beispiel bei Thun- und Schwertfischen. Auch bei diesen Formen ist die rote Muskulatur mehr gegen das Körperzentrum in die weisse Muskulatur hinein verschoben und liegt seitlich direkt unter der Haut. Die physiologischen Vorteile eines solchen Systems sind eine Erhöhung der Schwimmgeschwindigkeit, der Verdauungsrate und der Embryonalentwicklung. Alle enzymatischen Reaktionen sind temperaturabhängig. Eine erhöhte Temperatur führt demnach auch zu einer erhöhten Verdauungsrate und ermöglicht, mehr zu fressen. Auch die Muskeln arbeiten bei einer höheren Temperatur schneller, wobei sie mehr Sauerstoff pro Zeiteinheit aufnehmen können und Laktat (= Salz der Milchsäure) schneller abbauen. Damit verringert sich die Erholungszeit zwischen grossen Anstrengungen, und die Reaktionszeit wird merklich kürzer.

Osmoregulation

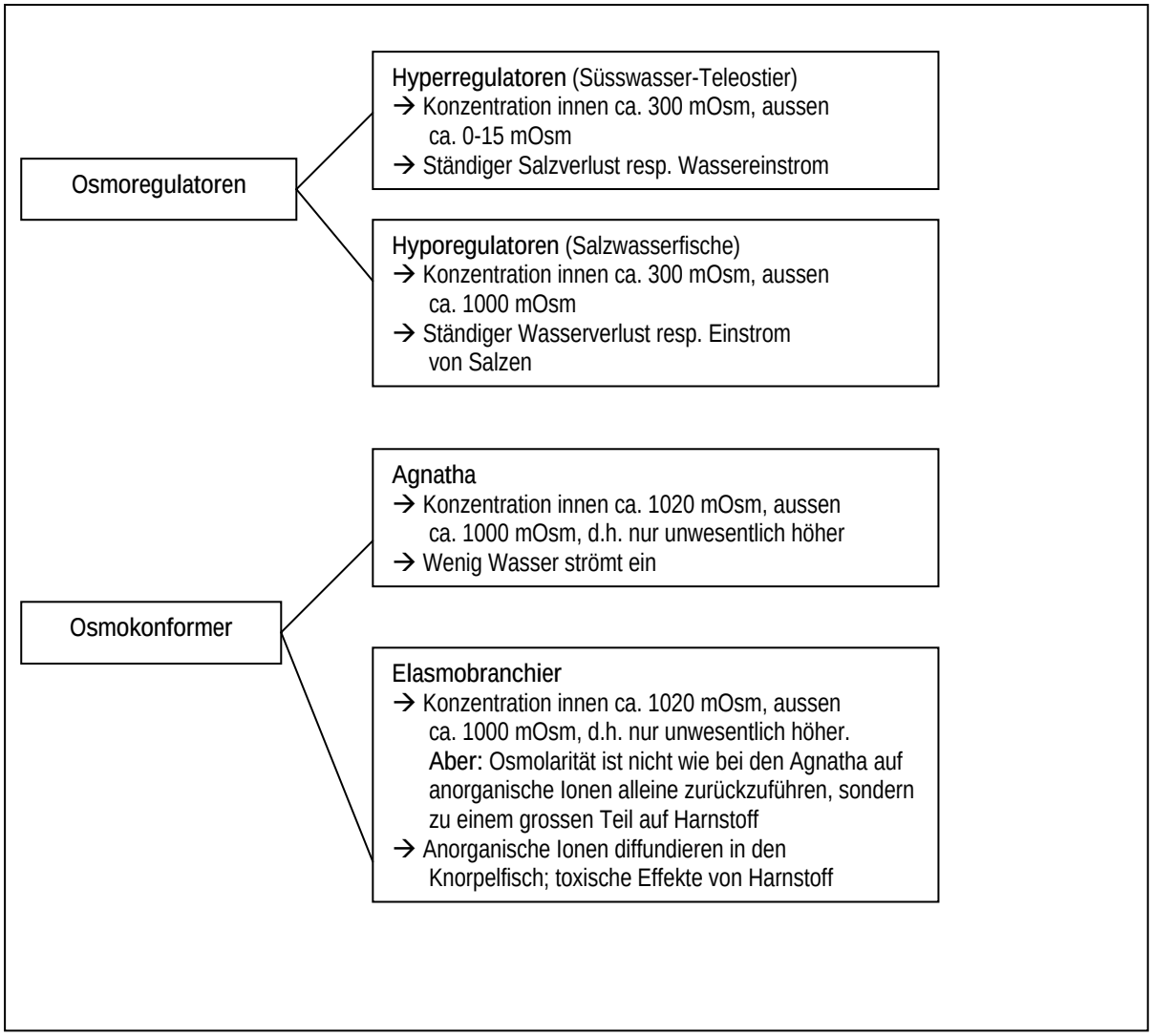
Bei Wirbeltieren kann man prinzipiell zwei Formen der Osmoregulation unterscheiden (Figur 3, s. 37): Osmoregulatoren halten ihren osmotischen Wert auch bei Änderung der Aussenwelt konstant, wogegen Osmokonformer ihr osmotisches Innenmedium bei Änderungen dem Aussenmedium anpassen. Zu den Osmoregulatoren zählen die Süsswasser-Teleostier (Hyperregulatoren) und die marinen Teleostier (Hyporegulatoren). Kieferlose (Agnatha) und Haie zählen zu den Osmokonformern.

Der Mechanismus aller osmoregulatorischen Vorgänge beruht auf aktivem Ionentransport. Aktiver Wassertransport mit Hilfe H_2O-spezifischer Transportproteine scheint nicht aufzutreten. Über aktiven Ionentransport wird ein Ionengradient aufgebaut, wodurch Wasser osmotisch nachströmt. Denn Wasser fliesst stets in Richtung der höheren Konzentration von osmotisch aktiven Substanzen. Salzwasserknochenfische besitzen im Körperinnern eine osmotische Konzentration von ungefähr 300 mOsm, während die Konzentration des sie umgebenden Salzwassers um die 1000 mOsm beträgt und somit wesentlich höher ist. Salzwasserfische sind demnach einem ständigen Wasserverlust beziehungsweise Einströmen von Salzen ausgesetzt. Kieferlose haben demgegenüber eine Innenkonzentration von ungefähr 1020 mOsm, was praktisch derjenigen der Umgebung entspricht. Damit stellen sich für Kieferlose, die im Salzwasser leben, keine osmoregulatorischen Probleme. Auch Haie besitzen eine Innenkonzentration von ungefähr 1020 mOsm. Anders als bei Kieferlosen ist diese jedoch nicht ausschliesslich auf anorganische Ionen wie Na^+ und Cl^- zurückzuführen. Die hohe Konzentration hängt zu einem grossen Teil von Harnstoff im Plasma und im Zytoplasma ab. 90-98% des gefilterten Harnstoffs werden in den Nieren resorbiert. Ein Grundpfeiler der osmoregulatorischen Strategie mariner Haie und Rochen ist die Rückbehaltung von Harnstoff im Körper. Knorpelfische haben somit im Vergleich zu ihrer Umgebung eine andere osmotische Zusammensetzung ihrer Körperflüssigkeiten. Anorganische Ionen strömen ein und Harnstoff kann zudem toxische Effekte haben. In hohen Konzentrationen kann Harnstoff Makromoleküle destabilisieren, Enzyme denaturieren, metabolische Prozesse stören oder die Übertragung nervöser Reize beeinträchtigen.

Haie lösen das Problem der einströmenden anorganischen Ionen und des Harnstoffs auf verschiedenen Wegen. Eine aktive Exkretion von einwertigen Ionen findet durch die Kiemen statt. Zweiwertige Ionen werden aktiv durch die Nieren ausgeschieden. Das Natrium wird durch die Rektaldrüse aus dem Körper des Hais entfernt. Die Rektaldrüse liegt im kaudalen Teil des Darmtrakts. Ihre sekretorische Flüssigkeit weist eine hohe NaCl-Konzentration auf. Allerdings ist die Rektaldrüse nicht der einzige Ort der Salzsekretion. Bereits vor 40 Jahren haben Experimente, bei denen Gewöhnlichen Dornhaien die Drüse entfernt wurde, gezeigt, dass die Ionenkonzentration im Plasma

sich nur unwesentlich änderte. Weitere mögliche Orte für eine Salzausscheidung sind die Nieren und die Kiemen. Es gibt allerdings bis heute keine experimentellen quantitativen Befunde für eine solche NaCl-Ausscheidung. Studien neueren Datums deuten darauf hin, dass die Kiemen eher eine Rolle bei der Salzaufnahme und der Säure-Base-Regulation spielen als bei der Salzsekretion.

Um die toxische Wirkung von Harnstoff zu verhindern, erfolgen komplexe biochemische Prozesse. Harnstoff wird zum Teil in Trimethylaminoxid (TMAO) umgebaut, eine Substanz, die ebenfalls die Proteinstruktur und -funktion beeinflussen kann, jedoch weniger toxisch ist und eher stabilisierend wirkt. TMAO wird in grossen Mengen in der Muskulatur gespeichert. Die TMAO-Konzentration ist bei den meisten Knorpelfischen im Blut ungefähr 75 mmol, erreicht aber eine intrazelluläre Konzentration von 200 mmol. Das sind etwa 50% des Harnstoffs. Entscheidend für den Knorpelfisch ist, dass all diese Substanzen in einem feinen Gleichgewicht sind. Störungen dieses Gleichgewichts durch Stress – beispielsweise wenn ein Hai gefangen wird – können ernstzunehmende Folgen haben. Man muss davon ausgehen, dass Haie, die von Sportanglern gefangen und wieder freigelassen werden, an den Folgen dieses Stresses sterben oder zur leichten Beute für grössere Räuber werden können.



Figur 3: Osmoregulation bei verschiedenen fischartigen Taxa. Erklärungen siehe Text.

Die meisten Knorpelfische leben im Salzwasser. Von den rund 1200 Arten können nur ungefähr 43 Arten – vor allem Rochen – aus vier Familien für längere Zeit im Süsswasser überleben. Radikale Salzkonzentrationsänderungen sind im marinen Lebensraum selten. Allerdings findet man den Bullenhai und auch einige Rochenarten häufig in Brackwasser oder sogar in Süsswasserflüssen und -seen. Knorpelfische gehören zu den Osmokonformern, dennoch zeigen Studien an Stechrochen

(*Dasyatis* sp.), dass bei einer Erniedrigung der Salzkonzentration für den Organismus osmoregulatorische Energiekosten anfallen.

Elasmobranchier, die im Süsswasser leben, weisen eine im Vergleich zu den marinen Formen geringe Masse der Rektaldrüse auf, was höchstwahrscheinlich auf eine geringere Anzahl sekretorischer Tubuli zurückzuführen ist. Die reduzierte Funktion der Rektaldrüse von Arten, die im Süsswasser leben, macht aus osmoregulatorischer Perspektive Sinn, da keine Notwendigkeit zur Ausscheidung von NaCl besteht.

Im Zusammenhang mit der Osmoregulation stellt sich die Frage, ob Haie und Rochen trinken. Ursprünglich ging man davon aus, dass sie die physiologischen Fähigkeiten dazu nicht besitzen. Diese Feststellung basierte allerdings ausschliesslich auf Experimenten mit marinen Knorpelfischen. Arten, die sich sowohl im Süss- als auch im Salzwasser aufhalten können, müssen beim Übergang in die marine Umgebung sofort ihre Plasmaosmolarität dem Umgebungswasser anpassen. Tatsächlich konnte am Beispiel des Kleingefleckten Katzenhais experimentell gezeigt werden, dass mit der Erhöhung der Salzkonzentration im Umgebungswasser die Trinkrate zunahm. Haie und Rochen haben die physiologischen Fähigkeiten zum Trinken und tun dies auch, wenn die Notwendigkeit besteht, die Plasmaosmolarität als Reaktion auf den Wechsel von einem hypo- in ein hyperosmotisches Medium schnell zu erhöhen.

Immunsystem

Knorpelfische eignen sich gut für die vergleichende Immunologie, da sie stammesgeschichtlich eine alte Linie darstellen und ein ähnliches Immunsystem wie die anderen Wirbeltiere besitzen. Studien an Knorpelfischen ermöglichen somit Einblicke in eine weit zurückliegende Phase der Evolution der Wirbeltier-Immunabwehr.

Die Zelltypen, die im Blut von Haien und Rochen gefunden werden, entsprechen jenen von höheren Wirbeltieren. Es sind dies die Erythrozyten, die Leukozyten und die Thrombozyten. Von diesen Zellen sind hauptsächlich die Leukozyten verantwortlich für die Immunfunktionen.

Grundsätzlich kann man zwischen zwei Formen unterscheiden: einer angeborenen und einer erworbenen Immunität. Zur angeborenen Immunität gehören die sogenannten Fresszellen (Makrophagen), welche Fremdkörper “fressen” und Signalproteine absondern. Diese wiederum alarmieren und aktivieren andere Komponenten des Immunsystems. Diese Art der Immunität kommt bei allen Tieren vor und gilt als die älteste und ursprünglichste Form der Abwehr. Weiter gehört zur angeborenen Immunität eine azelluläre Komponente, das sogenannte Komplementärsystem. Im Blutplasma arbeiten mehr als 30 Proteine in einer Kaskade von hintereinander geschalteten Reaktionen zusammen, um Erreger und Fremdkörper zu erfassen und zu zerstören. Gewöhnlich reicht die angeborene Immunität aus, um eingedrungene Krankheitserreger zu beseitigen. Wenn nicht, kommt bei Wirbeltieren eine weitere Form zum Tragen: die erworbene oder adaptive Immunität. Diese Form basiert auf besonderen weissen Blutkörperchen, den Lymphozyten, welche durch die Blut- und Lymphbahnen zirkulieren. Lymphozyten sind eine Form der Leukozyten, die Antikörper produzieren. Die adaptive oder erworbene Form der Abwehr untergliedert sich weiter in eine humorale und eine zelluläre Grundkomponente. Die Träger der humoralen Immunität sind die als B-Zellen bezeichnete Sorte von Lymphozyten, die zu den weissen Blutkörperchen gehören. Träger der zellulären Immunität sind wiederum andere Lymphozyten: die T-Zellen.

In gewisser Weise ähnelt das Immunsystem von Haien und Rochen jenem der Menschen. Wie der Mensch haben die Elasmobranchier eine Milz als lymphatisches Organ, das ein Reservoir für B-Zellen darstellt. Beim Menschen findet man in der Milz aber zusätzlich noch T-Zellen. Haie und Rochen haben zudem auch einen Thymus. Der Thymus ist ein Organ des Lymphsystems von Wirbeltieren. In ihm reifen die T-Zellen, die später im Blut zirkulieren. Und wie beim Menschen liegt der Vielfalt der T-Zell-Rezeptoren der gleiche genetische Mechanismus zugrunde, der für die Vielfalt der Antikörper verantwortlich ist.

Es gibt jedoch auch Unterschiede zum Immunsystem des Menschen. Zum Beispiel haben Knorpelfische vier verschiedene Klassen von Immunoglobulinen, aber nur eine davon entspricht einer

der fünf Hauptklassen beim Menschen. Ausserdem fehlt diesen Hai-Antikörpern die hochgradige Spezifität, die unter anderem die feine Unterscheidung zwischen zwei ähnlichen Bakterientypen gestattet. Keineswegs bedeutet dies aber, dass das Immunsystem von Haien und Rochen den Bedürfnissen des jeweiligen Organismus weniger gut gerecht würde. Man bedenke: Knorpelfische haben in ihrer mehr als 400 Millionen Jahre alten Geschichte mehrere Aussterbewellen überlebt, während deren zahllose andere Gruppen verschwanden. Ohne ein ausserordentlich schlagkräftiges Immunsystem ist ein derartiger evolutionärer Erfolg kaum vorstellbar.

(Abbildungen: Carrier et al. 2004; Hamlett 1999)

Die sensorische Welt der Knorpelfische

Haie und Rochen haben hochentwickelte visuelle, akustische, mechanische, elektrische und chemische Sinne, dank denen sie optimal an ihren jeweiligen Lebensraum angepasst sind. Die Sinnesökologie der Elasmobranchier ist äusserst komplex, und es bleiben viele Aspekte zu klären. Knorpelfische nutzen – je nach Umweltbedingungen – artabhängig einen oder mehrere Sinne gleichzeitig, um ihre Umwelt wahrzunehmen, Beute und Artgenossen zu finden oder um Feinde zu vermeiden.

Haie und Rochen bewegen sich in einer für uns fremden und scheinbar lautlosen Welt. In der Wahrnehmung der Elasmobranchier sind die Ozeane aber alles andere als geräusch- oder strukturlos. Für Knorpelfische zeigt sich die marine Umgebung eher als Gewirr von Informationen und Reizen. Mindestens sechs verschiedene sensorische Systeme übertragen die Impulse.

Wegen ihrer bemerkenswerten Sinnesleistungen erhielten Haie im Verlauf der Geschichte diverse Übernamen. Man nannte sie beispielsweise “schwimmende Nasen” oder auch “schwimmende Computer”. Solche Ausdrücke differenzieren zu wenig und stellen ein vereinfachtes Bild der Sinnesleistungen dar. Spricht man von “schwimmende Nasen”, entsteht der Eindruck, dass die anderen Sinne wie Hören oder Sehen nicht entsprechend gut ausgebildet seien. Es wird das Bild der Haie als primitive Geschöpfe mit kleinen Gehirnen produziert. Der Ausdruck “schwimmende Computer” übersieht dafür, dass ein Gehirn ein kompliziertes System peripherer Rezeptoren darstellt. Licht, Töne, chemische Verbindungen und andere äussere Reize müssen zuerst in innere, elektrische Signale transformiert werden. Erst dann werden sie an den analysierenden “Computer”, das zentrale Nervensystem, weitergeleitet. Das Gehirn und die angeschlossenen Bereiche des zentralen Nervensystems verarbeiten akustische, olfaktorische und visuelle Reize, aber auch Reize der Wasserbewegung und der Berührung. Abhängig von der Stärke der Reizung und der Empfindlichkeit des Rezeptors, orten die sensorischen Systeme Objekte aus unterschiedlicher Distanz – vom direkten Kontakt bis hin zu kilometerweiter Entfernung. Die einzelne Sehzelle kann keine Farben und die einzelne Hörzelle keine Töne unterscheiden. Die Sinneszelle misst lediglich die Reizintensitäten. Um Informationen über Reizqualitäten wie Farbe und Tonhöhe zu erhalten, muss das Nervensystem Eingänge von verschiedenen Rezeptortypen mit unterschiedlichen Antenneneigenschaften miteinander verrechnen.

Haie und Rochen haben gut entwickelte Sinnesorgane zur Registrierung des Gleichgewichts, der Lage im Raum und von Geräuschen. In all diesen Strukturen befinden sich Sinneshaare oder Haarzellen, die elektrische Impulse an Nervenzellen abgeben, wenn auf sie eine physikalische Kraft einwirkt. Solche Sinneshaare findet man bei allen Wirbeltieren, zum Beispiel auch beim menschlichen Gleichgewichtsorgan im Innenohr.

Es ist schwierig, Anatomie, Physiologie und Leistungsfähigkeit der Sinne von Haien und Rochen zwischenartlich zu generalisieren. Nur bei sehr wenigen Arten, die sich gegenwärtig durch die Gewässer dieses Planeten bewegen, wurden die Sinnesleistungen erforscht. Vieles bleibt noch zu entdecken.

Das Labyrinth

Das Knorpelfisch-Labyrinth ist das Dreh- und Schweresinnesorgan, das die Funktion erfüllt, die eigene Position im Wasser zu registrieren und die Orientierung zu gewährleisten. Es besteht aus drei häutigen, flüssigkeitsgefüllten Kanälen, den halbkreisförmigen Bogengängen, die im Innenohr tief im Schädel

eingebettet liegen. Die Bogengänge stehen jeweils in einem rechten Winkel zueinander. Wenn der Hai seine Körperlage ändert, bewegt sich die gallertartige Flüssigkeit in den Gängen infolge der Trägheit relativ zur Bewegung des Hais langsamer. Dabei werden Haarzellen gereizt und Informationen an das Gehirn weitergeleitet. Unterhalb der Bogengänge erweitert sich das Labyrinth zu drei Ampullen: den Otholith-Organen Sacculus, Utriculus und der Lagaena. Die Sinneszellen bilden dort eine Art Teppich, der von einer gallertigen Cupula eingehüllt ist. Darin liegen Kalkkristalle, die sogenannten Otoconia, die bei einer Lageveränderung des Körpers die darunter befindlichen Sinneshaare reizen.

Geräusche

Zu den ältesten Experimenten in der Verhaltensbiologie und Sinnesphysiologie der Knorpelfische gehören solche mit freilebenden Haien, die zum Ziel hatten, die Hörfähigkeit dieser Tiere zu quantifizieren und zu verstehen. Bereits in den 60er- und 70er-Jahren wurden vor allem mit Grauen Riffhaien im Pazifik klassische Experimente durchgeführt, deren Resultate bis heute von Bedeutung sind und viel zum Verständnis des Verhaltens dieser Tiergruppe beigetragen haben.

Das Gehör der Haie und Rochen liegt in knorpeligen, otischen Kapseln seitlich des Hirnschädels im posterioren Teil des Chondrocraniums. Elasmobranchier werden nicht, wie oft angenommen, primär von Geruchsreizen angelockt, sondern von Geräuschen. Der Grund dafür ist, dass sich akustische Impulse im Wasser sehr schnell und weiträumig ausbreiten.

Das eigentliche Hörzentrum befindet sich in drei Kammern im Innenohr, die als “Maculae” bezeichnet werden. Diese kleinen Organe enthalten spezielle Nervenzellen, welche auf Tonschwingungen reagieren. Zwei winzige Poren auf dem Kopf des Hais zeigen die äusseren Öffnungen der Kanäle, die vom Innenohr zur Aussenwelt verlaufen.

Mit Audiogrammen kann die Hörsensitivität von Geräuschen verschiedener Frequenzen aufgezeigt werden. Zum momentanen Zeitpunkt sind lediglich fünf Audiogramme von Knorpelfischen publiziert. Der wichtigste Aspekt bei der Messung von Audiogrammen ist, welche Geräuschkomponente für die akustische Wahrnehmung relevant ist. Fische ohne Schwimmblase können Partikelverschiebungen wahrnehmen, solche mit Schwimmblase daneben auch die Druckkomponente. Laboruntersuchungen an Haien legen den Schluss nahe, dass ihr Gehör im Vergleich zu anderen Fischen weniger sensitiv ist. Haie reagieren auf unregelmässige, pulsierende Töne niedriger Frequenz. Diese liegen zwischen 20 und 300 Schwingungen pro Sekunde, wobei die grösste Empfindlichkeit bei <200 Hz liegt. Die Sensibilität auf niederfrequente Töne entspricht exakt jener Frequenz, die Fische produzieren, die aufgeregt schwimmen oder am Sterben sind. Geräusche von fressenden Fischen sind für Knorpelfische wichtige Signale zur Ortung einer Futterquelle.

Die klassischen Experimente zur Hörfähigkeit der Haie untersuchten die Reaktion der Tiere auf eine niederfrequente, unregelmässig pulsierende Geräuschquelle im Freiwasser. Meist waren im Testgebiet bereits vor dem Anschalten der Geräuschquelle einige wenige Haiindividuen anwesend. Nach dem Ertönen der niederfrequenten Töne wurden sie allerdings sofort durch zahlreiche weitere Individuen ergänzt. Interessanterweise trafen auch zwei Minuten nach dem Abschalten der Tonquelle immer noch weitere Haie ein. Daraus lässt sich schliessen, dass Elasmobranchier über eine Art “Richtungserinnerung” verfügen. Ebenfalls zeigten die Experimente, dass sich bei repetitiven Versuchen bereits nach dem zweiten Versuch ein Gewöhnungseffekt einstellte. Je länger die Versuche fortgesetzt wurden, desto stärker nahm die Zahl der angelockten Haie ab.

Dass Haie auf Töne reagieren, die ihren Ursprung in weiter Entfernung haben, ist bekannt. Aber über ihre natürlichen Möglichkeiten des Distanzhörens in den Ozeanen ist dennoch wenig bekannt. Wichtig zu beachten ist, dass Langdistanzreaktionen meist durch sehr hohe Frequenzen ausgelöst werden und wahrscheinlich nicht Folge eines einzelnen Beutetiers sind. Lange wurde über die bemerkenswerte Fähigkeit der Haie, weit entfernte Tonquellen zu orten, spekuliert. Neuere Studien zeigen, dass dies möglicherweise durch eine vierte Macula im Innenohr begünstigt wird. Die “Macula neglecta” liegt im oberen Teil des Labyrinths dorsal des Sacculus und enthält ebenfalls winzige Sinneshaare. Es handelt sich um ein nicht otholitisches Organ, das als Vibrationsdetektor bekannt ist und dem Hai möglicherweise richtungsweisende Informationen über den Ursprung der

Schwingungsquelle gibt. Eine solche Fähigkeit zur Lokalisierung einer Geräuschquelle ist wie bei vielen Fischen auch durch die Polarisierung der Haarzellen möglich.

Die Form des Innenohrs variiert zwischen den verschiedenen Arten stark. Bei Haien mit geringer Fähigkeit zur Geräuschortung findet man typischerweise einen kleinen Sacculus und eine kleine Macula neglecta. Bei carcharhiniden Haien mit guten Schallortungsqualitäten findet man hingegen einen grossen Sacculus und eine gut entwickelte Macula neglecta.

Erst kürzlich wurde gezeigt, dass Haarzellen aus dem Gehörorgan des Gewöhnlichen Dornhais auf Änderungen des Umgebungsdrucks reagieren. Diese Befunde legen den Schluss nahe, dass Haie einen Sensor haben, der zum Registrieren der Tiefe oder des atmosphärischen Drucks gebraucht werden könnte. Ergänzend dazu wurde beobachtet, dass Schwarzspitzenhaie auf erniedrigten atmosphärischen Druck, beispielsweise im Zusammenhang mit einem tropischen Sturm, mit Verhaltensänderungen reagierten.

Geruch

Erfahrene Fischer wissen, dass Haie einen feinen Geruchssinn für das Aufspüren von Beute besitzen – daher auch der Name “schwimmende Nasen”. Um Haie anzulocken, wird oft *Chum* verwendet, ein blutiges, öliges Gemisch aus Fischresten und Fischkörperflüssigkeiten. Diese Geruchsspur, umgangssprachlich *Chum-slick* genannt, lockt Haie bei Strömung aus kilometerweiter Entfernung an. In den letzten 30 Jahren wurden verschiedene Studien gemacht, die sich mit der olfaktorischen Sensibilität der Haie befassten. Dabei konnte gezeigt werden, dass Atlantische Zitronenhaie Thunfischextrakte in einer fünfundzwanzigmillionenfachen Verdünnung wahrnehmen können. Schwarzspitzenhaie und Graue Riffhaie sind sogar in der Lage, Extrakte von Muskelfleisch in einer Verdünnung von 1:10 Milliarden zu erkennen, was ungefähr einem Tropfen in einem 2000 m^3 grossen Becken entspricht.

Die Rezeptoren für diese erstaunliche Sensitivität befinden sich in zwei Riechsäcken, die in der Schnauzenregion lokalisiert sind. Die Nasenkammern, die ausschliesslich für das Riechen und nicht zur Atmung gebraucht werden, haben sowohl eine Ein- wie auch eine Ausströmöffnung, um einen effizienten Wasserfluss zu ermöglichen. Bewegt sich der Hai vorwärts, wird eine Druckdifferenz zwischen diesen beiden Öffnungen erzeugt, und das mit gelösten Molekülen und suspendierten Teilchen beladene Wasser fliesst über die empfindlichen, sensorischen Gewebe. Aminosäuren und andere Moleküle heften sich an der Oberfläche der Rezeptorzellen fest und bewirken elektrische Impulse. Diese werden zur Weiterverarbeitung ins Gehirn geleitet. Die Sensitivität des Geruchssinns ist für bestimmte Stoffe sehr hoch. Für die Aminosäure Serin zum Beispiel wurde ein Schwellenwert von 10^{-14} bis 10^{-13} mol/L gemessen. Der physiologische Schwellenwert für andere Aminosäuren wie Asparagin, Lysin oder Valin liegt dagegen bei 10^{-10} resp. 10^{-8} mol/L.

Die Kombination von Hör- und Geruchssinn ermöglicht dem Hai, Nahrung aus grosser Distanz zu orten. In Bezug auf die Geruchsorientierung können zwei Mechanismen unterschieden werden: Klinotaxis und Rheotaxis. Im biologischen Kontext bedeutet Taxis die Orientierung frei beweglicher Organismen zur Richtung des einwirkenden Reizes. Für den Mechanismus Rheotaxis wird eine Strömung benötigt, damit der Hai in der Lage ist, die Geruchsquelle zu finden. Klinotaxis findet man bei bodenlebenden Haien wie dem Atlantischen Ammenhai. Zur endgültigen Lokalisierung der Beute nutzt der Ammenhai zusätzlich visuelle, mechanosensorische oder elektrosensorische Stimuli. Experimente zu den Sinnesleistungen lassen den Schluss bislang nicht zu, dass eine Knorpelfischart ausschliesslich Rheotaxis oder Klinotaxis zeigt. Möglicherweise ist der Mechanismus situationsabhängig.

Der Geruchssinn wird nicht nur zur Nahrungssuche eingesetzt. Wie auch die meisten anderen Tiere brauchen Haie den Geruchssinn auch bei der Partnersuche. Es gibt Hinweise darauf, dass Weibchen Sexualpheromone produzieren, die Männchen dazu stimulieren, einem empfänglichen Weibchen zu folgen. Ebenfalls kann der Geruchssinn zur Feindvermeidung eingesetzt werden. Atlantische Zitronenhaie und Krokodile (*Crocodylus acutus*) teilen manchmal ihre Lebensräume. Wo dies der Fall ist, sind Atlantische Zitronenhaie die Beute der Krokodile. Laborexperimente haben gezeigt, dass Atlantische Zitronenhaie, die mit Wasser in Kontakt kamen, in dem sich Krokodile befanden, eine stark aversive Reaktion zeigten. Wasserproben von Aquarien, in denen Alligatoren gehalten wurden, deren

Lebensräume normalerweise nicht mit denjenigen der Atlantischen Zitronenhaie koinzidieren, lösten hingegen keine messbare Reaktion aus.

Mechanische Sinne

Wasser ist ein verhältnismässig dichtes Medium, feinste Bewegungen und Vibrationen werden übertragen. Wasserbewegungen informieren Haie über die Umgebung – zum Beispiel über Hindernisse, mögliche Beutetiere oder potenzielle Räuber. Haie schätzen Distanzen über einen spezifischen Apparat ein, der aus einem System von druckempfindlichen Zellen, den sogenannten Neuromasten (Mechanorezeptoren) besteht. Neuromasten liegen als unabhängige Einheiten in Gruben über die ganze Haut verteilt. Diese als Pit-Organe bezeichneten Strukturen nehmen Wasserbewegungen relativ zum Körper wahr. Während für den Port-Jackson-Hai (*Heterodontus portusjacksoni*) in Verhaltensexperimenten gezeigt wurde, dass Pit-Organe bei der Rheotaxis von Bedeutung sind, scheinen diese beim Augenfleck-Lippenhai (*Hemiscyllium ocellatum*) in diesem Zusammenhang keinen bedeutenden Beitrag zu liefern. Pit-Organe werden bei Haien typischerweise von modifizierten Placoidschuppen geschützt und werden bei mechanischer Beschädigung innerhalb kurzer Zeit ersetzt. Das Verteilungsmuster der Pit-Organe über den Körper des Tiers variiert von Art zu Art. Zahlenmässig findet man pro Körperseite zwischen 80 (*Squalus acanthias*) und 600 (*Sphyrna lewini*).

Andere Neuromasten werden durch ein verzweigtes Kanalsystem vereinigt (Seitenliniensystem). Dieses liegt direkt unter der Hautoberfläche, steht durch Poren mit der Aussenwelt in Verbindung und enthält Neuromasten, die durch Wasserbewegungen in den Kanälen stimuliert werden. Diese entstehen, wenn an den Poren unterschiedlicher Wasserdruck vorliegt. Neben den Porenkanälen gibt es auch ein Kanalsystem, das nicht mit dem Umgebungswasser in Verbindung steht. Dieses findet man bei Rochen vor allem auf der ventralen Seite und bei vielen Haien auch im Kopfbereich. Da dieses System nicht mit der Umgebung in Verbindung steht, werden Wasserdruckdifferenzen auf der Haut nicht wahrgenommen. Die morphologischen Charakteristiken lassen vermuten, dass das geschlossene System als taktiler Rezeptor während der Interaktion mit Beute, Substrat oder Artgenossen dient. Der Verlauf des offenen und geschlossenen Kanalsystems über den Körper ist artspezifisch und steht im Zusammenhang mit der jeweiligen Ökologie, dem Verhalten, aber auch der Phylogenese.

Die Neuromasten an der Körperoberfläche dienen der Registrierung der Wasserflussgeschwindigkeit, die aus der Eigenbewegung des Fischs oder aus Hintergrundsströmungen resultiert. Sie sind besonders in ruhigem Wasser sehr sensitiv. Die Kanalneuromasten hingegen sind sensitiv auf die Wasserbeschleunigung. Fische, die in starker Strömung oder turbulentem Wasser leben oder schnelle Schwimmer sind, haben ein gut ausgebildetes Kanalsystem. Demgegenüber haben nahe verwandte Arten, die in ruhigem Wasser leben und langsame Schwimmer oder sogar Bodenbewohner sind, viele oberflächliche Neuromasten und ein weniger gut ausgebildetes Kanalsystem. Ein weiterer Unterschied zwischen Oberflächen- und Kanalneuromasten liegt in ihrer unterschiedlichen Funktion. Pit-Organe werden permanent stimuliert. Sie sind für die Orientierung zu einer Reizquelle hin geeignet, nicht aber zur Registrierung kleiner, hydrodynamischer Stimuli. Die Kanalneuromasten hingegen sind erfolgreich in der Wahrnehmung hydrodynamischer Auslöser. Dies kann dem Fisch helfen, Vibrationen, ausgelöst durch nahe Beute oder Feinde, zu registrieren.

Ebenfalls zum mechanosensorischen Apparat gehören die Savi-Vesikel und die Spirakularorgane. Beides sind spezialisierte Mechanorezeptoren, die nicht in Kontakt mit dem Umgebungswasser stehen. Die Spirakularorgane findet man sowohl bei Haien als auch bei Rochen beidseitig im Bereich der ersten Kiemenspalte. Obwohl die biologische Rolle des Spirakularorgans unklar ist, deuten morphologische und physiologische Studien darauf hin, dass es als Propriorezeptor funktioniert. Propriorezeptoren registrieren die Stellung verschiedener Körperteile zueinander. Die Savi-Vesikel dagegen sind subepidermale Taschen, die mit Neuromasten ausgekleidet sind. Man findet sie vorwiegend bei bodenlebenden Rochen auf der ventralen Oberfläche des Rostrums. Die biologische Funktion dieses Organs ist unklar.

Der auffälligste Teil des mechanosensorischen Systems ist die Seitenlinie, die sich den Körperseiten entlangzieht. Die funktionelle und strukturelle Einheit des Seitenliniensystems ist wiederum der

Neuromast, der gleich aufgebaut ist wie die bereits erwähnten Haarzellen im Innenohr. Die Verschiebung von Wasser, die eigentliche Relokation der Wassermoleküle durch ein sich bewegendes Objekt, kann mit enorm hoher Sensitivität durch das Seitenliniensystem der Haie registriert werden. Dieser Sinn beinhaltet auch eine richtungsweisende Komponente, die den Hai zur Schall- oder Druckquelle führt.

Schwimmende Knorpelfische registrieren in Abwesenheit jeglicher visueller Impulse Anwesenheit und Ort eines sich bewegenden Objekts. Die Quelle der Wasserverschiebung kann allerdings nicht aus beliebiger Entfernung wahrgenommen werden. Das Seitenliniensystem wird nur von Reizquellen in einer Distanz von ein oder zwei Körperlängen stimuliert. Wie Haie zwischen eigentlichen Signalen und den normalen “Hintergrundgeräuschen” unterscheiden können, ist noch weitgehend unklar. Wahrscheinlich funktioniert es anlog zum menschlichen “Ausfiltrieren” wichtiger Dinge über viele Hintergrundgeräusche hinweg.

Alle fischartigen Lebewesen besitzen ein Seitenliniensystem. Bei Knochenfischen dient es dem koordinierten Schwimmen in einem Schwarm, der sozialen Kommunikation, der hydrodynamischen Abbildung der Umgebung, der Feindvermeidung, zur Rheotaxis und zur Beuteortung. Für Elasmobranchier konnte eine solche Funktionsvielfalt bislang noch nicht nachgewiesen werden. Verhaltensexperimente mit Haien haben erst gezeigt, dass es zur Rheotaxis und zur Beuteortung gebraucht wird. Ob es auch für die anderen Verhaltensaspekte relevant ist, bleibt vorerst unklar.

Zusätzlich zu diesem “Distanz-Berührungs-Sinn” besitzen Haie auch einen Tastsinn, der als Netz von Nervenenden unter der Haut liegt. Freie Nervenenden sind einfache, unspezialisierte Rezeptoren des Tastsinns. Sie geben Impulse ab, wenn die Haut um zwei zehntausendstel Millimeter eingedrückt wird. Tiefer in der Haut liegen stärker spezialisierte Tastkörperchen, bei denen die Nervenenden in kleinen Kapseln eng aufgerollt sind. Diese Strukturen reagieren auf direkte Berührungen der Haut und auf Bewegungen der Flossen und des ganzen Körpers. Schliesslich befinden sich in der Haut und in den Muskeln auch noch Propriorezeptoren. Sie geben Auskunft über den Kontraktionszustand und die Lage der Muskeln. Temperatur- und schmerzempfindliche Rezeptoren sind ebenfalls vorhanden.

Geschmack

Wie viele andere Lebewesen probieren Haie ihre Nahrung und können zwischen bevorzugter und nicht geniessbarer Nahrung unterscheiden. Entsprechende Sinneszellen, die darauf angelegt sind, Moleküle aufzuspüren, liegen auf mikroskopisch kleinen Geschmacksknospen im Maulinneren. Die stärkste Stimulierung erfolgt direkt beim Fressen. Der Knorpelfisch entscheidet mit Hilfe seines Geschmackssinns, ob ein Beutestück geniessbar ist oder nicht. Ungeniessbare Nahrung wird in der Regel wieder ausgespuckt.

Einige bodenlebende Arten, beispielsweise der Atlantische Ammenhai, sind mit Barteln ausgerüstet. Dass diese der Geschmackswahrnehmung dienen, ist allerdings eher unwahrscheinlich. Vermutlich haben die Barteln eine Tastfunktion, wenn der Hai am Boden nach Nahrung sucht.

Da nahezu alle Haie ausschliesslich im Salzwasser vorkommen, müssen sie in der Lage sein, den Salzgehalt des Wassers zu registrieren. Es ist unbekannt, ob sie ein sensorisches System zur Messung der Salinität besitzen. Möglicherweise reagieren Haie auf eine Salinitätsänderung mit Hilfe der Kiemen oder anderer Gewebe, jedoch könnte auch der Geschmackssinn mit einbezogen sein.

Ebenfalls nicht vollständig geklärt ist die Frage, ob Haie in der Lage sind, die vier primären Geschmacksqualitäten bitter, salzig, süss und sauer zu unterscheiden.

Sehen

Das visuelle System der Haie hat diverse komplexe Schwierigkeiten zu überwinden. Mehr als in jeder anderen sensorischen Modalität variiert der visuelle Eindruck in Raum und Zeit je nach Aufenthaltsort und -zeitpunkt. Einige Arten leben in küstennahen Gewässern, andere in der Hochsee, wieder andere verbringen Teile ihres Lebens in beiden Regionen. Die meisten Arten sind sowohl tag- als auch nachtaktiv. Daher muss sich das visuelle System der Haie einer breiten Variation von Lichtstärken,

Sichtweiten, Farben und anderen optischen Faktoren auseinander setzen. Da die meisten Haiarten ständig schwimmen, scheint ihre Umgebung in permanenter Bewegung zu sein.

Für die zahlreichen Tiefseehaie kann das Fehlen von Licht eine zusätzliche Limitierung darstellen. Entgegen der Annahme, dass in einer dunklen Umgebung keine Augen gebraucht werden, sind diese auch bei Tiefseearten gut entwickelt. Sobald sie geringen Lichtmengen ausgesetzt werden, reagieren ihre Augen äusserst empfindlich. In tieferen Regionen, wo kein Licht mehr vorhanden ist, spielen die spärlichen visuellen Reize eine wichtige Funktion bei der inner- und zwischenartlichen Kommunikation.

Bei allen Knorpelfischen befinden sich die Augen an den Seiten des Kopfes. Diese Anordnung erlaubt fast ein 360º-Sehfeld, vor allem wenn der Kopf beim Schwimmen seitlich hin und her bewegt wird. Da die Sehfelder des rechten und linken Auges vor der Schnauze nur wenig überlappen, ist das binokulare Sehen limitiert. Wenn der Hai nicht schwimmt und seinen Kopf nicht bewegt, existieren vor der Schnauze und hinter dem Kopf blinde Flecken. Der blinde Fleck vor der Schnauze ist in der Regel nicht länger als eine Körperlänge.

Von einigen kleinen Unterschieden abgesehen, ist das Auge der Haie sehr ähnlich dem menschlichen gebaut. Wie beim Menschen kann sich die Pupille bei Haien öffnen und schliessen, je nach der Menge des einfallenden Lichts. Die Form der Pupille ist variabel: kreisrund bei Tiefseehaien, vertikale Schlitze bei Arten der Gattung *Carcharhinus*, horizontale Schlitze bei Bogenstirn-Hammerhaien und halbmondförmige Schlitze bei vielen Rochen. Da die Hornhaut (Cornea) unter Wasser keine Refraktion zeigt, haben Haie eine dicke, beinahe sphärische Linse, durch die das Bild im Auge fokussiert werden kann. Anders als bei Landwirbeltieren wird zum Adaptieren die kreisrunde Linse im Auge nicht gebeugt, sondern vor und zurück bewegt. Die meisten Haie, die auf diesen Aspekt hin untersucht wurden, scheinen weitsichtig (hyperoptisch) zu sein. Allerdings zeigen neuere Studien, dass freischwimmende Atlantische Zitronenhaie nicht hyperoptisch sind. Der Schluss liegt nahe, dass frühere Befunde zur Akommodationsfähigkeit und zur Weitsichtigkeit der Haie durch den Stress der Tiere während der Experimente beeinflusst waren.

Wie alle Fische besitzen auch Haie und Rochen Augenlider, aber oberes und unteres sind wenig beweglich und decken nicht den gesamten Augapfel ab. Benthisch lebende Arten haben überdurchschnittlich bewegliche Augenlider für den mechanischen Schutz. Bei einigen Haiarten wie den carcharhiniden oder Hammerhaien kann man sogar ein drittes Augenlid finden, die sogenannte Nickhaut. Diese Membran dient ebenfalls dem mechanischen Schutz beim Fressen oder bei der Berührung durch einen Gegenstand. Die Nickhaut reagiert normalerweise nicht auf helles Licht, kann aber dafür konditioniert werden. Haiarten wie Weisse Haie oder Walhaie, die keine Nickhaut haben, haben extraokulare Muskeln, durch die das gesamte Auge in die Augenhöhle gedreht werden kann zum Schutz vor mechanischer Verletzung.

Einfallendes Licht trifft auf die Netzhaut (Retina), auf der sich die eigentlichen Photorezeptoren (Sinneszellen) befinden. Alle bis anhin untersuchten Retinae wiesen beide Typen von lichtsensiblen Zellen auf: Zäpfchen und Stäbchen. Haie besitzen eine Vielzahl von Stäbchen, vor allem für hohe Lichtsensibilität bei schwachem Licht. Die chemischen Verbindungen (Pigmente), die in diesen Zellen mit Licht interagieren, sind perfekt an die Wellenlängen des einfallenden Lichts angepasst. Sehpigmente basieren bei Haien vorwiegende auf Vitamin A_1, teilweise auch auf Vitamin A_2. Die Stäbchen-Zellen von Haien, die mehrheitlich während der Dämmerung aktiv sind, haben ein Absorptionsmaximum zwischen 497 und 510 nm. Bei Tiefwasserarten sind die Stäbchenpigmente mehr blau-sensitiv. Diese Pigmente haben ein Absorptionsmaximum um 480 nm. Einige Haiarten sind in der Lage, die Anpassung so vorzunehmen, dass je nach Aufenthaltsort die chemische Zusammensetzung der Pigmente geändert wird und das vorhandene Licht in der neuen Umgebung optimal ausgenutzt werden kann.

Knorpelfische besitzen neben den Stäbchen-Zellen im Auge auch Zäpfchen-Zellen, die theoretisch das Erkennen von Farben ermöglichen. Der Anteil der Zäpfchen-Zellen deckt ein Spektrum von 1 bis 20% ab, je nachdem ob die Haiart eher am Boden oder an der Wasseroberfläche jagt. Arten wie der Atlantische Zitronenhai weisen eine Spezialisierung auf, den sogenannten “visuellen Streifen”. Diese

Region im Auge zeichnet sich durch eine höhere Konzentration an Zäpfchen-Zellen aus, wodurch das Sehfeld optimal ausgenutzt wird.

Bislang konnten für die Zäpfchen-Zellen keine erfolgreichen Absorptionsmessungen gemacht werden, und die Zusammensetzung der Zäpfchen-Pigmente ist unbekannt. Daher kann nicht abschliessend beurteilt werden, ob Haie die grundlegenden retinalen Mechanismen zur Unterscheidung von verschiedenen Wellenlängen besitzen. Somit gibt es streng genommen bislang noch keinen endgültigen Beweis dafür, dass Haie Farben zu erkennen vermögen.

Hinter der Retina liegt das Tapetum lucidum. Diese reflektierende Schicht ist eine weitere Anpassung des visuellen Systems an das Dämmerungslicht. Diese Struktur, die eine Adaption an eine lichtschwache Umgebung ist, kann bei vielen Tierarten in verschiedenen Wirbeltierklassen gefunden werden. Sie besteht bei den Haien aus einer Schicht winziger, spiegelähnlicher Guaninkristalle, die als Lichtverstärker wirken. Das Tapetum lucidum wirft Photonen, die von der photorezeptorischen Schicht nicht absorbiert wurden, wieder zu den Lichtsinnesorganen zurück. Diese Menge wird auf ungefähr 30% geschätzt. Am Tag, wenn genügend Licht vorhanden ist, wird das Tapetum mit Pigmentzellen, die Melanin enthalten, überdeckt.

Elektrisches Sinnesorgan

Haie und Rochen verfügen über einen elektrischen Sinn, welcher der Auffindung von Beute oder von Artgenossen, der Räubervermeidung, der sozialen Kommunikation und wahrscheinlich auch der Geonavigation dient. Mit diesem Sinn sind sie in der Lage, niederfrequente elektrische Felder wahrzunehmen. Im Meer werden schwache elektrische Felder auf verschiedenste Weise erzeugt. Lebende Organismen produzieren bioelektrische Felder – das Produkt aus Muskelaktivität und elektrochemischen Reaktionen innerhalb des Körpers –, die vergleichbar sind mit einer Aura oder einer Art Summen. Diese bioelektrischen Felder kommen mehrheitlich durch den Ionenfluss durch die Epithelien zustande.

Das elektrische Sinnesorgan der Knorpelfische, das unter der Bezeichnung “Lorenzinische Ampullen” bekannt ist, besteht aus zahlreichen Kanälen und Schläuchen, die über Poren mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Die Poren befinden sich im Bereich der Schnauze, des Unterkiefers und um die Augen herum und sind sichtbar als kleine, schwarze Punkte. Die Schläuche sind mit einer elektrisch leitenden Gallerte gefüllt und erweitern sich am unteren Ende zu Ampullen, die mit Haarzellen ausgekleidet sind. Einzelne Ampullen bilden zu dritt oder zu fünft kleine Gruppen. Die Kanäle funktionieren wie “biologische Kabel”, die Spannungsänderungen wahrnehmen können. Manche Haiarten sind in der Lage, elektrische Felder von 5 nV/cm wahrzunehmen, was einer Spannungsdifferenz von 1.5 Volt über eine Distanz von 3000 km entspricht. Mit den Ampullen können allerdings keine statischen elektrischen Felder geortet werden, da sie auf Änderungen im elektrischen Feld bei Frequenzen von 0.1-10 Hz spezialisiert sind. Diese Frequenzen sind biologisch relevant, da sie von schwimmender Beute oder der Bewegung der Kiemen verursacht werden können.

Im Gegensatz zu Salzwasserformen zeigen Knorpelfische, die im Süsswasser leben, eine andere Histologie, Morphologie und Organisation der Lorenzinischen Ampullen. Man findet bei ihnen beispielsweise kleinere Elektrorezeptoren mit kürzeren subdermalen Kanälen. Die histologischen und grössemässigen Unterschiede sind eine Anpassung der Süsswasser-Elasmobranchier an die unterschiedlichen Leitfähigkeitscharakteristiken ihrer Umwelt. Bei Süsswasserarten sind die Lorenzinischen Ampullen individueller über den Kopf und die Brustflossen verteilt. Verhaltensstudien haben auch gezeigt, dass im Salzwasser lebende Elasmobranchier eine grössere Sensitivität besitzen. Eine interessante Art in Bezug auf Leistungsfähigkeit, Struktur und Histologie des elektrischen Sinns ist der Bullenhai, der sich sowohl im Süss- als auch im Salzwasser aufhalten kann. Histologische Untersuchungen an dieser Art haben Folgendes gezeigt: Die Lorenzinischen Ampullen der Bullenhaie unterscheiden sich im Vergleich mit Salzwasser-Knorpelfischen nur leicht, weichen aber stark von im Süsswasser lebenden Rochenarten ab. Weiter haben Verhaltensexperimente mit Bullenhaien gezeigt, dass sich ihre Reaktion auf elektrische Stimuli von anderen Knorpelfischarten nicht unterscheidet und dass sie in der Lage sind, sowohl im Salz- als auch im Süsswasser ihren elektrischen Sinn einzusetzen.

Diese einzigartige Fähigkeit ist keineswegs selbstverständlich. Der Bullenhai ist die einzige Haiart, die nachweislich verschiedene Phasen ihres Lebenszyklus im Süss- und im Salzwasser verbringen kann und sich damit in zwei physikalisch unterschiedlichen Umgebungen aufhält.

Experimente zeigten, dass mit dem bioelektrischen Sinn auch Beute geortet werden kann, die mit den anderen Sinnen nicht wahrnehmbar ist. Die schwachen bioelektrischen Felder, die Beutetiere in ihren biologischen Membranen erzeugen, erkennt der Hai als schwache elektrische Aura, selbst wenn das Beutetier im Sand verborgen liegt. Beispielsweise können Haie den Herzschlag eines Plattfischs wahrnehmen, der im Sand vergraben ist. Die Stärke bioelektrischer Felder, die Lebewesen produzieren, nimmt mit dem Abstand von der Spannungsquelle jedoch schnell ab, sodass der elektrische Sinn in der Regel nur eine Reichweite von 20 bis 30 cm aufweist. Neben dem Aufspüren der Beute dient das elektrische Sinnesorgan aber auch dem Auffinden von Artgenossen für soziales und reproduktives Verhalten. Diese Fähigkeit kann vor allem bei Rochen von grosser Bedeutung sein, die sich oft im Sand vergraben und dadurch auch für ihre Artgenossen unsichtbar sind.

Neben dem Beutefang oder dem Auffinden von Artgenossen können die Lorenzinischen Ampullen auch für die Orientierung im Lebensraum Meer eingesetzt werden. Das elektrorezeptive System ist so sensitiv, dass Haie dieses – wenigstens von der Theorie her – als magnetischen Kompass verwenden können. Jedes Tier produziert bei der Bewegung im Magnetfeld der Erde ein elektrisches Feld, dessen Intensität mit der Bewegungsrichtung variiert. In ähnlicher Weise produzieren auch die grossen Meeresströmungen elektrische Felder. Damit könnte erklärt werden, warum und wie gewisse Haiarten Jahr für Jahr an denselben Orten auftauchen. Da Stärke und Intensität magnetischer Felder von der Geschwindigkeit und Richtung der Bewegung, die diese Felder verursacht, abhängig sind, könnten Haie ihren elektrischen Sinn für Navigationszwecke einsetzen. Experimente neueren Datums legen den Schluss nahe, dass Haie einen Magnetsinn haben und das Erdmagnetfeld zur Orientierung im Ozean nutzen. Der Nachweis dafür ist allerdings noch nicht erbracht. Es existieren zahlreiche physikalische und biologische Einschränkungen, was die Formulierung einer entsprechenden Theorie erschwert. Andere Theorien widersprechen dem und versuchen, die physikalischen Grundlagen dieser Art von Navigation mathematisch zu beschreiben. Diverse klein- und grossräumige Migrationsexperimente mit Haien lassen aber den Schluss durchaus zu, dass der elektrische Sinn für die Navigation von Bedeutung ist.

Die Lorenzinischen Ampullen können nicht nur zur Ortung bioelektrischer und elektromagnetischer Felder eingesetzt werden. Neue Experimente haben die bereits zu Beginn und Mitte des 20. Jahrhunderts formulierte Vermutung bestätigt, dass die Lorenzinischen Ampullen auch temperatursensitiv sind. Bereits sehr kleine Temperaturgradienten können von diesen registriert werden.

(Abbildungen: Barry & Bennett 1989; Carrier et al. 2004; Fay et al. 1974; Hamlett 1999; Hart et al. 2004; Jorgensen & Pickles 2002; Maruska 2001; Montgomery & Walker 2001; Myrberg 2001; Ollivier et al. 2004; Peach 2003; Sillman & Dahlin 2004; Tricas 2001; Tricas & Sisneros 2004; Waller et al. 1996)

Das Gehirn der Haie

Was die relative Gehirngrösse betrifft, können Haie im Gegensatz zu der weit verbreiteten Ansicht durchaus mit einigen Vogel- und Säugerarten konkurrieren. Elasmobranchier haben verhältnismässig grössere Gehirne als andere wechselwarme Wirbeltiere. Die Gehirngrösse variiert bei den verschiedenen Haigruppen. So besitzen beispielsweise Vertreter der Ordnung Carcharhiniformes relativ grosse Gehirne. Die Familien Scyliorhinidae und Triakidae haben im Vergleich mit den carcharhiniden und sphyrniden Haien dagegen weniger entwickelte Gehirne.

Das Gehirn der Haie besteht aus Millionen von Nervenzellen, den Neuronen. Diese empfangen elektrische Impulse von verschiedenen Rezeptoren im Körper. Die Verarbeitung der Information erfolgt in unterschiedlichen Hirnbereichen. Schliesslich sendet das Gehirn als Antwort auf die eingegangenen Informationen Steuerbefehle an die Muskeln des Körpers.

Das Myelencephalon (Nachhirn) verarbeitet Informationen von den verschiedenen Sinnesorganen. Es steuert die Bewegungen des Kopfes und der Kiefer und dient auch als Schaltstation zwischen höheren Hirnzentren und dem Rückenmark. Das Metencephalon (Hinterhirn) koordiniert die Bewegungen des Körpers und ist zum motorischen Lernen befähigt. Der dorsale Teil des Metencephalons wird als Cerebellum (Kleinhirn) bezeichnet. Das Kleinhirn bildet das Zentrum für Haltungs- und Bewegungskoordination und ist besonders ausgeprägt bei Tieren, die rasche Körperbewegungen ausführen und sich ständig in der dritten Dimension fortbewegen. Das Tectum (Mittelhirndach) empfängt und integriert Informationen von den Augen, dem Seitenliniensystem, dem elektrischen Organ sowie den Ohren und bildet die Hauptschaltstelle zwischen einlaufenden sensorischen Meldungen und motorischen Zentren.

Das Diencephalon (Zwischenhirn) steuert Hormonproduktion, Verhalten und Aktivitätsmuster, und es dient auch als Relaisstation für Informationen an das Vorderhirn. Das Telencephalon (Vorderhirn) ist hoch entwickelt und empfängt Informationen vom Geruchssinn, vom elektrischen Sinn und vom Seitenliniensystem.

Die relative Entwicklung der Grösse und/oder der Komplexität von sensorischen Gehirnabschnitten kann dazu benutzt werden, die Fähigkeiten von Haien und Rochen in Bezug auf Verhaltensaspekte abzuschätzen. So hat der Weisse Hai im Verhältnis zur Gehirngrösse den grössten Bulbus olfactorius (Riechkolben) unter allen bis anhin erforschten Knorpelfischen. Das deutet auf die Wichtigkeit chemischer Stimuli für diese Art beim Fressen oder im Zusammenhang mit der Fortpflanzung hin.

Wann wird welcher Sinn eingesetzt?

Experimente lassen die Vermutung zu, dass im Gehirn der Haie eine sensorische Hierarchie existiert. Dies bedeutet, dass verschiedenen sensorischen Informationen unterschiedliche Prioritäten zugeordnet sind. Ein Hai wird sich von einem wohlriechenden Stück Fisch abwenden und in ein Stück Elektrode oder in Metallstäbe beissen, wenn ein elektrisches Feld den Geschmacksreiz überdeckt. Der Hai reagiert auf den stärksten Stimulus in seiner Umgebung.

Die Distanz, bei der die einzelnen Sinnesmodalitäten eingesetzt werden, variiert und ist abhängig von der Qualität des entsprechenden Sinnessystems, der Stärke des Stimulus und den physikalischen Charakteristiken der Umgebung. Die Distanz, aus der ein Hai ein Objekt visuell wahrnehmen kann, hat beispielsweise keinen fixierten Wert. Vielmehr ist sie abhängig von der Sensitivität des artspezifischen Auges, den optischen Charakteristiken des Zielobjekts, der Stärke des Umgebungslichts und der Streuung und Absorption des Lichts durch das Umgebungswasser. Für die Beurteilung der Geruchsfähigkeit eines Hais ist es zudem wichtig, ob eine Strömung vorhanden ist und woher sie kommt.

Häufig setzen die physikalischen Bedingungen des Wassers die Grenzen und weniger die physiologischen Limitierungen des Tiers. Trotzdem werden im Alltag der Knorpelfische bei verschiedenen Distanzen alle Sinne ins Spiel gebracht. Akustische und olfaktorische Impulse, die von einem Objekt ausgehen, können den Hai lange vor dem visuellen Reiz erreichen. Das Seitenliniensystem und der visuelle Sinn kommen erst in einem zweiten Schritt ins Spiel und präzisieren die Informationen zur räumlichen Position des Objekts. Elektrorezeption und Tastsinn schliessen sich am Ende den vier anderen Sinnen an, um bei der Positionsbestimmung und Identifikation des Objekts mitzuwirken.

Schmerzempfindung

Im Zusammenhang mit der Analyse von Hirnstruktur und -funktion kann auch die Frage geklärt werden, ob Haie – oder ganz generell fischartige Lebewesen – Schmerzen empfinden. Die Diskussion über die Fähigkeit zur Schmerzwahrnehmung wird emotional und kontrovers geführt. Es gibt Studien, die dafür, und solche, die dagegen sprechen.

Was die Schmerzforschung bis heute gezeigt hat, ist, dass Fische wahrscheinlich nicht Schmerz empfinden wie der Mensch. Aus der evolutionären Perspektive unterscheiden sich Fische in Bezug auf die neurobiologischen Strukturen und Funktionen ganz erheblich vom Säugetier. Fische, die ältesten

Vertreter der Wirbeltiere auf diesem Planeten, haben im Vergleich mit den erst im Mesozoikum auftretenden Säugetieren von den Grundstrukturen her zwar ähnliche neurobiologische Merkmale, besitzen aber dennoch ein weniger differenziertes Gehirn.

Schmerzempfindung und Bewusstsein gehören zusammen. Ohne Bewusstsein ist Schmerz nicht erkennbar. Dies zeigt die Tatsache, dass Chirurgen bei Operationen den Patienten mittels Anästhesie in den Zustand der Bewusstlosigkeit versetzen. Das Bewusstsein wiederum hat seine morphologische Basis im Bereich des Neocortex (Grosshirnrinde). Die Struktur des Neocortex hat sich bei den Säugetieren funktionell wie morphologisch zum dominanten Teil der Grosshirnrinde entwickelt. Beim Mensch hat im Vergleich mit allen anderen Lebewesen die relative Grösse des Neocortex den höchsten Wert.

Der Neocortex fehlt den Fischen. Sie besitzen auch kein funktionelles Äquivalent, was die Vermutung nahe legt, dass fischartige Organismen keinen Schmerz empfinden – oder zumindest anders als Säugetiere. Allerdings werden Situationen, die für uns Menschen schmerzvoll wären, auch von Fischen vermieden. Die neurobiologischen Faktoren für diese Reaktionen liegen aber in anderen, evolutiv älteren Hirnregionen: zum Beispiel im Hirnstamm, dem ursprünglichsten Teil des Gehirns, der bei allen Wirbeltieren weitgehend gleichförmig ausgebildet ist. Hier liegt das Zentrum für zahlreiche vegetative Funktionen wie die Steuerung der Atmung, des Herzschlags oder des Stoffwechsels sowie das motorische Zentrum für die reflektorische Kontrolle der Körperstellung im Raum.

Viele verhaltensbiologische Experimente haben die These bestätigt, dass Fische kein Schmerzempfinden in unserem Sinn haben. Andere Studien haben aber auch gezeigt, dass die neurobiologischen Strukturen zur Schmerzempfindung zumindest ansatzweise bei allen Wirbeltieren vorhanden sind. Und Untersuchungen neueren Datums zeigen, dass Fische auf schmerzvolle Behandlungen reagieren. Sie besitzen die Rezeptoren, die für die Schmerzempfindung erforderlich sind. Die Quantifizierung des Schmerzes bleibt aber weiterhin unbestimmt.

Trotz der intellektuellen Herausforderung, Schmerz bei anderen Organismen nachzuweisen, sollte Folgendes nicht vergessen gehen: Unabhängig davon, ob nun Fische Schmerz empfinden können oder nicht, gibt es Faktoren, die potenziell Schmerz oder Unwohlsein auslösen. Die physiologischen Beeinträchtigungen, die zum Beispiel beim Fang eines Fischs ausgelöst werden, können für die Gesundheit des Tiers schwerwiegende Folgen haben. Stress kann zum direkten oder indirekten Tod führen – egal, ob unter Schmerz oder ohne.

(Abbildungen: Hamlett 1999; New 2001; Storch & Welsch 1996)

Genetische Aspekte der Haibiologie

Beim Verständnis der Biologie der Knorpelfische spielen Methoden der klassischen Genetik, vor allem aber molekulargenetische Techniken eine immer grössere Rolle. Jede Lebensäusserung eines Organismus und somit jeder Aspekt seiner Anatomie oder seines Verhaltens hat einen molekularbiologischen Hintergrund.

Der genetische Code eines jeden Tiers ist in zwei zellulären Organellen lokalisiert: dem Zellkern und den Mitochondrien. Der grösste Teil der DNA *(deoxyribonucleic acid)* findet sich im Kern, wo sie zu den sogenannten Chromosomen verpackt ist. Die Kern-DNA entstammt Spermium und Ei und ist somit biparentaler Herkunft. Anders als die Mitochondrien-DNA (mtDNA), die nur über die Mutter vererbt wird. Soweit bekannt, gilt dies auch für die Knorpelfische.

Die DNA besteht unter anderem aus den Basenpaaren Cytosin-Guanin und Adenin-Thymin. Die Anzahl dieser Basenpaare im Zellkern wird zur Bestimmung der Genomgrösse eines Organismus verwendet. Mit Ausnahme der Lungenfische und Salamander haben Elasmobranchier die grössten Genome unter den Wirbeltieren.

Die Struktur des Genoms von Knorpelfischen ist weniger gut bekannt als diejenige von Knochenfischen. Von den rund 1200 Knorpelfischarten ist zum Beispiel nur von 63 Arten der Karyotyp bekannt. Der Karyotyp ist der vollständige Satz Chromosomen. Trotz der eher dürftigen Datenlage sind einige Aspekte der Knorpelfischgenetik bekannt. So konnte beispielsweise bei neun Arten Albinismus

nachgewiesen werden. Und im Dezember 2001 ereignete sich eine besonders interessante Haigeburt in einem Aquarium: Ein weiblicher Mützenhai (*Sphyrna tiburo*) gebar ein einziges, ebenfalls weibliches Jungtier. Und dies, obwohl die Mutter seit mindestens drei Jahren keinen Kontakt mit einem Männchen der gleichen Art hatte. Dieser spezielle Kontext führte zur Frage einer möglichen asexuellen Fortpflanzung bei Haien. Asexuelle Fortpflanzung durch Parthenogenese ist bei den Wirbeltieren selten und wurde in der Klasse der Knorpelfische noch nie beobachtet. Parthenogenese heisst Fortpflanzung durch unbefruchtete Eizellen und bedeutet somit eine unisexuelle Fortpflanzung. Allerdings gab es für das spezielle Ereignis auch noch andere Erklärungshypothesen: zum Beispiel die sexuelle Fortpflanzung mittels langjähriger Spermienspeicherung oder eine interspezifische Hybridisierung. Im selben Aquarium wie der weibliche Mützenhai befand sich nämlich ein männlicher Kalifornischer Marderhai. Parthenogenese und Hybridisierung wurden bis zum jetzigen Zeitpunkt aber noch nie für eine Knorpelfischart nachgewiesen. Mit Hilfe moderner molekularbiologischer Arbeitsmethoden konnte die Hypothese sexueller Fortpflanzung durch langjährige Spermienspeicherung, aber auch die Hybridisierungsthese abgelehnt werden. Vielmehr wurde vermutet, dass es sich bei der erwähnten "Jungfernzeugung" tatsächlich um den vielleicht ersten Fall von asexueller Fortpflanzung in der Klasse der Chondrichthyes handeln könnte. Weitere genetische Experimente zur endgültigen Klärung dieses aufsehenerregenden Falls werden noch durchgeführt.

Paarungssysteme

Die Klasse der Knorpelfische nimmt in Hinblick auf die Wirbeltierphylogenese eine Schlüsselposition ein. Das Interesse an den Paarungssystemen dieser Tiere nimmt stetig zu, was nicht zuletzt auch damit zu tun hat, dass immer mehr Vertreter der Knorpelfische akut bedroht sind.

Bei Paarungssystemen unterscheidet man grundsätzlich zwischen Monogamie und Polygamie. Im ersten Fall verpaart sich ein Männchen mit einem Weibchen. Im Fall der Polygamie paart sich entweder ein männliches Tier mit mehreren Weibchen (Polygynie), ein weibliches Tier mit mehreren Männchen (Polyandrie), oder sowohl Männchen als auch Weibchen paaren sich mit mehreren Partnern (Promiskuität). Basierend auf Feldbeobachtungen und genetischen Studien, wird davon ausgegangen, dass bei Haien Polyandrie weit verbreitet ist. Die Paarung mit mehreren Männchen kann dazu führen, dass die Nachkommen eines Weibchens in einem einzigen Wurf von verschiedenen Männchen stammen. Denn die Fähigkeit zur Spermienspeicherung ist bei vielen Elasmobranchiern vorhanden. Spermien können bis zu einem Jahr erfolgreich gespeichert werden.

Dass die Nachkommen eines Wurfs verschiedene Väter haben, konnte bislang erst für drei Haiarten gezeigt werden. Es sind dies der Atlantische Zitronenhai, der Atlantische Ammenhai und der Mützenhai. Während bei den beiden ersten Arten in 100% der untersuchten Fälle eine multiple Vaterschaft gefunden wurde, war dies beim Mützenhai bei weniger als 20% der Fall. Trotz der nachgewiesenen Fähigkeit weiblicher Mützenhaie, Spermien mindestens fünf Monate speichern zu können, war die Mehrheit der Weibchen genetisch monogam. Dieses eher überraschende Ergebnis deutet darauf hin, dass es eine grosse interspezifische Variabilität der Paarungssysteme bei Haien gibt. Da solche genetischen Studien und die daraus resultierenden Erkenntnisse für die Formulierung von Schutzbemühungen von grosser Wichtigkeit sind, braucht es weitere Anstrengungen, die Paarungssysteme von bedrohten Arten zu erforschen.

Artidentifizierung

Viele Knorpelfischgattungen beinhalten Arten, die morphologisch sehr ähnlich sind. Dieser Umstand hat immer wieder zu Schwierigkeiten bei der Artidentifikation geführt. Es ist deshalb verständlich, dass aufgrund neuerer molekularbiologischer Methoden und Erkenntnisse laufend neue Arten beschrieben werden. Beispielsweise ging man bis Anfang der 90er-Jahre davon aus, dass die Schwarzspitzenhaie vor Nordaustralien ausschliesslich zu der Art *Carcharhinus limbatus* gehörten. Erst 1991 wurde erkannt, dass die Art *C. limbatus* in diesem Gebiet eher selten ist und es sich bei einem Grossteil dieser Haie um *Carcharhinus tilstoni* (Australischer Schwarzspitzenhai) handelte. Die genetischen Daten, die in dieser Studie präsentiert wurden, unterstützten frühere, auf morphologischen Merkmalen beruhende

Vermutungen zur Heterospezifität der Schwarzspitzenhaie. Dieses Beispiel verdeutlicht auch, dass für die Artbestimmung häufig traditionelle morphologische Methoden mit neueren, molekularbiologischen Arbeitstechniken erfolgreich kombiniert werden können.

Die Artidentifizierung ist auch für den Schutz der Knorpelfische relevant. Mittlerweile können mit Hilfe von DNA-Sequenzen einzelne Flossen oder andere Teile eines Haikörpers bis auf Artniveau identifiziert werden. Häufig werden von Fischern nicht die ganzen Haie, sondern nur deren Flossen angelandet. Allein aufgrund des äusseren Erscheinungsbildes der Flossen ist es allerdings schwierig, die Haiart zweifelsfrei zu identifizieren, was aber gerade bei geschützten Arten für die Durchsetzung eines nachhaltigen Schutzes zwingend erforderlich ist.

Molekularbiologische Techniken können nicht nur zur Artidentifizierung oder -bestätigung verwendet werden, sondern spielen auch für das ökologische und evolutionsbiologische Verständnis eine wichtige Rolle. Molekulare Marker erlauben beispielsweise, den Verwandtschaftsgrad zwischen verschiedenen Individuen einer Population und die Anzahl Väter eines Wurfs zu bestimmen. Ebenso kann erörtert werden, ob verwandte Individuen kooperieren und welche Adulttiere einer Population erfolgreich Nachwuchs produzieren. Solche genetischen Analysen sind heute in Ergänzung zu Feldbeobachtungen unverzichtbar.

Ein Beispiel, welches das Potenzial molekularbiologischer Arbeitstechniken in der Haibiologie verdeutlicht, sind die Weissen Haie von Australien/Neuseeland und Südafrika. Mit Hilfe mitochondrialer DNA-Analysen konnte gezeigt werden, dass weibliche Weisse Haie im Gegensatz zu den Männchen nur geringe Distanzen zurücklegen. Männliche Weisse Haie zeigen grosse Migrationsbewegungen, zum Beispiel zwischen den erwähnten Kontinenten. Dieser Verhaltensunterschied ist in der Genomstruktur der Geschlechter feststellbar. Resultate einer anderen Studie lassen dagegen vermuten, dass auch weibliche Weisse Haie den Pazifik überqueren: Ein mit einem Satellitensender markiertes Weibchen verliess die südafrikanischen Gewässer. Drei Monate später tauchte der Sender an der Westküste Australiens wieder auf. Solche Resultate haben bedeutende Konsequenzen für die Schutzbemühungen. Im beschriebenen Fall wäre es sinnvoll, nicht nur die lokalen Populationen zu schützen, sondern auch die Migrationsrouten, über welche die Männchen die Weibchen aufsuchen. Findet ein entsprechender Austausch nicht mehr statt, wird die genetische Populationsstruktur und damit die Population und Art als Ganzes entscheidend verändert.

Evolution und Systematik

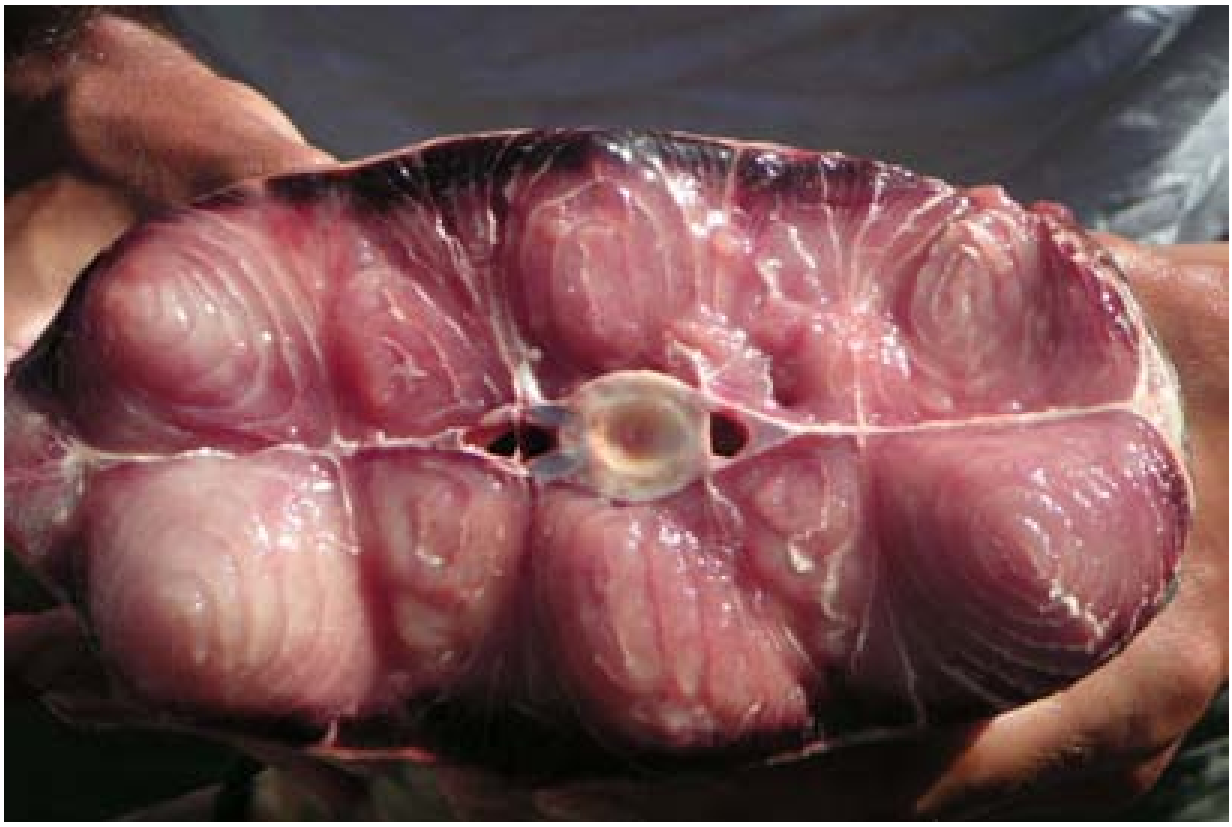
Molekularbiologische Techniken spielen in der modernen Forschung auch bei der Bestimmung von Evolutionsraten oder der Erstellung von Stammbäumen eine immer grössere Rolle. Kombiniert man anatomisch-morphologische Studien mit genetischen Techniken, kann die Evolution einer Tiergruppe oder der Verwandtschaftsgrad verschiedener Mitglieder – beispielsweise einer Ordnung oder Familie – verstanden werden.

Die mitochondriale DNA eignet sich besonders gut dazu, Evolutionsraten zu bestimmen. Dabei wird die Nucleotidsubstitutionsrate in bestimmten Genen gemessen. Auf diese Weise kann eine sogenannte “molekulare Uhr” kalibriert werden, die eine Aussage über die Evolutionsrate macht. Untersuchungen zeigten, dass die Nucleotidsubstitutionsrate in bestimmten Genen der Haie im Vergleich mit Säugetieren langsamer ist. Dieser Befund gibt wichtige Hinweise auf die Evolution der Knorpelfische als Gesamtgruppe.

Ein weiteres Beispiel für eine aufschlussreiche Anwendung molekularbiologischer Methoden in der Haibiologie steht im Zusammenhang mit der Bestimmung der Verwandtschaft der Hammerhaie. Phylogenetische Analysen, die auf morphologischen Merkmalen basieren, kamen zum Schluss, dass der Verwandtschaftsgrad der acht Hammerhaiarten nach dem Grad der lateralen Expansion ihres Kopfes bestimmt werden kann. Es wurde davon ausgegangen, dass die Arten mit weniger ausgeprägten Kopfformen früher in der Evolution auftraten als diejenigen mit extremer lateraler Expansion. Der Mützenhai wäre also evolutiv älter als der Flügelkopf-Hammerhai (*Sphyrna blochii*). Genetische Analysen mittels mitochondrialer DNA haben nun aber genau das Gegenteil gezeigt. Obwohl auch diese Studie zum Schluss kam, dass Hammerhaie eine monophyletische Gruppe sind und

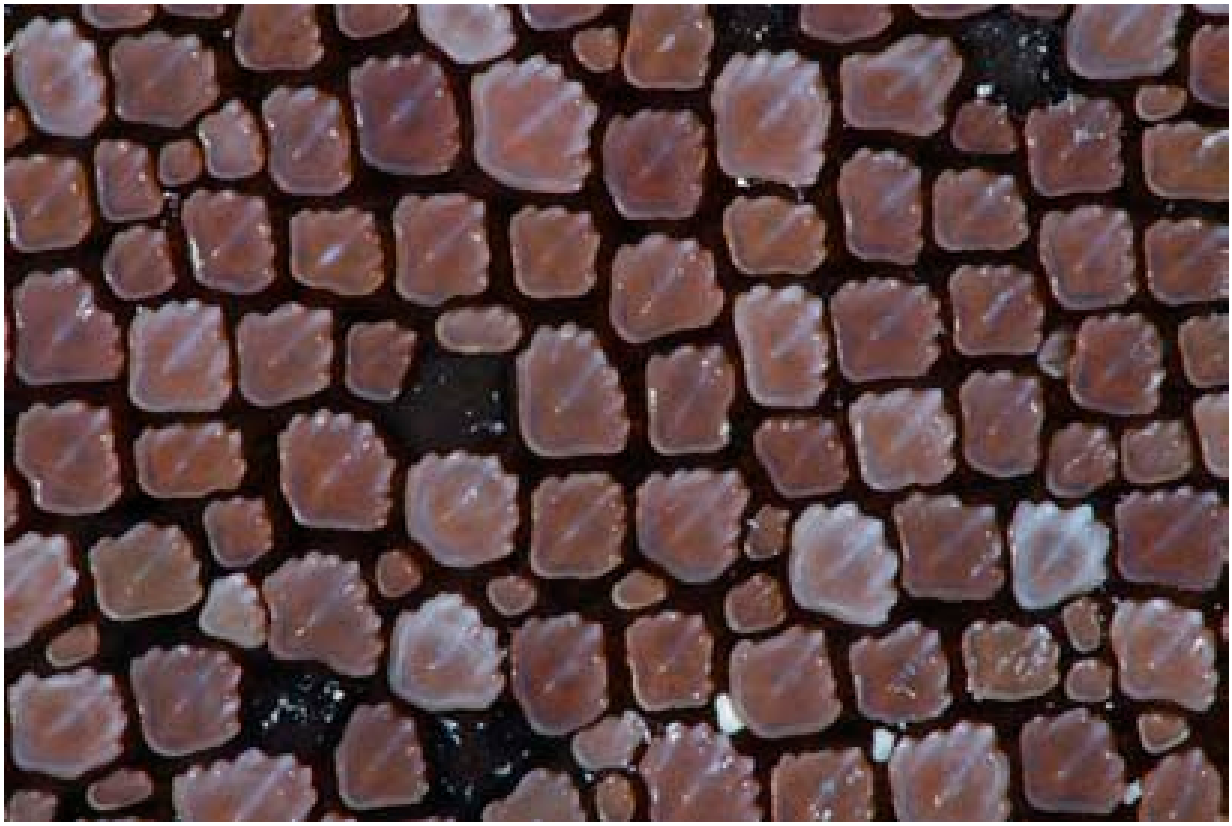
die spezielle Kopfform nur einmal in der Evolution entstanden ist, zeigte sie, dass die ursprüngliche Kopfform stärker lateral vergrössert war und dass sie sich im Lauf der Evolution zurückbildete.

Die drei Vertreter der Knorpelfische: Haie bilden zusammen mit den Rochen die Unterklasse der Elasmobranchii, die der Unterklasse der Holocephalii (Chimären) gegenübergestellt wird. Die Abbildungen zeigen einen Bullenhai (*Carcharhinus leucas*), einen Manta (*Manta birostris*) und eine Australische Pflugnasenchimäre (*Callorhinchus milii*). © Doug Perrine / SeaPics.com.

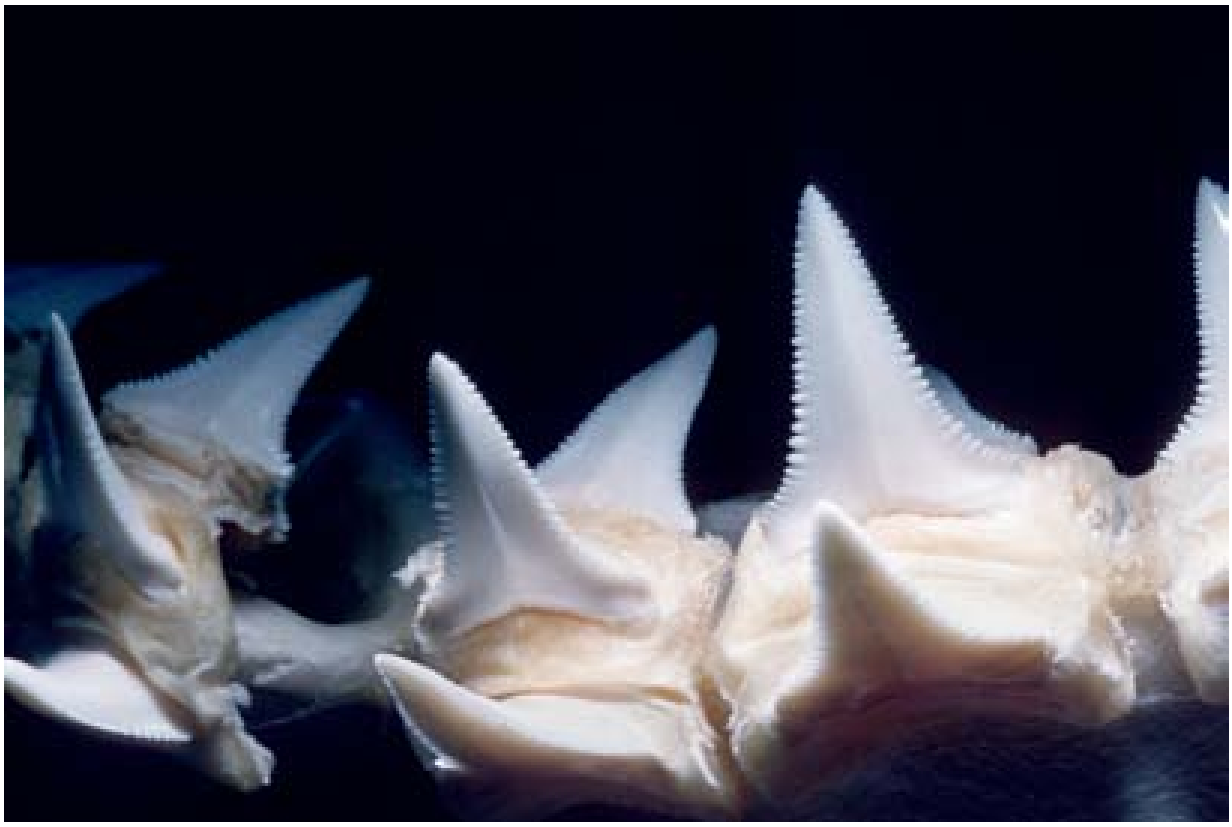


Querschnitt im Bereich des Schwanzstiels bei einem Bogenstirn-Hammerhai (*Sphyrna lewini*). In der Mitte ist die Wirbelsäule zu sehen mit dem dorsalen Neuralbogen (rechts) und dem bei den Chondrichthyes nicht geschlossenen ventralen Hämalbogen (links). Der Neuralbogen umfasst das Rückenmark, der Hämalbogen einen Blutgefässkanal. Gut zu sehen ist der Aufbau der Muskulatur: die verschachtelten Myomere und die sie trennenden Myosepten. Rechts (dorsal) liegt die epaxiale, links (ventral) die hypaxiale Muskulatur. Die rote Muskulatur ist als dunkles, seitliches Band direkt unter der Haut zu sehen. © Juerg Brunnschweiler

Einblick in die innere Anatomie eines Bogenstirn-Hammerhais (*Sphyrna lewini*). Die dunklen, horizontal verlaufenden Strukturen sind die zwei Leberlappen, die bei Haien eine beachtliche Grösse erreichen können. Darunter sind Teile des Verdauungstrakts zu erkennen. © Juerg Brunnschweiler



Nahaufnahme der Haut eines Atlantischen Ammenhais (*Ginglymostoma cirratum*). Zu erkennen sind die gekielten Placoidschuppen im Bereich der Flanken. Die Form und Struktur der Placoidschuppen kann sich je nach Körperstelle und Art stark unterscheiden. © Doug Perrine / SeaPics.com

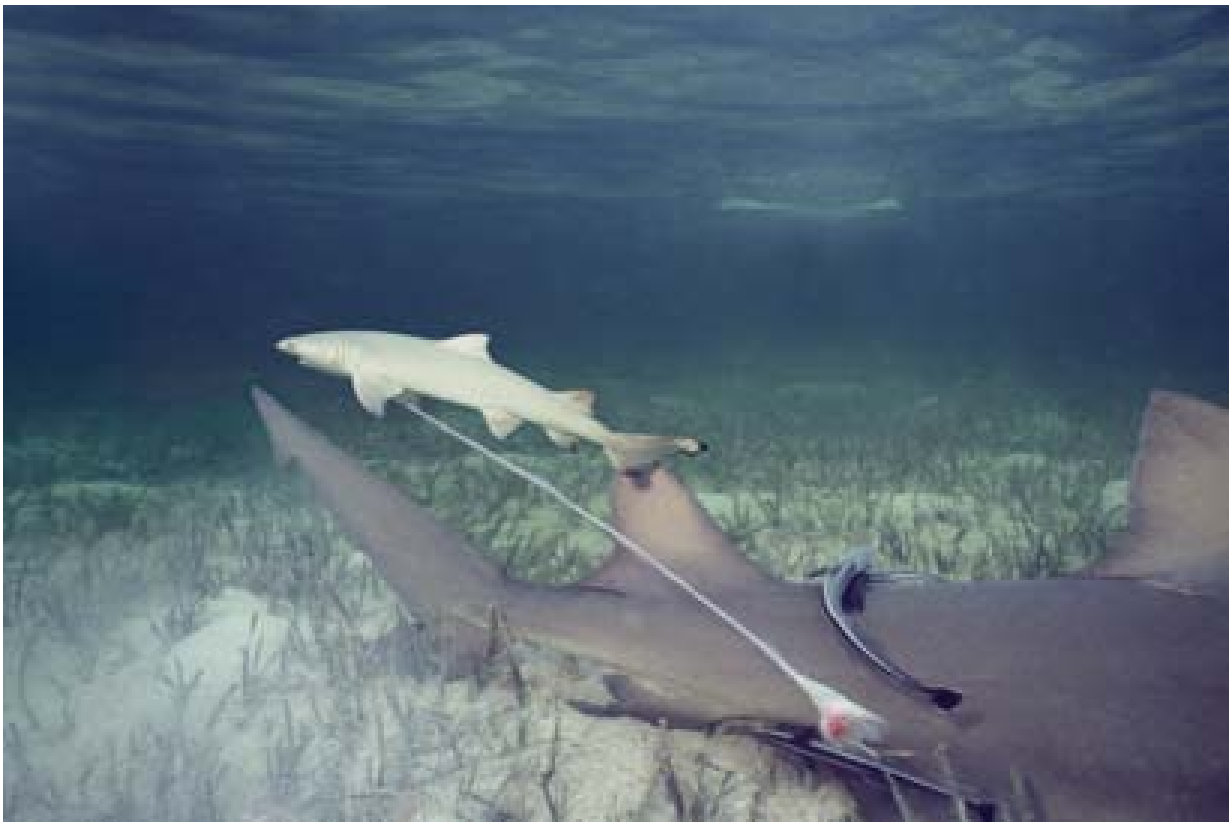


Die Zähne im Unterkiefer eines Weissen Hais (*Carcharodon carcharias*). Wie auf einem Förderband werden die Zähne von hinten nach vorne geschoben. Nur jeweils eine Zahnreihe ist voll funktionsfähig. Haie ersetzen ihre Zähne zeitlebens.
© Doug Perrine / SeaPics.com

Das Nahrungsspektrum verschiedener Haiarten unterscheidet sich stark. Der Anteil an Knochenfischen ist in den meisten Fällen hoch. Auf dem Bild sind zwei Bronzehaie (*Carcharhinus brachyurus*) zu sehen, die sich an einem Schwarm Sardinen vor der Küste Südafrikas gütlich tun. © Doug Perrine / SeaPics.com

Die männlichen Fortpflanzungsorgane (im Bild ein Augenfleck-Lippenhai (*Hemiscyllium occelatum*)) werden Klasper oder Myxopterygien genannt. Im Laufe der Entwicklung zum geschlechtsreifen Tier kalzifizieren diese Organe. Geschlechtsreife Männchen sind daran zu erkennen, dass ihre Klasper die Bauchflossen überragen. © Jeff Rotman / SeaPics.com

Ein Kalifornischer Stierkopfhai (*Heterodontus francisci*) schlüpft aus seiner Eihülle. Die Einhüllen oviparer Haie sind artspezifisch strukturiert. Diese sogenannten Nymphentäschen werden nicht selten angeschwemmt am Strand oder im Riff gefunden. © Howard Hall / SeaPics.com



Die Geburt eines jungen Atlantischen Zitronenhais (*Negaprion brevirostris*). Zitronenhaie sind lebendgebärend (plazentale Viviparie). Gut zu erkennen ist die Nabelschnur, die das Jungtier im mütterlichen Uterus mit Nährstoffen versorgt. Die Überreste der Nabelschnur und der Plazenta fressen Saugfische (*Echeneis naucrates*). © Doug Perrine / SeaPics.com

Knorpelfische kennen keine Brutpflege. Die Weibchen vieler Arten bringen ihre Jungen aber in geschützten Buchten, den sogenannten *Nursery grounds* zur Welt, wo sie die ersten Lebensjahre verbringen. Viele dieser Mangrovengebiete sind heute durch menschliche Einflüsse stark bedroht. © Doug Perrine / SeaPics.com

Die Ohren der Haie (im Bild ein Seidenhai (*Carcharhinus falciformis*)) sind äusserlich als zwei kleine Poren auf dem Kopf zu erkennen. Das eigentliche Hörzentrum liegt in zwei knorpeligen, otischen Kapseln seitlich des Hirnschädels im posterioren Teil des Chondrocraniums. © Harald Bänsch

Die Nasenkammern mit einer Ein- und einer Ausstromöffnung beim Kamm-Stierkopfhai (*Heterodontus galeatus*). Diese sind mit einem sensorischen Gewebe ausgestattet, auf dem die Geruchsrezeptoren liegen, die für verschiedene Moleküle (bspw. Aminosäuren) unterschiedliche empfindlich sind. © Jeff Rotman / SeaPics.com

Die Augen der Haie und Rochen zeigen eine grosse artspezifische Vielfalt bezüglich Form und Farbe. Carcharhiniforme Arten besitzen eine sogenannte Nickhaut, die das Auge vor mechanischer Beschädigung schützt. Im Bild das Auge mit der Nickhaut eines Tigerhais (*Galeocerdo cuvier*). © Jeff Rotman / SeaPics.com

Die ventrale Seite der Schnauzenregion eines Grauen Riffhais (*Carcharhinus amblyrhynchos*). Gut als kleine, dunkle Punkte zu erkennen sind die Lorenzinischen Ampullen, mit denen bioelektrische Felder wahrgenommen werden. Auf der rechten Seite ist die Ein- und Ausstromöffnung der linken Nasenkammer zu sehen. © Jonathan Bird / SeaPics.com

Ein Forscher makiert einen Karibischen Riffhai (*Carcharhinus perezi*) mit einer Farbmarkierung an der 1. Rückenflosse. Zur Erforschung der Biologie der Knorpelfische werden unterschiedliche Markierungsmethoden angewendet, von einfachen Farbmarkierungen bis hin zu komplexen Satellitensendern. © Doug Perrine / SeaPics.com

Ökologie und Verhalten der Knorpelfische

Die Wissenschaft interessiert sich seit vielen Jahren für das Verhalten der Knorpelfische. Dabei haben aber die schon eingangs erwähnten logistischen und technischen Schwierigkeiten Fortschritte häufig verhindert. Im Vergleich mit anderen Tierklassen wissen wir auch heute noch wenig über das Verhalten der Haie. Mitverantwortlich für diese Tatsache ist sicherlich auch die potenzielle Gefahr, die von Haien ausgeht. So bestand das Motiv, das Verhalten der Haie zu verstehen, bislang häufig darin, ein Abwehrmittel gegen sie zu entwickeln. Ohne Kenntnis des Verhaltens eines Tiers kann aber kein wirksames Abwehrmittel – welcher Art auch immer – gefunden werden. Diese, vor allem um die Mitte des 20. Jahrhunderts mit der finanziellen Hilfe der U.S. Navy gemachten Anstrengungen sind heute einem unvoreingenommeneren Blick auf das Verhalten der Knorpelfische gewichen. Seit den 70er-Jahren des 20. Jahrhunderts gibt es eine wachsende Anzahl von Meeresbiologen, welche die Verhaltensbiologie der Haie als ernstzunehmende und relevante Disziplin etabliert haben. Die zahlreichen wissenschaftlichen Publikationen auf diesem Gebiet sind eine logische Folge davon.

Viele Fragen zur Verhaltensbiologie müssen in einen ökologischen Kontext gestellt werden. Der Begriff Ökologie wurde erstmals von Ernst Haeckel (1834-1919) im Jahr 1869 benutzt: Er bezeichnete damit die wissenschaftliche Beschäftigung mit den Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt. Eine modernere Definition des Begriffs Ökologie meint die wissenschaftliche Untersuchung jener Wechselbeziehungen, welche die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen bestimmen. In diesem Verständnis steht natürlich die Umwelt eines Organismus im Zentrum. Diese umfasst all jene Faktoren und Phänomene ausserhalb des Organismus, die ihn beeinflussen, und zwar unabhängig davon, ob es sich um physikalische oder chemische (abiotische) Faktoren oder um andere Organismen (biotische Faktoren) handelt. Die Wichtigkeit und Bedeutung der Ökologie als Wissenschaft wurde früh erkannt, wie folgendes Zitat aus dem Jahre 1927 zeigt: "*In solving ecological problems we are concerned with what animals do in their capacity as whole, living animals, not as dead animals or as a series of parts of animals. We have next to study the circumstances under which they do these things, and most important of all, the limiting factors which prevent them from doing certain other things. By solving theses questions it is possible to discover the reasons for the distribution and number of animals in nature."*

Die begriffliche Kombination von Verhalten und Ökologie ist die Verhaltensökologie. Sie befasst sich mit der Anpassung von Organismen an ihre Lebensräume. So ist beispielsweise der Nahrungserwerb ein Aspekt der Verhaltensökologie. Ein Grossteil des theoretischen Hintergrunds der Verhaltenökologie stammt aus der Evolutionstheorie. Die Verhaltensökologie überprüft beispielsweise, in welcher Form natürliche Selektion spezifische Verhaltensmuster bei bestimmten Rahmenbedingungen begünstigt.

Viele Zoologen, die mit Haien arbeiten, beschäftigen sich mit Aspekten des Verhaltens und der Ökologie dieser Tiergruppe. Es werden Feldstudien gemacht, bei denen Haie und ihre Verhaltensweisen im Meer oder in Aquarien beobachtet und untersucht werden. Zudem wird mit genetischen oder physiologischen Methoden am besseren Verständnis der Knorpelfische gearbeitet.

Gerade im Bereich der Verhaltensbiologie sind Erkenntnisse häufig relativ. Was für eine Haiart gilt, muss nicht auf alle Arten zutreffen. Wissenschaftliche Antworten zu einem bestimmten Verhaltensaspekt eines Hais in einem bestimmten Kontext verbreiten sich und werden in der Öffentlichkeit sehr schnell als allgemein gültige Tatsachen gehandelt. Vorurteile werden verankert, und es kann später unter Umständen schwierig sein, diese wieder zu revidieren.

Um das Verhalten eines Tiers zu verstehen, sind die Rahmenbedingungen – oder anders gesagt: die Umwelt, in der sich das Verhalten abspielt – relevant. Abiotische und biotische Faktoren müssen bekannt sein, um ein Verhalten nicht nur beschreiben zu können. In diesem Bereich liegt eines der grossen Hindernisse für ein fundiertes Verständnis der Verhaltensökologie von Haien und Rochen. Obwohl viele wichtige biologische Faktoren wie Nahrungsaufnahme oder Aspekte des Stoffwechsels mehr oder weniger gut bekannt sind, fehlt häufig das Wissen um den Einfluss der abiotischen Faktoren auf das Verhalten. Aber auch viele biotische Faktoren sind kaum erforscht. Wegen mangelnder Kenntnis ist es vielfach schwierig, die biologische Konsequenz eines Verhaltens zu interpretieren.

Diversitäts- und Lebenszyklus-Charakteristiken

Der Stamm der Chondrichthyes umfasst rund 1200 Arten, davon sind etwa 500 Haie, über 600 Rochen und über 30 Chimären. Knorpelfische leben in nahezu allen aquatischen Habitaten. Einige Arten zeigen ausgedehnte ozeanische Wanderungen, die meisten aber haben ein relativ begrenztes Verbreitungsgebiet. 54% der Knorpelfische Australiens sind beispielsweise endemische Arten. Dies bedeutet, dass sie nur in diesem geografisch eng umgrenzten Gebiet vorkommen. Insgesamt 5% der Knorpelfische sind pelagische Formen, die regelmässig über die grossen Ozeanbecken migrieren. 50% kommen in Schelfregionen (bis 200 m) vor, 35% leben in Gewässern von 200 bis 2000 m Tiefe, 5% kommen im Süsswasser vor (praktisch ausschliesslich Rochen), und 5% können in mehreren dieser Lebensräume existieren.

Informationen zu Lebenszyklusstrategie, Reproduktionsbiologie und Populationsdynamik der Haie sowie zu ihrer Rolle als Apex-Prädatoren in komplexen Fischkommunen sind nur für jene Arten vorhanden, die für die Fischerei von Interesse sind.

Die Lebenszyklusstrategie eines Organismus ist festgelegt durch biologische Faktoren wie Fekundität, Wachstumsrate, Mortalität und die Strategien, die das Überleben und die Fortpflanzung festlegen. Die Grösse und die Wachstumsrate einer Population können berechnet werden, wenn sogenannte *Life history*-Parameter wie Geburtsrate, Immigration und Emigration sowie die Überlebensrate bekannt sind. Knorpelfische zeigen generell folgende Lebenszyklus-Charakteristiken:

- Tiefe Fekundität
- Grosse, gut entwickelte Jungtiere
- Langsames Wachstum
- Späte Geschlechtsreife
- Lange Lebensdauer
- Hohe Überlebensrate aller Altersklassen (mit Ausnahme der 1. Altersklasse)

Diese Kombination von *Life history*-Charakteristiken führt zu einem geringen Reproduktionspotenzial und einer tiefen Kapazität des Populationswachstums. Aus ökologischer Sicht macht dies Sinn: Haie sind Räuber mit wenigen natürlichen Feinden. Sie müssen nur wenige Jungtiere produzieren, die ihrerseits fähig sind, die Geschlechtsreife zu erreichen, um die Populationsdichte im Bereich der *Carying capacity* des Ökosystems zu halten. Unter Kapazität versteht man die maximale, dauerhaft tragbare Populationsgrösse einer bestimmten Umwelt, bei der intraspezifische Konkurrenz die Nettozuwachsrate pro Kopf auf null reduziert hat. Es handelt sich dabei um ein idealisiertes Konzept.

K-Strategen

In Zusammenhang mit den oben beschriebenen *Life history*-Charakteristiken wird ersichtlich, warum Haie auch als K-Strategen bezeichnet werden können. K- und r-Strategien sind Entwicklungsstrategien, die Hinweise darauf geben, wie Tiere sich in einer bestimmten Umgebung entwickeln. Die Buchstaben beziehen sich auf Parameter der logistischen Gleichung, die das Wachstum einer Population beschreibt. K-selektive Tiere finden vorwiegend in stabilen Umwelten ideale Entwicklungsmöglichkeiten, r-selektive hingegen in instabilen, schnell ändernden. Die Überlebensrate der K-selektiven Jungtiere ist unter natürlichen Bedingungen meist höher als jene der r-selektiven Jungtiere. Folglich hat die Lebenszyklusstrategie der Knorpelfische Konsequenzen für das Populationswachstum. Sie limitiert die Fähigkeit der Population, sich angesichts von Überfischung und anderen negativen Einflüssen zu regenerieren.

Überlebensstrategien der Knorpelfische haben sich über mehr als 400 Millionen Jahre entwickelt und sind dementsprechend gut an die jeweilige Umwelt angepasst. Der einzige natürliche Feind waren andere, grössere Knorpelfische.

Im Vergleich mit anderen Wirbeltierstämmen gehören Knorpelfische zu den Organismen, die am langsamsten wachsen und am spätesten geschlechtsreif werden. Knochenfische produzieren jährlich

Millionen von kleinen Eiern. Obwohl nur wenige Jungtiere bis zur Geschlechtsreife überleben, ist die Anzahl Adulttiere unabhängig vom ursprünglichen Reproduktionspool. Man spricht in diesem Zusammenhang auch von dichteabhängigen Faktoren. Im Gegensatz zu den Knochenfischen ist die Anzahl der Knorpelfischjungen, die das Adultstadium erreichen, stark abhängig von der Anzahl geschlechtsreifer, sich fortpflanzender Haiweibchen. Allerdings findet man auch hier dichteabhängige Faktoren, zum Beispiel verbesserte Überlebenschancen von kleinen Haien in Abwesenheit grosser, erwachsener Haie. Als Resultat davon geht beim Fang geschlechtsreifer Adulttiere auch die Produktion von Jungtieren zurück, welche die späteren Generationen bilden. Dies wiederum limitiert den künftigen Ertrag der Fischerei und die Möglichkeit der Populationen, sich von der Überfischung zu erholen.

Obwohl die Mehrheit der Knorpelfische langsam wächst und ein tiefes Reproduktionspotenzial aufweist, zeigen einige kleinere Arten weniger extreme *Life histories*. Der Australische Scharfnasenhai (*Rhizoprionodon taylori*) wird beispielsweise im Alter von einem Jahr geschlechtsreif und sechs bis sieben Jahre alt. Der natürliche Mortalitätskoeffizient beträgt ungefähr 0.56. Dies bedeutet, dass 56% jeder Altersklasse der Scharfnasenhai-Population jährlich eines natürlichen Todes sterben (Prädation, Krankheit) und 44% überleben. Im Gegensatz dazu bewegt sich der Mortalitätskoeffizient für den langsam wachsenden Sandbankhai (*Carcharhinus plumbeus*) zwischen 0.1 und 0.05, oder anders formuliert: 90 bis 95% überleben. Generell haben kleinere Knorpelfische die Tendenz, früher die Geschlechtsreife zu erreichen, weniger lang zu leben und eine grössere Populationszuwachsrate zu haben.

Verbreitung der Haie

Haie zeigen eine weltweite Verbreitung und nutzen jede marine ökologische Nische aus. Die meisten der gegen 500 Arten finden sich in den tropischen und subtropischen Gürteln des Kontinentalschelfs und dessen Abhängen. Haie leben bevorzugt in küstennahen Gewässern, nur wenige Arten bevorzugen die Hochsee. Fast unbekannt ist die Artenvielfalt der tieferen Bereiche des Mesopelagials (100-1000 m), vom Kontinentalabhang und von der Tiefsee. Die kleinsten Haie der Welt, darunter der Zwerglaternenhai, bewohnen das Meso- und Bathypelagial (1000-2250 m). Sie zeigen besondere Anpassungen an ihre lichtschwache Umgebung, beispielsweise gut entwickelte Leuchtorgane, die sie wahrscheinlich zur optischen Kommunikation oder zum Beutefang nutzen. Man findet in diesen Meerestiefen aber auch grössere Arten wie den Pazifischen Schlafhai (*Somniosus pacificus*), der eine Grösse von bis zu 7.5 m erreicht.

Die meisten Arten beschränken sich auf die obersten Wasserregionen bis maximal 300 m Tiefe. Von Zeit zu Zeit stossen sie jedoch auch in grössere Tiefen vor. So fand man zum Beispiel Weisse Haie in über 1200 m Tiefe, obwohl diese Art sonst eher in oberen Wasserschichten zu finden ist.

Betrachtet man die Verbreitung der Haie nicht bezüglich der Wassertiefe, sondern bezüglich ihrer geografischen Verteilung vom Äquator zu den Polen, so ergibt sich folgendes Bild: Je weiter man sich vom tropischen und subtropischen Gürtel entfernt, desto kleiner wird die bekannte Artenzahl. Aus den südlichen Ozeanen beispielsweise sind nur gerade fünf Haiarten bekannt: ein Hundshai (*Centroscymnus* sp.), der Gewöhnliche Dornhai, der Heringshai sowie zwei Arten mit noch unsicherem taxonomischem Status, ein Grönlandhai (*Somniosus* cf. *microcephalus*) und ein Laternenhai (*Etmopterus* cf. *granulosus*).

Die Kontinente besitzen eine unterschiedliche Vielfalt an Knorpelfischen. Ins Auge fällt vor allem die Vielfalt in den Gewässern um und in Australien: Über 300 verschiedene Hai- und Rochenarten sind hier zu finden. Über die Hälfte dieser Arten sind endemisch.

Sehr anpassungsfähige Haiarten leben auch im Brackwasser. Der Bullenhai und der Ganges-Hai (*Glyphis gangeticus*) sind in der Lage, zeitlebens im Süsswasser zu leben. Diese Arten stellen die Wissenschaft vor viele Fragen, da die zeitweiligen Ausflüge oder gar vollständige Lebensweise im Süsswasser wesentliche physiologische Umstellungen erfordern. Interessant ist auch, dass nur wenige Adulttiere die Fähigkeit besitzen, im Süsswasser zu leben, während des juvenilen Stadiums dazu jedoch in der Lage sind. Dieser Umstand macht Sinn, wenn man bedenkt, dass viele Haiarten ihre Jungen in küstennahen Mangrovengebieten zur Welt bringen.

Im Amazonasgebiet und dem südostasiatischen Raum mit seinen ausgedehnten Süsswassersystemen findet man immer wieder neue, unbeschriebene Knorpelfischarten. Ebenso wie die Tiefsee sind dies für Forscher schwer zugängliche Gebiete, und die Suche nach neuen Arten erfordert neben viel Glück und Geduld auch grosse finanzielle Investitionen. Man kann davon ausgehen, dass in Zukunft noch viele neue Hai- und Rochenarten in diesen Habitaten gefunden werden.

(Abbildungen: Waller et al. 1996)

Migrationen

Die grossen Weltmeere bieten den pelagischen Haien die Gelegenheit, vom einen Kontinentalschelf zum anderen zu gelangen. Andere Hai- und Rochenarten bewegen sich nie von den Festlandmassen fort. Dafür legen sie parallel zur Küstenlinie oder zum Kontinentalschelf oft weite Entfernungen zurück. Bei vielen Wanderungen folgen die Haie ihren Beutetieren. Andere Wanderungsbewegungen stehen im Zusammenhang mit der Fortpflanzung. Infolge neuester Verfahren bei der Markierung von Haien und Rochen nimmt das Wissen über das Migrationsverhalten der Elasmobranchier zu.

Das Markieren von Haien und anderen Grossfischen wie Thun- oder Schwertfischen hat eine lange Tradition. Haie wurden bereits seit den 1920er-Jahren mit verschiedensten Markierungen ausgestattet, damit man mehr über ihr Verhalten und ihren Lebenszyklus erfahren konnte. Zur Markierung gibt es unterschiedliche Techniken. Im einfachsten Fall sind es Farbmarkierungen, die dazu dienen, das Tier visuell wiederzuerkennen. Mehr Verhaltensdaten erhält man durch Speichergeräte, die extern oder intern angebracht werden. Die Speichergeräte können je nach Typ Wassertemperatur, Druck, Körpertemperatur, Schwimmgeschwindigkeit oder Lichtintensität messen und speichern. Es gibt auch akustische Sender, welche Aufschluss über den momentanen Aufenthaltsort und das Verhalten des markierten Tiers geben.

Ein ebenso schwieriger wie entscheidender Punkt bei der Arbeit mit externen Markierungen ist das sichere Verankern des Gerätes in der Muskulatur des Tiers. In der Regel werden die zu markierenden Fische mit Haken und Leinen gefangen und ans Boot gebracht. An der Wasseroberfläche wird die Markierung oder der Sender dann von Hand oder mit Hilfe von Werkzeugen angebracht. Das Tier wird anschliessend wieder freigelassen. Gerade bei Haien kann diese Methode problematisch sein. Haie, die gefangen werden, sind einem grossen Stresszustand ausgesetzt. Viele Individuen, die gefangen, markiert und dann in anscheinend gesundem Zustand wieder freigelassen wurden, sind nachweislich nach einigen Tagen verendet. Verantwortlich dafür sind wahrscheinlich physiologische Prozesse im Zusammenhang mit der Osmoregulation. Tiere, die dem Fangstress ausgesetzt waren, sind geschwächt und dadurch leichtere Beute für ihre natürlichen Feinde. Vergegenwärtigt man sich die weltweite Bedrohung vieler Haibestände, erscheint es angemessen, wenn die Wissenschaft hier nach neuen Methoden sucht.

Die USA haben im Jahr 1962 das *Cooperative Shark Tagging Program* für den Atlantik initiiert, welches seit 1966 vom *National Marine Fisheries Service* (NMFS) geleitet wird. Das bei diesem Programm benutzte Werkzeug ist ein pfeilförmiger Anhänger zur Markierung, der mit einer Zahl und einem Absender versehen ist. Zuerst fängt man den Hai mit Haken und Leinen, bestimmt die Art und das Geschlecht und vermisst das Tier. Die Markierung steckt man bei der ersten Rückenflosse mit einem Widerhaken unter die Haut. Dann wird der Hai freigelassen. Wird er später eingefangen, schickt der Fischer die Marke mit den Fangdaten zurück an den Absender. Dadurch kann auf Wachstum, Alter und Verbreitungsgebiet des Tiers geschlossen werden. Die gewonnenen Daten sind nicht nur für die Forschung wichtig, sondern auch für eine nachhaltige Bewirtschaftung der Ressource Hai. Bis heute wurden mehr als 150'000 Haie aus über 52 Arten markiert. Tausende von Rücksendungen von 25 Arten trafen bislang ein. Die häufigsten Wiederfänge sind der Blauhai, der Sandbankhai, der Düstere Hai, der Schwarzspitzenhai, der Kurzflossenmakohai und der Tigerhai. Markierungen wurden dabei aus 43 Ländern zurückgesandt.

Küstengebundene pelagische Arten wie der Schwarzspitzenhai oder der Tigerhai können bei ihren Wanderungen Entfernungen von mehreren tausend Kilometern zurücklegen. Rein pelagische Haie wie der Kurzflossenmako- oder der Blauhai migrieren durch die grossen Ozeanbecken der Weltmeere. So wurde zum Beispiel ein Blauhai vor der nordöstlichen Küste der USA markiert und südlich des Äquators wieder eingefangen. Das ergibt eine Mindestdistanz von 5413 km. Eine noch längere Strecke legte ein in Tasmanien markierter Blauhai zurück. Er wurde im Jahr 2000 an der südwestlichen Küste Afrikas gefangen, also 9500 km vom Ort der Markierung entfernt. Erwartungsgemäss legen auch Arten wie der Walhai grosse Distanzen zurück. Ende der 90er-Jahre wurde bei einem Walhai in der *Sea of Cortez* ein Satellitensender angebracht. Während 37 Monaten konnte er bis in den westlichen Nordpazifik verfolgt werden, was einer Distanz von 13'000 km entspricht.

Gegenüber diesen weiträumig migrierenden Arten sind es vorwiegend Riffhaie und bodenlebende Arten, die über längere Zeit stationär in einer Region bleiben. Ortsbezogene Lebensweisen oder weiträumige Verbreitungsmuster sind oft auch Grundlage von periodischen Wanderungen, die alters- oder nahrungsbedingt sein können. Ein solches Muster wird beispielsweise für Weisse Haie in Kalifornien vermutet. Es gibt Hinweise darauf, dass die Jungtiere im südlichen Teil Kaliforniens geboren werden und danach zwischen Frühling und Herbst nordwärts schwimmen. Dabei ernähren sie sich vorwiegend von Fischen. Erreichen sie den Norden Kaliforniens, haben sie bereits eine Körpergrösse, die es ihnen erlaubt, sich von den lokalen Seehundkolonien zu ernähren. Im Folgenden tauchen dieselben Tiere alljährlich zwischen Oktober und November an denselben Stellen auf und jagen nach Seehunden. Wo sie sich zwischenzeitlich aufhalten, ist unbekannt. Sicher ist jedoch, dass einige Weibchen wieder an die Südküsten Kaliforniens schwimmen, um dort zu gebären.

Periodische Migrationsmuster sind auch die vertikalen Bewegungen in der Wassersäule, die bei sehr vielen marinen Organismen, vom Plankton bis zu den Wirbeltieren, beobachtet werden können. Eine Studie zeigte beispielsweise, dass Blauhaie vor der Ostküste Nordamerikas saisonale vertikale Exkursionen zwischen der Wasseroberfläche und mehreren hundert Metern Tiefe machen. Dieses Bewegungsmuster konnte alle paar Stunden beobachtet werden. Tagsüber war die Amplitude im Vergleich zur Nacht grösser. Bei Dunkelheit hielten sich die Haie vorwiegend im Bereich der Thermokline auf. Die vertikale Migration steht vermutlich im Zusammenhang mit der Futtersuche. Von Blauhaien ist bekannt, dass sie ein breites Nahrungsspektrum haben, sich aber zu gewissen Jahreszeiten vom pelagischen Oktopus *Alloposis mollis* ernähren. Diese Kopffüsser kommen vorwiegend ab einer Tiefe von 250 m vor und zeigen auch vertikale Bewegungsmuster. Dabei stellt sich die Frage, weshalb Blauhaie tagsüber an die Wasseroberfläche kommen. Eine These besagt, dass sie sich in den oberen Wasserschichten aufwärmen und so die nachts in den tiefen, kalten Wasserregionen verlorene Körperwärme kompensieren. Diese Vermutung dürfte auch auf weitere Haiarten mit einem ähnlichen, d.h. tageszeitabhängigen vertikalen Migrationsmuster gelten. Eine weitere interessante Beobachtung in diesem Kontext wurde bei Blauhaien gemacht, dürfte aber auch für den Weissen Hai und andere Arten zutreffen: Haie tauchen häufig schnell in grosse Meerestiefen ab und schwimmen anschliessend langsam wieder in die oberen Wasserschichten zurück. Auch für dieses Verhaltensmuster dürften Jagdstrategien den Ausschlag geben. Für einen sich visuell orientierenden Räuber ist es einfacher, seine Beute von unten, also gegen das einfallende Sonnenlicht hin zu sehen als von oben. Für das regelmässige Auf- und Abtauchen gibt es auch noch andere Erklärungen: zum Beispiel die Orientierung mit Hilfe des elektrischen Sinns.

Neue Technologien zur Erforschung der Migrationsmuster

Mit moderner Technologie gelingt es immer besser, tageszeitabhängige Bewegungen von Haien zu bestimmen. Die telemetrische Forschung ermöglicht, auch Angaben über Territorialgrössen von einzelnen Tieren zu machen. In pazifischen Regionen beispielsweise suchen Tigerhaie ein etwa 40 km^2 grosses Territorium ab. Nachts tauchen sie an den Riffabhängen oft senkrecht ab, wahrscheinlich auf der Suche nach Beutetieren. Andere tropische Riffhaie wie der Graue Riffhai können Tag für Tag eine Fläche von 30 km^2 absuchen. Dabei korrelieren Körpergrösse und Areal. Junge Atlantische

Zitronenhaie, die in flachen Riffen in der Nähe von Mangroven leben, nutzen ein Territorium von höchstens 1 km^2, die erwachsene Tiere dagegen 50 km^2 oder mehr.

Mittlerweile greifen Biologen, wenn sie das Migrationsverhalten von grossen Tieren, die nur schwer über einen längeren Zeitraum in ihrem Lebensraum beobachtet werden können, auf technisch noch ausgefeiltere Methoden zurück. Es handelt sich dabei um sogenannte *Pop-up*-Satellitensender. Der Sender wird am Hai extern angebracht und zeichnet während einer vordefinierten Zeitspanne – die bis zu einem Jahr dauern kann – Daten zur Tiefe (Druck), Wassertemperatur und Lichtintensität auf. Diese Daten werden im Sender gespeichert. Nach der vom Forscher definierten Zeitspanne löst sich der Sender mit Hilfe eines Korrosionsmechanismus vom Tier und treibt an die Wasseroberfläche. Erst hier ist eine Kontaktaufnahme mit den Satelliten möglich, via diese die Daten an den Forscher gesendet werden. Anhand der Daten kann neben Aussagen über das tageszeitliche oder jahreszeitliche Verhalten des Hais auch dessen Migrationsroute errechnet werden. Der grosse Vorteil dieser Methode liegt darin, dass das Tier während 24 Stunden über einen längeren Zeitraum hinweg "indirekt" beobachtet werden kann. Im Gegensatz zu älteren Datenspeichergeräten ist es nicht mehr nötig, das markierte Tier wieder einzufangen, um ihm den Sender abzunehmen und an die Daten zu gelangen. Der Sender löst sich selbständig und liefert die gespeicherten Daten via Satellit.

Wie wertvoll die Satellitentechnologie für das Verständnis von Verhalten und Ökologie der Haie ist, verdeutlicht eine im Jahr 2002 publizierte Studie. Sechs Weisse Haie wurden vor der kalifornischen Küste gefangen und mit Satellitensendern ausgerüstet. Dank diesen Sendern konnten während 4 bis 6 Monaten Daten von vier Tieren gesammelt werden. Die Analyse dieser Daten zeigte, dass die Weissen Haie zuerst in der Nähe der Küste blieben, dann aber von der Küste weg in den offenen Ozean migrierten. Einer der Weissen Haie schwamm dabei 3800 km bis an die Küste Hawaiis. Die Analyse der Daten zur Tiefe zeigte ferner, dass die Haie sich in einer Wassertiefe von 0-5 m oder 300-500 m aufhielten und nur sehr kurze Zeit in den dazwischenliegenden Schichten. Die Wassertemperatur variierte zwischen 5 und 26 ºC.

Die Daten dieser Studie haben gezeigt, dass Weisse Haie eine grössere ökologische Nische haben, als bislang angenommen wurde. Die ökologische Nische ist definiert als der Bereich von Bedingungen, Ressourcenlevels und Dichten anderer Arten, die es einem Organismus oder einer Art ermöglichen, zu überleben, zu wachsen und sich zu vermehren. Zu diesen Bedingungen zählt in diesem Fall die grosse Bandbreite der Temperatur sowie der Wechsel zwischen einer eher pelagischen Phase und einer solchen in Küstennähe.

(Abbildungen: Bonfil et al. 2005; Dewar et al. 2004; Eckert & Stewart 2001; Heupel et al. 2004; Klimley et al. 2002; Kohler et al. 1998; Nelson et al. 1997; Priede 1984; Rechisky & Wetherbee 2003; Sundström et al. 2001)

Körpersprache und agonistisches Verhalten

Im Tierreich kommt der Körpersprache grosse Bedeutung zu. Viele Tiere nutzen sie aktiv, um sich mit Artgenossen, Konkurrenten oder Feinden zu verständigen. Das Tier zeigt dabei oft Verhaltensweisen, die vom menschlichen Beobachter mit Begriffen wie Angst, Unterwürfigkeit oder Aggression beschrieben werden. Diese durch ein breites Spektrum von Verhaltensweisen vermittelten Signale an Artgenossen oder andere Organismen dürften weitaus komplexer sein, ihre Bedeutung wird von uns Menschen nur ungenügend verstanden.

Ist man mit dem Verhalten eins Tiers vertraut, kann die Art und Weise, wie es sich bewegt, Aufschluss darüber geben, was es als Nächstes tun wird. Gerade bei der Arbeit mit Haien ist dieses Erkennen einer Absicht von grosser Wichtigkeit.

Haie haben eine Körpersprache, die im Detail noch weitgehend unerforscht ist. Für verschiedene Haiarten, zum Beispiel den Weissen Hai, den Schwarzspitzenhai oder den Mützenhai, gibt es allerdings detaillierte Beschreibungen von Bewegungs- oder Verhaltensmustern. Diese sind in Ethogrammen beschrieben, in denen die Gesamtheit charakteristischer Verhaltensweisen einer bestimmten Art erfasst wird.

Die für viele Haie nur lückenhaft beobachtete und interpretierte Körpersprache hat dazu beigetragen, dass viele Menschen heute ein negatives Bild von Haien haben. Welcher Taucher kennt nicht das Bild des “buckelnden” Hais, was einen unmittelbar bevorstehenden Angriff ankündigen soll? Andererseits: Wer hat schon selbst einen solchen Hai gesehen, und falls ja – kam es tatsächlich zu einer gefährlichen Situation?

Verhaltensweisen sind immer eine Reaktion auf endo- und exogene Faktoren. Daher ist es nicht erstaunlich, wenn bei der gleichen Art – je nach Aufenthaltsort – verschiedene Verhaltensweisen beobachtet werden können. Eine Population von Grauen Riffhaien wird sich im Pazifik anders verhalten als eine Population der gleichen Art im Indischen Ozean. Für Organismen, die im Wasser leben, unterscheiden sich verschiedene Meeresabschnitte in Bezug auf die Strömung, den Salzgehalt oder die Lichtverhältnisse. Neben diesen physikalischen Faktoren beeinflussen aber vor allem auch andere Organismen das Verhalten eines Tiers. Die Zusammensetzung der Artengemeinschaft und die Interaktionen der Organismen untereinander sind von eminenter Bedeutung bei der Beurteilung und Interpretation einzelner Verhaltensweisen.

Selbstverständlich unterscheidet sich das Verhalten auch zwischenartlich. Jede Haiart hat beispielsweise ihre eigene, spezifische Körpersprache. Bei den meisten Arten sind Körpersprache und die auslösenden Faktoren der Bewegungsmuster nicht untersucht. Die bei einer bestimmten Art beobachteten Bewegungsmuster können bei einer anderen Art durchaus fehlen, da die motorischen Fähigkeiten nicht bei allen Haien gleich ausgebildet sind. Ein sedentarisch lebender Hai unterscheidet sich grundsätzlich von einer pelagischen Art. Dieser Unterschied betrifft auch die zur Interaktion und Kommunikation verwendeten Signale und Verhaltensweisen.

Agonistisches Verhalten ist definiert als eine angriffs- oder fluchtmotivierte Verhaltensweise, die Signalwirkung hat. Wird das Signal nicht beachtet, kann es zum Angriff oder zur Flucht kommen. Agonistisches Verhalten unterscheidet sich deutlich von Verhaltensweisen im Bereich des Beuteerwerbs oder der Feindabwehr. Agonistische Verhaltensweisen sind bei Tieren weit verbreitet, und die auslösenden Faktoren sind bei Arten wie beispielsweise Stichlingen gut untersucht und erforscht.

In den 70er-Jahren wurde von Wissenschaftlern agonistisches Verhalten erstmals bei einer Haiart beschrieben: Wenn Grauen Riffhaien von Tauchern der Fluchtweg versperrt wurde, zeigten sie Verhaltensweisen, die als Drohverhalten interpretiert wurden. Die wissenschaftliche Beschreibung des Drohverhaltens bei Haien fiel in eine Zeit, in der immer mehr Menschen das Meer als Erholungsraum nutzten und das Presslufttauchen sich als Massensportart etablierte. Haie übten schon immer eine Faszination auf den Menschen aus, und so erstaunt es nicht, dass diese Verhaltensweisen – gerade unter Sporttauchern, die gelegentlich einem Hai begegneten – auf grosses, vor allem auch mediales Interesse stiessen.

Saugfische

Verhaltensweisen des Hais wie das “Buckeln”, “Flossenherunterdrücken” oder “aufgeregtes” Schwimmen wurden als Drohverhalten interpretiert. Die Erklärung der Bewegungsmuster und vor allem die sie auslösenden Faktoren wurden lange Zeit nicht hinterfragt. Tauchern, die solche Verhaltensweisen bei einem Hai beobachten konnten, wurde geraten, das Wasser schnellstmöglich zu verlassen. Geht von einem Hai, der solche Verhaltensmuster zeigt, tatsächlich eine Gefahr aus, oder steht hinter diesen Bewegungsmustern eine andere Motivation?

Tauchern, welche die seltene Gelegenheit hatten, Haie in grosser Zahl und über einen längeren Zeitraum hinweg regelmässig zu beobachten, fiel auf, dass gewisse Arten häufiger als andere die oben beschriebenen Verhaltensweisen zeigten. Schwarzspitzenhaie zum Beispiel schwimmen wenige Zentimeter über dem Sandboden und drehen sich dann um ihre Längsachse, sodass der Eindruck entsteht, sie streiften etwas an ihrer Seite am Boden ab. Spiralförmige Schwimmbewegungen zur Oberfläche, begleitet von intensivem Flossenzucken, können ebenfalls beobachtet werden. Solche Bewegungsmuster erinnern an Verhaltensweisen, die für den Grauen Riffhai beschrieben wurden. Auf

solche Bewegungen folgte nie ein Angriff, und für den anwesenden Taucher ergab sich keine bedrohliche Situation.

Während der vergangenen Jahre wurde dieses Verhalten an Schwarzspitzenhaien untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass ein weiterer Akteur von grosser Bedeutung ist: der Gestreifte Schiffshalter (*Echeneis naucrates*). Diese zu den eigentlichen Knochenfischen gehörende Art saugt sich mit ihrer zu einer Saugplatte umfunktionierten ersten Rückenflosse am Hai oder anderen Meerestieren fest. Auf diese Weise lassen sich Schiffshalter durchs Wasser transportieren. Dass Saugfische Haie begleiten und oft mit ihnen vergesellschaftet sind, ist seit langer Zeit bekannt. Die Bedeutung dieser Lebensgemeinschaft und ihre Auswirkungen auf die beiden beteiligten Organismen wurden allerdings bis heute kaum untersucht. Die Resultate einer intensiven Forschung während der vergangenen Jahre machten immer deutlicher, dass Saugfische für Haie störend sein können. Zwei potenzielle Störungsmöglichkeiten stehen dabei im Vordergrund: Saugfische können Haie hydrodynamisch oder sensorisch irritieren. Eine hydrodynamische Irritation kann dann entstehen, wenn ein Saugfisch – je nach seinem Aufenthaltsort auf dem Hai – dessen Schwimmwiderstand erhöht. Haie mit Saugfischen müssen mehr Energie für Antriebsbewegungen aufwenden. Saugfische können Haie durch das Ansaugen aber auch sensorisch irritieren.

Abgesehen von diesen möglichen Behinderungen, die ein Saugfisch verursacht, kann der Hai von dessen Anwesenheit aber auch profitieren. Der Gestreifte Schiffshalter ernährt sich während gewisser Lebensabschnitte von Ektoparasiten auf der Haut der Haie. Es wurden Schwarzspitzenhaie beobachtet, die Positionen einnahmen und Bewegungen zeigten, die an Knochenfische an sogenannten Putzerstationen erinnerten. Solche Bewegungen werden als Signal an die Putzerfische gedeutet, damit sie mit der Reinigung beginnen. Genauso gibt es aber auch Verhaltensweisen, die dem Putzerfisch signalisieren, mit dem Putzen aufzuhören.

Die Analyse der erwähnten Forschung ergab, dass Schwarzspitzenhaie mit Saugfischen an ihrem Körper auffällige Verhaltensweisen – zum Beispiel übertriebene Schwimmbewegungen oder schnelles Zucken mit den Flossen – häufiger zeigten als Haie ohne Saugfische. Das ist ein signifikanter Hinweis darauf, dass Saugfische Haie irritieren und eine Reaktion auslösen können. Unabhängig davon, ob diese Beobachtungen bei Schwarzspitzenhaien in Zukunft auch bei anderen Haiarten wiederholt und die Folgerungen daraus erhärtet werden, können sie unser Verständnis für die Körpersprache der Haie schärfen. Eine wichtige Erkenntnis liegt nämlich darin, dass auffälligen Bewegungsmustern bei Haien keineswegs eine aggressive Motivation zugrunde liegen muss. Des Weiteren motivieren solche Beobachtungen dazu, das Verhalten eines Tiers in seiner Gesamtheit zu betrachten und nach Wechselwirkungen des Tiers mit anderen Organismen oder der Umwelt zu suchen.

Der Mensch ist mit all seinen Sinnen ans Landleben angepasst. Haie kommen in seinem Alltag nicht vor. Jede Begegnung mit einem Hai erfolgt für einen Menschen in einer ihm fremden Umgebung und ist meist mit Nervosität verbunden. In einer solchen Situation tendiert der Mensch dazu, eine Reaktion des Hais unmittelbar auf seine eigene Präsenz zu beziehen, was keineswegs immer der Fall sein muss. Haie interagieren auch mit Artgenossen und anderen Tieren ihres Lebensraums. Ein beobachtetes Signal gilt somit nicht zwingend dem Taucher, sondern zum Beispiel einem anderen Hai, der ausserhalb des Sichtfeldes ist. Um die Signale eines Hais richtig zu interpretieren, ist es äusserst wichtig, die gesamte, also auch die unsichtbare Umgebung des Tiers zu beachten.

Dazu gehören auch die Saugfische, die wegen ihrer geringen Grösse oder weil sie sich auf der anderen Seite des Hais befinden, häufig übersehen werden. Die Tatsache, dass ein Hai die Irritation durch den Saugfisch häufig mit Bewegungen signalisiert, die agonistischem Verhalten gleichen, macht es also schwierig, vermeintlich bekannte Erscheinungsbilder und Verhaltensweisen einzuschätzen. Es verdeutlicht aber auch, wie nuanciert und komplex das Verhalten von Haien sein kann.

Ursprung agonistischer Verhaltensweisen

Eine interessante Frage ist, wo der Ursprung agonistischer Verhaltensweisen liegt. Biologen unterscheiden zwischen “Wie-Fragen” zu den proximaten Mechanismen des Verhaltens und “Warum-Fragen” zu den ultimaten Ursachen. Wie-Fragen beschäftigen sich mit den Mechanismen, die in einem

Tier ablaufen. Beispiele hierfür sind: Wie ist die ursächliche Beziehung zwischen den Genen eines Tiers und seinem Verhalten? Wie wirkt sich die Entwicklung aus einer einzelnen Zelle zum aus Millionen von Zellen bestehenden Adulttier auf sein Verhalten aus? Wie lösen verschiedene Reize Reaktionen aus, und wie werden diese Reize wahrgenommen? Im Gegensatz dazu beschäftigen sich Warum-Fragen damit, warum ein Tier die proximaten Mechanismen evolviert hat, die es ihm ermöglichen, eine bestimmte Tätigkeit auszuführen. Beispielsweise fragt man danach, was der Zweck oder die Funktion einer Verhaltensweise ist oder wie das Verhalten dem Individuum hilft, Hindernisse für das Überleben und die Fortpflanzung zu überwinden und welches der ursprüngliche Schritt in der Evolutionsgeschichte war, der zur Existenz des gegenwärtigen Verhaltens führte. Proximate und ultimate Fragen sind nicht gegensätzlich, sondern komplementär, da sie grundsätzlich verschiedene Ebenen der Analyse einer Verhaltensweise betreffen.

Die wissenschaftliche Studie über das weiter oben erwähnte agonistische Verhalten bei Grauen Riffhaien im Pazifik beschäftigte sich zunächst mit den proximaten Mechanismen. Der Reiz, der die beschriebenen Verhaltensweisen auslöste, war der Taucher, der sich näherte und dem Hai den Fluchtweg versperrte. Ein Jahr später erschien ein wissenschaftlicher Beitrag zur möglichen ultimaten Ursache dieser Verhaltensweise. Darin wurde gezeigt, dass sich die beobachteten agonistischen Verhaltensweisen vom Fressverhalten ableiten lassen.

In diesem Kontext sind einige grundsätzliche Anmerkungen zur Lebenszyklusstrategie eines Tiers erforderlich. Unter Lebenszyklusstrategie versteht man das Muster von Wachstum, Differenzierung, Speicherung und Reproduktion während des Lebens eines Organismus. Jedes Tier hat nur einen bestimmten Energiebetrag zur Verfügung, der ungefähr mit der Menge der aufgenommenen Nahrung beschrieben werden kann. Diese Energie muss zunächst zur Deckung der lebensnotwendigen Funktionen wie Atmung oder Bewegung ausreichen und kann erst an zweiter Stelle in weitere Verhaltensweisen investiert werden. Im Verlauf des Lebens sind zwei Aspekte des Verhaltens von zentraler Bedeutung: Nahrungssuche und Fortpflanzung. Ein Grossteil der Energie wird in Verhaltensweisen investiert, die diese beiden Aspekte der Lebenszyklusstrategie betreffen. Das Repertoire an Verhaltensmustern ist beschränkt. Oftmals können in einem anderen Zusammenhang auftretende Verhaltensweisen von solchen der Nahrungssuche oder der Fortpflanzung abgeleitet werden. Ein Beispiel hierfür sind Aspekte des Spielverhaltens vieler Tiere.

Die Stellungen und Bewegungen der Flossen relativ zu anderen Körperteilen sind Teil des Erscheinungsbildes und der Körpersprache eines Hais. Die nach unten gerichteten Brustflossen eines Hais haben von Tauchern und Schnorchlern mehr Aufmerksamkeit erhalten als jeder andere Aspekt ihres Verhaltens. Diese Flossenstellung ist wesentlicher Bestandteil des vorgängig beschriebenen vermeintlichen beziehungsweise tatsächlichen agonistischen Verhaltens der Haie. Unzählige populärwissenschaftliche Bücher über Haie enthalten Skizzen oder Fotos, auf denen “buckelnde” und die Brustflossen nach unten drückende Haie abgebildet sind. Es erstaunt deshalb nicht, dass ein Hai mit nach unten gedrückten Brustflossen mit einem aggressiven Hai gleichgesetzt wird.

Die Brustflossen sind das wichtigste Steuerorgan eines Hais. Macht er eine schnelle Drehung nach rechts, drückt der Hai seine rechte Brustflosse nach unten. So erzeugt er ein Drehmoment, das ihm eine Richtungsänderung erlaubt. Dieses Flossenherunterdrücken hat mit Aggressivität unmittelbar nichts zu tun. Es ist eine morphologisch-funktionelle Anpassung an seinen Lebensraum und seine Fortbewegungsweise. Das Verändern der Position der Brustflossen erhöht seine Manövrierfähigkeit. Neuere, detaillierte und kontrollierte Experimente mit Bambushaien in Strömungstanks haben gezeigt, dass der Hai, wenn er in der Wassersäule aufsteigt, die Brustflossen nach unten drückt. Entsprechend werden die Brustflossen beim Abtauchen in der Wassersäule häufig nach oben gedrückt. Diese Stellungen der Brustflossen können auch bei vielen Riffhaien in ihrem natürlichen Lebensraum beobachtet werden.

Bei der Arbeit mit Haien in ihrem natürlichen Lebensraum beobachtet man Individuen, die sehr nahe an den Beobachter herankommen, andere halten Abstand. Wieder andere schwimmen mit Brustflossen in horizontaler oder nahezu vertikaler Stellung am Beobachter vorbei. In jedem Fall aber kann die

Körpersprache und somit das Erscheinungsbild wichtige Hinweise auf den “Charakter” des Tiers geben. Die Stellung der Brustflossen ist dafür ein Beispiel.

Dass die Brustflossenstellung ein wichtiger Aspekt agonistischer Verhaltensweisen mit Signalwirkung sein kann, scheint plausibel. Um dies zu verdeutlichen, kann man sich zwei Haie der gleichen Art vorstellen, die um eine begrenzte Ressource, zum Beispiel Futter, konkurrieren. Denn werden in einer solchen Situation, in der es zu einer Angriffs- oder Fluchtreaktion eines oder beider Tiere kommen kann, die Brustflossen nach unten gedrückt, wäre dies keineswegs erstaunlich. Auch in einer solchen Situation wird ja die Manövrierfähigkeit von entscheidender Bedeutung sein. Ein weiterer Aspekt dieses Verhaltens ist, dass nach unten gedrückte Brustflossen von der Seite gesehen die sichtbare Oberfläche des Tiers vergrössern. Viele Tierarten verschiedener Taxa zeigen solche sogenannten *Lateral displays*. Die vermeintliche oder tatsächliche Körpergrösse gibt bei agonistischen Auseinandersetzungen oft den Ausschlag zugunsten des grösseren Tiers. Ob auch Haie solche Körpervergrösserungseffekte als Signale benutzen, ist nicht bekannt.

(Abbildungen: Johnson & Nelson 1973; Nelson et al. 1986)

Räuber-Beute-Interaktionen

Räuber-Beute-Interaktionen spielen im Bereich des Verhaltens und der Ökologie bei fast allen Tieren eine zentrale Rolle. In den meisten Studien zu diesem Thema wird für die Haie das Augenmerk auf ihre Rolle als Räuber gelegt. Knorpelfische sind aber häufig auch Beute für andere Tiere. Kleinere Hai- und Rochenarten werden von grossen Haien und Knochenfischen, aber auch von karnivoren Walen gejagt. Und Australische Pelzrobben wurden dabei beobachtet, wie sie Geschmückte Teppichhaie (*Orectolobus ornatus*) frassen, die eine Grösse von gegen 3 m erreichen können. Der Schwertwal (*Orcinus orca*) ist allerdings der bislang einzige bekannte marine Säuger, der regelmässig Knorpelfische frisst und auch grössere Arten wie Weisse Haie, Walhaie oder Kurzflossenmakohaie als Beute nimmt. Andere grosse Haiarten wie der Riesenhai werden von den zur Wirbeltierklasse der Agnatha (Kieferlose) gehörenden Neunaugen parasitisiert, und dienen diesen als Nahrungsgrundlage.

Weitaus am häufigsten werden Haie und Rochen Beute von grösseren Haiarten. Bullenhaie beispielsweise konsumieren regelmässig andere Elasmobranchier. Auch Kannibalismus ist von einigen Haiarten, zum Beispiel Bogenstirn-Hammerhaien oder Bullenhaien, bekannt. Adulttiere der gleichen Art sind oft Räuber von Jungtieren. Die Nutzung von Kinderstuben in Flachwassergebieten für die ersten Lebensjahre eines jungen Hais ist vor diesem Hintergrund der Feindvermeidung zu verstehen. Im offenen, ungeschützten Wasser wären die Junghaie für grössere artgleiche oder -fremde Haie eine leichte Beute.

Feinde können aber nicht nur durch das Aufsuchen von vorteilhaften, d.h. geschützten Lebensräumen vermieden werden, sondern auch durch eine Anpassung des Aktivitätslevels oder Aktivitätsmusters. Reduziert der Hai seine Schwimmbewegung während bestimmter Tages- oder Nachtzeiten, vermindert er die Wahrscheinlichkeit, von aktiven Grossräubern entdeckt zu werden. Inwieweit Knorpelfische solche Verhaltensanpassungen nutzen, ist unklar. Eine weitere Strategie zur Feindvermeidung bei Elasmobranchiern ist es, sich farblich zu tarnen und zu verstecken. Ein Beispiel hierfür sind Teppichhaie (*Orectolobus* sp.) und viele Rochenarten.

Eine andere Möglichkeit, die Wahrscheinlichkeit zu reduzieren, einem Räuber zum Opfer zu fallen, ist das Leben in der Gruppe. Je mehr Mitglieder eine Gruppe aufweist, desto geringer die Wahrscheinlichkeit des einzelnen Individuums, gefressen zu werden. Obwohl es bislang keine experimentellen Hinweise auf einen solchen Mechanismus gibt, ist es möglich, dass auch Knorpelfische von einem solchen “Verdünnungseffekt” profitieren.

Knorpelfische sind aber meist Räuber. Dies bedingt eine grosse Bandbreite an Verhaltensweisen: die Suche nach Beute, das erfolgreiche Fangen der Beute nach dem Auffinden, selektives Fressen besonders nahrhafter Beuteteile, aber auch die Maximierung der Energieaufnahme im Verhältnis zu anderen biotischen und abiotischen Faktoren. Für alle diese Verhaltensweisen gibt es Beispiele, die einen vertieften Einblick in die verschiedenen Verhaltensaspekte der einzelnen Haiarten geben. Ein

Beispiel ist das Phänomen des Kleptoparasitismus: Das “Stehlen” von Beute scheint also bei Haien verbreitet zu sein. Ein Weisser Hai, der einen marinen Säuger erlegt, ist nicht zwangsläufig auch der Konsument der Beute. Häufig werden Weisse Haie von Artgenossen vertrieben und gehen leer aus.

(Abbildungen: Visser et al. 2000; Wilkie et al. 2004)

Jagdstrategien

Jede Hai- und Rochenart hat ihr eigenes Jagdverhalten. Die meisten kleinen Riffhaie sind benthische Räuber, die weite Gebiete des Riffes und offene Sandböden nach Nahrung absuchen. Wobbegongs (Orectolobidae) und Engelhaie (Squatinidae) dagegen legen sich auf die Lauer. Mit ihren Zeichnungen sind sie hervorragend getarnt und am Boden oder im Riff kaum zu erkennen. Teilweise graben sie sich ein und warten, bis ein kleiner Fisch oder ein Krebstier in ihre Nähe kommt. Haie, die auf der Lauer liegen, setzen oft noch weitere Täuschungen ein. Die Wobbegongs beispielsweise ahmen mit ihren Körperumrissen benthische Algen nach und locken so potenzielle Beutetiere an. Der Riesenmaulhai dagegen nutzt vermutlich das lumineszente Gewebe an seinem Oberkiefer, um Krustentiere anzulocken. Biolumineszenz zum Anlocken von Beute setzt wahrscheinlich auch der Plätzchenstecher-Leuchthai ein. Ein weiteres Beispiel für die visuelle Anlockung von Beute findet man beim Ozeanischen Weissspitzenhai (*Carcharhinus longimanus*): Die weissen Flossenspitzen – so vermuten einige Forscher – locken seine schnell schwimmende Beute an. Einige Hammerhaiarten wiederum schwimmen über die sandigen Bereiche im Riff und suchen nach Stechrochen, die sie mit ihrem Kopf am Boden einklemmen und dann fressen. Ein ganz anderes Jagdverhalten zeigen Tiere, die im Inneren des Riffes auf Nahrungssuche gehen, etwa der Weissspitzen-Riffhai (*Triaenodon obesus*) oder der Atlantische Ammenhai. Der Körper dieser Arten ist so biegsam und schlank, dass sie damit in Höhlungen und Spalten eindringen und Krebstiere und Fische jagen und fressen können.

Grundsätzlich müssen alle Knorpelfische zuerst in die Nähe ihrer Beute kommen, bevor sie diese fangen können. Der eigentliche Fangprozess ist in der Regel ein sehr schneller Vorgang, der nur 100 bis 400 ms dauert. Der Fangprozess wird als Zeitspanne zwischen dem Öffnen des Mauls und dem Schliessen der Kiefer oder dem Festhalten der Beute zwischen den Zähnen definiert. Die Beute wird entweder mit den Zähnen gehalten oder durch das Maul direkt zum Anfang des Oesophagus transportiert. Wird die Beute mit den Zähnen festgehalten, kann sie anschliessend zerkleinert werden.

Die meisten Haiarten jagen in der Regel alleine. Es gibt aber auch Beispiele, in denen Haie in Gruppen beim Beutemachen beobachtet werden konnten. Schwarzspitzen-Riffhaie und Atlantische Zitronenhaie wurden dabei gesehen, wie sie ganze Fischschulen ins flache Küstenwasser trieben und sie dort frassen. Einige Ozeanische Weissspitzenhaie zeigten in tieferem Wasser ein ähnliches Verhalten mit Kalmaren. Auch Fuchshaie (Alopiidae) scheinen zeitweise in Gruppen zu jagen, wobei sie wahrscheinlich ihre langen Schwänze zum Zusammentreiben der Beute einsetzen. Während einige Forscher solche Verhaltensweisen als eigentliche kooperative Strategie gedeutet haben, könnte es sich indes auch um eine zufällige Ansammlung mehrerer gleich- oder verschiedenartiger Individuen an einem Beuteplatz handeln.

Weisse Haie

Einige Haiarten sind in Bezug auf ihre Jagdstrategie besser untersucht als andere. Dazu gehört der Weisse Hai, der häufig in der Nähe von marinen Säugetierkolonien direkt unter der Wasseroberfläche beobachtet werden kann. Zu seiner Jagdstrategie existieren verschiedene, zum Teil gegensätzliche Hypothesen. Eine davon ist die sogenannte *“Bite, spit, and wait”*-Hypothese: Erwachsene Weisse Haie sind die grössten Feinde von Elefantenrobben und Seelöwen. Diese Tiere sonnen sich gerne an der Wasseroberfläche. Beim Angriff setzt der Hai oft zu einem einzigen Biss an, der zu einer schweren, häufig tödlichen Verletzung führt. Erst mit den folgenden Bissen reisst er Fleisch heraus. Dieses Verhalten ist – soweit bekannt – nur den Weissen Haien eigen. Untersuchungen von Bisswunden an überlebenden marinen Säugern sowie Berichte menschlicher Unfallopfer von Weissen Haien haben Forscher dazu bewogen, die erwähnte *„Bite, spit, and wait“*-Hypothese zu formulieren. Das Beutetier

wird also nach dem ersten Biss *(bite)* losgelassen *(spit)* und verfällt in einen Schockzustand, oder es verblutet. Nach einigen Minuten *(wait)* kehrt der Weisse Hai zurück und frisst die Beute. Damit verringert sich für den Hai die Wahrscheinlichkeit, in längerem Kontakt mit einer kämpfenden Robbe selbst verletzt zu werden. Viele marine Säuger haben scharfe Zähne und Klauen, ihr Körpergewicht kann beachtlich sein. Selbstverständlich gibt es für die beschriebenen Interaktionen von marinen Säugern und Weissen Haien auch Alternativhypothesen, die überprüft werden müssen. Tatsächlich bestätigen die Analysen zum Beuteschlagen von Weissen Haien und zum Verhalten der Beute die *"Bite, spit, and wait"*-Hypothese bislang nur ungenügend. Das Beobachten der Prädation von Weissen Haien in freier Natur ist ein äusserst seltenes Ereignis, und in den allermeisten Fällen kann nur ein Bruchteil der ganzen Sequenz mitverfolgt werden. Wird ein solches Ereignis beispielsweise von einem Boot aus beobachtet, bleibt das Verhalten des Hais und der Beute unter der Wasseroberfläche unsichtbar. Gerade diese Daten müssten aber für eine befriedigende Analyse zur Verfügung stehen.

Eine interessante Frage im Zusammenhang mit Verhaltensaspekten Weisser Haie ist, ob sie während der Jagd soziale Verhaltensweisen zeigen. Deshalb wurden den Haien, die sich in der Nähe einer Seehundkolonie aufhielten, akustische Sender verpasst, welche die Bewegungsmuster der einzelnen Individuen aufzeichneten. Zudem wurde die Magentemperatur gemessen, die einen Hinweis darauf geben kann, wann der Hai eine warmblütige Robbe gefressen hat. Die Magentemperaturmessung ist eine häufig angewandte Methode, um zu bestimmen, wann und wie häufig Haie fressen. Sie wurde bislang vor allem bei lamniformen Haien eingesetzt. Dem Hai wird dabei in der Regel ein kleiner, temperatursensitiver Sender mit einem Stück Futter verabreicht. Die Ergebnisse dieser wissenschaftlichen Untersuchung zeigten, dass sich die Weissen Haie von der Seehundkolonie mehrere Tage lang nie weit entfernten und dass die Aktivität zu allen Tages- und Nachtzeiten ähnlich gross war. Die Haie patrouillierten während grosser Zeitabschnitte parallel zur Küstenlinie, wobei sich die Bewegungslinien einzelner Tiere zum Teil überschnitten. Das Suchverhalten und die Bewegungen der Weissen Haie stehen in Übereinstimmung mit einer Jagdstrategie, die auch bei vielen anderen Raubtieren beobachtet werden kann: Dabei suchen die Individuen zwar unabhängig voneinander nach Beute, bleiben aber immer so nahe beieinander, dass das Beuteschlagen eines anderen Individuums bemerkt wird und dann ein Stück der Beute gesichert werden kann.

(Abbildungen: Widder 1998)

Schlafen Haie?

Eine wichtige Hirnfunktion fast aller Wirbeltiere ist die Verarbeitung von sensorischen Informationen, allen voran den visuellen. Dieser Verarbeitungsprozess ist eine der wichtigsten Aufgaben des Schlafs. Fische, die ständig schwimmen, schlafen nicht. Die prominentesten Arten in der Kategorie "Schlaflos" sind Thunfische und viele Haiarten.

Führen bestimmte Hirnregionen mehrere Funktionen aus, spricht man von neuronaler Multifunktionalität. Dieser Prozess ist für das Verständnis der frühen Wirbeltierevolution in Bezug auf die Hirnfunktion von grosser Bedeutung. Mit der Entwicklung komplexerer Lebensweisen und der Evolution des Sehsinns nahm die Entwicklung hin zu selbst initiierten und reflexiven Aktivitäten zu. Das visuelle Erkennen der Lebensraumstruktur und anderer Lebensformen verlangte nach neuen Anpassungen, die wiederum effektivere neuronale Prozesse notwendig machten, welche ihrerseits sensorische und motorische Aktivitäten unterstützten. Damit entstand aber auch ein potenzieller Konflikt zwischen verschiedenen Hirnaktivitäten.

Um eine möglichst grosse Effizienz der Hirnfunktion zu erhalten, musste vom Gehirn ein "Ausgleichsmechanismus" entwickelt werden, der entwicklungsgeschichtlich etwa so erfolgt sein könnte: vom "ausruhenden" Wachsein zu rudimentärem Schlaf und schliesslich zu voll entwickeltem Schlaf mit seinen spezialisierten Phasen des *Rapid-eye-movement* (REM) und des *Non-rapid-eye-movement* (NREM). Die einzigen Tiere mit detailliertem Sehvermögen, die eine hohe Effizienz der Hirnfunktion ohne den Ausgleich des Schlafs erreichen, sind jene Tiere, bei denen das Erinnerungsvermögen als Folge monotoner Lebensweisen unbedeutend ist.

Einige Arten der Familien Carcharhinidae, Triakidae, Sphyrnidae, Hexanchidae und Lamnidae sind ständig in Bewegung. Sie dringen als Einzelindividuen oder in grossen Gruppen weit in die verschiedenen Ozeanbecken vor. Einige dieser Arten zeigen grosse Migrationsbewegungen. In ständiger Bewegung sind jedoch auch Arten, die in Riffen oder in tieferen Küstenregionen leben. Konstantes Schwimmen hat wie bereits erwähnt mit der Versorgung der Kiemen mit Sauerstoff zu tun. Zudem fehlt den Knorpelfischen bekanntlich eine Schwimmblase und ohne Schwimmbewegung würden sie absinken. Das Merkmal einer fehlenden Schwimmblase trifft ebenfalls auf Thunfische zu.

Dass Haie den Schlafzustand nicht kennen, hat damit zu tun, dass ihre Notwendigkeit, sensorische – im Speziellen visuelle – Informationen zu verarbeiten, verringert ist. Dieser Umstand kann mit Aspekten ihres Verhaltens und ihrer Ökologie erklärt werden. Der visuelle Input spielt in einem Lebensraum mit reduziertem Lichteinfall oder bei nächtlicher Aktivität eine weniger relevante Rolle als bei Landtieren. Zudem hat die visuelle Komponente besonders bei gruppenorientierten Arten wie Hammerhaien eine geringere Bedeutung. Die Individuen im Zentrum der Haischule orientieren sich einzig mit Hilfe ihres Seitenliniensystems an den Gruppenmitgliedern. Weiter bewegen sich viele – gerade pelagische – Haiarten in einem wenig strukturierten Lebensraum. Diese Aspekte tragen massgeblich dazu bei, dass weniger visuelle Informationen vom Gehirn verarbeitet werden müssen. Der Schlaf hat aber bei Wirbeltieren gerade die Funktion, solche Informationen zu verarbeiten.

Von einigen marinen Säugetieren, beispielsweise von Delfinen, aber auch von Vogelarten ist bekannt, dass sie fähig sind, nur mit einer Hirnhälfte zu schlafen, während die andere Hemisphäre wach und aktiv bleibt. Bei solchen Arten kann beobachtet werden, wie sie nur das der entsprechenden Hirnhälfte gegenüberliegende Auge schliessen. Das unihemisphärische Schlafen wurde bei Haien noch nie beobachtet. Die Fähigkeit der Haie aber, die Nickhaut zu schliessen oder den Augapfel zu drehen, deutet darauf hin, dass sie unihemisphärisches Schlafen kennen.

Lernfähigkeit von Knorpelfischen

Der Ausdruck kognitive Fähigkeit kann als Synonym für Lernfähigkeit verstanden werden. Lernfähigkeit ihrerseits ist ein fundamentaler und definierter Aspekt der Intelligenz. Lernexperimente erlauben wichtige und interessante Erkenntnisse über das Verhalten und die Intelligenz eines Organismus. Zur Beantwortung der Frage, ob eine Tierart intelligent ist, muss geklärt sein, in welchem ökologischen und sozialen Zusammenhang Intelligenz auftritt.

Allgemein gilt: Je höher eine Tiergruppe systematisch steht, desto ausgeprägter sind ihre Lernfähigkeiten. Ein Menschenaffe kann eine komplexe Aufgabe anscheinend erfolgreicher lösen als ein Grasfrosch. Bei den Interpretationen zur Lernfähigkeit einer Tierart kann nicht genug darauf hingewiesen werden, dass der Experimentator den Erfolg definiert. Aus evolutionsbiologischer Perspektive macht es keinen Sinn, dass ein Tier eine Aufgabe lösen kann, die für sein Überleben nicht von Bedeutung ist. Jede rezente Art ist mit ihren kognitiven Fähigkeiten so gut an ihre Umwelt angepasst, wie es zum Überleben notwendig ist.

Ein in den 90er-Jahren entwickeltes Modell zu kognitiven Fähigkeiten propagiert acht Stufen fundamentaler Prozesse. Die einfachste Stufe ist beispielsweise eine simple Gewöhnung. Stufe 2 beinhaltet bereits das Erlernen eines Signals, was der klassischen Konditionierung nach Pawlow entspricht. Dabei handelt es sich um einen Lernvorgang, bei dem ein Zusammenhang hergestellt wird zwischen einem konditionierten Reiz, der vor der Konditionierung keine Reaktion auslöste, und einem unkonditionierten Reiz, der immer eine Reaktion auslöst. Nach wiederholter, zeitlich gekoppelter Präsentation beider Reize führt schliesslich der konditionierte Reiz allein zur Reaktion. Stufe 3 beinhaltet das Stimulus-Antwort-Lernen, was einer einfachen operanten Konditionierung entspricht. Hier handelt es sich um einen Lernvorgang, bei dem nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum eine Assoziation zwischen einer bestimmten Reizsituation und einer Verhaltensreaktion hergestellt wird. Operante Konditionierung ist ein Synonym für instrumentelles Lernen. Die acht Stufen im erwähnten Modell sind hierarchisiert, was bedeutet, dass das Erreichen der tieferen Stufe Voraussetzung für die nächstfolgende ist. Die kognitiven Fähigkeiten eines Tiers werden in diesem Modell dadurch bestimmt, wie viele der acht fundamentalen Prozesse identifiziert werden können. Obwohl die Prozesse

hierarchisiert sind, wird das Tier je nach Bedarf alle möglichen Prozesse sowohl seriell als auch parallel einsetzen.

Neurobiologen und Verhaltenswissenschaftler untersuchen die kognitiven Fähigkeiten, welche die Prozesse der höchsten vier Stufen voraussetzen, nur selten. Man kann aber davon ausgehen, dass alle Vertebraten und somit auch die Knorpelfische die ersten fünf Stufen erreichen. Stufe 5 bedeutet paralleles Erlernen verschiedener Stufe-3-Einheiten.

Bereits in den 60er-Jahren wurden Lernexperimente mit Haien durchgeführt. In einem Experiment lernten junge Atlantische Ammenhaie, ein bestimmtes Zielobjekt zu finden und zu berühren. Anschliessend bekamen sie zur Belohnung Futter. Das “richtige”, d.h. futtergebende Zielobjekt war entweder mit einer Lampe beleuchtet, oder es war bei Berührung an einen Glockenton gekoppelt. Diese Art des Lernens entspricht der operanten Konditionierung. In einem ähnlichen Experiment lernten Schwarzspitzen-Riffhaie und Graue Riffhaie, Zielobjekte verschiedener Formen und Farben visuell zu unterscheiden. Alle Experimente wurden mit juvenilen Haien durchgeführt.

Gruppenbildung

Viele Knorpelfischarten bilden zeitlebens oder während bestimmter Abschnitte ihres Lebenszyklus Gruppen oder Schulen. Diverse Rochenarten lassen sich in grossen Verbänden beobachten, ebenso zahlreiche Haiarten wie Hammerhaie, Hundshaie oder Graue Riffhaie.

Die Frage nach der genauen Funktion eines Aggregationverhaltens bleibt für die Knorpelfische in den meisten Fällen unbeantwortet. Fortpflanzung, Nahrungssuche, Schutz vor Räubern oder hydrodynamische Aspekte könnten die Ursachen sein. Diese und weitere Aspekte sind für die Bildung von Schulen bei fischartigen Lebewesen von Interesse. Es existieren diverse Studien zu diesem Thema, allerdings wurden die meisten zu Knochenfischen gemacht. Für Haie und Rochen gibt es nur wenig Beobachtungs- und Untersuchungsmaterial, das sich mit der Funktion von Schulen befasst.

Ein Beispiel sind die Bogenstirn-Hammerhaie. Diese Art kann an bestimmten Plätzen wie der *Sea of Cortez* tagsüber in grossen, gemischtgeschlechtlichen Gruppen beobachtet werden. Häufig handelt es sich bei diesen Plätzen um Unterwasserberge, die bis nahe an die Oberfläche reichen und von den Hammerhaien während des Tages umkreist werden. Hunderte von Individuen – meist weibliche Tiere – bilden dabei polarisierte Schulen, die in ihrer Struktur jenen von Knochenfischen ähnlich sind. Nähere Untersuchungen dieser Hammerhaischulen haben aber auch Unterschiede hervorgebracht. Die einzelnen Hammerhaie scheinen innerhalb der Schulen keine bevorzugte räumliche Distanz zu ihren nächsten Nachbarn einzunehmen. Die interindividuellen Abstände sind grösser als bei Schulen von Knochenfischarten. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal: Die Mitglieder von Knochenfischschulen sind in der Regel ähnlich gross, während die Hammerhaie einer Schule bezüglich ihrer Grösse variieren.

In Bogenstirn-Hammerhaischulen sind unter einzelnen Mitgliedern häufig aggressive Verhaltensweisen zu beobachten. Diese werden als *Hit* oder *Cork-screw* bezeichnet. *Hit* ist, wenn ein Bogenstirn-Hammerhai von oben hinten auf einen Artgenossen zuschwimmt und ihn mit der Unterseite des Kiefers vor oder hinter der ersten Rückenflosse berührt. *Cork-screw* wird das schnelle, aufwärts gerichtete Schwimmen genannt, bei dem sich der Hai beinahe 360º um seine longitudinale Achse dreht. Diese aggressiven Verhaltensweisen richten sich gegen kleinere Individuen, die so an den Rand der Gruppe gedrängt werden. Die weiblichen Hammerhaie versuchen möglichst im Zentrum der Schule zu sein. Als Reaktion auf *Hit* und *Cork-screw* zeigen die kleineren Individuen *Acceleration* (= schnelles Schwimmen mit Kopfschütteln) und *Head-shake* (= schnelles seitliches Bewegen des Kopfes, häufig mit starken Antriebsbewegungen der Schwanzflosse verbunden). Anders als die weiblichen Tiere versuchen die Männchen nur selten, in die Schule hineinzuschwimmen. Falls sie dies tun, zeigen sie meistens eine Verhaltensweise, die als *Torso-thrust* bezeichnet wird (= schnelles Schwimmen und Biegen des Körpers seitlich nach oben, wobei die ventrale Seite des Hais gut sichtbar wird).

Wahrscheinlich suchen die einzelnen Bogenstirn-Hammerhaie in der Schule weder Schutz vor Räubern, noch steht die Gruppenbildung im Zusammenhang mit der Nahrungssuche. Dass sie Schulen bilden, bietet ihnen vielmehr die Möglichkeit zur sozialen Interaktion während der Ruhephase in ihrem

täglichen Zyklus. In der Nacht lösen sich die Schulen auf, und die einzelnen Mitglieder gehen individuell auf Nahrungssuche, bevor sie am nächsten Morgen mit ihren Artgenossen wieder eine Schule bilden. Mit einiger Wahrscheinlichkeit steht auch die Fortpflanzung im Zusammenhang mit dem sozialen Aspekt der Bildung von Schulen.

Eine weitere Art, von der bekannt ist, dass sie in grossen Gruppen leben kann, sind die Mützenhaie. Dieser kleine Hai wurde in der Vergangenheit immer wieder als Studienobjekt für genetische Untersuchungen und Verhaltensstudien gewählt. Bereits in den 70er-Jahren wurde für Mützenhaie ein Ethogramm zusammengestellt – bestehend aus 18 Bewegungs- und Verhaltensmustern. Auf diese Weise konnte ein erster Einblick in das Sozialverhalten dieser Art gewonnen werden. Bei einer Gruppe von Mützenhaien wurde eine klare soziale Organisation gefunden, die auf einer grössenabhängigen Dominanzhierarchie basierte. Obwohl die Hierarchie nicht geschlechtsbedingt war, waren die grossen männlichen Tiere die dominantesten.

Je nachdem, ab welcher Mitgliederzahl man von einer Gruppe spricht, kann auch das Paarungsverhalten von Haien und Rochen als Gruppenbildung bezeichnet werden. Da Knorpelfische eine innere Befruchtung zeigen, braucht es für eine Paarung mindestens zwei Individuen. Das Paarungsverhalten freilebender Arten konnte nur selten beobachtet werden. Es existieren nur ganz wenige Publikationen zu diesem Thema. Zufällige Beobachtungen von Fischern, Bootsbesatzungen oder Tauchern sind häufig die einzigen Quellen, auf die Forscher zurückgreifen können. Eine etwas ergiebigere Methode, um das Paarungsverhalten einer in ihrem natürlichen Lebensraum schwer beobachtbaren Art zu verstehen, ist es, nach externen Anzeichen für die erfolgte Paarung zu suchen. Dies können Bisswunden bei Weibchen im Bereich der Brustflossen sein oder geschwollene Siphonsäcke beim Männchen. Mit Hilfe dieser visuell wahrnehmbaren Merkmale kann auf eine Paarungsaktivität des Hais geschlossen werden.

(Abbildungen: Economakis & Lobel 1998; Harvey-Clark et al. 1999; Klimley & Nelson 1981; Klimley 1985; Whitney et al. 2004; Wilson 2004)

Lebensgemeinschaften

Das räumliche und zeitliche Zusammenleben von Arten bezeichnet man als Lebensgemeinschaft. Struktur, Funktion und die Organisation von Lebensgemeinschaften sind zentrale Punkte der Ökologie. Bekannte Beispiele von Lebensgemeinschaften aus dem marinen Tierreich sind Seeanemonen und Anemonenfische beziehungsweise Grundeln und Garnelen. Lebensgemeinschaften können weiter in Symbiose und Mutualismus unterteilt werden. Bei engem Zusammenleben zweier Arten spricht man – ausser bei Parasiten – von einer Symbiose. Es ist dies eine enge körperliche, zumeist lebensnotwendige Beziehung zwischen verschiedenen Arten. Mutualismus ist eine Form der Assoziation, bei der die beteiligten Arten wechselseitig voneinander profitieren. Mutualisten brauchen aber nicht zwingenderweise auch Symbionten zu sein.

Ein klassisches Beispiel hierzu sind die Putzerfische und ihre Kunden. Der Putzerfisch ernährt sich von Ektoparasiten, Bakterien und nekrotischem Gewebe von der Körperoberfläche des Kunden. Viele Putzerfischarten besitzen Territorien mit Putzerstationen, die von den Kunden besucht werden.

Was die Lebensgemeinschaften von Knorpelfischen betrifft, so ist der Datenbestand einmal mehr eher dürftig. Ein Beispiel einer solchen Lebensgemeinschaft, diejenige von Haien und Saugfischen, wurde bereits im Kapitel “Agonistisches Verhalten” beschrieben. Haie interagieren auch aktiv mit Putzerfischen, ähnlich wie die Knochenfische. So wurde beispielsweise bei Bullen-, Sandbank- und Atlantischen Zitronenhaien in Gefangenschaft beobachtet, wie sie sich von einem Putzerfisch (*Labroides dimidiatus*) Ektoparasiten von der Haut entfernen liessen. Hoch interessant war in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung, dass die Bullenhaie Verhaltensweisen zeigten, die von Knochenfischen beim Anschwimmen der Putzerstationen bekannt sind. Wenn ein Putzerfisch dem Hai entgegenschwamm, verlangsamte dieser seine Schwimmgeschwindigkeit und positionierte sich schräg im Wasser. Mit dieser Körperhaltung signalisieren Knochenfische bekanntlich den Putzerfischen, mit dem Reinigen zu beginnen. Das Aufsuchen einer Putzerstation und das anschliessende Posieren des

Hais konnte auch bei Karibischen Riffhaien in ihrem natürlichen Lebensraum beobachtet werden. Die involvierte Putzerfischart war ein Goby der Art *Elacantinus randalli*. Wenige Zentimeter vor der Putzerstation legten sich die Haie seitlich oder flach in den Sand und liessen sich vom Goby putzen.

(Abbildungen: Sazima & Moura 2000)

Perspektiven der Verhaltensforschung bei Haien

Behavioural drive hypothesis

Die Anzahl Arten innerhalb der verschiedenen Tiertaxa variiert stark. Bei den Haien ist die Ordnung Carcharhiniformes mit mindestens 207 Arten die grösste, wohingegen die Pristiophoriformes und Hexanchiformes mit nur etwa fünf Arten die kleinsten sind. Diese ungleiche Verteilung und insbesondere die grosse Anzahl carcharhinider Haie ergibt für Evolutionsbiologen eine interessante Fragestellung: Wie kommt es zu einer so starken quantitativen Streuung innerhalb der verschiedenen Tiertaxa, und ist diese zufällig?

In den 80er-Jahren erklärten Biologen die Radiation der Passeriformes – einer zahlenmässig äusserst erfolgreichen Gruppe innerhalb der Klasse der Vögel – mit deren relativ grossem Gehirnvolumen, hoher Lernfähigkeit und einer grundsätzlich breiten Verhaltensplastizität. Letztere ermöglicht es einem Tier, mit veränderten Umweltbedingungen umzugehen und sich ihnen anzupassen. Die Ansicht von Evolutionsbiologen, dass Verhaltensplastizität ein wichtiger evolutiver Antrieb sei, wurde mit der sogenannten *Behavioural drive hypothesis* formuliert. Diese besagt, dass die Entwicklung und die Weitergabe neuer Verhaltensweisen einzelner Individuen zu höheren Evolutionsraten innerhalb der Population führen können. Der Grundgedanke dabei ist, dass Individuen, welche ein neues Verhalten zeigen, sich neuem selektivem Druck aussetzen, was wiederum zu höheren Mutationsraten führen und im neuen Kontext höhere Fitness bedeuten kann. Auf diese Weise trennen sich Mutanten vom Rest der Population, was zur Bildung einer neuen Art führen kann.

Eine weitere Möglichkeit, wie Verhaltensflexibilität die Artbildungsrate erhöhen kann, ist, wenn dadurch einzelne Individuen einer Art befähigt werden, neue Habitate zu erschliessen. Dies fördert die reproduktive Isolation zwischen Populationen.

Die *Behavioural drive hypothesis* kann getestet werden, indem man versucht, eine positive Korrelation zwischen Verhaltensflexibilität und Anzahl Arten innerhalb einer Gruppe zu zeigen. Nimmt man die relative Gehirngrösse und setzt voraus, dass ein grösseres Gehirn eine höhere Lernfähigkeit und eine grössere Verhaltensplastizität bedeutet, kann folgende Hypothese aufgestellt werden: Tiergruppen, deren Vertreter im Verhältnis zur Körpergrösse grössere Gehirne besitzen, sollten mehr Arten enthalten als solche Gruppen, deren Vertreter weniger lernfähig sind. In einem ersten Schritt müsste man also die relative Gehirngrösse und die für die spezifische Fragestellung wichtigen Hirnregionen möglichst vieler verschiedener Arten messen.

Einschränkend muss festgehalten werden, dass die Artenzahl nicht zu jedem Zeitpunkt ausschliesslich vom Artbildungsprozess abhängig ist, sondern immer das Resultat der Balance zwischen Artbildungs- und Aussterberate ist. Im Zusammenhang mit der beschriebenen Hypothese geht man vernünftigerweise davon aus, dass die Verhaltensflexibilität einen positiven Einfluss auf den Artenreichtum hat, umgekehrt aber auch einen negativen Effekt auf das Aussterberisiko. Arten mit grösserer Flexibilität sollten eine grössere Überlebenswahrscheinlichkeit haben, wenn sich ihre Umwelt ändert. Sie ändern ihr Verhalten, passen sich an die neue Umwelt an oder verlassen das sich verändernde Habitat und erschliessen sich neue Lebensräume.

Solche Hypothesen und Vorraussagen wurden in der Vergangenheit sowohl im Labor als auch an freilebenden Populationen von Vögeln und Primaten getestet. Für Knorpelfische gibt es noch keine derartigen Untersuchungen. Dabei wäre die Erforschung des Zusammenhangs zwischen Verhaltensflexibilität und Aussterberisiko in einer Zeit, in der viele Hai- und Rochenpopulationen durch die anthropogene Zerstörung ihrer Habitate bedroht sind, von grosser Wichtigkeit.

Spielverhalten bei Haien

Spielverhalten bringen wir eher mit Katzen, Hunden und anderen Säugetieren in Verbindung, weniger mit Tieren, die wir sehr selten sehen und deren Verhalten uns weitgehend ein Rätsel ist. Eine weit bedeutendere Rolle spielen Fragen wie: Was frisst eine bestimmte Art? Wo lebt sie? Für den Zoologen oder Verhaltensbiologen, der die Gesamtheit der verschiedenen Tierarten im Blickfeld hat und nach grundsätzlichen Verhaltensweisen bei ihnen sucht, ist die Frage nach dem Spielverhalten hingegen spannend.

Bei der Frage nach dem Spielverhalten von Tieren muss sich auch der Forscher davor in Acht nehmen, anthropozentrische Sichtweisen einfliessen zu lassen. Es gibt bei Tieren eine Vielzahl von Spielformen, und so ist auch die Definition weit gefasst: Spiel ist eine offensichtlich nicht zielgerichtete Aktivität ohne unmittelbaren adaptiven Wert. Arttypische Bewegungsabläufe werden eingesetzt, die bezüglich Intensität oder Repetition übertrieben oder gegenüber adulten Verhaltensweisen zeitlich anders geordnet sind. Es können auch Verhaltensweisen aus verschiedenen Kontexten miteinander vermischt werden. Eine solch breite Definition ermöglicht es Wissenschaftlern, eine nicht abschliessend erklärbare Verhaltensweise als Spiel zu definieren, ohne diese Deutung mit einem methodisch sauberen Experiment testen zu müssen.

Es wurde immer wieder die Vermutung geäussert, dass Weisse Haie ein Spielverhalten haben. Beobachtet man zum Beispiel, wie sie mit Hilfe eines Köders an das Boot herangelockt werden und wie sie anschliessend den Köder häufig ins Maul nehmen, ohne ihn zu fressen, und dabei den Kopf über der Wasseroberfläche wild hin und her schütteln, ist die Vermutung, dass hier ein Spielverhalten vorliegt, durchaus berechtigt. Im oben erwähnten Definitionsrahmen könnte es als Spielverhalten qualifiziert werden. Ohne fundierte Daten zu diesem Verhalten wäre ein solcher Schluss allerdings voreilig und wenig hilfreich. Wie könnte ein Experiment zum Spielverhalten von Weissen Haien aussehen?

Jungtiere der meisten Tierarten spielen in der Regel häufiger als adulte. Dieser Umstand kann damit erklärt werden, dass sie noch keine oder nur wenig Energie für den Nahrungserwerb und ihren eigenen Schutz aufwenden müssen. Eine solche Erklärung muss für Haie allerdings kritisch interpretiert werden, da diese weder in einem sozialen Umfeld aufwachsen noch durch die Eltern geschützt oder ernährt werden. Ein weiteres Kriterium für Spielverhalten könnte sein, wie viele Haie den Köder schliesslich fressen und wie viele eben nicht. Ist das beschriebene Verhalten hungermotiviert, wäre zu erwarten, dass einige der Haie den Köder fressen. Insbesondere dann, wenn dem Hai Beute offeriert wird, die in freier Natur zu seiner Nahrung gehört. Weiter wäre für eine abschliessende Beurteilung entscheidend zu wissen, ob noch andere Individuen in der Nähe sind. Objektspielverhalten wird bei vielen Tieren durch die Präsenz von Artgenossen stimuliert. Aber auch hier müsste vorgängig beschrieben sein, wie das Sozialverhalten von Weissen Haien aussieht. Weisse Haie gelten grundsätzlich als Einzelgänger, allerdings nicht während ihres gesamten Lebenszyklus.

Diese Denkanstösse, die im Kontext des Experiments berücksichtigt werden müssten, sollen zeigen, wie schwierig sich die wissenschaftliche Beantwortung einer anscheinend einfachen Frage gestalten kann. Der an diesem Themenkreis interessierte Forscher wird indes zuerst eine Haiart wählen, die sich für die Beantwortung der Frage am besten eignet. Denn wenn ein Spielverhalten bei Weissen Haien beobachtet werden kann, so ist zumindest nicht ausgeschlossen, dass es auch bei anderen Haiarten vorkommt. Dabei kann abgeschätzt werden, ob sich der Weisse Hai als Studienobjekt eignet oder ob es nicht einfacher zu erforschende Arten gibt.

Soziales Lernen und Sozialverhalten

Viele Tierarten verwenden intra- oder interspezifische Informationen von anderen Individuen, wenn sie Entscheidungen bezüglich Feindvermeidung, Auffinden von Futterplätzen oder Paarungspartnern treffen müssen. Lernen, das durch andere Individuen vermittelte Information beinhaltet, wird als soziales Lernen bezeichnet. Soziales Lernen setzt gut entwickelte kognitive Fähigkeiten voraus. Es ist aber nicht nur bei Vögeln und Säugetieren zu finden, sondern auch bei vielen Fischarten.

Ob Haie die Fähigkeit zu sozialem Lernen haben, ist nicht bekannt. Die wissenschaftliche Literatur zu diesem Thema bezieht sich bei Fischen ausschliesslich auf Knochenfische. Soziales Lernen findet man dem Namen nach bei Tieren, die ein Sozialverhalten zeigen. Da auch solitär lebende Tiere wenigstens während der Fortpflanzungszeit mit dem Geschlechtspartner zusammentreffen, sind zumindest zu diesem Zeitpunkt Verhaltenskontakte zwischen Artgenossen garantiert. Dies ist die Voraussetzung für ein Sozialverhalten. Die Kooperation zwischen Gruppenmitgliedern hochentwickelter sozialer Arten, zu denen die Haie nicht zählen, kann sogar zu altruistischen Verhaltensweisen führen. Altruistische Verhaltensweisen sind Handlungen, die für das Individuum selbst nachteilig sind, dem Sozialpartner dagegen zum Vorteil gereichen.

Die Frage nach dem Sozialverhalten bei Haien ist weitgehend unerforscht. Die soziale Interaktion in Haischulen, wie man sie bei Hammerhaien oder Hundshaien findet, wurde bereits erwähnt. Sozialverhalten findet man auch bei Atlantischen Ammenhaien im Süden Floridas: Deren Fortpflanzungsverhalten wird dort seit Jahren von Forschern beobachtet und untersucht. Im Normalfall wird ein weiblicher Atlantischer Ammenhai von einem zur Paarung bereiten Männchen in untiefem Wasser angeschwommen und mit dem Maul an der Brustflosse gepackt. In der Regel versucht das Weibchen der Paarung zu entkommen. Nur in ungefähr 8% der Fälle kommt es tatsächlich zu einer erfolgreichen Paarung. Anders sieht es aus, wenn mehr als nur ein Männchen involviert ist. Dabei durchkämmen bis zu einem Dutzend männliche Atlantische Ammenhaie in losem Verbund untiefes Wasser und suchen dort ein Weibchen. Ist es aufgespürt, beissen es die Männchen in die Brustflossen und versuchen es in tieferes Wasser zu treiben, wo eine Kopulation einfacher ist. Unter den Männchen kommt es zwangsweise zu einer Konkurrenzsituation. Jedes versucht, sich in die günstigste Position zu bringen und andere Männchen an der Kopulation zu hindern. Neuste Beobachtungen dieses Akts haben gezeigt, dass es in einigen Fällen aber auch ein nicht kompetitives Männchen in der Gruppe gibt. Dieses positioniert sich von Anfang an mit seinem Körper quer vor dem Kopf des Weibchens. Dieses sogenannte *Blocking behavior* erschwert es dem Weibchen, davonzuschwimmen. Zudem können sich die konkurrierenden Männchen so besser zum Weibchen hin positionieren. Erstaunlicherweise scheint das nicht kompetitive Männchen der Gruppe schon am Anfang der Sequenz bestimmt. Paarungsversuche von Atlantischen Ammenhaien, bei denen mehr als ein Männchen involviert ist, sind erfolgreicher als solche, bei denen nur ein einzelnes Männchen das Weibchen anschwimmt. In mehr als 20% dieser Fälle kommt es zu einer erfolgreichen Kopulation – sonst nur, wie oben erwähnt, in 8% der Fälle.

Diese und weitere Beobachtungen des Fortpflanzungsverhaltens Atlantischer Ammenhaie führen zur Frage, inwiefern es sich hier um ein Sozialverhalten oder sogar um Kooperation oder altruistisches Verhalten handelt. Leider liegen den Wissenschaftlern bislang nur wenige Verhaltensbeobachtungen vor. Diese zeigen aber, dass es durchaus möglich ist, auch bei Knorpelfischen Sozialverhalten in einigen seiner Variationen zu finden.

(Abbildungen: Pratt & Carrier 2001)

Kommunikation

Kommunikation ist ein grundlegender Prozess des Lebens. Jeder Organismus ist fürs Überleben darauf angewiesen, mit seiner Umwelt kommunizieren zu können. Ein Beispiel für Kommunikation aus der Pflanzenwelt ist der chemische Schutz vor Fressfeinden. Im Tierreich gibt es ein breites Spektrum verschiedenster Kommunikationsformen unterschiedlicher Komplexität. So erfolgt beispielsweise die Koordination arbeitsteilig erbrachter Leistungen sozialer Insekten über Kommunikation. Ameisen benutzen mittels Pheromonen den chemischen Informationskanal. Pheromone sind Ektohormone, die aus exokrinen Drüsen ans Aussenmedium abgegeben werden und dort als chemisches Signal für andere Individuen wirken. Andere soziale Insekten, zum Beispiel die Honigbienen, benutzen ein abstraktes Signalsystem zur Kommunikation. Dies ist die höchstentwickelte Kommunikationsform im Tierreich.

Eine Form der Kommunikation zwischen Organismen ist das Signalisieren. Dabei wird zwischen einem Sender- und einem Empfängerorganismus unterschieden sowie einem Trägermedium, welches das Signal transportiert. Die Kommunikationsmöglichkeit ist begrenzt durch die Distanz, über die ein Signal vom Empfänger wahrgenommen werden kann. Diese Distanz wird als "*active space*" eines Signals bezeichnet. Ebenso ist die Kommunikationsmöglichkeit abhängig vom "Hintergrundrauschen", das durch andere Signale verursacht wird, und auch vom spezifischen Habitat, in dem kommuniziert wird. Im biologischen Kontext werden Signale vom Senderorganismus so eingesetzt, dass das Verhalten des Empfängerorganismus beeinflusst wird und dadurch die Fitness des Senders erhöht wird. Gleichzeitig verwendet der Empfängerorganismus das gleiche Signal und versucht, seine eigene Fitness zu erhöhen. Umwelt und Biophysik haben einen signifikanten Einfluss darauf, wie das Signal ausgesendet, wie es via Luft, Wasser oder Substrat übermittelt und letztlich empfangen wird. Sinnvollerweise unterscheidet man zwischen Inhalt und Struktur eines Signals. Inhalt ist, was kommuniziert wird, oder die Information, auf deren Basis der Empfängerorganismus eine Entscheidung trifft. Information existiert nicht als solche, sie muss durch ein Trägermedium übertragen werden, das seinerseits vom Empfängerorganismus entdeckt werden muss, damit die Information daraus verarbeitet werden kann. Medien, die Informationen übertragen können, sind Licht, Geräusche, Substratvibrationen, Veränderung elektrischer Felder oder chemische Stoffe. Jedes dieser Medien hat eine spezifische Informationsstruktur, die vom Empfängerorganismus entschlüsselt werden muss.

Welche Kanäle Knorpelfische für die Kommunikation nutzen, ist grösstenteils unbekannt. Die Aussendung von Signalen ist durch ihre Physiologie und Morphologie limitiert. Soweit bekannt, sind Knorpelfische nicht in der Lage, Töne zu produzieren. Und im Gegensatz zu vielen Knochenfischen sind sie nicht in der Lage, ihre Körperfärbung schnell zu wechseln, um mit ihrer Umwelt effektiv zu interagieren.

Wahrscheinlich ist, dass Knorpelfische mehrere sensorische Kanäle für die Kommunikation nutzen: zum Beispiel die chemische Kommunikation mittels Pheromonen bei der Paarung. Ebenfalls sind Aspekte einer Körpersprache bekannt, wie sie für die grossen Hammerhaischulen beschrieben wurden. Von bestimmten Rochenarten ist gar bekannt, dass sie über elektrosensorische Mechanismen mit ihren Artgenossen kommunizieren.

Diesen Formen der innerartlichen Kommunikation stehen zwischenartliche gegenüber – zum Beispiel die Räuber-Beute-Kommunikation. Das bei Weissen Haien beobachtete *Repetitive Aerial Gaping* zum Beispiel dient der zwischenartlichen Kommunikation. Der Weisse Hai hält seinen Kopf leicht über der Wasseroberfläche, rollt in eine seitliche Position und öffnet und schliesst das Maul langsam und rhythmisch. Über die genaue Funktion und Bedeutung dieser Verhaltensweise wird immer noch diskutiert, verschiedene Erklärungsversuche stehen zur Auswahl. Eine davon ist die angesprochene Räuber-Beute-Kommunikation; in diesem Fall würde der Hai also versuchen, die sich an der Wasseroberfläche befindende Beute zu verwirren.

Dieses Beispiel illustriert einmal mehr, wie schwierig es ist, das Verhalten von freilebenden Knorpelfischen zu erforschen. Das *Repetitive Aerial Gaping* kann zwar regelmässig beobachtet werden, und es existieren zu seiner Funktion und Bedeutung diverse Hypothesen. Bislang konnte allerdings keine Hypothese in einem Experiment im Detail überprüft werden. Ein solches Experiment müsste sicherstellen, dass alle möglichen Einflussfaktoren kontrollierbar sind. Zum Beispiel: Was passiert unter der Wasseroberfläche? Sind andere Weisse Haie zugegen, und wenn ja: wie viele? Wahrscheinlich ist auch, dass dem *Repetitive Aerial Gaping* eine Rolle bei der innerartlichen Kommunikation zukommt. Und schliesslich gilt es zu bedenken, dass die Verhaltensweise durch Menschen und mit Hilfe von Futter ausgelöst wurde. Die tatsächliche Bedeutung im natürlichen Verhaltensrepertoire – also in Abwesenheit menschlicher Beobachter – bleibt demnach weiterhin unbekannt.

Verhaltensweisen als Bioindikatoren

Ein Bioindikator ist eine bestimmte Tier- oder Pflanzenart, die auf biotische und abiotische Einflüsse eine Reaktion zeigt. Der Wert eines Bioindikators ist umso grösser, je empfindlicher er auf äussere Einflüsse reagiert. Bioindikatoren haben den Vorteil, dass sie günstiger sind als chemische

Messverfahren, auf kleinste Schadstoffmengen empfindlich reagieren und Hinweise auf bislang unbekannte Giftstoffe geben können.

Tierische Verhaltensweisen können auf verschiedenen Ebenen der Analyse als Hinweis auf Funktionskomplexe oder ökologische Zusammenhänge dienen und so als Bioindikatoren genutzt werden. Ein Beispiel wären abnormale Verhaltensweisen von Tieren, die ihre Ursache in der chemischen Verschmutzung der Umwelt und des Organismus haben. Diverse chemische Substanzen in der Umwelt beeinträchtigen auf verschiedene Art und Weise eine Vielzahl von Organismen. Schadstoffe können sich in der Nahrungskette anreichern und weit entfernt von ihrem Ursprung die Endkonsumenten schädigen. Einige dieser chemischen Substanzen, die als "*endocrine-disrupting chemicals*" (EDCs) bezeichnet werden, interferieren mit Hormonen und anderen physiologischen Prozessen. Auf diese Weise können sie schädliche Effekte auf die Entwicklung eines Organismus haben. EDCs beeinflussen auch das Verhalten im Zusammenhang mit Fortpflanzung, Aktivität, Motivation, Kommunikation, Aggression, Dominanz, Sozialverhalten und kognitiven Fähigkeiten. Die schädlichen Effekte von EDCs sind häufig erst erkennbar, wenn sie unter den natürlichen ökologischen Bedingungen wie Sozialstress oder Infektionen gemessen werden.

Ökotoxikologen haben in der Vergangenheit eine Vielzahl von Tierarten auf die Identifizierung physiologischer und morphologischer Konsequenzen von EDCs hin untersucht. Die Forschung erfolgte meist über die Messung von Überlebens- und Entwicklungsraten oder über Aspekte der Reproduktion, Anatomie und Physiologie. Erst in jüngerer Zeit werden vermehrt auch Verhaltensweisen als Indikatoren für die Kontaminierung der Umwelt und ihrer Organismen genutzt. Verhaltensweisen sind geeignete Bioindikatoren für endokrine Störungen; denn das Verhalten ist die physische Manifestation der gesamten physiologischen Antwort auf die Umwelt. Im Vergleich mit physiologischen und morphologischen Bioindikatoren haben Verhaltensweisen zudem den Vorteil, dass sie technisch besser gemessen werden können.

Auch das Verhalten von Knorpelfischen kann grundsätzlich einen Hinweis auf die chemische Verschmutzung der Umwelt geben. Ihre Stellung in der Nahrungskette könnte sie theoretisch sogar zu Modellorganismen machen, um den Grad der marinen Verschmutzung festzustellen. Allerdings ist es vorerst noch unrealistisch, die Verhaltensweisen der Knorpelfische als Bioindikatoren zu nutzen; und es gibt in der wissenschaftlichen Literatur keine Hinweise darauf, dass dies bereits geschehen ist. Um zu beurteilen, ob eine beobachtete Verhaltensweise abnormal ist, muss zuerst das "normale" Verhalten des Organismus erforscht werden. Für einige Hai- und Rochenarten sind gewisse Aspekte des Verhaltens beschrieben und analysiert. Dies trifft allerdings erst auf einen sehr kleinen Teil ihres gesamten Verhaltensrepertoires zu – ohne dass dabei deren Vielfalt als Gruppe berücksichtigt wurde.

Bedrohung der Knorpelfische

Knorpelfischpopulationen sind weltweit immer mehr von menschlichen Aktivitäten tangiert. Das Resultat davon ist, dass diverse Populationen in ihrem Überleben gefährdet, wenn nicht gar vom Aussterben bedroht sind. Faktoren, die dafür verantwortlich sind, können folgendermassen zusammengefasst werden:

- Vertreter der Klasse Chondrichthyes zeigen *Life history*-Charakteristiken, die sie besonders anfällig machen für Überfischung und verhindern, dass sich bedrohte Populationen rasch erholen können.
- Die direkt und indirekt auf Haie ausgerichtete Fischerei wächst seit Mitte der 80er-Jahre immer schneller. Dieser Fischereizweig ist grösstenteils unreguliert, und er profitiert davon, dass nur wenige internationale Regeln für die Fischerei und den Handel mit Knorpelfischprodukten existieren.
- Haie und Rochen werden in enormem Ausmass als sogenannter *By-catch* gefangen.
- Ufernahe Habitate mit ihren wichtigen *Nursery grounds* für Haie werden durch Ansiedlungen, Entwicklungsprojekte, Aquafarmen, Überfischung und Verschmutzung immer mehr zerstört.

Arterhaltung und Fischerei

Eine Studie, welche die alarmierende Situation verschiedener Haipopulationen durch die Überfischung aufzeigt, wurde im Januar 2003 in der renommierten Wissenschaftszeitschrift *Science* veröffentlicht und hat für grosses Aufsehen gesorgt. Die Studie dokumentierte für verschiedene Haiarten im Nordwestatlantik einen dramatischen Populationsrückgang. Die Forscher werteten zwischen 1986 und 2000 mit Hilfe mathematischer Modellrechnungen die Logbücher der U.S. Langleinenflotte aus, die auf Schwert- und Thunfische spezialisiert ist. Die Berechnungen ergaben, dass mit Ausnahme der Makohaie (v.a. *Isurus oxyrinchus*) die Populationsdichten aller im angegebenen Zeitraum untersuchten Haiarten um weit mehr als 50% zurückgegangen sind. Die Anzahl der Hammerhaie (v.a. *Sphyrna lewini*) im Nordwestatlantik nahm um schätzungsweise 89% ab, diejenige von Fuchshaien (*Alopias vulpinus* und *A. superciliosus*) um 80%, von Weissen Haien um 79%, von Ozeanischen Weissspitzenhaien um 70%, von Tigerhaien um 65%, von Blauhaien um 60% – und die Gruppe der küstennah lebenden Haie um 61%. Die Studie zeigte in dramatischer Weise, dass sowohl küstennahe wie auch ozeanische Haiarten im Nordwestatlantik stark bedroht sind und dringend eines nachhaltigen Schutzes bedürfen. Der für diese Populationen im erwähnten geografischen Raum berechnete Rückgang kann als globales Phänomen betrachtet werden, da in allen Weltmeeren intensiv industriell gefischt wird.

Ökonomische Aspekte des Haifangs

Da die Produkte der Hai- und Rochenfischerei keine grossen Gewinne einbrachten, hatte die Knorpelfischfischerei immer schon einen niedrigeren Stellenwert als die Knochenfischfischerei. Deshalb wurde auch lange Zeit kaum in die Erforschung und ins Management von Knorpelfischen investiert. Meist gingen Knorpelfische als Beifang in die Netze oder an die Haken anderer Fischereien – und zwar in enormen Mengen. In den wenigen Fällen, wo Fischereien sich gezielt auf hochwertige Haiarten spezialisierten, fielen die Bestände zusammen, bevor überhaupt wirksame Managementmassnahmen eingeführt werden konnten.

In einigen armen Ländern, zum Beispiel in Indien, Mexiko, Sri Lanka oder in verschiedenen Ländern Afrikas ist Hai- und Rochenfleisch eine wichtige, manchmal sogar die einzige Nahrungsquelle für hochwertige Proteine. Die küstennah lebenden Gesellschaften dieser Länder fangen Haie, trocknen ihr Fleisch an der Sonne oder salzen es ein, damit es haltbar bleibt. Die moderne, industrielle Fischerei, die die starke Dezimierung vieler Haibestände in den letzten Jahren zu verantworten hat, stellt diese Gesellschaften vor gravierende Probleme. Die Populationen, die von lokalen Kommunen genutzt wurden, werden also von ausländischen Grossfischern oft stark reduziert. Solche Verstösse sind auf

lokaler und nationaler Ebene schlecht dokumentiert, da nur wenige Entwicklungsländer ihre Fischgründe aktiv kontrollieren.

Bei den Haifischereien existiert kaum ein zuverlässiges Management, und von der Fischerei unabhängige Forschung wird kaum betrieben. Problematisch und wenig effektiv ist es, wenn die Managementmodelle der traditionellen Fischerei (Knochenfische und Wirbellose) auch auf Haie angewandt werden. Denn deren Reproduktionspotenzial ist ungleich tiefer. Zudem besteht ein grosser Mangel an biologischen Daten, und es fehlt oft der politische Wille, wirksame Managementpläne einzuführen.

Haifischereien

Die Fischerei in all ihren Facetten stellt eines der grössten ökologischen Probleme unserer Zeit dar. Die *Food and Agriculture Organization* (FAO) der Vereinten Nationen schätzt, dass drei Viertel aller Bestände an essbaren Meerestieren am oder bereits über ihrem Maximum (der Wildbestände) befischt werden. Die Triebkraft hinter diesem Raubbau ist primär der steigende Bedarf an tierischem Protein. Die Knorpelfische sind von dieser Entwicklung mit betroffen. Als in den 30er-Jahren der Bedarf an Leberöl und des darin enthaltenen Vitamin A zunahm, setzte die Überfischung einzelner Haibestände bereits ein. Erst als man das Vitamin künstlich herstellen konnte, nahm die Befischung wieder ab, was viele Populationen vor dem Zusammenbruch rettete. In der Folge waren die Bestände – abgesehen von Beifängen – relativ sicher vor Überfischung. Heute werden Haie wegen ihres Fleischs, ihrer Flossen, des Knorpels, des Öls sowie wegen der Zähne und Kiefer gefangen. Entsprechend zeigten in den letzten 30 Jahren viele Populationen Anzeichen von Überfischung. Einzelne Bestände sind lokal ganz zusammengebrochen. Dieses Phänomen wird mit "*Boom and Bust*"-Fischereien in Zusammenhang gebracht; damit gemeint sind anfänglich grosse Fangmengen mit anschliessend raschem Zusammenbruch der Populationen. Erstes Beispiel: 1938 begann die Fischerei auf den Hundshai zu expandieren (ausgelöst durch die Nachfrage nach Vitamin A) und erreichte 1940 das Maximum; bereits 1942 kollabierte die Fangmenge und erreichte 1944 einen Tiefpunkt. Zweites Beispiel: 1770 setzte die Harpunenfischerei auf Riesenhaie an der Westküste Irlands ein und dauerte fort bis 1830, als die Art nur noch selten gefangen wurde; in der Folge erholten sich die Bestände allmählich, bis 1940 die Fischerei wieder aufgenommen wurde; bereits Ende der 50er-Jahre waren die Bestände wieder auf einem Tiefpunkt.

Neben der Fischerei, welche die grösste Bedrohung für die Knorpelfische darstellt, sterben auch zahlreiche Individuen in Netzen, die vor den Küsten Südafrikas und Australiens zum Schutz der Badenden aufgespannt werden. Ungefähr 2500 bis 3000 Haie verfangen sich jährlich darin und ersticken.

Kommerzielle Haifänge machen nach Schätzungen 1% der weltweiten Fischfänge aus. Wissenschaftliche Studien gehen davon aus, dass 1991 weltweit rund 1'350'000 t Hai gelandet wurden (inklusive Sportfischerei und unabsichtliche Fänge). Wahrscheinlich aber landete mindestens die doppelte Menge an Haien und Rochen in den Netzen der industriellen Fischerei. Die meisten Länder führen nämlich keine Statistik zur Fischerei von Knorpelfischen. Die Problematik wird zusätzlich durch das sogenannte *Finning* verschärft. Dabei werden lebenden Haien die Flossen abgeschnitten und die Körper zurück ins Meer geworfen, wo sie elendiglich zugrunde gehen. Auch solche Tiere erscheinen in keiner Statistik. Von allen Haiprodukten haben die Flossen den weitaus grössten kommerziellen Wert, und die Nachfrage nach Haiflossen ist in den letzten 15 Jahren dramatisch gestiegen. Die Entwicklung einer breiten Mittelschicht in China, die auf 250 Millionen Menschen geschätzt wird, führt zu einem steilen Anstieg der Konsumenten von Haiflossen. Zudem ist in weiten Teilen Asiens eine besorgniserregende Tendenz zur Verbilligung der Haiflossenprodukte zu erkennen. In Singapur beispielsweise werden für weniger als 10 US$ Haiflossenbuffets nach dem sogenannten *All-You-Can-Eat*-Prinzip angeboten. Die Inflation des Produkts Haiflosse schreitet voran – mittlerweile gibt es in Japan bereits Katzenfutter aus Haiflossen auf dem Markt.

Diverse westliche Länder haben die grausame Methode des *Finning* in ihren Gewässern untersagt: 1994 wurde das Flossenabschneiden in Kanada verboten, 1998 in Brasilien und im Jahr 2000 in den USA. Die Umsetzung und Kontrolle der Einschränkung ist allerdings schwierig, oft mangelhaft.

By-catch

Die meisten Haie aber werden nicht direkt befischt, sondern sterben als Beifang. Die Problematik des *By-catch* lässt sich am folgenden Beispiel veranschaulichen: Viele Fischereien, die kommerziellen Thunfischfang betreiben, fangen heute unbeabsichtigt mehr Haie als die begehrten Thunfische. Auch hierzu führen die wenigsten Staaten eine Statistik, und die wenigen vorhandenen Daten sind oft verfälscht. Eine zuverlässige Schätzung von 1990 beispielsweise besagte, dass die Japaner um Tasmanien pro Jahr 34'000 Blauhaie fingen, die gefinnt und wieder ins Meer geworfen wurden. Japanische Logbücher wiesen für die Periode von 1979-1988 allerdings nur eine Beifangmenge von insgesamt 3'421 Haien und anderen Fischen aus.

Menge und Art des Beifangs sowie der Druck, der durch die Befischung auf die einzelnen Populationen ausgeübt wird, variieren je nach Fangtechnik und Fischereigebiet stark. Beifangdaten aus dem Mittelmeer lassen zum Beispiel vermuten, dass sich küstennah lebende scyliorhine Haie mittels verkürzter Generationszeiten und höherer Populationszuwachsraten teilweise dem Druck durch die Fischerei angepasst haben. Tiefwasserarten wie der Schwarzmaul-Katzenhai (*Galeus melastomus*) scheinen demgegenüber durch die Fischerei wesentlich stärker bedroht zu sein.

Das direkte und indirekte Befischen von Haibeständen in einem Ausmass, wie es heute geschieht, wird zwangsläufig zum Aussterben verschiedener Arten führen. Knorpelfische pflanzen sich nicht schnell genug fort, um Verluste, die durch die Fischerei entstehen, zu kompensieren. Die derzeitige Plünderung der Meere muss gestoppt werden. Bestehende marine Bewirtschaftungsmassnahmen müssen neu überdacht werden. Viele Haiarten bewegen sich über verschiedene nationale Grenzen und Hoheitsgewässer hinweg. Entsprechend müssen internationale Abkommen verabschiedet werden, die sicherstellen, dass Schutzmassnahmen, die im einen Staat erlassen wurden, auch in anderen Ländern berücksichtigt werden. Eine internationale Übereinkunft muss angestrebt werden, um Knorpelfische während allen Phasen ihres Lebens zu schützen.

(Abbildungen: Baum et al. 2003; Myers & Worm 2003; Pauly et al. 2005; Ward & Myers 2005)

Knorpelfischprodukte

In den letzten Jahren ist der Bedarf an Knorpelfischprodukten stark angestiegen. Neben den Flossen werden viele Teile des Hais kommerziell genutzt. Hai- und Rochenfleisch wird weltweit gegessen. Das Fleisch vieler Arten ist jedoch im Vergleich zu demjenigen von Knochenfischen von minderwertiger Qualität, da es viel Harnstoff enthält. Nach dem Tod eines Hais wird der Harnstoff zu Ammoniak abgebaut. Das Fleisch erhält dadurch einen intensiven Geschmack und kann in hohen Mengen toxisch sein. Die Harnstoffkonzentrationen variieren bei den verschiedenen Knorpelfischarten. Von den untersuchten Arten hat der Gewöhnliche Dornhai die geringste und haben Hammerhaie (Sphyrnidae) die höchste Harnstoffkonzentration im Blut.

Haifleisch

Quantitativ ist Fleisch das meistgehandelte Haiprodukt und wird heute vorwiegend auf den europäischen Markt exportiert. Weil es als minderwertig gilt, verkauft man Haifleisch in der westlichen Welt oft unter anderen Namen: *Rock Salmon* in England, *Saumonette* in Frankreich und Schillerlocken oder Seeaal in Deutschland. Haifleisch erfreut sich bei Konsumenten der westlichen Welt aber zunehmender Beliebtheit. In Asien und Südamerika dagegen wird das Fleisch verschiedenster Haiarten seit langem gegessen. Knorpelfischfleisch wird zum Teil auch zu Tierfutter und Düngemittel verarbeitet.
Haifleisch ist häufig mit Quecksilber und anderen toxischen Substanzen kontaminiert. Als Räuber, die an den Spitzen der marinen Nahrungsketten stehen, akkumulieren Haie mit der Aufnahme von kontaminierter Beute im Laufe der Zeit potenziell toxische Stoffe.

Ein tragischer Vergiftungsfall nach dem Konsum von Haifleisch ereignete sich 1993 auf Madagaskar. Hunderte von Menschen, die vorgängig das Fleisch eines einzigen Hais gegessen hatten, mussten hospitalisiert werden. Vermutlich handelte es sich um einen carcharhiniden Hai. Gegen 100 Personen starben an den Vergiftungsfolgen. Eine im Jahr 1994 publizierte Untersuchung zeigte, dass die klinischen Symptome auf Ciguatera schliessen liessen – eine Fischvergiftungskrankheit, ausgelöst durch benthische Dinoflagellaten der Art *Gambierdiscus toxicus*. Die von diesen Kleinstlebewesen produzierten Toxine reichern sich in der Nahrungskette an, indem herbivore Fische die mit Flagellaten besiedelten Makroalgen fressen und sie selbst dann wiederum zur Beute von karnivoren Tieren werden. Fischen, die diese Algen fressen, ist die Vergiftung selber nicht anzumerken. Grund für die Vergiftung Ciguatera ist das Toxin Ciguatoxin – ein Nervengift, das die präsynaptische Erregbarkeit beeinflusst. Synapsen sind die "Verbindungen" der Nerven untereinander sowie der Nerven mit den Muskeln. Wie häufig Ciguatera im Zusammenhang mit dem Konsum von Haifleisch auftritt, ist unklar.

Eine wenig später publizierte Studie kam dann allerdings zum Schluss, dass es sich im Vergiftungsfall auf Madagaskar nicht um Ciguatera gehandelt hat. Die Suche nach der verursachenden Substanz ergab, dass ein vorläufig als Carchatoxin-A und -B bezeichnetes fettlösliches Toxin für die Vergiftung verantwortlich gewesen war.

Leberöle, Haut und Zähne

Das Öl aus der Leber von Haien ist reich an Vitamin A. Seit es synthetisch und damit billiger hergestellt werden kann, ist die Nachfrage nach Leberöl gesunken. Anders ist es mit Squalen. Diese Substanz ist ebenfalls im Leberöl verschiedener Haiarten enthalten und wird heute noch verwendet: in der Kosmetik- und Nahrungsmittelindustrie, als Schmiermittel oder für medizinische Zwecke.

Haihaut wird zum Teil bis heute als Schleifmittel und zur Dekoration verschiedener Kultgegenstände verwendet. Im Vordergrund stehen vor allem die Gerbung von Haihaut und die Weiterverarbeitung zu Leder, in einigen Ländern ist sie aber auch Bestandteil der Nahrung.

Haizähne spielen als Zeremonienobjekte in verschiedenen Kulturen eine wichtige Rolle: Die Maoris Neuseelands zum Beispiel stellen aus Haizähnen Waffen und Schmuck her, die Inuit Alaskas machen Messer aus ihnen. Heute werden Haizähne oft als Souvenirs für Touristen verkauft.

Diverse Haiprodukte werden auch in der Tierfutter- und Fischmehlindustrie verwertet oder dienen als Köder in der Fischerei. Und nicht zuletzt werden Knorpelfische zu Ausstellungszwecken in Aquarien gefangen.

Flossen

Ein vielbeachtetes Haiprodukt sind die Flossen. Spätestens seit der Song-Dynastie (960-1279 n. Chr.) sind Haiflossen als eine Delikatesse in der chinesischen Küche überliefert. Das ursprünglich südchinesische Gericht wird heute in ganz Asien gegessen. Erst in neuerer Zeit steigt die Nachfrage nach Haiflossensuppe auch in anderen Teilen der Welt. Für die Suppe werden nur die randständigen Kollagenfasern (Ceratotrichia), die sogenannten “Nadeln”, verwendet. Kollagene sind Proteine der extrazellulären Matrix.

Haiflossensuppe wurde einst fast ausschliesslich von der oberen Gesellschaftsschicht konsumiert. Die Verarbeitung von Haiflossen erfolgt in mehreren Schritten, und es gibt verschiedene Methoden dafür. Gemäss den Aussagen von Haiflossenhändlern in Hongkong eignen sich die Flossen von ungefähr 40 Haiarten für den Konsum. Die verschiedenen Flossen des Hais sind von unterschiedlichem Wert. Am wertvollsten sind die 1. Rückenflosse, die Brustflossen und der untere Lobus der Schwanzflosse. Die restlichen Flossen gelten als minderwertig. Im oberen Lobus der Schwanzflosse findet man beispielsweise keine Kollagenfasern; damit wird dieser Flossenabschnitt für die Zubereitung der Haiflossensuppe wertlos.

Haiflossen zählen zu den lukrativsten Essprodukten weltweit. Eine getrocknete Schwanzflosse mit einer Länge von 25 cm kostete im Jahr 1998 in Hongkong durchschnittlich 415 US$. Je nach Grösse kostet eine Schale Haiflossensuppe zwischen 10 und 100 US$. Obwohl die Qualität der Flosse wegen

des Kollagens für die Zubereitung der Suppe wichtig ist, trägt sie nur wenig zum Geschmack der Suppe bei.

Eine Konsequenz der prosperierenden chinesischen Mittelklasse ist, dass die Nachfrage nach Haiflossen stetig steigt. Hongkong, der Hauptumschlagplatz für Haiflossenprodukte, steigerte seine Importmenge zwischen 1985 und 1998 um über 214%. Eine deutliche Zunahme verzeichnen auch andere Teile Asiens.

Es bleibt zu befürchten, dass die Nachfrage nach Haiflossen trotz verstärkten Anstrengungen westlicher Industrieländer gegen das *Finning* in den asiatischen Ländern weiter zunehmen wird. Einen möglichen Ausweg aus dieser Situation könnten bioökonomische Modelle weisen: Befragungen der asiatischen Endkonsumenten haben gezeigt, dass grössere Flossen bevorzugt werden. Die Flossengrösse korreliert mit dem Körperwachstum des Tiers und dem Erreichen der Geschlechtsreife. Wie bei vielen Produkten bedrohter Tierarten führt die grosse Nachfrage dazu, dass auf immer jüngere Altersklassen zugegriffen wird, auch auf solche, die ihre Fortpflanzungsfähigkeit noch nicht erreicht haben. Das gefangene Tier konnte sich folglich noch nie fortpflanzen und ist somit für die Gesamtpopulation wertlos. Könnten auf politischer Ebene Mindestgrössen für gefangene Haie durchgesetzt werden, wäre das sowohl für die Knorpelfischpopulationen als auch für den Konsumenten ein Vorteil. Solche Modelle, die sowohl biologische als auch ökonomische Parameter in Relation zueinander stellen, zeigen, dass globale Probleme wie die Fischerei nie monokausal sind und entsprechend nach neuen Denk- und Lösungsansätzen gesucht werden muss.

Knorpelfischprodukte in der medizinischen Forschung

Haie haben ein äusserst effektives Immunsystem. Dieser Aspekt ihrer Biologie hat dazu geführt, dass sich Humanmediziner seit langem für Haisubstanzen interessieren. Knorpelgewebe wird in der Medizin zur Behandlung von Verbrennungen, Arthritis, Rheumatismus oder Krebs und zur Herstellung künstlicher Haut verwendet.

Der grösste Forschungsaufwand mit Haiknorpel wird für die Krebsbekämpfung betrieben. Das Interesse konzentriert sich dabei auf die Angiogenese. Damit wird der fundamentale Prozess der Neubildung von Blutgefässen bezeichnet, die beim Tumorwachstum von zentraler Bedeutung sind. Die natürliche Angiogenese ist für viele biologische Prozesse, zum Beispiel die Entwicklung, Fortpflanzung oder Wundheilung, essenziell und stark reguliert. Eine unregulierte Gefässneubildung dagegen ist bei vielen Krankheiten wie Arthritis, Diabetes oder Krebs zu beobachten. Erforschung und Kontrolle der unregulierten Gefässneubildung könnten neue Möglichkeiten eröffnen, um bösartige Tumore zu bekämpfen.

Ein weiteres Haiprodukt ist Knorpel. Es ist eine natürliche Quelle für Substanzen mit stark antiangiogenetischer Aktivität, was angesichts der Tatsache, dass dem Knorpel Blutgefässe fehlen, einleuchtet. Das Skelett der Knorpelfische besteht aus Knorpel, was sie zu einem bevorzugten Studienobjekt und Knorpellieferanten macht. In klinischen Studien konnte sowohl bei Tieren als auch beim Menschen nachgewiesen werden, dass Knorpelsubstanzen auf das Tumorwachstum einen hemmenden Effekt haben. Die einzelnen chemischen Komponenten wurden identifiziert. Es gibt allerdings eine ebenso grosse Anzahl von Studien, in denen ein gegenteiliger Effekt nachgewiesen werden konnte. Zudem ist unklar, inwieweit verschiedene Therapieformen, zum Beispiel Chemotherapie und der Einsatz von Knorpelsubstanzen, kombiniert werden müssten. Auch sind die exakten biochemischen Mechanismen der antiangiogenetischen und tumorhemmenden Wirkung von Knorpelsubstanzen nicht erforscht.

Weitere Haiprodukte, beispielsweise die Ovarien, das Gehirn oder der Magen, werden für pharmazeutische Zwecke gebraucht. Die Verwendung von Knorpelfischbestandteilen im Gesundheitsbereich ist vor allem in der traditionellen chinesischen Medizin verankert. Erste Überlieferungen dafür stammen aus der Tang-Dynastie (618-907 n. Chr.).

Neben der Krebsforschung gibt es andere Beispiele, wie mit Haisubstanzen in der medizinischen Forschung gearbeitet wird. In den 90er-Jahren wurde beispielsweise ein neues Antibiotikum getestet, das einem Hai-Steroid namens Squalamin nachempfunden wurde. Squalamin schützt Haie vor

bakteriellen Attacken. Das Antibiotikum erkennt Bakterien an der elektrischen Ladung der Aussenseite ihrer Membranen und zerstört sie. Den Bakterien wird zudem erschwert, Resistenzen zu entwickeln.

Zerstörung der ufernahen Habitate

Auch wenn der Überfischung Einhalt geboten wird, um den Haipopulationen Zeit zur Erholung zu geben, werden Bestimmungen und Beschränkungen alleine nicht den nötigen Effekt haben. Eine weitere, ebenso gravierende Bedrohung wie die Fischerei ist für Haie die Zerstörung der Uferzonen. Alle Knorpelfische sind für Wachstum, Reproduktion und Überleben abhängig von funktionierenden Ökosystemen. Die Habitatsansprüche variieren von Art zu Art, und sie sind je nach Altersstadium unterschiedlich. Aufgrund ihrer K-Strategie sind Haie unfähig, sich an schnell ändernde Umweltbedingungen anzupassen. Im Gegenteil: Sie benötigen stabile Umweltbedingungen, um ihr Überleben zu sichern.

Haie und Rochen nutzen küstennahe Gebiete als sogenannte Kinderstuben. Teilweise sind sie auch während ihres gesamten Lebenszyklus abhängig von Uferregionen, Frischwasserhabitaten und Brackwassergebieten. Gerade diese Gebiete sind es aber, die seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts dem zunehmenden Druck von direkter und indirekter Fischerei sowie von Zersiedlung und Zerstörung ausgesetzt sind.

Diverse Haiarten nutzen küstennahe Gebiete saisonal als Geburtsplätze für ihre Jungtiere, meist im Frühling und im Sommer. Neugeborene Haie bleiben dank gutem Nahrungsangebot und dem Schutz vor Räubern häufig mehrere Monate in diesen *Nursery grounds*. Nicht bekannt sind die Geburtsplätze pelagischer Haie.

Küstennahe Habitate werden immer schneller durch Menschen zerstört. Die menschlichen Aktivitäten bedrohen dabei natürliche Lebensräume durch Entwicklungsprojekte, Fischerei, chemische Verschmutzung, Flusskorrekturen oder durch Verschmutzung mit Plastik und anderen Abfällen. In den USA ist die Wachstumsrate in küstennahen Gebieten viermal grösser als die nationale Wachstumsrate der Population. Die Zerstörung küstennaher Habitate ist direkt proportional zur menschlichen Populationsdichte. Mitte der 70er-Jahre war bereits mehr als die Hälfte aller Mangrovenbestände und Salzmarschen in den USA zerstört. Der Staat Kalifornien besitzt nur noch 10% seiner ursprünglichen Feuchtgebiete. *Chesapeake Bay* an der Ostküste – eines der grössten Estuarinsysteme und ein bekannter und wichtiger Geburtsplatz für viele Hai- und Rochenarten – hat zwischen 1950 und 1980 90% seiner ursprünglichen Grasbewachsung verloren, eine Folge von überdurchschnittlichem Algenwachstum und Verschmutzung. Ähnliche Entwicklungen sind in den meisten Ländern zu beobachten.

Als räuberische Organismen mit einer hohen Lebensdauer sind Haie im Vergleich zu anderen Gruppen mariner Lebensformen sehr anfällig auf die Bioakkumulation von Schadstoffen. Tatsächlich finden sich beispielsweise bei australischen Haien so hohe Schadstoffwerte, dass einige Fischereien maximale Fanggrössen für den menschlichen Konsum bestimmt haben. In West- und Südaustralien ist der Verkauf von über 18 kg schweren Haien verboten.

Aussterberisiko

Gemäss wissenschaftlichen Studien gibt es keine Knochen- oder Knorpelfischart, die durch Befischung vollständig ausgerottet wurde. Regionale Bestände einzelner Arten wurden dagegen mehrmals ganz oder teilweise zerstört. Wenn sich der Populationstrend des Westatlantischen Glattrochens (*Raja laevis*), einer der akutesten bedrohten Arten, weiter so negativ entwickelt, wird das erste Beispiel für das Aussterben einer marinen Fischart dokumentierte Realität. Wegen ihrer Lebenszykluscharakteristik sind gerade Knorpelfische extrem anfällig auf Überfischung, die zum Untergang ganzer Populationen führen kann. Besonders gefährdet sind Arten, die sehr begrenzte Verbreitungsgebiete oder kleine Populationsgrössen haben, und solche, die von Geburtsplätzen oder spezifischen Habitaten abhängig sind. Beispielsweise müssen alle Sägefische (*Pristis* sp.) als vom Aussterben bedroht eingestuft werden, da sie begrenzte Süsswasserhabitate, Estuarine und seichte Küstengewässer bewohnen, die

durch menschliche Aktivitäten besonders bedroht sind. Erschwerend kommt hinzu, dass sie in allen Altersstadien häufig als *By-catch* verenden.

Kommerzielles vs. ökologisches Aussterben

Unter Fachleuten gibt es eine intensive Debatte über das Gefährdungspotenzial kommerzieller Fischereien, Knochen- wie auch Knorpelfische durch Überfischung zum Aussterben zu bringen. Beispielsweise wird differenziert, dass eine Art zuerst kommerziell und erst dann biologisch ausgestorben ist. Deshalb nehme der Druck durch die Fischerei von selbst ab und die Art könne sich wieder erholen. Diese Haltung muss kritisch hinterfragt werden, vor allem dann, wenn das Fischereiprodukt einen hohen Wert hat. Bei Haien ist dies der Fall: Für Fischereien lohnt es sich, auch mit grossem Zeit- und Personalaufwand kleine Bestände zu befischen. Gegen dieses Argument spricht auch der Umstand, dass Haie von Sportfischern und Trophäenjägern begehrt sind. Hier wirken ökonomische Aspekte also nicht kontrollierend. In diesem Kontext muss unbedingt auch zwischen direkter und indirekter Befischung unterschieden werden. Denn gerade bei Haien stellt das Problem des Beifangs eine grosse Herausforderung dar. Thunfisch- und Schwertfischfischereien fangen häufig mehr Haie als die eigentlichen Zielarten. Diese Haie werden in der Regel weder industriell genutzt noch registriert. Auch hier kann von einer Kontrolle durch ökonomische Faktoren keine Rede sein.

Die biologische Verwundbarkeit der meisten Knorpelfische lässt darauf schliessen, dass eine Ausrottung durch Befischung möglich ist. Das Risiko für direkt befischte Arten ist abhängig von den Marktkräften und dem ökonomischen Wert der Tiere. Dies gilt nicht für Haie, die als Beifang verenden. Hier ist das Risiko abhängig vom gesamten Fischereieffort, und es nimmt sogar noch zu, wenn die Art ein begrenztes Verbreitungsgebiet oder andere spezialisierte ökologische Ansprüche hat. Das kommerzielle Aussterben ist ein Prozess, der lange vor dem Verschwinden der Art nachteilige und irreversible ökologische Effekte haben kann. Fällt die Populationsdichte einer Art auf ein zu tiefes Niveau, kann sie ihre Rolle als Prädator oder Beute im Ökosystem nicht mehr wahrnehmen. Dieses Szenario wird auch als “ökologisches Aussterben” bezeichnet. Es ist zu befürchten, dass die Ausrottung einzelner Haiarten auf die Nahrungsketten mariner Lebensgesellschaften über einen grösseren Zeitraum hinweg katastrophale Effekte haben wird.

Vermutungen und Spekulationen gibt es viele. Das Phänomen angeschwemmter Riesenkalmare an der amerikanischen Westküste wird zum Beispiel in Zusammenhang mit dem Rückgang von Haipopulationen gebracht. Tausende von Humboldt-Kalmaren (*Dosidicus gigas*), die eine Grösse von bis zu drei Metern erreichen können, wurden in den vergangenen Jahren immer wieder an der Westküste der USA angeschwemmt. Ursprünglich waren diese Tiere in den Gewässern vor Chile und Peru beheimatet. Seit den 70er-Jahren ziehen sie aber immer häufiger nordwärts bis vor die Küsten Oregons und Alaskas. Unerklärlich bleibt auch, warum die Kalmare, die sich normalerweise im offenen Meer aufhalten, plötzlich massenhaft Kurs auf die seichten, ihnen zum Verhängnis werdenden Ufern nehmen. Ozeanographen schliessen nicht aus, dass sich die Riesenkalmare aufgrund der Dezimierung der Haie – ihrer natürlichen Feinde – nun über viel weitere Distanzen fortbewegen können als früher.

Artabhängige Bedrohung

Nicht alle Knorpelfischarten, die der Wissenschaft heute bekannt sind, sind gleich stark bedroht. Tiefseeformen oder kleinere Arten, die nicht direkt befischt werden und deren Lebensräume relativ unberührt sind, stehen nicht unmittelbar vor dem Aussterben. Allerdings nimmt auch auf diese Arten der Druck durch allgemeine Umweltverschmutzung, intensivere Fischerei und Habitatszerstörung zu. Gerade die Tiefsee wird immer intensiver mit modernster Technologie befischt.

Anders sieht die Situation für viele Grosshaiarten aus. In den letzten Jahren wurden wissenschaftliche Studien dazu in einflussreichen Fachmagazinen publiziert. Eine Untersuchung beispielsweise ergab, dass die Bestände von Tigerhaien, Hammerhaien oder Weissen Haien im Nordatlantik gegenüber den Beständen vor 15 Jahren um bis zu 89% abgenommen haben. Ein anderes Beispiel sind die Ozeanischen Weissspitzenhaie im Golf von Mexiko, deren Bestände in den letzten 50 Jahren um 99% zurückgegangen sind. Aufgrund historischer Daten werden mit Hilfe von

mathematischen Modellen Trends in der Populationsentwicklung bestimmt. Auch wenn absolute Zahlen stets mit Vorsicht bewertet werden müssen, ist der Trend hier eindeutig: Viele Grosshaiarten stehen kurz vor dem Aussterben.

Für die Entwicklung nachhaltiger Artenschutzkonzepte ist es von zentraler Bedeutung, zu verstehen, warum bestimmte Arten vom Aussterben bedroht sind und andere nicht. Neuere Studien auf diesem Gebiet zeigen, dass das Aussterberisiko einer Art sowohl von intrinsischen biologischen als auch von externen anthropogenen Faktoren abhängt. Wieder wurde mit mathematischen Modellrechnungen versucht, den relativen Anteil der beiden Faktoren am Aussterberisiko zu berechnen. Bei Säugetieren der Ordnung Carnivora hat sich gezeigt, dass das Aussterberisiko stärker durch die Biologie beeinflusst wurde als beispielsweise durch die menschliche Populationsdichte in einem bestimmten Gebiet. Die Biologie der Art aber bestimmt letztlich, wie gut sie mit den meist anthropogenen Faktoren, durch die sie in ihrer Existenz bedroht wird, umgehen kann. Die grösste Bedrohung für gefährdete Arten sind die Zunahme der menschlichen Population und die damit einhergehenden Lebensraumzerstörungen, die Jagd in all ihren Formen sowie der Import neuer Arten und Krankheiten in ihr Ökosystem. Diese Faktoren bedrohen vor allem jene Arten, die grossflächige oder abgeschlossene Lebensräume besiedeln, ein geringes Populationswachstum haben oder nur ein sehr enges Nahrungsangebot nutzen. Obwohl eine Untersuchung zur Quantifizierung der anthropogenen Bedrohung und des damit verbundenen Aussterberisikos für Knorpelfische bislang fehlt, ist es evident, dass die angesprochenen Zusammenhänge für diese Tiergruppe ihre Gültigkeit haben.

Internationale Schutzbemühungen

Der zunehmende internationale Handel mit Haiprodukten hat in den frühen 90er-Jahren zum Bewusstsein geführt, dass viele Arten unter starkem Druck der Fischerei stehen und nicht nachhaltig bewirtschaftet werden. Diese Problematik wurde 1994 an der 9. CITES-Konferenz (*Convention on International Trade in Endangered Species*) diskutiert, und es wurde einer Resolution zugestimmt. Darin wurde festgehalten, dass spezifische Management- und Schutzbemühungen für Haie auf multilateraler und regionaler Ebene fehlen. Die Resolution legte fest, dass für die nächste Konferenz eine Übersicht über die vorhandenen Daten zu biologischen Merkmalen sowie Handelsdaten und ein Diskussionspapier vorzubereiten seien. CITES kontrolliert den internationalen Handel mit über 25'000 Pflanzen- und 5000 Tierarten. Die am stärksten bedrohten Arten erscheinen dabei im Appendix I, was bedeutet, dass der kommerzielle internationale Handel mit solchen Arten untersagt ist. Der Appendix II listet Arten auf, die zum aktuellen Zeitpunkt zwar nicht vom Aussterben bedroht sind, es aber werden könnten, wenn der Handel nicht kontrolliert wird. Für die Aufnahme einer Art in den Appendix I oder II braucht es eine Zweidrittelmehrheit der CITES-Staaten. In den Appendix III können einzelne Länder bestimmte Arten unilateral aufnehmen, wenn sie diese schützen und andere Länder bei der Regulierung des entsprechenden internationalen Handels um Hilfe bitten wollen.

Nach diesen ersten Bemühungen, das Problem der Bedrohung vieler Knorpelfischbestände international zu debattieren und verbindliche Schutzbemühungen zu implementieren, kam es zu zahlreichen Folgekonferenzen verschiedener nationaler und internationaler Fischerei- und Umweltorganisationen. Dabei wurden wichtige Beschlüsse für verschiedene Knorpelfischarten gefasst.

1997 wurden an der 10. CITES-Konferenz zahlreiche Beschlüsse gefasst, aus denen in der Folge der *International Plan of Action for Sharks* (IPOA-Sharks) resultierte. Bis heute haben allerdings erst wenige Staaten damit begonnen, die geforderten nationalen Aktionspläne unter der Schirmherrschaft des IPOA-Sharks auszuarbeiten und zu implementieren. Im Jahr 2000 wurde der Riesenhai von Grossbritannien auf den CITES-Appendix III gesetzt. Ein Jahr später wurde der Weisse Hai von Australien auf den Appendix III gesetzt. Erst im Jahr 2002 gelang es, zwei Haiarten – den Riesenhai und den Walhai – auf den CITES-Appendix II zu setzen, obwohl verschiedene Staaten, darunter China, dagegen waren. Im Jahr 2004 wurde schliesslich auch der Weisse Hai auf den Appendix II gesetzt.

Was kann der Einzelne zum Schutz der Haie beitragen?

Immer mehr Menschen sind sich den Bedrohungen bewusst, denen die Knorpelfischpopulationen ausgesetzt sind. Dabei stellt sich für viele die Frage, wie sich ein persönlicher Beitrag zum Schutz der Haie gestalten könnte:

- Unterstützen Sie finanziell Organisationen, welche es sich zur Aufgabe gemacht haben, Haie und Rochen sowie deren Lebensräume zu schützen. Erzählen Sie Freunden und Bekannten von Ihrem Engagement und versuchen Sie, diese von der Notwendigkeit einer solchen Unterstützung zu überzeugen.
  Es gibt mittlerweile ein breites Spektrum an Umweltschutzorganisationen, die versuchen, Haie und ihre Verwandten auf verschiedenen Stufen zu schützen. Achten Sie darauf, dass die Organisationen Ihrer Wahl einen möglichst holistischen Ansatz verfolgen, d.h., sich für den Schutz des Ökosystems Meer in all seinen Facetten einsetzen. Der Kampf für eine einzige Haiart wie beispielsweise den Weissen Hai ist zwar löblich und aus artenschützerischer wie auch kommunikationsstrategischer Sicht durchaus sinnvoll. Dem Ziel der Erhaltung und des Schutzes von Knorpelfischen als Gruppe dient es aber wenig. Die Lebensräume mit all den darin lebenden Organismen müssen als Ganzes geschützt werden. Nur so kann das langfristige Überleben der betroffenen Tiergruppen gesichert werden.
- Unterstützen Sie Organisationen, welche die wissenschaftliche Erforschung der Knorpelfische vorantreiben. Nur durch ein fundiertes Wissen über die grundlegenden biologischen Prozesse und ökologischen Zusammenhänge kann Verständnis geweckt werden – auch auf politischer Ebene. Das ist die Voraussetzung für einen effektiven Schutz.
- Verzichten Sie möglichst auf den Konsum von Meeresfrüchten. Dazu zählen in erster Linie die verschiedenen Formen von Krustentieren wie *Shrimps*, *Prawns* und Crevetten. Der Wildfang und die zunehmende industrielle Produktion dieser proteinreichen Nahrung ist eine der schädlichsten Praktiken der Fischereiindustrie. Schleppnetze, mit denen Krustentiere vom Meeresboden abgefangen werden, zerstören ufernahe und zunehmend auch Tiefseehabitate. Neben der mechanischen Zerstörung der Habitate werden auch die ökologischen Gleichgewichte auf lange Zeit hinaus stark beeinträchtigt. Ein ebenso akutes Problem stellen industrielle Zuchten dar, die vor allem in Mangrovengebieten errichtet werden. Für die Produktion von Krustentieren werden in den tropischen Gebieten jährlich grosse Mangrovengebiete gerodet und zerstört. Zudem werden in Aquafarmen hohe Dosen an Antibiotika und Nahrungszusätzen eingesetzt, die in die Nahrungskette gelangen. Hormone und andere chemische Stoffe können zu unnatürlichen Veränderungen wie Unfruchtbarkeit bei Fischen führen. Diese Beeinträchtigungen und Veränderungen des Lebensraums haben direkte und indirekte Auswirkungen auf Haie und Rochen. Ökologisch intakte ufernahe Lebensräume und Riffe sind nicht nur für das Überleben der Knorpelfischpopulationen von grundlegender Bedeutung, sondern auch für viele andere marine Organismen. Diese wiederum sind die Nahrungsgrundlage für Haie und Rochen.
- Verzichten Sie auch auf den häufigen Konsum von Meerfischen. Die Hochsee- und Küstenfischerei stellt für Knorpelfische eine grosse Bedrohung dar. Mit dem Konsum von Thunfisch, Dorsch, Schwertfisch und anderen Knochenfischprodukten leisten Sie der Ausrottung der Knorpelfische Vorschub.
  In den letzten Jahrzehnten ist Fisch als proteinreiche und gesunde Nahrung vor allem in der industrialisierten westlichen Welt immer beliebter geworden. Diverse Fleischskandale haben in der Vergangenheit zudem auch in Ländern ohne Meerzugang zu einem verstärkten Interesse für Fischprodukte geführt. Die Folge davon war ein dramatischer Rückgang und teilweise sogar der Zusammenbruch verschiedenster Knochen- und Knorpelfischbestände.
  Achten Sie beim Kauf von Fisch auf Labels wie beispielsweise MSC (*Marine Stuartship Council*), die Mindeststandards für die Zucht und den Fang der Fische festlegen. Kaufen Sie möglichst lokale Fischprodukte, in Mitteleuropa also vor allem Süsswasserfische aus der Region. Damit leisten Sie zusätzlich einen Beitrag zur Energiebilanz. Denn Fische, die am einen Ende der Welt

gefangen und am anderen verkauft werden, belasten die Umwelt infolge des Transports sowie des Energieaufwands für die Kühlung der Produkte zusätzlich. Diese Umweltbelastung wirkt sich wiederum negativ – beispielsweise als Klimaerwärmung – auf den Lebensraum Meer aus.

Mensch-Hai-Interaktionen

Menschen nehmen Knorpelfische – insbesondere Haie – als Räuber wahr, was sie tatsächlich auch sind. Menschen sind sich in der Regel auch der potenziellen Gefahr bewusst, die von jedem Raubtier ausgeht. Die Kenntnis biologischer Fakten und das Verständnis für Haie sind jedoch bei den meisten Menschen weniger vorhanden. Das Resultat kann eine Dämonisierung der Haie sein. Es scheint fast so, als diene der Hai dem Menschen als Projektionsfläche für seine Ängste. Angst ist in allen seinen graduierten Abstufungen ein natürliches Gefühl. Tieren, die die kognitiven Fähigkeiten zur Empfindung von Angst besitzen, hat dies in ihrer Evolution Vorteile gebracht.

Für die Medien ist es ein leichtes Spiel, diese Urängste zu wecken und zu instrumentalisieren. Der Film *Jaws* (Der Weisse Hai) ist dafür ein charakteristisches Beispiel. Obwohl jeder Zuschauer weiss, dass das, was er sieht, nicht der Realität entspricht, hat dieser Film und die Darstellung des Hais unser Bild nachhaltig geprägt. Im Anschluss an die Veröffentlichung von *Jaws* im Jahr 1974 konnte eine zunehmende Angst, eine eigentliche Phobie vor Haien beobachtet werden. Es gibt Fallstudien von Medizinern, die solche Phobien bei Betroffenen diagnostiziert und Therapieformen dazu entwickelt haben. Die Angst eines jungen Studenten vor Haien konnte beispielsweise mit systematischer Desensibilisierung erfolgreich therapiert werden. Diese Methode der Psychologie arbeitet mit *in situ*-Exponierung und Vorstellungsübungen zur bedrohlichen Situation.

Solche Therapiemethoden können im Falle einer tatsächlichen Phobie angebracht sein, vor allem wenn der Patient sich aus irgendwelchen Gründen häufig nahe am oder im Lebensraum der Haie aufhält. Meist reichen aber auch “weichere” Methoden. Das Vermitteln von Wissen kann zur Bewältigung von Ängsten hilfreich sein. Das Tier sollte dabei so realitätsnah wie möglich dargestellt werden. Auch wenn von Haien statistisch gesehen keine Gefahr für den Menschen ausgeht, vermag dies häufig nicht zu beruhigen. Bei Phobien nützen Zahlen und Fakten wenig, Angst ist irrational.

Knorpelfische als Freizeitressource

Knorpelfische, im Speziellen Haie, erhalten als Freizeitressource eine zunehmende Bedeutung. Diese Entwicklung läuft parallel zur wachsenden Bedrohung vieler Knorpelfischpopulationen, insbesondere durch die Fischerei und die Zerstörung der Lebensräume. Die drei wichtigsten Nutzungstypen in der Freizeitindustrie sind das Tauchen mit Haien, die Sportfischerei und die Ausstellung von Knorpelfischen in Aquarien. Dabei gibt es aus Sicht des Tiers Vor- und Nachteile.

Haitauchen

Für Veranstalter gehört das Haitauchen mittlerweile zu den lukrativsten Einnahmequellen. Es ist insofern nachvollziehbar, dass an diversen Orten in den vergangenen Jahren versucht wurde, Haitauchgänge zu organisieren. Um Tauchern Haie mit einer hohen Sichtungswahrscheinlichkeit in grosser Anzahl vorzuführen, wird in vielen Fällen Futter eingesetzt. Die Praxis des Haifütterns ist nach wie vor stark umstritten und reicht von kategorischer Ablehnung bis hin zu bedingungsloser Bejahung. Die Effekte, die das Füttern auf die Haie hat, sind wenig bekannt. Sicher aber ist, dass ökologische und verhaltensbedingte Konsequenzen daraus resultieren. Diese zu quantifizieren, ist jedoch schwierig. Das Fehlen solcher Daten hat an einigen Orten dazu geführt, dass die Haifütterung für touristische Zwecke vorerst verboten wurde.

Einer der wichtigen positiven Aspekte des Haitauchens ist, dass Menschen Haie beobachten können und dabei ein mehr oder weniger realitätsnahes Bild des Tiers erhalten. Haie in ihrem natürlichen Lebensraum zu beobachten, kann allenfalls vorhandene Ängste abbauen helfen und als Schutzinstrument genutzt werden. Der kommerzielle Wert eines lebendigen Hais wurde von der Tauch- und Tourismusindustrie früh erkannt. Hier kann der Hai – ökonomisch gesprochen – nachhaltiger genutzt werden als beim einmaligen Fangen und Verarbeiten durch die Fischerei. Dieses wie gesagt starke ökonomische Argument wurde zur Realisierung von Meeresschutzgebieten häufig vorgebracht. Haitaucher können auch als Informationsträger für die Sache der Haie eine wichtige Rolle spielen. Häufig sind es Sporttaucher, die sich für den Schutz der Knorpelfische einsetzen und zum Beispiel

Übertretungen in ausgewiesenen Meeresschutzgebieten beobachten und rapportieren. Sporttaucher machen unter Anleitung von Wissenschaftlern auch immer wieder wichtige Beobachtungen zur Ökologie und zum Verhalten der Knorpelfische.

Der zunehmende Haitourismus in all seinen Variationen hat aber auch negative Folgen für die Populationen. Diese reichen von der – schwer quantifizierbaren – Umweltbelastung der meist über weite Strecken erfolgten Anreise mit Boot oder Flugzeug bis hin zur – offensichtlicheren – mechanischen Beeinträchtigung des Lebensraums oder zu Verhaltensänderungen. Menschen, die sich zum Beispiel in Riff- oder Küstengebieten aufhalten, stören die Lebensgemeinschaften, da gerade küstennahe und seichte Gebiete von Knorpelfischen als Paarungsplätze, Gebärorte oder auch Jagdreviere genutzt werden. Das Paarungsverhalten von Atlantischen Ammenhaien zum Beispiel wird von Menschen, die durchs Wasser waten, schnorcheln, tauchen oder Boot fahren, nachhaltig gestört. Andere Irritationen des "Alltagslebens" sind wahrscheinlich. Eine Massnahme gegen menschliche Störungen ist eigentlich nur die vollständige Absperrung von Habitaten, die als kritisch eingestuft werden.

Freizeitfischerei

Kritisch zu hinterfragen ist auch die Freizeitfischerei. Gemäss der allgemeinen Meinung haben Sportfischer nur einen geringen Einfluss auf die marinen Fischbestände. Für die Knochenfische konnte allerdings gezeigt werden, dass besonders gefährdete Arten mehrheitlich an den Angeln von Sportfischern enden. Den rund 10 Millionen Anglern an den Küstengewässern Amerikas fallen jährlich zwei bis fünf Prozent des gesamten amerikanischen Fischfangs zum Opfer. Betrachtet man nur die Populationen gefährdeter Arten, beispielsweise den Roten Schnapper (*Lutjanus campechanus*), steigt der Anteil dagegen je nach Ort auf weit über 20 Prozent.

Haie sind für viele Sportfischer eine faszinierende Herausforderung. Vor allem in Nordamerika hat das Fischen von Haien eine lange Tradition. An eigens organisierten Turnieren werden verschiedene Arten gefangen. Heute ist man davon abgekommen, die Tiere zu töten. Die Fischer werden zur Praxis des *Catch-and-release* aufgefordert. Dabei wird dem Hai eine Markierung angeheftet, die beim erneuten Fang des entsprechenden Individuums wissenschaftlich auswertbare Daten liefert. Viele der freigelassenen Tiere sterben allerdings während der folgenden Tage infolge Stress oder weil sie vom Fang- und Markierungsvorgang geschwächt sind und so leichtere Beute für andere Raubfische werden.

Knorpelfische in Aquarien

In den vergangenen Jahren hat eine eigentliche Revolution in der Aquariumstechnologie stattgefunden. Der Gebrauch neuer Materialien und Technologien hat es erlaubt, grosse Ausstellungsbecken für die Öffentlichkeit zu bauen, in denen vermehrt auch grosse Knorpelfischarten zu beobachten sind.

Das Halten von Knorpelfischen in Gefangenschaft ist wie das Füttern von Haien stark umstritten. Allerdings kann auch das Präsentieren spektakulärer Haiarten in Aquarien – wie das Haitauchen – positive Effekte für den Erhalt dieser Tiergruppe haben. Wichtig dabei ist, dass die Betreiber der Aquarien neben dem Einhalten tierschützerischer Bestimmungen eine aktive Informationspolitik betreiben und die Besucher auf die Bedrohung der Knorpelfische aufmerksam machen. Häufig setzen grosse Aquarien einen Teil der Einnahmen für Forschungszwecke ein oder beteiligen sich am Schutz der Lebensräume der entsprechenden Tierarten. Aber auch das Fangen von wenigen Individuen für Ausstellungszwecke kann auf kleine oder ohnehin schon bedrohte Knorpelfischpopulationen einen negativen Einfluss haben.

Unfälle mit Haien

Vor der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts waren Haiunfälle wegen ihrer Seltenheit kein öffentliches Thema. Aus wissenschaftlicher Sicht galten Haie bis in die 30er-Jahre hinein für Menschen ohne blutende Wunden nicht als Gefahr. Ausgelöst durch Unfälle mit Haien während des 2. Weltkriegs, initiierte die U.S. Navy ein Programm zur Entwicklung eines Haiabwehrmittels. Obwohl diese

Forschungsbemühungen erfolglos blieben, markierten sie den Beginn vieler Experimente, die zu einem besseren Verständnis der Biologie der Haie beitrugen.

Haiunfälle und die Fragen, wodurch sie ausgelöst beziehungsweise verhindert werden, werden höchst emotional diskutiert. Dabei geht es meist mehr um den Menschen und seine Ängste als um das Tier. Edward Wilson, einer der berühmtesten Biologen unserer Zeit, hat das menschliche Verhältnis zum Raubtier treffend beschrieben: *"We are not afraid of predators, we're transfixed by them, prone to weave stories and fables and chatter endlessly about them, because fascination creates preparedness, and preparedness, survival. In a deeply tribal way, we love our monsters…"*

Eine wissenschaftlich fundierte Analyse zu den Ursachen von Haiunfällen kann beim gegenwärtigen Wissensstand nicht gemacht werden, da es keine Möglichkeiten gibt, die Hypothesen zu testen. Was bleibt, ist die Möglichkeit, beschreibende Statistik mit Haiunfällen zu betreiben. In welchen Erdteilen kommen wie viele Haiunfälle vor? Zu welchen Tages- oder Nachtzeiten erfolgen sie mehrheitlich, und welche Arten sind involviert? Welche äusseren Variablen wie Wetter oder Strömungen können nachträglich durch Befragung von Augenzeugen oder Opfern ermittelt werden? Es liegt auf der Hand, dass solche Zahlenspielereien vor allem für die Medien ihren Reiz haben und mit grösster Vorsicht interpretiert werden müssen. Für eine fundierte Statistik ist das Zahlenmaterial zu gering, Experimente mit Kontrollgruppen fehlen.

Zahlenspielerei

Haiunfälle sind extrem selten. Jeder kennt die Vergleiche: Es ist x-mal wahrscheinlicher, von einem Blitz getroffen, von einer Schlange gebissen, ja selbst von einem Hausschwein zu Tode gedrückt zu werden, als Opfer eines Hais zu werden. Ganz zu schweigen von den Risiken, die täglich auf unseren Strassen viele Menschen das Leben kosten.

Statistiken sind omnipräsent. Die mathematischen Aspekte sind nicht allzu schwer zu verstehen, können aber je nach Betrachtungsebene und Aussage verwirrend sein. Ein Beispiel: Es ist wahrscheinlicher, in Florida von einem Bullenhai gebissen zu werden als auf den Azoren oder in Südafrika. Auf der Basis der vorhandenen Daten stimmt diese Aussage. Doch was sagt sie aus? Sind die Bullenhaie Floridas bissiger als die südafrikanischen oder die der Azoren? Sollten wir die Begegnung mit Bullenhaien in Florida eher meiden als in Südafrika? Bei genauerer Betrachtung der Hintergründe wird augenfällig, dass ein Vergleich der Unfallhäufigkeit mit Bullenhaien in Florida beziehungsweise Südafrika und den Azoren unsinnig ist. Für die Gewässer um die Azoren stehen keine Daten zur Verfügung. In Florida und Südafrika dagegen gibt es viele Bullenhaie, und Menschen dringen bewusst oder unbewusst in die Lebensräume dieser Art ein. Es kommt also zu Begegnungen und Interaktionen. Gemäss Statistik gibt es wie erwähnt in Florida mehr Haiunfälle als in Südafrika. Wie kommt es zu dieser statistischen Aussage?

Zuerst einmal muss man damit rechnen, dass die Dunkelziffer bei der Meldung von Haiunfällen erheblich ist und dass sie zur Verfälschung solcher Statistiken beiträgt. Wird in Florida ein Mensch Opfer eines Bullenhais, wird dies mit grosser Sicherheit gemeldet und medial ausgeschlachtet. Ein Heer von Journalisten und selbsternannten Haiunfallexperten ist sofort zur Stelle, um das Ereignis in alle Welt zu tragen. In Südafrika (und anderen Weltgegenden) dagegen werden Unfälle mit Haien, vor allem wenn es sich um kleine, vernachlässigbare Verletzungen handelt, nicht zwingend gemeldet. Weiter muss auch in Betracht gezogen werden, wie gross der Anteil von Menschen ist, der sich mehr oder weniger bewusst einem bestimmten Risiko aussetzt. Banal gesagt: Um Opfer eines Hais zu werden, muss man sich in irgendeiner Form im Wasser befinden. Haiunfallstatistiker sprechen hier von sogenannten Badeereignissen. Die Ostküste der USA, im Speziellen Florida, ist einerseits dicht besiedelt, andererseits ein beliebtes Erholungsgebiet von unzähligen Touristen. Wassersport spielt dabei eine grosse Rolle. Vor diesem Hintergrund wird ersichtlich, warum es in Florida möglicherweise zu mehr Haiunfällen kommt als anderswo auf der Welt. Die eingangs gestellte Frage, ob die Bullenhaie Floridas gefährlicher sind als jene Südafrikas, kann damit klar beantwortet werden: Natürlich sind sie es nicht. Für das Einzelindividuum, das sich ins Wasser begibt, ist das Risiko, Opfer eines Bullenhais zu werden, an beiden Orten ungefähr gleich gross. Die Wahrscheinlichkeit tendiert gegen null.

Vergleiche solcher Wahrscheinlichkeitswerte sind wenig aussagekräftig. Sie können nur wenig dazu beitragen, Menschen die Angst vor Haien zu nehmen, auch wenn die Wahrscheinlichkeit, Opfer eines Blitzschlages zu werden, um ein Vielfaches grösser ist. Denn jeder Mensch auf der Welt ist diesem Risiko potenziell ausgesetzt. Nicht jeder Mensch aber kommt während seines Lebens in Kontakt mit einem Hai. Im Verhältnis zur gesamten Weltbevölkerung ist es nur ein kleiner Prozentsatz von Menschen, die Haien in ihrem natürlichen Lebensraum begegnen. Wäre dies anders, würden automatisch mehr Haiunfälle zu verzeichnen sein.

Für das Einzelindividuum letztlich gilt: Egal, in welchem Weltmeer man sich aufhält, es ist unwahrscheinlich, einem Hai zu begegnen. Noch unwahrscheinlicher ist es, dass es bei einer Begegnung zu einem Unfall kommt. Je häufiger man allerdings in die natürlichen Lebensräume der Haie eindringt, desto grösser ist die Wahrscheinlichkeit, einem Hai zu begegnen. Und da jede Begegnung mit einem Hai ein potenzielles Risiko birgt, steigen auch die Möglichkeiten eines Unfalls.

Statistiken sollten also immer mit grosser Vorsicht gelesen werden. Und gerade für die Haiproblematik gilt nach wie vor: Gesunder Menschenverstand trägt mehr zu deren Verständnis bei und schützt besser als alle Zahlenspielereien.

Involvierte Arten

Glaubt man den Statistiken, so geht eine Mehrheit der Haiunfälle auf das Konto von drei Arten: Weisser Hai, Tigerhai und Bullenhai. Tatsächlich sind diese drei Arten häufiger als andere in Unfälle mit Menschen involviert, vor allem in solche mit schwerwiegenden Folgen. Das hat seinen Grund nicht darin, dass diese Arten “gefährlicher” sind als andere. Ein Grund liegt schlicht und einfach in der Grösse dieser Tiere; die den Menschen für sie erst zur potenziellen Beute macht. Ein anderer liegt darin, dass der Mensch immer häufiger in die Lebensräume dieser drei Arten eindringt. Sowohl Bullen- als auch Tigerhaie halten sich im seichten Wasser auf oder werden von Tauchern mit Futter angelockt. Und Weisse Haie patrouillieren zudem regelmässig an Küstenabschnitten, die von Surfern und anderen Wassersportlern genutzt werden.

Es kommt auch immer wieder zu Unfällen mit weniger „spektakulären“ Arten, zum Beispiel mit den Atlantischen Ammenhaien oder Schwarzspitzenhaien. Auch diese Arten kommen regelmässig mit Menschen in Kontakt. Definiert man einen Unfall grundsätzlich als physische Interaktion zwischen Hai und Mensch, geht sogar eine Mehrzahl der Unfälle auf das Konto dieser Arten. Diese Interaktionen werden allerdings nur in seltenen Fällen von den Medien aufgegriffen und in Datenbanken registriert.

Hier noch ein Beispiel einer bloss scheinbaren Hai-Mensch-Interaktion: An der Leiche einer 60-jährigen Frau wurden kreisrunde Wunden entdeckt. Medizinische Analysen ergaben, dass die unter Depressionen leidende Frau den Freitod gewählt hatte und dass die Leiche anschliessend vermutlich von Plätzchenstecher-Leuchthaien angefressen wurde.

Beispiel Südafrika

Südafrika gehört – zusammen mit den USA und Australien – zu den Ländern, die immer wieder in Haiunfallstatistiken auftauchen. Neben Australien ist es das einzige Land, das mit Hainetzen vor den Küsten Wassersportler und Touristen vor Haien zu schützen versucht. Diese Netze gibt es in Südafrika seit der Gründung des *Natal Anti-Shark Measures Board* aus den 60er-Jahren. Heute ist es unter dem Namen *Natal Sharks Board* (NSB) bekannt. Das NSB unterhält Netze entlang der 560 km langen Küste Natals. Die restlichen 2500 km südafrikanischer Küstenlinie sind nicht durch Netze geschützt.

1991 wurde eine Studie veröffentlicht, die Haiunfälle an den Küsten Südafrikas zwischen 1960 und 1990 untersucht hatte. Diese wissenschaftliche Publikation beleuchtete einige Aspekte der Problematik, die durch den Einsatz solcher Netze entstanden waren. 1989 ertranken 139 Personen im Meer, während sechs Personen von einem Hai gebissen wurden. Diese Zahlen veranschaulichen, dass es beim Wassersport weit grössere Gefahren gibt als Haie.

In der erwähnten Studie ist ein Haiunfall als physischer Kontakt zwischen Hai und Opfer beziehungsweise zwischen Hai und beispielsweise Surfboard definiert. Nicht berücksichtigt wurden provozierte Unfälle, Bisse, die dem Opfer post mortem zugefügt wurden, oder Fälle, bei denen es

berechtigte Zweifel gab, ob Haie involviert waren. Die Opfer wurden nach ihrer Aktivität in vier Kategorien eingeteilt: Schwimmer (inkl. Bodysurfer), Surfer (inkl. Bodyboarder, Waveski, Paddleski), Taucher und Angler.

Zwischen 1960 und 1990 kam es in Südafrika zu insgesamt 103 Unfällen mit Haien, wovon sich 45% in Natal und 55% in der Kapregion ereigneten. Dies entspricht einem Schnitt von 3.3 Unfällen pro Jahr. In Natal ereigneten sich 15 Unfälle an Küstenabschnitten, die durch Netze geschützt waren oder nahe bei solchen lagen. Von den Opfern waren 41% der Kategorie Schwimmer, 41% der Kategorie Surfer und 17% der Kategorie Taucher zuzuordnen. Bis auf zwei Personen waren alle Opfer der Kategorie Taucher sogenannte Speerfischer.

In Natal waren Weisse Haie in fünf der Unfälle verwickelt, in der Kapregion dagegen wurden dieser Art die meisten Unfälle angelastet. Entlang den Küsten Natals war aus der Gruppe der carcharhiniden Haie der Bullenhai die am häufigsten in Unfälle verwickelte Art. Registriert wurden zudem der Düstere Hai, der Schwarzspitzenhai und der Tigerhai. Der Sandtigerhai, für den sich Taucher häufig besonders interessieren, war in Natal im entsprechenden Zeitraum einmal und in der Kapprovinz sechsmal in einen Unfall verwickelt. Alle Zwischenfälle mit Sandtigerhaien hatten keine ernsthaften Verletzungen für das Opfer zur Folge.

Im Fall von Natal sollte die Frage gestellt werden, inwieweit sich die Einführung von Hainetzen ausgezahlt hat. Die Anzahl der Opfer ist seither tatsächlich zurückgegangen, allerdings gibt es auch immer wieder Jahre, in denen trotz den Netzen Opfer zu beklagen sind. Zudem existiert zu wenig statistisch auswertbares Datenmaterial, um eine schlüssige Antwort auf diese Frage zu geben. Was aber mit Sicherheit gesagt werden kann: Hainetze haben auf den Tierbestand der entsprechenden Küstenabschnitte einen nachhaltig negativen Einfluss. Jährlich verenden nicht nur Hunderte von Haien in den Netzen – darunter auch diverse Arten, die für Menschen völlig harmlos sind –, sondern auch Delphine, Schildkröten, Rochen und sogar Buckelwale. Es ist äusserst fragwürdig, ob sich angesichts des Ausmasses solch tragischer Kollateralschäden Kosten und Nutzen die Waage halten. Die Einsicht, dass der negative Einfluss der Netze auf die Meeresfauna nicht vernachlässigt werden darf, setzt sich immer mehr durch. Trotzdem werden neue Schutzmethoden entwickelt – mit dem Ziel, möglichst selektiv die potenziell gefährlichen Haiarten zu fangen, ungeachtet der Tatsache, dass auch deren Bestände akut gefährdet sind. Unfälle mit Haien passieren, wenn auch selten. Die Anzahl wird mit zunehmender Nutzung ihres Lebensraums durch den Menschen steigen. Dem steht die weltweit rückläufige Anzahl vieler Haipopulationen gegenüber. Es bleibt zu hoffen, dass Menschen sich in Zukunft vermehrt mit Vernunft und nicht durch das Wegfangen von Haien zu schützen versuchen.

Gründe für Haiunfälle

Was die allermeisten Unfälle mit Haien betrifft, so werden zwar Hypothesen formuliert, die allerdings mit wissenschaftlichen Methoden weder verifizier- noch falsifizierbar sind. Es fragt sich also, ob es Sinn macht, Haiunfälle im Detail zu analysieren. Die medizinisch-forensische Analyse kann zwar interessante Aufschlüsse über das Verhalten der Haie und die Mensch-Hai-Interaktion liefern. Zentral ist beispielsweise die Frage nach dem Zeitpunkt des Todes oder nach der Todesursache. So ist entscheidend, ob ein menschliches Körperteil, das im Innern eines Haimagens gefunden wird, vor oder nach dem Tod des Opfers gefressen wurde. Häufig hat nicht die Interaktion mit einem Hai zum Tod geführt. In vielen Fällen hat sich nachträglich gezeigt, dass ein vermeintliches Opfer ertrunken ist und nachträglich von Haien und anderen Meerestieren gefressen wurde.

Aggression ist ein Verhaltensaspekt jedes tierischen Organismus. Aggressives Verhalten steht in enger Relation zum bereits beschriebenen agonistischen Verhalten, das als Angriffs- oder Fluchtverhalten definiert wurde. Verschiedene Situationen können angriffs- oder fluchtmotiviertes Verhalten auslösen: Schmerz, ein Objekt in Bewegung, das sich dem Tier zu sehr nähert und seine individuelle Distanzgrenze überschreitet, das Eindringen eines unbekannten Objekts oder Organismus in den gewohnten Lebensraum des Tiers, der Eintritt in ein unbekanntes Gebiet, ein bekanntes Objekt in einem dem Tier ungewohnten Kontext, Frustration über das Nichterreichen eines Ziels oder hormonelle Prozesse. Diese Konstellationen können kumulativ auftreten und die Wahrscheinlichkeit

oder Intensität eines Angriffs beeinflussen. Solche Konfliktsituationen können aber auch durch eine Fluchtreaktion vermieden werden.

Die genannten Situationen gelten in der einen oder anderen Form für alle Wirbeltiere, folglich auch für Haie. Aggressives Verhalten ist natürlicher Bestandteil des Verhaltens von Knorpelfischen und sichert das Überleben des Individuums wie auch der ganzen Art.

Mistaken identity

In einem 1985 publizierten Artikel wurde folgende Hypothese aufgestellt: Eine Person, die an der Wasseroberfläche auf einem Surfbrett liegt, gleicht aus der Optik des Betrachters unter der Wasseroberfläche einem Seehund und könnte somit für einen Weissen Hai ein attraktives Ziel sein. Dieser postulierte Zusammenhang, der unter dem Begriff *mistaken identity* bekannt wurde, ist seither immer wieder kontrovers diskutiert worden. Experimente konnten die Hypothese bislang weder eindeutig beweisen noch widerlegen. Gezeigt werden konnte aber, dass Weisse Haie alle möglichen Objekte an der Wasseroberfläche angriffen, auch wenn sie nicht der Silhouette eines marinen Säugers entsprachen. Ebenfalls scheinen Grösse und Farbe der Objekte von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Diese Befunde sind an sich nicht überraschend. Für einen Superräuber wie den Weissen Hai ist grundsätzlich jedes Objekt an der Wasseroberfläche interessant. Je nach Form, Geruch oder Farbe kann die Anziehung grösser oder kleiner sein. In den meisten Fällen aber wird das Objekt als potenzielle Beute auf seine Geniessbarkeit hin geprüft.

(Abbildungen: Collier 2003)

Haiabwehrmittel

In den vergangenen 50 Jahren wurde intensiv nach einem chemischen, visuellen, mechanischen, akustischen oder elektrischen Mittel geforscht, das Haie abschreckt. Die Suche nach einem Haiabwehrmittel war ein wichtiger Bestandteil der Haiverhaltensforschung. Beispiele sind Experimente zur Hör- und Riechfähigkeit oder der Einsatz von Netzen, die Badende an den Stränden vor Haien schützen sollten. Die Motivation, die dieser Forschung zugrunde lag, war stets das Bemühen, Menschen vor Haien zu schützen. Keines der erprobten Mittel hat dieses Ziel aber zufrieden stellend erreicht. Viele der Abwehr- und Anlockungsmittel waren nur bei bestimmten Haiarten effektiv anwendbar. Das grösste Potenzial wurde chemischen Substanzen zugesprochen.

Erste Forschungsinitiativen im Zusammenhang mit chemischen Substanzen zur Haiabwehr gehen auf die See- und Luftschlachten zu Beginn des 2. Weltkriegs zurück. Die Zerstörung der USS Indianapolis am 30. Juli 1945 gab den Forschern einen zusätzlichen wichtigen Impuls, nach einem geeigneten Haischutz für verunglückte Seeleute zu suchen. 60-80 von den Hunderten von Toten bei diesem Unglück kamen vermutlich durch Haie ums Leben, als sie fünf Tage lang auf offener See trieben. Das Resultat dieser Forschungsbemühung war der *Shark Chaser*, der zu 80% aus einem chemischen Farbstoff und zu 20% aus Kupferacetat bestand. Die Wirkung dieser Substanz war allerdings minim, und es wurde bald nach einer neuen Lösung gesucht. Diverse chemische Substanzen wurden getestet. Einige davon waren hoch toxisch, sodass sie einen Hai zwar in kurzer Zeit töteten, nicht aber die gewünschte Abschreckungsfunktion hatten. Nach vielen erfolglosen Tests wurde die Suche nach einer chemischen Substanz schliesslich eingestellt.

Die Entdeckung eines natürlichen Haiabwehrmittels in den 70er-Jahren reanimierte die Suche nach einer chemischen Abwehrsubstanz erneut. Die aktive chemische Substanz wurde als Pardaxin identifiziert und stammt vom Knochenfisch *Pardachirus marmoratus*, einem Plattfisch aus dem Roten Meer. In einer Serie von Experimenten konnte die Wirksamkeit dieser Substanz bei Weissspitzen-Riffhaien und Grauen Riffhaien nachgewiesen werden. Das Problem war allerdings, dass nicht genügend Pardaxin zur Verfügung stand und die synthetische Herstellung noch nicht möglich war. Also wurde nach synthetisch herstellbaren pardaxinähnlichen Substanzen gesucht. An Atlantischen Zitronenhaien beispielsweise konnten sie erfolgreich getestet werden.

Noch immer wird nach Substanzen gesucht, die Haie abwehren. Die aktuelle Forschung konzentriert sich auf sogenannte semiochemische Stoffe. Diese chemischen Informationsträger dienen Tieren zur Orientierung und Fortpflanzung. Bis jetzt wurde eine Serie semiochemischer Substanzen erfolgreich an mehreren Haiarten getestet.

Die Frage, die sich nun vor allem stellt, lautet: Wozu wird ein Haiabwehrmittel, welcher Art auch immer, genau gebraucht? In den vergangenen Jahrzehnten stand vor allem die Angst vor Haiangriffen im Zentrum. Heute allerdings hat die Forschung auf diesem Gebiet oft ein anderes Ziel: Ein potentes Haiabwehrmittel könnte nicht nur zum Schutz des Menschen vor Haien eingesetzt werden. Viel wichtiger wäre der Schutz des Hais vor den Menschen, im Besonderen vor Fischern. Die Problematik des Beifangs wurde erwähnt. Eine chemische Substanz, die spezifisch auf Haie eine abschreckende Wirkung hätte, könnte beispielsweise von Langleinenfischern dazu benutzt werden, um die Köder an den Millionen von Haken so zu präparieren, dass nicht Haie gefangen werden, sondern die Zielfische wie Thun- oder Schwertfisch. Dies würde jährlich Hunderttausende von Haien vor dem Tod bewahren.

(Abbildungen: Sisneros & Nelson 2001)

Populär- und wissenschaftliche Knorpelfischnamen von in diesem Buch vorkommenden Arten

A

Atlantischer Ammenhai	*Ginglymostoma cirratum*
Atlantischer Spitznasenhai	*Rhizoprionodon terraenovae*
Atlantischer Zitronenhai	*Negaprion brevirostris*
Augenfleck-Lippenhai	*Hemiscyllium ocellatum*
Australische Pflugnasenchimäre	*Callorhinchus milii*
Australischer Scharfnasenhai	*Rhizoprionodon taylori*
Australischer Schwarzspitzenhai	*Carcharhinus tilstoni*

B

Blattschuppen-Schlinghai	*Centrophorus squamosus*
Blauhai	*Prionace glauca*
Bogenstirn-Hammerhai	*Sphyrna lewini*
Bronzehai	*Carcharhinus brachyurus*
Bullenhai	*Carcharhinus leucas*

D

Düsterer Hai	*Carcharhinus obscurus*

F

Flügelkopf-Hammerhai	*Sphyrna blochii*

G

Ganges-Hai	*Glyphis gangeticus*
Gefleckter Adlerrochen	*Aetobatus narinari*
Geschmückter Teppichhai	*Orectolobus ornatus*
Gewöhnlicher Dornhai	*Squalus acanthias*
Gewöhnlicher Fuchshai	*Alopias vulpinus*
Gewöhnlicher Heringshai	*Lamna nasus*
Glatthai	*Mustelus canis*
Grauer Riffhai	*Carcharhinus amblyrhynchos*
Grönlandhai	*Somniosus microcephalus*
Grossaugen-Fuchshai	*Alopias superciliosus*
Grosser Hammerhai	*Sphyrna mokkaran*

H

Hundshai	*Galeorhinus galeus*

K

Kalifornischer Marderhai	*Triakis semifasciata*
Kalifornischer Stierkopfhai	*Heterodontus francisci*
Kamm-Stierkopfhai	*Heterodontus galeatus*
Karibischer Riffhai	*Carcharhinus perezi*
Kleingefleckter Katzenhai	*Scyliorhinus canicula*
Kragenhai	*Chlamydoselachus anguineus*
Krokodilhai	*Pseudocarcharias kamoharai*
Kurzflossenmakohai	*Isurus oxyrinchus*

M

Manta	*Manta birostris*
Mützenhai	*Sphyrna tiburo*

O

Ozeanischer Weissspitzenhai	*Carcharhinus longimanus*

P

Pazifischer Heringshai	*Lamna ditropis*
Pazifischer Schlafhai	*Somniosus pacificus*
Plätzchenstecher-Leuchthai	*Isistius brasiliensis*
Port-Jackson-Hai	*Heterodontus portusjacksoni*

R

Raue Meersau	*Oxynotus bruniensis*
Riesenhai	*Cetorhinus maximus*
Riesenmaulhai	*Megachasma pelagios*

S

Sandbankhai	*Carcharhinus plumbeus*
Sandtigerhai	*Carcharias taurus*
Schokoladenhai	*Dalatius licha*
Schwarzmaul-Katzenhai	*Galeus melastomus*
Schwarzspitzenhai	*Carcharhinus limbatus*
Schwarzspitzen-Riffhai	*Carcharhinus melanopterus*
Schwellhai	*Cephaloscyllium suflans*
Seidenhai	*Carcharhinus falciformis*

T

Tigerhai	*Galeocerdo cuvier*

W

Walhai	*Rhincodon typus*
Weisser Hai	*Carcharodon carcharias*
Weissspitzen-Riffhai	*Triaenodon obesus*
Westatlantischer Glattrochen	*Raja laevis*

Z

Zwerglaternenhai	*Etmopterus perryi*

Literaturempfehlung

Die nachfolgenden Literaturempfehlungen sind für Leser bestimmt, die sich weiter in die Materie vertiefen möchten. Neben wichtigen Büchern und Artikeln sind insbesondere neuere Quellen aufgeführt, in denen die ältere Literatur eingehend dokumentiert ist.

Allgemeine zoologische Fachliteratur

Altmann, S.A., Altmann J. (2003) The transformation of behaviour field studies. Animal Behaviour 65: 413-423.

Archer, J. (1976) The organization of aggression and fear in vertebrates. In: Bateson, P.P.G., Klopfer, P. (eds). *Perspectives in Ethology*, *Vol. 2*. pp. 231-298. Plenum Press, New York.

Beale, C.M., Monaghan, P. (2004) Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? Animal Behaviour 68: 1065-1069.

Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P. (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. BioScience 51: 633-641.

Bekoff, M. (1976) Animal play: problems and perspectives. In: Bateson, P.P.G., Klopfer, P. (eds). *Perspectives in Ethology, Vol. 2.* pp. 165-188. Plenum, New York.

Brown, C., Laland, K.L. (2003) Social learning in fishes: a review. Fish and Fisheries 4: 280-288.

Burger, J., Johnson, B.B., Shukla, S., Gochfeld, M. (2003) Perceptions of recreational fishing boat captains: knowledge and effects of fish consumption advisories. Risk Analysis 23: 369-378.

Burger, J., Stern, A.H., Dixon, C., Jeitner, C., Shukla, S., Burke, S., Gochfeld, M. (2004) Fish availability in supermarkets and fish markets in New Jersey. Science of the Total Environment 333: 89-97.

Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J.L., Bielby, J., Mace, G.M. (2004) Human population density and extinction risk in the world's carnivores. PLoS Biology 2: 909-914.

Chandroo, K.P., Duncan, I.J.H., Moccia, R.D. (2004) Can fish suffer?: perspectives on sentience, pain, fear and stress. Applied Animal Behaviour Science 86: 225-250.

Clark, E., George, A. (1979) Toxic soles, *Pardachirus marmoratus*, from the Red Sea and *P. pavoninus* from Japan, with notes on other species. Environmental Biology of Fishes 4: 103-123.

Clotfelter, E.D., Bell, A.M., Levering, K.M. (2004) The role of animal behaviour in the study of endocrine-disrupting chemicals. Animal Behaviour 68: 665-676.

Cochrane, K.L., Doulman, D.J. (2005) The rising tide of fisheries instruments and the struggle to keep afloat. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 77-94.

Coleman, F.C., Figueira, W.F., Ueland, J.S., Crowder, L.B. (2004) The impact of United States recreational fisheries on marine fish populations. Nature 305: 1958-1960.

Cressey, R.F., Lachner, E.A. (1970) The parasitic copepod diet and life history of diskfishes (Echeneidae). Copeia 1970: 310-318.

Day, R.L., Coe, R.L., Kendal, J.R., Laland, K.N. (2003) Neophilia, innovation and social learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. Animal Behaviour 65: 559-571.

Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.

Endler, J.A. (2000) Evolutionary implications of the interaction between animal signals and the environment. In: Espmark, Y, Amundsen, T., Rosenqvist, G. (eds). *Animal Signals. Signalling and Signal Design in Animal Communication.* pp. 11-46. Tapir Academic Press, Trondheim.

Engelmann, J., Hanke, W., Mogdans, J., Bleckmann, H. (2000) Hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. Nature 408: 51-52.

Fertl, D., Landry, A.M. (1999) Sharksucker (*Echeneis naucrates*) on a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and a review of other cetacean-remora associations. Marine Mammal Science 15: 859-863.

Fortey, R. (2002) *Leben. Eine Biographie. Die ersten vier Milliarden Jahre.* Deutscher Taschenbuch Verlag, München.

Fritsches, K.A., Brill, R.W., Warrant, E.J. (2005) Warm eyes provide superior vision in swordfishes. Current Biology 15: 55-58.

Gamble, J.R., Cristol, D.A. (2001) Drop-catch behaviour is play in herring gulls, *Larus argentatus*. Animal Behaviour 63: 339-345.

Hall, M.A., Alverson, D.L., Metuzals, K.I. (2000) By-catch: problems and solutions. Marine Pollution Bulletin 41: 204-219.

Hideshima, T., Anderson, K.C. (2002) Molecular mechanisms of novel therapeutics approaches for multiple myeloma. Nature Reviews Cancer 2: 927-937.

Hilborn, R., Branch, T.A., Ernst, B., Magnusson, A., Minte-Vera, C.V., Scheuerell, M.D., Valero, J.L. (2003) State of the world's fisheries. Annual Review of Environment and Resources 28: 359-399.

Kavanau, J.L. (1998) Vertebrates that never sleep: implications for sleep's basic function. Brain Research Bulletin 46: 269-279.

Kavanau, J.L. (2001) Brain-processing limitations and selective pressures for sleep, fish schooling and avian flocking. Animal Behaviour 62: 1219-1224.
Kavanau, J.L. (2004) Sleep researchers need to bring Darwin on board: elucidating functions of sleep via adaptedness and natural selection. Medical Hypotheses 62: 161-165.
Kelly, C., Glegg, G.A., Speedie, C.D. (2004) Management of marine wildlife disturbance. Ocean and Coastal Management 47: 1-19.
Kruuk, H. (2002) *Hunter and Hunted. Relationships between carnivores and people*. Cambridge University Press, Cambridge.
Laland, K.N., Brown, C., Krause, J. (2003) Learning in fishes: from three-second memory to culture. Fish and Fisheries 4: 199-202.
Lauder, V.G. (2000) Function of the caudal fin during locomotion in fishes: kinematics, flow visualization, and evolutionary patterns. American Zoologist 40: 101-122.
Lehner, P.N. (2000) *Handbook of ethological methods*. Cambridge University Press, Cambridge.
Lohr, B., Wright, T.F., Dooling, R.J. (2003) Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. Animal Behaviour 65: 763-777.
Lynch, T.P., Wilkinson, E., Melling, L., Hamilton, R., Macready, A., Feary, S. (2004) Conflict and impact of divers and anglers in a marine park. Environmental Management 33: 196-211.
Maunder, M.N., Punt, A.E. (2004) Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. Fisheries Research 70: 141-159.
Muir, J. (2005) Managing to harvest? Perspectives on the potential of aquaculture. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 191-218.
Myers, R.A., Worm, B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423: 280-283.
Myers, R.A., Worm, B. (2005) Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 13-20.
Nicolakakis, N., Sol, D., Lefebvre, L. (2003) Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk. Animal Behaviour 65: 445-452.
Nunes, S., Muecke, E.M., Lancaster, L.T., Miller, N.A., Mueller, M.A., Muehlhaus, J., Castro, L. (2004) Functions and consequences of play behaviour in juvenile Belding's ground squirrels. Animal Behaviour 68: 27-37.
Ollivier, F.J., Samuelson, D.A., Brooks, D.E., Lewis, P.A., Kallberg, M.E., Komaromy, A.M. (2004) Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). Veterinary Ophthalmology 7: 11-22.
Overall, C.M., López-Otín, C. (2002) Strategies for MMP inhibition in cancer: innovations for the post-trial era. Nature Reviews Cancer 2: 657-672.
Packer, C., Ikanda, D., Kissui, B., Kushnir, H. (2005) Lion attacks on humans in Tanzania. Nature 436: 927-928.
Pauly, D., Watson, R., Alder, J. (2005) Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 5-12.
Richards, A.H. (1994) Problems of drift-net fisheries in the South Pacific. Marine Pollution Bulletin 29: 106-111.
Roberts, C.M, Hawkins, J.P., Gell, F.R. (2005) The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 123-132.
Rose, J.D. (2002) The neurobehavioral nature of fishes and the question of awareness and pain. Reviews in Fisheries Science 10: 1-38.
Sazima, I., Moura, R. L., Rodrigues, M. C. M. (1999) A juvenile sharksucker, *Echeneis naucrates* (Echeneidae), acting as a station-based cleaner fish. Cybium 23: 377-380.
Schilhab, T.S. (2002) Anthropomorphism and mental state attribution. Animal Behaviour 63: 1021-1026.
Sigel, M.M., Ortiz-Muniz, G., Shouger, R.B. (1972) Toxic effect of ammonia dissolved in sea water. Comparative Biochemistry and Physiology B 42: 261.
Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E. (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. The Quarterly Review of Biology 79: 241-277.
Smith, M.M. (2003) Vertebrate dentitions and the origin of jaws: when and how pattern evolved. Evolution & Development 5: 394-413.
Sneddon, L.U. (2003) The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic. Applied Animal Behaviour Science 83: 153-162.
Storch, V., Welsch, U. (1996) *Kükenthals Leitfaden für das zoologische Praktikum*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
Sutherland, W.J. (1998) The importance of behavioural studies in conservation biology. Animal Behaviour 56: 801-809.
Thomas, R.K. (1996) Investigating cognitive abilities in animals: unrealized potential. Cognitive Brain Research 3: 157-166.
Tudela, S., Kai, A.K., Maynou, F., Andalossi, M.E., Guglielmi, P. (2005) Driftnet fishing and biodiversity conservation: the case study of the large-scale Moroccan driftnet fleet operating in the Alboran sea (SW Mediterranean). Biological Conservation 121: 65-78.
Ward, P., Myers, R.A. (2005) Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. Ecology 86: 835-847.
Waller, G.W., Dando, M.; Burchett, M. (1996) *Sea Life. A Complete Guide to the Marine Environment.* Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
Wehner, R., Gehring, W. (1995) *Zoologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Wilkie, M.P. (2002) Ammonia excretion and urea handling by fish gills: present understanding and future research challenges. Journal of Experimental Zoology 293: 284-301.
Wingfield, J.C. (2003) Control of behavioural strategies for capricious environments. Animal Behaviour 66: 807-816.
Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H.K., Myers, R.A. (2005) Global patterns of predator diversity in the open oceans. Science 309: 1365-1369.
Wynne, C.D.L. (2004) The perils of anthropomorphism. Nature 428: 606.
Zala, S.M., Penn, D.J. (2004) Abnormal behaviours induced by chemical pollution: a review of the evidence and new challenges. Animal Behaviour 68: 649-664.

Fachpublikationen zu verschiedenen Themen der Knorpelfischbiologie

Alexander, R.McN. (1965) The lift produced by the heterocercal tails of selachii. Journal of Experimental Biology 43: 131-138.
Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Castro, J.I. (2000) Description of a juvenile megamouth shark, *Megachasma pelagios*, caught off Brazil. Environmental Biology of Fishes 59: 117-123.
Anderson, R.C. (2002) Elasmobranchs as a recreational resource. In: Fowler, S.L., Reed, T.M., Dipper, F.A. (eds). *Elasmobranch biodiversity, conservation and management: Proceedings of the International Seminar and Workshop in Sabah, July 1997*. pp. 46-51. IUCN SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
Anderson, S.D., Henderson, R.P., Pyle, P., Ainley, D.G. (1996) White shark reactions to unbaited decoys. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 223-228. Academic Press, San Diego.
Anderson, S.D., Goldman, K.J. (2001) Temperature measurements from salmon sharks, *Lamna ditropis*, in Alaskan waters. Copeia 2001: 794-796.
Anderson, W.G., Takei, Y., Hazon, N. (2002) Osmotic and volaemic effects on drinking rate in elasmobranch fish. Journal of Experimental Biology 205: 1115-1122.
Anderson, W.G., Hyodo, S., Tsukada, T., Meischke, L., Pillans, R.D., Good, J.P., Takei, Y., Cramb, G., Franklin, C.E., Hazon, N. (2005) Sequence, circulating levels and expression of C-type natriuretic peptide in a euryhaline elasmobranch, *Carcharhinus leucas*. General and Comparative Endocrinology 144: 90-98.
Andrews, P.L.R., Sims, D.W., Young, J.Z. (1998) Induction of emesis by the sodium channel activator veratrine in the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 78: 1269-1270.
Applegate, S.P., Espinosa-Arrubarrena, L. (1996) The fossil history of Carcharodon and its possible ancestor, Cretolamna: a study in tooth identification. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 19-36. Academic Press, San Diego.
Aronson, L.A., Aronson, F.R., Clark, E. (1967) Instrumental conditioning and light-dark discrimination in young nurse sharks. Bulletin of Marine Science 17: 249-256.
Backus, R.H., Springer, S., Arnold, E.L.Jr. (1956) A contribution to the natural history of the white-tip shark, *Pterolamiops longimanus* (Poey). Deep-Sea Research 3: 178-188.
Baldwin, Z.H. (2005) A new species of bullhead shark, genus *Heterodontus* (Heterodontiformes: Heterodontidae), from Oman. Copeia 2005: 262-264.
Barlow, G.W. (1996) Behavior of the white shark: an emerging picture. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 257-260. Academic Press, San Diego.
Barry, M.A., Bennett, V.L. (1989) Specialized lateral line receptor systems in elasmobranchs: the spiracular organs and vesicles of Savi. In: Coombs, S., Görner, P., Münz, H. (eds). *The Mechanosensory Lateral Line. Neurobiology and Evolution.* pp. 591-606. Springer Verlag, New York.
Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm B., Harley S.J., Doherty, P.A. (2003) Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. Science 299: 389-392.
Baum, J.K., Myers, R.A. (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. Ecology Letters 7: 135-145.
Bechert, D.W., Bruse, M., Hage, W. (2000) Experiments with three-dimensional riblets as an idealized model of shark skin. Experiments in Fluid 28: 403-412.
Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B. (2001) Review: analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. Comparative Biochemistry and Physiology A 129: 695-726.
Bernal, D., Sepulveda, C.A. (2005) Evidence for temperature elevation in the aerobic swimming musculature of the common thresher shark, *Alopias vulpinus*. Copeia 2005: 146-151.
Berra, T.M. (1997) Some 20th century fish discoveries. Environmental Biology of Fishes 50: 1-12.
Boisier, P., Ranaivoson, G., Rasolofonirina, N., Andriamahefazafy, B., Roux, J., Chanteau, S., Satake, M., Yasumoto, T. (1995) Fatal mass poisoning in Madagascar following ingestion of a shark (*Carcharhinus leucas*): clinical and epidemiological aspects and isolation of toxins. Toxicon 33: 1359-1364.
Bonfil, R., Meÿer, M., Scholl, M.C., Johnson, R., O'Brien, S., Oosthuizen, H., Swanson, S., Kotze, D., Paterson, M. (2005) Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. Science 310: 100-103.

Boord, R.L., Campbell, C.B.G. (1977) Structural and functional organization of the lateral line system of sharks. American Zoologist 17: 431-441.
Boustany, A. M., Davis, F.S., Pyle, P., Anderson, S.D., Le Boeuf, B.J., Block, B.A. (2002) Expanded niche for white sharks. Nature 415: 35-36.
Braccini, J.M., Gillanders, B.M., Walker, T.I. (2005) Sources of variation in the feeding ecology of the piked spurdog (*Squalus megalops*): implication for inferring predator-prey interaction from overall dietary composition. ICES Journal of Marine Science 62: 1076-1094.
Branco, V., Canário, J., Vale, C., Raimundo, J., Reis, C. (2004) Total and organic mercury concentrations in muscle tissue of the blue shark (*Prionace glauca* L. 1758) from the Northeast Atlantic. Marine Pollution Bulletin 49: 871-874.
Brown, B.R. (2002) Modeling an electrosensory landscape: behavioral and morphological optimization in elasmobranch prey capture. Journal of Experimental Biology 205: 999-1007.
Brown, B.R., Hughes, M.E., Russo, C. (2005) Infrastructure in the electric sense: admittance data from shark hydrogels. Journal of Comparative Physiology A 191: 115-123.
Brunnschweiler J.M. (2001) Saugfisch, *Echeneis naucrates*, verursachte Bewegungsmuster beim Schwarzspitzenhai, *Carcharhinus limbatus.* (MS thesis). University of Zurich, Switzerland.
Brunnschweiler, J.M. (2005) Water-escape velocities in jumping blacktip sharks. Journal of the Royal Society Interface 2: 389-391.
Brunnschweiler, J.M., Andrews, P.L.R., Southall, E.J., Pickering, M., Sims, D.W. (2005) Rapid voluntary stomach eversion in a free-living shark. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85: 1141-1144.
Bush, A., Holland, K. (2002) Food limitation in a nursery area: estimates of daily ration in juvenile scalloped hammerheads, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawai'i. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 278: 157-178.
Caldicott, D.G.E., Mahajani, R., Kuhn, M. (2001) The anatomy of a shark attack: a case report and review of the literature. Injury 32: 445-453.
Campana, S.E., Natanson, L.J., Myklevoll, S. (2002) Bomb dating and age determination in large pelagic sharks. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 450-455.
Campana, S.E., Marks, L., Joyce, W. (2005) The biology and fishery of shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. Fisheries Research 73: 341-352.
Carbonell, A., Alemany, F., Merella, P., Quetglas, A., Roman, E. (2003) The by-catch of sharks in the western Mediterranean (Balearic Islands) trawl fishery. Fisheries Research 61: 7-18.
Carey, F.G., Teal, J.M., Kleijn, K. (1972) Body temperatures of blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*. Deep-Sea Research 19: 179-181.
Carey, F.G., Scharold, J.V. (1990) Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. Marine Biology 106: 329-342.
Carrier, J.C., Pratt, H.L. (1998) Habitat management and closure of a nurse shark breeding and nursery ground. Fisheries Research 39: 209-213.
Casey, J.M., Myers, R.A. (1998) Near extinction of a large, widely distributed fish. Science 281: 690-692.
Casper, B.M., Lobel, P.S., Yan, H.Y. (2003) The hearing sensitivity of the little skate, *Raja erinacea*: A comparison of two methods. Environmental Biology of Fishes 68: 371-379.
Casterlin, M.E., Reynolds, W.W. (1979) Shark thermoregulation. Comparative Biochemistry and Physiology A 64: 451-453.
Castro, A.L.F., Rosa, R.S. (2005) Use of natural marks on population estimates of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, at Atol das Rocas Biological Reserve, Brazil. Environmental Biology of Fishes 72: 213-221.
Castro, J.I. (1993) The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. Environmental Biology of Fishes 38: 37-48.
Castro, J.I. (2000) On the origins of the Spanish word "tiburon", and the English word "shark". Environmental Biology of Fishes 65: 249-253.
Chapman, D.D., Prodöhl, P.A., Gelsleichter, J., Manire, C.A., Shivji, M.S. (2004) Predominance of genetic monogamy by females in a hammerhead shark, *Sphyrna tiburo*: implications for shark conservation. Molecular Ecology 13: 1965-1974.
Cherel, Y., Duhamel G. (2004) Antarctic jaws: cephalopod prey of sharks in Kerguelen waters. Deep-Sea Research I 51: 17-31.
Cho, J.J., Kim, Y.T. (2002) Sharks: a potential source of antiangiogenic factors and tumor treatments. Marine Biotechnology 4: 521-525.
Clark, E., Nelson, D.R. (1997) Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. Environmental Biology of Fishes 50: 63-73.
Clark, S. (2004) Understanding pressures on fishery resources through trade statistics: a pilot study on four products in the Chinese dried seafood market. Fish and Fisheries 5: 53-74.
Cliff, G. (1991) Shark attacks on the South African coast between 1960 and 1990. South African Journal of Science 87: 513-518.
Coates, M.I., Sequeira, S.E.K., Sansom, I.J., Smith, M.M. (1998) Spines and tissues of ancient sharks. Nature 396: 729-730.

Collier, R.S., Marks, M., Warner, R.W. (1996) White shark attacks on inanimate objects along the Pacific coast of North America. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 217-222. Academic Press, San Diego.

Colman, J.G. (1997) A review of the biology and ecology of the whale shark. Journal of Fish Biology 51: 1219-1234.

Compagno, L.J.V. (1999) Systematics and body form. In: Hamlett, W.C. (ed). *Sharks, skates and rays*. *The biology of elasmobranch fishes.* pp. 1-42. Johns Hopkins University Press, Maryland.

Correia, J.P. (1999) Tooth loss rate from two captive sandtiger sharks (*Carcharias taurus*). Zoo Biology 18: 313-317.

Cortes, E. (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. Journal of Marine Science 56: 707-717.

Costantini, M., Affronte, M. (2003) Neonatal and juvenile sandbar sharks in the northern Adriatic Sea. Journal of Fish Biology 62: 740-743.

Crow, G.L., Howe, J.C. (1990) Protrusion of the valvular intestine through the cloaca in sharks of the family Carcharhinidae. Copeia 1990: 226-229.

Davis, D., Banks, S., Birtles, A., Valentine, P., Cuthill, M. (1997) Whale sharks in Ningaloo Marine Park: managing tourism in an Australian marine protected area. Tourism Management 18: 259-271.

Demski, L.S., Northcutt, R.G. (1996) The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary perspective. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon Carcharias*. pp. 121-130. Academic Press, San Diego.

Dewar, H., Domeier, M., Nasby-Lucas, N. (2004) Insights into young of the year white shark, *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. Environmental Biology of Fishes 70: 133-143.

Donley, J.M., Sepulveda, C.A., Konstantinidis, P., Gemballa, S., Shadwick, R.E. (2004) Convergent evolution in mechanical design of lamnid sharks and tunas. Nature 429: 61-65.

Dudley, S.F.J. (1997) A comparison of the shark control programs of New South Wales and Queensland (Australia) and KwaZulu-Natal (South Africa). Ocean and Coastal Management 34: 1-27.

Dudley, S.F.J., Cliff, G. (1993) Some effects of shark nets in the Natal nearshore environment. Environmental Biology of Fishes 36: 243-255.

Eckert, S.A., Stewart, B.S. (2001) Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez, Mexico, and the north Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes 60: 299-308.

Economakis, A.E., Lobel, P.S. (1998) Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, central Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes 51: 129-139.

Ernst, E., Cassileth, B.R. (1999) How useful are unconventional cancer treatments? European Journal of Cancer 35: 1608-1613.

Falcon-Matos, L., Mignucci-Giannoni, A.A., Toyos-Gonzáles, G.M., Bossart, G.D., Meisner, R.A., Varela, R.A. (2003) Evidence of a shark attack on a West Indian manatee (*Trichechus manatus*) in Puerto Rico. Journal of Neotropical Mammalogy 10: 6-11.

Fay, R.R., Kendall, J.I., Popper, A.N., Tester, A.L. (1974) Vibration detection by the macula neglecta of sharks. Comparative Biochemistry and Physiology A 47: 1235-1240.

Feldheim, K.A., Gruber, S.H., Ashley, M.V. (2001) Multiple paternity of a lemon shark litter (Chondrichthyes: Carcharhinidae). Copeia 2001: 781-786.

Feldheim, K.A., Gruber, S.H., Ashley, M.V. (2002) The breeding biology of lemon sharks at a tropical nursery lagoon. Proceedings of the Royal Society of London B 269: 1655-1661.

Feldheim, K.A., Gruber, S.H., Ashley, M.V. (2004) Reconstruction of parental microsatellite genotypes reveals female polyandry and philopatry in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. Evolution 58: 2332-2342.

Fergusson, I.K., Compagno, L.J.V., Marks, M.A. (2000) Predation by white sharks, *Carcharodon carcharias* (Chondrichthyes: Lamnidae) upon chelonians, with new records from the Mediterranean Sea and a first record of the ocean sunfish *Mola mola* (Osteichthyes: Molidae) as stomach contents. Environmental Biology of Fishes 58: 447-453.

Fish, F.E., Shannahan, L.D. (2000) The role of the pectoral fins in body trim of sharks. Journal of Fish Biology 56: 1062-1073.

Fong, Q.S.W., Anderson, J.L. (2002) International shark fin markets and shark management: an integrated market preference-cohort analysis of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*). Ecological Economics 40: 117-130.

Fouts, W.R., Nelson, D.R. Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. Copeia 1999: 304-312.

Fowler, S.L. (2002) International elasmobranch management and conservation initiatives. In: Fowler, S.L., Reed, T.M., Dipper, F.A. (eds). *Elasmobranch biodiversity, conservation and management: Proceedings of the International Seminar and Workshop in Sabah, July 1997*. pp. 209-214. IUCN SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Francis, M.P. (1996) Observations on a pregnant white shark with a review of reproductive biology. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 157-172. Academic Press, San Diego.

Frazzetta, T.H., Prange, C.D. (1987) Movements of cephalic components during feeding in some requiem sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae). Copeia 1987: 979-993.

Gelsleichter, J., Manire, C.A., Szabo, N.J., Cortes, E., Carlson, J., Lombardi-Carlson, L. (2005) Organochlorine concentrations in bonnethead sharks (*Sphyrna tiburo*) from four Florida estuaries. Archives of Environmental Contamination and Toxicology 48: 474-483.

Gilbert, P.W. (1968) The shark: barbarian and benefactor. Bioscience 18: 946-950.

Gottfried, M.D., Compagno, L.J.V., Bowman, S.C. (1996) Size and skeletal anatomy of the giant "megatooth" shark *Carcharodon megalodon*. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 55-66. Academic Press, San Diego.

Goldman, K.J., Anderson, S.D., Latour, R.J., Musick, J.A. (2004) Homeothermy in adult salmon shark, *Lamna ditropis*. Environmental Biology of Fishes 71: 402-411.

Gruber, S.H., Hamasaki, D.H., Bridges, C.D.B. (1963) Cones in the retina of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*). Vision Research 3: 397-399.

Gruber, S.H., Myrberg, A.A. Jr. (1977) Approaches to the study of the behavior of sharks. American Zoologist 17: 471-486.

Habermehl, G.G., Krebs, H.C., Rasoanaivo, P., Ramialiharisoa, A. (1994) Severe ciguatera poisoning in Madagascar: a case report. Toxicon 32: 1539-1542.

Hamlett, W.C. (1990) Elasmobranch species as models for studies of plancental viviparity and its endocrine regulation. Journal of Experimental Zoology Supplement 4: 129-131.

Hamlett, W.C., Eulitt, A.M., Jarrell, R.L., Kelly, M.A. (1993) Uterogestation and placentation in elasmobranchs. Journal of Experimental Zoology 266: 347-367.

Hamlett, W.C., Hysell, M.K. (1998) Uterine specializations in elasmobranchs. Journal of Experimental Zoology 282: 438-459.

Hart, N.S., Lisney, T.J., Marshall, N.J., Collin, S.P. (2004) Multiple cone visual pigments and the potential for trichromatic colour vision in two species of elasmobranch. Journal of Experimental Biology 207: 4587-4594.

Harvey-Clark, C.J., Stobo, W.T., Helle, E., Mattson, M. (1999) Putative mating behavior in basking sharks off the Nova Scotia coast. Copeia 1999: 780-782.

Hazon, N., Wells, A., Pillans, R.D., Good, J.P., Anderson, W.G., Franklin, C.E. (2003) Urea based osmoregulation and endocrine control in elasmobranch fish with special reference to euryhalinity. Comparative Biochemistry and Physiology B 136: 685-700.

Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A. (2002) Estimation of mortality of juvenlie blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, within a nursery area using telemetry data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 624-632.

Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Hueter, R.E. (2003) Running before the storm: blacktip shark respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. Journal of Fish Biology 63: 1357-1363.

Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Hueter, R.E. (2004) Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. Environmental Biology of Fishes 71: 135-142.

Hubbel, G. (1996) Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 9-18. Academic Press, San Diego.

Huber, D.R., Motta, P.J. (2004) Comparative analysis of methods for determining bite force in the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. Journal of Experimental Zoology A 301: 26-37.

Huber, D.R., Eason, T.G., Hueter, R.E., Motta, P.J. (2005) Analysis of the bite force and mechanical design of the feeding mechanism of the durophagous horn shark *Heterodontus francisci*. Journal of Experimental Biology 208: 3553-3571.

Hueter, R.E., Murphy, C.J., Howland, M., Sivak, J.G., Paul-Murphy, J.R., Howland, H.C. (2001) Refractive state and accommodation in the eyes of free-swimming versus restrained juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*). Vision Research 41: 1885-1889.

Iscan, M.Y., McCabe, B.Q. (1995) Analysis of human remains recovered from a shark. Forensic Science International 72: 15-23.

Johnson, R.H., Nelson, D.R. (1973) Agonistic display in the gray reef shark, *Carcharhinus menisorrah*, and its relationship to attacks on man. Copeia 1973: 76-84.

Jorgensen, J.M., Pickles, J.O. (2002) The lateral line canal sensory organs of the epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*). Acta Zoologica 83: 337-343.

Kajiura, S.M. (2001) Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks. Environmental Biology of Fishes 61: 125-133.

Kajiura, S.M., Sebastian, A.P., Tricas, T.C. (2000) Dermal wounds as indicators of reproductive seasonality and behaviour in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. Environmental Biology of Fishes 58: 23-31.

Kajiura, S.M., Forni, J.B., Summers, A.P. (2005) Olfactory morphology of Carcharhinid and Sphyrnid sharks: does the cephalofoil confer a sensory advantage? Journal of Morphology 264: 253-163.

Kajiura, S.M., Tyminski, J.P., Forni, J.B., Summers, A.P. (2005) The sexual dimorphic cephalofoil of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*. Biological Bulletin 209: 1-5.

Kalmijn, A.J. (1982) Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. Science 218: 916-918.

Keeney, D.B., Heupel, M.R., Hueter, R.E., Heist, E.J. (2005) Microsatellite and mitochondrial DNA analysis of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. Molecular Ecology 14: 1911-1923.

Keyes, R.S. (1982) Sharks: an unusual example of cleaning symbiosis. Copeia 1982: 225-227.

Kim, I., Jung, S., Lee, Y., Lee, C., Park, J., Lee, J. (2005) The complete mitochondrial genome of the rayfish *Raja porosa* (Chondrichthyes, Rajidae). DNA Sequence 16: 187-194.
Kitchell, J.F., Essington, T.E., Boggs, C.H., Schindler, D.E., Walters, C.J. (2002) The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the central Pacific. Ecosystems 5: 202-216.
Klimley, A.P. (1985) Schooling in *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. Zeitschrift für Tierpsychologie 70: 297-319.
Klimley, A.P., Nelson, D.R. (1981) Schooling of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the gulf of California. Fishery Bulletin 79: 356-360.
Klimley, A.P., Ainley, D.G. (1996) White shark research in the past: a perspective. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 3-4. Academic Press, San Diego.
Klimley, A.P., Pyle, P., Anderson, S.C. (1996) Tail slap and breach: agonistic displays among white sharks? In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon Carcharias*. pp. 241-255. Academic Press, San Diego.
Klimley, A.P., Pyle, P., Anderson, S.D. (1996) The behavior of white sharks and their pinniped prey during predatory attacks. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 175-191. Academic Press, San Diego.
Klimley, A.P., Le Boeuf, B.J., Cantara, K.M., Richert, J.E., Davis, S.F., Van Sommeran, S., Kelly, J.T. (2001) The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. Marine Biology 138: 617-636.
Klimley, A.P., Beavers, S.C., Curtis, T.A., Jorgensen, S.J. (2002) Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. Environmental Biology of Fishes 63: 117-135.
Kohler, N.E., Casey, J.G., Turner, P.A. (1998) NMFS cooperative shark tagging program, 1962-93: an atlas of shark tag and recapture data. Marine Fisheries Review 60: 1-87.
Kohler, N.E., Turner, P.A. (2001) Shark tagging: a review of conventional methods and studies. Environmental Biology of Fishes 60: 191-223.
Kriwet, J., Benton, M.J. (2004) Neoselachian (Chondrichthyes, Elasmobranchii) diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 214: 181-194.
Krop, H., Krause, S. (1976) The elimination of a shark phobia by self-administered systematic desensitization: a case study. Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry 7: 293-294.
Lavery, S., Shaklee, J.B. (1991) Genetic evidence for separation of two sharks, *Carcharhinus limbatus* and *C. tilstoni*, from Northern Australia. Marine Biology 108: 1-4.
Lingham-Soliar, T. (2005) Dorsal fin in the white shark, *Carcharodon carcharias*: a dynamic stabilizer for fast swimming. Journal of Morphology 263: 1-11.
Long, D.J. (1996) Records of white shark-bitten leatherback sea turtles along the central Californian coast. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 317-319. Academic Press, San Diego.
Long, D.J., Jones, R.E. (1996) White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern North Pacific Ocean. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 293-307. Academic Press, San Diego.
Loprinzi, C.L., Levitt, R., Barton, D.L., Sloan, J.A., Atherton, P.J., Smith, D.J., Dakhil, S.R., Moore, D.F.Jr., Krook, J.E., Rowland, K.M.Jr., Mazurczak, M.A., Berg, A.R., Kim, G.P. (2005) Evaluation of shark cartilage in patients with advanced cancer. Cancer 104: 176-182.
Lowe, C., Goodman-Lowe, G. (1996) Suntanning in hammerhead sharks. Nature 383: 677.
Lowe, C.G., Goldmann, K.J. (2001) Thermal and bioenergetics of elasmobranchs: bridging the gap. Environmental Biology of Fishes 60: 251-266.
Lund, R., Poplin, C. (1999) Fish diversity of the Bear Gulch Limestone, Namurian, Lower Carboniferous, of Montana, USA. Geobios 32: 285-295.
Maddock, M.B., Schwartz, F.J. (1996) Elasmobranch cytogenesis: methods and sex chromosomes. Bulletin of Marine Science 58: 147-155.
Makino, Y., Tachihara, K., Ageda, S., Arao, T., Fuke, C., Miyazaki, T. (2004) Peculiar circular and C-shaped injuries on a body from the sea. American Journal of Forensic Medicine and Pathology 25: 169-171.
Mann, J., Watson-Capps, J.J. (2005) Surviving at sea: ecological and behavioural predictors of calf mortality in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops* sp. Animal Behaviour 69: 899-909.
Martin, A.P. (1993) Hammerhead shark origins. Nature 364: 494.
Martin, A.P. (1995) Mitochondrial DNA sequence evolution in sharks: rates, patterns, and phylogenetic inferences. Molecular Biology and Evolution 12: 1114-1123.
Martin, A.P. (1996) Systematics of the Lamnidae and the origination time of *Carcharodon carcharias* inferred from the comparative analysis of mitochondrial DNA sequences. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 49-53. Academic Press, San Diego.
Martin, A.P., Naylor, G.J.P., Palumbi, S.R. (1992) Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. Nature 357: 153-155.
Martin, R.A. (2004) Natural mortality of puffadder shysharks due to Cape fur seals and black-backed kelp gulls at Seal Island, South Africa. Journal of Fish Biology 64: 711-716.

Maruska, K.P. (2001) Morphology of the mechanosensory lateral line system in elasmobranch fishes: ecological and behavioral considerations. Environmental Biology of Fishes 60: 47-75.
Maruska, K.P., Tricas, T.C. (1998) Morphology of the mechanosensory lateral line system in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*: the mechanotactile hypothesis. Journal of Morphology 238: 1-22.
Mathewson, R.F., Hodgson, E.S. (1972) Klinotaxis and rheotaxis in orientation of sharks toward chemical stimuli. Comparative Biochemistry and Physiology A 42: 79-84.
Merson, R.R., Pratt, H.L.Jr. (2001) Distribution, movements and growth of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the nursery grounds of Delaware Bay. Environmental Biology of Fishes 61: 13-24.
Meyer, C.G., Holland, K.N., Papastamatiou, Y.P. (2005) Sharks can detect changes in the geomagnetic field. Journal of the Royal Society Interface 2: 129-130.
Miller, R.F., Cloutier, R., Turner, S. (2003) The oldest articulated chondrichthyan from the Early Devonian period. Nature 425: 501-504.
Montgomery, J.C., Walker, M.M. (2001) Orientation and navigation in elasmobranchs: which way forward? Environmental Biology of Fishes 60: 109-116.
Moss, S.A. (1977) Feeding mechanisms in shark. American Zoologist 17: 355-364.
Motta, P.J., Wilga, C.D. (2001) Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. Environmental Biology of Fishes 60: 131-156.
Moura, T., Figueiredo, I., Bordalo-Machado, P., Almeida, C., Gordo, L.S. (2005) A new deep-water chimaerid species, *Hydrolagus lusitanicus* n. sp., from off mainland Portugal with a proposal of a new identification key for the genus *Hydrolagus* (Holocephali: Chimaeridae) in the north-east Atlantic. Journal of Fish Biology 67: 742-751.
Myrberg, A.A.Jr. (1976) Behavior of sharks – a continuing enigma. Naval Research Reviews 29: 1-11.
Myrberg, A.A.Jr. (2001) The acoustical biology of elasmobranchs. Environmental Biology of Fishes 60: 31-45.
Myrberg, A.A.Jr., Ha, S.J., Walewski, S., Banbury, J.C. (1972) Effectiveness of acoustic signals in attracting epipelagic sharks to an underwater sound source. Bulletin of Marine Science 22: 926-949.
Myrberg, A.A.Jr., Gruber, S.H. (1974) The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. Copeia 1974: 358-374.
Nakaya, K. (1995) Hydrodynamic function of the head in the hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae). Copeia 1995: 330-336.
Nelson, D.R. (1977) On the field study of shark behavior. American Zoologist 17: 501-507.
Nelson, D.R. (1981) Aggression in sharks: is the gray reef shark different? Oceanus 24: 45-55.
Nelson, D.R., Gruber, S.H. (1963) Sharks: attraction by low-frequency sounds. Science 142: 975-977.
Nelson, D.R., Johnson, R.H. (1972) Acoustic attraction of Pacific reef sharks: effect of pulse intermittency and variability. Comparative Biochemistry and Physiology A 42: 85-95.
Nelson, D.R., Johnson, R.R., McKibben, J.N., Pittenger, G.G. (1986) Agonistic attacks on divers and submersibles by gray reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*: antipredatory of competitive? Bulletin ofMarine Science 38: 68-88.
Nelson, D.R., Strong, W.R.Jr. (1996) Chemical repellent tests on white sharks, with comments on repellent delivery methods. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 471-475. Academic Press, San Diego.
Nelson, D.R., McKibben, J.N., Strong, W.R.Jr., Lowe, C.G., Sisneros, J.A., Schroeder, D.M., Lavenberg, R.J. (1997) An acoustic tracking of a megamouth shark, *Megachasma pelagios*: a crepuscular vertical migrator. Environmental Biology of Fishes 49: 389-399.
New, J.G. (2001) Comparative neurobiology of the elasmobranch cerebellum: theme and variations on a sensorimotor interface. Environmental Biology of Fishes 60: 93-108.
Newman, H.E., Medcraft, A.J. (2002) Whale shark tagging and ecotourism. In: Fowler, S.L., Reed, T.M., Dipper, F.A. (eds). *Elasmobranch biodiversity, conservation and management: Proceedings of the International Seminar and Workshop in Sabah, July 1997*. pp. 230-235. IUCN SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
Officer, R.A., Gason, A.S., Walker, T.I., Clement, J.G. (1996) Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 1765-1777.
Officer, R.A., Day, R.W., Clement, J.G., Brown, L.P. (1997) Captive gummy sharks, *Mustelus antarcticus*, form hypermineralised bands in their vertebrae during winter. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 2677-2683.
Ostrander, G.K., Cheng, K.C., Wolf, J.C., Wolfe, M.J. (2004) Shark cartilage, cancer and the growing threat of pseudoscience. Cancer Research 64: 8485-8491.
O'Toole, B. (2002) Phylogeny of the species of the superfamily Echeneoidea (Perciformes: Carangoidei: Echeneidae, Rachycentridae, and Coryphaenidae), with an interpretation of echeneid hitchhiking behaviour. Canadian Journal of Zoology 80: 596-623.
Otway, N.M., Bradshaw, C.J.A., Harcourt, R.G. (2004) Estimating the rate of quasi-extinction of the Australien grey nurse shark (*Carcharias taurus*) population using deterministic age- and stage-classified models. Biological Conservation 119: 341-350.
Pang, P.K.T., Griffith, R.W., Atz, J.W. (1977) Osmoregulation in elasmobranchs. American Zoologist 17: 365-377.
Pardini A.T., Jones, C.S., Noble, L.R., Kreiser, B., Malcolm, H., Bruce, B.D., Stevens, J.D., Cliff, G., Scholl, M.C., Francis, M., Duffy, C.A.J., Martin, A.P. (2001) Sex-biased dispersal of great white sharks. Nature 412: 139-140.

Paulin, M.G. (1995) Electroreception and the compass sense of sharks. Journal of Theoretical Biology 174: 325-339.
Peach, M.B. (2003) The behavioural role of pit organs in the epaulette shark. Journal of Fish Biology 62: 793-802.
Peach, M.B., Marshall, N.J. (2000) The pit organs of elasmobranchs: a review. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 355: 1131-1134.
Pérez-Zayas, J.J., Mignucci-Giannoni, A.A., Toyos-Gonzáles, G.M., Rosario-Delestre, R.J., Williams, Jr., E.H. (2002) Incidental predation by a largetooth cookiecutter shark on a Cuvier's beaked whale in Puerto Rico. Aquatic Mammals 28: 308-311.
Pillans, R.D., Franklin, C.E. (2003) Plasma osmolyte concentrations and rectal gland mass of bull sharks *Carcharhinus leucas*, captured along a salinity gradient. Comparative Biochemistry and Physiology A 138: 363-371.
Pillans, R.D., Good, J.P., Anderson, W.G., Hazon, N., Franklin, C.E. (2005) Freshwater to seawater acclimation of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*): plasma osmolytes and Na^+/K^+-ATPase activity in gills, rectal gland, kidney and intestine. Journal of Comparative Physiology B 175: 37-44.
Porcher, I.F. (2005) On the gestation period of the blackfin reef shark, *Carcharhinus melanopterus*, in waters off Moorea, French Polynesia. Marine Biology 146: 1207-1211.
Pratt, H.L., Carrier, J.C. (2001) A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Environmental Biology of Fishes 60: 157-188.
Priede, I.G. (1984) A basking shark (*Cetorhinus maximus*) tracked by satellite together with simultaneous remote sensing. Fisheries Research 2: 201-216.
Quinn, T.P. (1994) How do sharks orient at sea? TREE: 9: 277-278.
Rechisky, E.L., Wetherbee, B.M. (2003) Short-term movements of juvenile and neonate sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, on their nursery grounds in Delaware Bay. Environmental Biology of Fishes 68: 113-128.
Reyes, L.M., Garcia-Borboroglu, P. (2004) Killer whale (*Orcinus orca*) predation on sharks in Patagonia, Argentina: a first report. Aquatic Mammals 30: 376-379.
Ritter, E.K. (2002) Analysis of sharksucker, *Echeneis naucrates*, induced behavior patterns in the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*. Environmental Biology of Fishes 65: 111-115.
Ritter, E.K., Brunnschweiler, J.B. (2003) Do sharksuckers, *Echeneis naucrates*, induce jump behaviour in blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*? Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 36: 111-113.
Saville, K.J., Lindley, A.M., Maries, E.G., Carrier, J.C., Pratt, H.L. (2002) Multiple paternity in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Environmental Biology of Fishes 63: 347-351.
Sazima, I., Moura, R.L. (2000) Shark (*Carcharhinus perezi*), cleaned by the goby (*Elacantinus randalli*), at Fernando de Noronha archipelago, western South Atlantic. Copeia 2000: 297-299.
Sazima, I., Gadig, O.B.F., Namora, R.C., Motta, F.S. (2002) Plastic debris collars in juvenile carcharhinid sharks (*Rhizoprionodon lalandii*) in southwest Atlantic. Marine Pollution Bulletin 44: 1147-1149.
Schlenk, D., Sapozhnikova, Y., Cliff, G. (2005) Incidence of organochlorine pesticides in muscle and liver tissues of South African great white sharks *Carcharodon carcharias*. Marine Pollution Bulletin 50: 208-211.
Shepherd, T.D., Myers, R.A. (2005) Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. Ecology Letters 8: 1095-1104.
Shimada, K. (2002) Teeth of embryos in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) Environmental Biology of Fishes 63: 309-319.
Shivji, M., Clarke, S., Pank, M., Natanson, L., Kohler, N., Stanhope, M. (2002) Genetic identification of pelagic shark body parts for conservation and trade monitoring. Conservation Biology 16: 1036-1047.
Sillman, A.J., Dahlin, D.A. (2004) The photoreceptors and visual pigments of sharks and sturgeons. In: Von Der Emde, G., Mogdans, J., Kapoor, B.G. (eds). *The Senses of Fish. Adaptions for the Reception of Natural Stimuli.* pp. 31-54. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
Simons, J.R. (1970) The direction of the thrust produced by the heterocercal tails of two dissimilar elasmobranchs: the port jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, and the piked dogfish, *Squalus megalops*. Journal of Experimental Biology 52: 95-107.
Simpfendorfer, C.A., Milward, N.E. (1993) Utilisation of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. Environmental Biology of Fishes 37: 337-345.
Sims, D.W. (2000) Filter-feeding and cruising swimming speeds of basking sharks compared with optimal models: they filter-feed slower than predicted for their size. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 249: 65-76.
Sims, D.W. (2003) Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. Journal of Fish Biology 63 (Supplement A): 53-73.
Sims, D.W., Andrews, P.L.R., Young, J.Z. (2000) Stomach rinsing in rays. Nature 404: 566.
Sims, D.W., Southall, E.J., Tarling, G.A., Metcalfe, J.D. (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. Journal of Animal Ecology 74: 755-761.
Sisneros, J.A., Nelson, D.R. (2001) Surfactants as chemical shark repellents: past, present, and future. Environmental Biology of Fishes 60: 117-129.
Soler-Gijon, R. (1995) Evidence of predator-prey relationship in xenacanth sharks of the Upper Carboniferous (Stephanian C) from Puertollano, Spain. Geobios 19: 151-156.
Southall, E.J., Sims, D.W. (2003) Shark skin: a function in feeding. Proceedings of the Royal Society of London B (Supplement) 270: 47-49.

Springer, S., Burgess, G.H. (1985) Two new dwarf dogsharks (Etmopterus, Squalidae), found off the Caribbean coast of Colombia. Copeia 1985: 584-591.
Stevens, J.D., Bonfil. R., Dulvy, N.K., Walker, P.A. (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. Journal of Marine Science 57: 476-494.
Stevens, J.D. (2002) A review of Australian elasmobranch fisheries. In: Fowler, S.L., Reed, T.M., Dipper, F.A. (eds). *Elasmobranch biodiversity, conservation and management: Proceedings of the International Seminar and Workshop in Sabah, July 1997*. pp. 122-126. IUCN SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
Storelli, M.M., Ceci, E., Storelli, A., Marcotrigiano, G.O. (2003) Polychlorinated diphenyl, heavy metal and methylmercury residues in hammerhead sharks: contaminant status and assessment. Marine Pollution Bulletin 46: 1035-1039.
Streltsov, V, Nuttall, S. (2005) Do sharks have a new antibody lineage? Immunology Letters 97: 159-160.
Strong, W.R.Jr. (1990) Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by *Sphyrna mokarran*. Copeia 1990: 836-840.
Strong, W.R.Jr. (1996) Repetitive Aerial Gaping: a thwart-induced behaviour in white sharks. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 207-215. Academic Press, San Diego.
Strong, W.R.Jr. (1996) Shape discrimination and visual predatory tactics in white sharks. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds). *Great White Sharks The Biology of Carcharodon carcharias*. pp. 229-240. Academic Press, San Diego.
Sundström, L.F., Gruber, S.H., Clermont, S.M., Correia, J.P.S., de Marignac, J.R.C., Morrissey, J.F., Lowrance, C.R., Thomassen, L., Oliveira, M.T. (2001) Review of elasmobranch behavioral studies using ultrasonic telemetry with special references to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, around Bimini Islands, Bahamas. Environmental Biology of Fishes 60: 225-250.
Summers, A.P., Koob, T.J., Brainerd, E.L. (1998) Singray jaws strut their stuff. Nature 395: 450-451.
Tachibana, K., Gruber, S.H. (1988) Shark repellent lipophilic constituents in the defense secretion of the moses sole (*Pardachirus marmoratus*). Toxicon 26: 839-853.
Tester, A.L., Kato, S. (1966) Visual target discrimination in blacktip sharks (*Carcharhinus melanopterus*) and grey sharks (*C. menisorrah*). Pacific Science 20: 461-471.
Tester, A.L., Kendall, J.l. (1969) Morphology of the lateralis canal system in the shark genus *Carcharhinus*. Pacific Science 23: 1-16.
Thomson, K.S., Simanek, D.E. (1977) Body form and locomotion in sharks. American Zoologist 17: 343-354.
Tricas, T.C. (2001) The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. Environmental Biology of Fishes 60: 77-92.
Tricas, T.C., Sisneros, J.A. (2004) Ecological functions and adaptions of the elasmobranch electrosense. In: Von Der Emde, G., Mogdans, J., Kapoor, B.G. (eds). *The Senses of Fish. Adaptions for the Reception of Natural Stimuli.* pp. 308-329. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
Venkatesh, B., Tay, A., Dandona, N., Patil, J.G., Brenner, S. (2005) A compact cartilaginous fish model genome. Current Biology 15: 82-83.
Visser, I.N. (1999) Benthic foraging on stingrays by killer whale (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. Marine Mammal Science 15: 220-227.
Visser, I.N., Berghan, J., van Meurs, R., Fertl, D. (2000) Killer whale (*Orcinus orca*) predation on a shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. Aquatic Mammals 26: 229-231.
Voegeli, F.A., Smale, M.J., Webber, D.M., Andrade, Y., O'Dor, R.K. (2001) Ultrasonic telemetry, tracking and automated monitoring technology for sharks. Environmental Biology of Fishes 60: 267-281.
Webb, P.W., Keyes, R.S. (1982) Swimming kinematics of sharks. Fishery Bulletin 80: 803-812.
Weng, K.C., Castilho, P.C., Morrissette, J.M., Landeira-Fernandez, A.M., Holts, D.B., Schallert, R.J., Goldman, K.J., Block, B.A. (2005) Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks. Science 310: 104 -106.
West, G.J., Stevens, J.D. (2001) Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. Environmental Biology of Fishes 60: 283-298.
Wetherbee, B.M., Lowe, C.G., Crow, G.L. (1994) A review of shark control in Hawaii with recommendations for future research. Pacific Science 48: 95-115.
Whitehead, D.L. (2002) Ampullary organs and electroreception in freshwater *Carcharhinus leucas*. Journal of Physiology – Paris 96: 391-395.
Whitney, N.M., Pratt, H.L., Carrier, J.C. (2004) Group courtship, mating behaviour and siphon sac function in the whitetip reef shark, *Triaenodon obesus*. Animal Behaviour 68: 1435-1442.
Widder, E.A. (1998) A predatory use of counterillumination by the squaloid shark, *Isistius brasiliensis*. Environmental Biology of Fishes 53: 267-273.
Wilder, B.G. (1880) Do sharks swallow their young for protection? Science 1: 236.
Wilga, C.D. (2002) A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. Biological Journal of the Linnean Society 75: 483-502.
Wilga, C.D., Motta, P.J. (2000) Durophagy in sharks: feedings mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. The Journal of Experimental Biology 203: 2781-2796.
Wilga, C.D., Lauder, G.V. (2004) Hydrodynamic function of the shark's tail. Nature 430: 850.

Wilkie, M.P., Turnbull, S., Bird, J., Wang, Y.S., Claude, J.F., Youson, J.H. (2004) Lamprey parasitism of sharks and teleosts: high capacity urea excretion in an extant vertebrate relic. Comparative Biochemistry and Physiology A 138: 485-492.
Wilson, S.G. (2004) Basking shark (*Cetorhinus maximus*) schooling in the southern Gulf of Maine. Fisheries Oceanography 13: 283-286.
Wilson, S.G. Taylor, J.G., Pearce, A.F. (2001) The seasonal aggregation of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia: currents, migrations and the El Niño/Southern Oscillation. Environmental Biology of Fishes 61: 1-11.
Wilson, S.G., Martin, R.A. (2004) Body markings of the whale shark: vestigial or functional? Western Australian Naturalist 124: 118-134.
Winchel, C.J., Martin, A.P., Mallatt, J. (2004) Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 31: 214-224.
Wolf, N.C., Swift, P.R., Carey, F.G. (1988) Swimming muscle helps warm the brain of lamnid sharks. Journal of Comparative Physiology B 157: 709-715.
Wourms, J.P. (1977) Reproduction and development in chondrichthyan fishes. American Zoologist 17: 379-410.
Young, F.A., Kajiura, S.M., Visser, G.J., Correia, J.P.S., Smith, M.F.L. (2002) Notes on the long-term transport of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). Zoo Biology 21: 243-251.

Abstracts

Bonfil, R., O'Brien, S., Meyer, M., Johnson, R., Scholl, M., Oosthuizen, H., Kotze, D., Swanson, S., Paterson, M. (2004) Spatial dynamics of white sharks in South Africa. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Bruce, B., Stevens, J., Otway, N. (2004) Movements and residence times of grey nurse sharks (*Carcharias taurus*) within nominated protected areas. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Brunnschweiler, J.M., Ritter, E.K. (2000) Removal of sharksuckers as a possible origin of agonistic displays in sharks. 16th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, La Paz, Mexico.
Brunnschweiler, J.M. (2001) Jumping sharks, with special emphasis on the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*. 17th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, State College, Pennsylvania, USA.
Brunnschweiler, J.M. (2002) Sharksuckers, *Echeneis naucrates*, attached to blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*: what body regions do they choose? 6th Annual European Elasmobranch Association Conference, Cardiff, Wales.
Brunnschweiler, J.M. (2003) Preliminary results from a bull shark tagging programme off Walker's Cay, Bahamas. 7th Annual European Elasmobranch Association Conference, San Marino Republic.
Brunnschweiler, J.M. (2004) Shark conservation: urgent need for basic behavioural and ecological data. Zoology Seminar, University of Melbourne, Australia.
Brunnschweiler, J.M. (2004) Natural stomach eversion in *Carcharhinus perezi*. 20th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Norman, Oklahoma, USA.
Brunnschweiler, J.M. (2004) Sharksucker induced behaviour in captive bull sharks. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Brunnschweiler, J.M. (2005) Insight into migration patterns of bull sharks in the South Pacific. 21th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Tampa, Florida, USA.
Chapman, D., Shivji, M., Louis, E., Prodohl, P. (2004) A genetic investigation into a shark 'virgin-birth': asexual reproduction, inter-specific hybridization or long-term sperm retention? 20th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Norman, Oklahoma, USA.
Dobson, J. (2004) The potential for wildlife tourism to contribute towards elasmobranch conservation: a case study of the South African cage-diving industry. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Fowler, S. (2004) The role of CITES in shark conservation and management. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Kajiura, S.M., Tricas, T.C., Forni, J.B., Summers, A.P. (2005) Olfaction in sphyrnid sharks. 21th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Tampa, Florida, USA.
Koldewey, H. (2004) The release of sharks from public and private aquariums. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Martin, R.A., Hammerschlag, N., Fallows, C. (2004) Overview of white shark (*Carcharodon carcharias*) research at Seal Island, South Africa. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Morrissey, J.F. (2004) Biology of a new species of gulper shark from the Caribbean Sea. 8th Annual European Elasmobranch Association Conference, London, UK.
Nicholson, C.H.Z., Lawrence, A.J., Gibons, D. (2005) Captive mating in sand tiger sharks (*Carcharias taurus*). 21th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Tampa, Florida, USA.
O'Sullivan, J.B. (2000) A fatal attack on a whale shark, *Rhincodon typus*, by killer whales, *Orcinus orca,* off Bahia de Los Angeles, Baja California. 16th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, La Paz, Mexico.
Pratt, H.L.Jr., Carrier, J.C. (2004) Reproductive competition and cooperation in male *Ginglymostoma cirratum*: patterns and strategies. 20th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Norman, Oklahoma, USA.

Roa-Varon, A., Acero, P.A., Solano, O.D. (2005) A new born whale shark (Smith, 1828) from the Golfo de Morrosquillo, Colombia. 21th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Tampa, Florida, USA.
Yopak, K.E., Montgomery, J.C. (2005) Comparative morphometrics of the elasmobranch brain: mapping neuromorphology onto behavior and environment. 21th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society, Tampa, Florida, USA.

Fachbücher zur Knorpelfischbiologie

Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (2004) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Florida.
Collier, R.S. (2003) *Shark attacks of the twentieth century: from the Pacific Coast of North America*. Scientia Publishing, California.
Hamlett, W.C. (1999) *Sharks, skates and rays. The biology of elasmobranch fishes*. Johns Hopkins University Press, Maryland.
Klimley, A.P. (2003) *The secret life of sharks*. Simon & Schuster, New York.
Klimley, A.P., Ainley, D.G. (1996) *Great White Sharks The Biology of Carchardon carcharias*. Academic Press, San Diego.
Musick, J.A., McMillan B. (2002) *The shark chronicles: a scientist tracks the consummate predator*. Times Books, New York.

Reports & Guidelines, Artkataloge

Bonfil, R., Abdallah, M. (2004) *Field identification guide to the sharks and rays of the Red Sea and Gulf of Aden*. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. FAO, Rome.
Camhi, M., Fowler, S.L., Musick, J.A., Bräutigam, A. and Fordham, S.V. (1998) *Sharks and their Relatives – Ecology and Conservation*. IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Fowler, S.L., Musick, J.A., Bennett, M.B (2003) *The Conservation Status of Australasian Chondrichthyans: Report of the IUCN Shark Specialist Group Australia and Oceania Regional Red List Workshop*. The University of Queensland, School of Biomedical Sciences, Brisbane, Australia.
Clark, S. (2004) *Shark Product Trade in Hong Kong and Mainland China and Implementation of the CITES Shark Listings*. TRAFFIC East Asia, Hong Kong, China.
Compagno, L.J.V. (2001) *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes).* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No 1, Vol. 2. Rome, FAO.
Compagno, L.J.V., Dando, M., Fowler, S. (2005) *A Field Guide to the Sharks of the World*. Harper Collins Publishers Ltd., London.
Compagno, L.J.V., Last, P.R., Stevens, J.D., Alava, M.N.R. (2005) *Checklist of Philippine chondrichthyes*. Report 243. CSIRO Marine Laboratories, Australia.
Cunningham-Day, R. (2001) *Sharks in Danger: Global Shark Conservation Status with Reference to Management Plans and Legislation*. Universal Publishers, Parkland.
Hennemann, R.M. (2001) *Haie und Rochen weltweit*. Jahr Verlag, Hamburg.
Last, P.R., Stevens, J.D. (1994) *Sharks and rays of Australia*. CSIRO Australia.
Meekan, M., Cappo, M. (2004) *Non-destructive techniques for rapid assessment of shark abundance in northern Australia*. The Australian Institute of Marine Science, Townsville.
Musick, J.A., Bonfil, R. (2004) *Elasmobranch fisheries management techniques*. APEC Fisheries Working Group.
Vannuccini, S. (1999) *Shark utilization, marketing and trade*. FAO Fisheries Technical Paper. No 389. Rome, FAO.
WildAid Report (2003) *Shark Finning: Unrecorded Wastage on a Global Scale*.
WildAid Report (2005) *At Rock Bottom: The Declining Sharks of the Eastern Tropical Pacific.*

Zeitschriftenartikel

Anonymous (2004) World shark attack decline signals long-term trend. Marine Pollution Bulletin 48: 415.
Anonymous (2004) Shark flexes its teeth for tough meals. Science 303: 950.
Brown, B.R. (2003) Sensing temperature without ion channels. Nature 421: 495.
Dalton, R. (2004) Plan to cull aquarium tuna dead in the water. Nature 431: 233.
Ernst, E. (1998) Shark cartilage for cancer? The Lancet 351: 298.
Johnson, M. (2005) Oceans need protection from scientists too. Nature 433: 105.
Krieger, K. (2004) Do pool sharks swim faster? Science 305: 636-637.
Mickleburgh, S. (2000) CITES: what role for science? Oryx 34: 241-242.
Parham, P. (1995) A boost to immunity from nurse sharks. Current Biology 5: 696-699.
Paxton, J. (2003) Shark nets in the spotlight. Nature Australia Spring 2003: 84.
Volpe, J.P. (2005) Dollars without sense: the bait for big-money tuna ranching around the world. BioScience 55: 301-302.

Glossar

engl. Englisch, gr. Griechisch, lat. Lateinisch, Def. Definition, Ggs. Gegensatz, i.e.S. im engeren Sinne, in Zsg. in Zusammensetzung mit der in () genannten Bedeutung, Pl. Plural (Mehrzahl).

A

abiotisch gr. *a-, an-* (bei Verneinungen, Nichtvorhandensein bezeichnend), *ho bios* (das Leben); leblos, ohne Leben. Ggs.: biotisch.

Adaption lat. *adaptare* (anpassen). Im evolutionsbiologischen Zusammenhang meint Adaption die Merkmale von Organismen, die das Ergebnis der natürlichen Selektion während ihrer entwicklungsgeschichtlichen Vergangenheit sind und zu einem engen Anpassen an ihre Umwelt führen und/oder den Organismus dazu zwingen, in einem schmalen Spektrum von Umwelten zu leben.

adult lat. *adolescere* (heranwachsen); erwachsen, geschlechtsreif.

aerob gr. *ho aer* (die Luft); sauerstoffabhängig, vom Sauerstoff/an der Luft lebend. Ggs.: anaerob.

Agonie gr. *ho agon* (der Kampf); der Todeskampf.

agonistisches Verhalten Verhaltensweisen im Kampf, Abwehr- und Fluchtverhalten.

Akkomodation/Akkomodationsfähigkeit lat. *accomodare* (anpassen); die Anpassung/-sfähigkeit.

Albinismus lat. *albus* (weiss, hell); vererbbare Stoffwechselkrankheit mit fehlender Farbstoffbildung.

All-You-Can-Eat (engl.) „alles was (soviel) Du essen kannst"; Pauschalpreis, egal wieviel man isst.

anaerob gr. *a-, an-* (bei Verneinungen, Nichtvorhandensein bezeichnend), *ho aer* (die Luft); ohne Sauerstoff (sauerstoffunabhängig) lebend. Ggs.: aerob.

ancestral lat. *ante-cessor* (der Vorfahre, Vorläufer), den Vorfahren zukommende stammesgeschichtliche Merkmale.

Angiogenese gr. *to angeion* (das Gefäss), *he genesis* (die Erzeugung, Entstehung); Gefässentstehung, -erneuerung; Wachstum von kleinen Blutgefässen (Kapillaren).

anterior lat. *ante* (vor); der Vordere, vorne gelegen. Ggs.: posterior.

antiangiogenetische Aktivität gr. *anti-* (gegen); eine auf die Blutgefässbildung hemmend/zerstörend wirkende Aktivität; Aktivität, die dem Blutgefässwachstum entgegen wirkt (s. Angiogenese).

Antigen Körperfremde Stoffe, die als Signal zur Auslösung einer Immunreaktion dienen.

Antikörper Antigenerkennendes Rezeptormolekül, das mit einem Antigen einen Antigen-Antikörper-Komplex bildet.

aplazental gr. *a-, an-* (bei Verneinungen, Nichtvorhandensein bezeichnend), lat. *placenta* (der Kuchen); ohne Mutter- oder Fruchtkuchen. Die Embryonen aplazentaler viviparer Tiere werden nicht über den Kreislauf des Muttertiers mit Hilfe einer Plazenta versorgt, sondern werden lediglich durch die im Dottersack des Eis gespeicherten Nährstoffe genährt. Die dotterreichen Nähreier werden im Mutterleib ausgebrütet. Ggs.: plazental.

Aquafarm z.B. Fischzucht, Aquaristik; künstlich erstellte Wasserlebensräume.

B

Bathypelagial gr. *bathys* (tief, verborgen), *to pelagos* (das Meer); Lebensbereich des offenen Tiefseewassers ab -1000 Metern Tiefe; dort herrscht ewige Nacht.

Benthisch am Boden lebend, zum Boden gehörend; s. Benthos.

Benthos gr. *to benthos* (die Meerestiefe, das Dickicht); das Benthos schliesst alle am und auf dem Boden der Gewässer lebenden Tiere und Pflanzen mit ein (ob festsitzend, kriechend, laufend oder vorübergehend schwimmend).

Bioakkumulation Unter Bioakkumulation versteht man die Anreicherung von Schadstoffen aus der Umwelt in Lebewesen. Diese Anreicherung erfolgt entweder über die Nahrung oder über die Körperoberflächen der Organismen.

Biolumineszenz lat. *lumen* (das Licht); Licht, welches von Lebewesen (insbesondere von marinen Organismen) erzeugt wird; auch "kaltes Licht" genannt, da kaum Wärme frei gesetzt wird.

biotisch gr. *ho bios* (das Leben); lebenden Ursprungs, auf das Leben bezogen. Ggs.: abiotisch.

biparental lat. *bi-* (zweimal), parentes (die Eltern); beide Elternteile betreffend.

Boom and Bust-Fischereien (engl.) „Aufschwung und Pleite (kaputt) gehen"- Fischereien.

Brackwasser Unter Brackwasser versteht man Fluss- oder Meerwasser mit einem Salzgehalt von 0,1 % bis 1 % (1 ‰ bis 10 ‰). Meerwasser hat einen durchschnittlichen Salzgehalt von 3,5 %. Im Süsswasser ist kein oder nur in geringem Masse Kochsalz gelöst.

buckeln Verhaltensweise mancher Haiarten (z.B. Schwarzspitzenhai, Grauer Riffhai); Rücken wird nach oben gekrümmt, ähnlich dem Katzenbuckel.

By-catch (engl.) Beifang; alles, was ungewollt mit ins Netz geht wird als *"By-catch"* bezeichnet.

C

Chondrichthyes gr. *ho chondros* (der Knorpel), *ho ichthys* (der Fisch); die Knorpelfische.

Chromosomen gr. *to chroma* (die Farbe), *to soma* (der Körper); (anfärbbare) Bestandteile des Zellkerns, auf denen die Erbanlagen (Gene) lokalisiert sind. Bestehen je aus zwei Hälften (die sog. Chromatiden).

Chum/Chum-slick/Chumming Das Anlocken von Haien mit Fischblut und Fischresten wird *„chumming"* genannt. Die Haiköder bestehen aus großen Fischstücken oder ganzen Fischen (z.T. werden aber auch Schlachthausabfälle verwendet). Oft wird zusätzlich während der Zeit auf See nach und nach eine Köderbrühe – angereichert mit kleinen Fischen, Wasser, Fischblut und Fischöl – ins Wasser geschüttet. Mit dieser „Fischsuppe" („*chum*") wird ein sogenannter Duftkorridor („*odor corridor*") gelegt, der durch die Ölanteile auch auf der Wasseroberfläche auf grosse Distanz erkennbar ist (der sog. „*chum-slick*").

cladodont gr. *ho klados* (der Kreis, der Zweig, die Kategorienstufe), *ho odus, odontos* (der Zahn); cladodonte Zähne sind durch eine breite Zahnbasis, einen grossen zentralen „Höcker" und seitliche kleinere Höcker (variable Anzahl) charakterisiert. Im Querschnitt weisen die Höcker eine kreis- bis D-förmige Gestalt auf.

Cornea lat. *cornea* (die Cornea); die Hornhaut des Auges.

Cupula lat. *cupula* (die Kuppel, das Gewölbe); gallertige „Hülle", die im Zusammenhang mit Sinneszellen gefunden werden kann und bei der Reizübertragung eine wichtige Rolle spielt.

Cutis lat. *cutis* (die Hülle); die Haut.

D

Dermis gr. *to derma* (die Haut, die Hülle, das Integument, die Oberhaut); bei den Wirbellosen besteht die Dermis (Haut) in der Regel aus einer einschichtigen, bei den Wirbeltieren hingegen aus einer mehrschichtigen Epidermis.

Dinoflagellaten Panzergeisselalgen; Primärproduzenten von organischen Stoffen. Bilden Hauptbestandteil des pflanzlichen Planktons.

distal lat. *distare* (getrennt stehen); weiter entfernt vom Mittelpunkt eines Organs oder des Körpers gelegen als andere Teile. Ggs.: proximal.

DNA *(desoxyribonucleic acid)* (deutsch: DNS = Desoxyribonukleinsäure); bildet das genetische Material eines Organismus, vorwiegend im Zellkern lokalisiert, aber auch in den Mitochondrien und Chloroplasten (Pflanzen).

DNA-Sequenzen bestimmte Abschnitte der DNA; im Labor wird oft nur mit gewissen Abschnitten (Sequenzen) der DNA oder eines bestimmten Gens gearbeitet.

dorsal lat. *dorsalis* (zum Rücken gehörig); den Rücken betreffend, auf dem Rücken befindlich, zum Rücken hin. Ggs.: ventral.

E

Ektoparasit gr. *ektos* (aussen), *ho parasitos* (der Mitesser, Schmarotzer); Parasit, der an der Körperoberfläche eines Organismus lebt.

Elasmobranchier: Haie (Selachii) und Rochen (Raijformes) gr. *ho elasmos* (die Platte), *ta branchia* (die Kiemen); Plattenkiemer (Haie und Rochen). Vertreter dieser Gruppe weisen plattenförmig verbreiterte Kiemenbögen auf (Name).

endemisch gr. *ho demos* (das Gebiet, Volk); in der Biologie: nur in einer bestimmten Gegend vorkommend.

endogen gr. *endo-* (innerhalb), *he genesis* (die Erzeugung); das Innere betreffend, im Innern entstehend/befindlich, von innen verursacht. Ggs.: exogen

Endoskelett Innenskelett.

Enzym Intra- und extrazellulär wirksamer Katalysator im Stoffwechsel.

Epidermis gr. *epi-* (zu, auf, über, daran, dazu-), *to derma* (die Haut, Oberhaut); die ein oder mehrschichtige Oberhaut (Epidermis) der Körperoberfläche der mehrzelligen Tiere.

Ethogramm gr. *to ethos* (der Charakter, Gewohnheit), *graphein* (schreiben, zeichnen); Beschreibung/ Zusammenfassung charakteristischer Verhaltensweisen einer Art.

exogen gr. *exo-* (ausserhalb), *he genesis* (die Erzeugung); von aussen stammend, das Äussere betreffend, aussen entstanden. Ggs.: endogen.

extraokulare Muskeln lat. *extra-* (ausserhalb von etwas), *oculus* (das Auge); spezifische Muskeln der Augen (zur Augenmuskulatur gehörend), Muskeln für die Bewegung des Augapfels.

F

Fekundität Fruchtbarkeit. Zahl der Eier, Samen oder ganz allgemein Nachkommen im ersten Stadium des Lebenszyklus, die ein Individuum produziert.

Finning engl. *fin* (die Flosse); Bezeichnung für das Abschneiden der Haiflossen.

Fitness Beitrag der Nachkommen eines Individuums zu einer Population im Verhältnis zum Beitrag anderer Individuen in der gegenwärtigen Population. Oder der relative Beitrag eines Individuums zum Genpool der nächsten Generation.

G

Genom Bezeichnung für die gesamte Erbsubstanz eines Organismus; jede Zelle eines Organismus verfügt in ihrem Zellkern über die komplette Erbinformation.

Geologie gr. *he ge* (die Erde), *ho logos* (die Lehre); die Lehre von der Erde, die Erdwissenschaft.

Guaninkristalle Guaninkristalle werden oft aus Abfall- bzw. Stoffwechselprodukten gebildet (kristallisierte Stoffwechselschlacken) und zum Nutzen des Tiers im Körper eingelagert. Durch die Kristallisierung von Guaninablagerungen erhalten z.B. die Knochenfische ihren Silberglanz. Auch im Tapetum der Haiaugen ist Guanin in kristallisierter Form abgelagert und bildet hinter der Netzhaut eine reflektierende Schicht. Die eingelagerten Guaninkristalle bewirken, dass Licht, welches die Netzhaut passiert hat, reflektiert wird und nochmals die Chance hat, auf eines der Sehstäbchen in der Netzhaut zu treffen, um so das einfallende Dämmerungslicht oder das ohnehin schwache Licht in der Tiefsee zu verstärken. Dabei gelangt ein Teil des reflektierten Lichts durch die Linse wieder nach aussen. So kommt das Augenleuchten zustande, wenn bei einem Nachttauchgang das Licht einer Lampe von Haiaugen reflektiert wird.

H

Habitat lat. *habitare* (wohnen, bewohnen); ökologische Nische, die ein Organismus besetzt, Gesamtheit der ökologischen Umweltfaktoren einer Tierart; standortbedingtes Vorkommen von Lebewesen.

Habitus lat. *habitus* (die Haltung, der Zustand); die äussere Gestalt, das äussere Erscheinungsbild, die Gesamtheit der äusseren Erscheinungsform.

Hämoglobin Als Hämoglobin (Hb; bestehend aus Häm und Globin) bezeichnet man den eisenhaltigen roten Blutfarbstoff in den roten Blutkörperchen (*Erythrozyten*) der Wirbeltiere (und einiger Mollusken sowie weniger Krustentiere und Insekten) und seine Varianten. Es ist für den Sauerstoff-Transport im Körper zuständig.

Hemisphäre gr. *hemisys* (halb), *hemi-* (zur Hälfte, halb-), lat. *sphaericus* (kugelig); die Halbkugel.

Herbivor lat. *herba* (das Kraut, Gras), *vorare* (schlingen, verschlingen); der Pflanzenfresser.

heterocerk gr. *heteros* (der andere), *hetero-* (verschieden, anders), *he kerkos* (der Schwanz); asymmetrische (Schwanz-) Flosse, mit ungleichem oberen und unteren Lobus. Ggs.: homocerk.

Histologie gr. *ho histos* (das Gewebe), *ho logos* (die Lehre); die Gewebslehre.

histologisch die Gewebslehre betreffend, zur Gewebslehre gehörend.

holistisch gr. *holos* (ganz, total); das Ganze betreffend, allumfänglicher Ansatz.

homocerk gr. *homos* (gleich), *he kerkos* (der Schwanz); symmetrische (Schwanz-) Flosse, aus zwei gleichgrossen Loben bestehend. Ggs.: heterocerk.

hybodont gr. *hybos* (bucklig), *ho odus, odontos* (der Zahn); „buckelzähnig".

Hybrid lat. *hybrida* (Mischling, Bastard).

hydrophob gr. *Hydro* (Wasser), *phobos* (Furcht, Flucht), mit Wasser nicht mischbar. Ggs.: hydrophil.

I

Injektion lat. *injectio* (die Einspritzung).

Integument lat. *integumentum* (die Decke, die Hülle); die (bei Vertebraten mehrschichtige) äussere Haut.

interspezifisch lat. *inter-* (zwischen), *species* (die Art); zwischenartlich, d.h. von Art zu Art.

intraspezifisch lat. *intra-* (innerhalb von), *species* (die Art); innerartlich, d.h. innerhalb einer Art.

intrauterin lat. *intra-* (innerhalb von), *uterus* (die Gebärmutter); innerhalb der Gebärmutter.

Ion Elektrisch geladenes Teilchen.

Ionenregulation gr. *ion* (gehend); die Regulation des Ionenflusses/der elektrisch geladenen Atome bzw. Moleküle (Ionen) durch sog. Ionenpumpen in der Membran.

Isthmus gr. *ho isthmos* (die Landenge); in der Anatomie werden mit Isthmus Engstellen von Organen bezeichnet. Bei weiblichen Haien die Engstelle zwischen Nidamentaldrüse und Uterus.

K

kalzifizieren verkalken.

Kannibalismus seinesgleichen fressend, sich von derselben Art ernährend.

Karnivor lat. *caro*, *carnis* (das Fleisch, -stück), *vorare* (verschlingen, fressen); der Fleischfresser, das Raubtier.

Karyotyp gr. *to karyon* (der Kern), *ho typos* (das Bildwerk, die Gestalt); vollständiger Chromosomensatz eines Individuums.

kaudal lat. *cauda* (der Schwanz), *caudalis* (zum Schwanz hin); schwanzwärts gelegen.

Klasper/Myxopterygien gr. *he myxa* (der Schleim); die von aussen sichtbaren, paarig angelegten Geschlechtsorgane des männlichen Hais.

Kleptoparasitismus gr. *kleptein* (stehlen), *ho parasitos* (der Mitesser, Schmarotzer); von Kleptoparasitismus spricht man dann, wenn einem Räuber die erlegte Beute von einem anderen Tier weggeschnappt (gestohlen) wird.

Klinotaxis gr. *klinein* (neigen, biegen), *he taxis* (Anordnung, Stellung); im biologischen Kontext bedeutet Taxis die Orientierung frei beweglicher Organismen zur Richtung des einwirkenden Reizes hin. Bei der Klinotaxis kann der Hai eine Geruchsquelle im strömungsfreien Wasser lokalisieren. Ggs.: Rheotaxis.

Kloake lat. *cloaca* (die Schleuse); gemeinsamer Körperausgang für Geschlechtsorgane, Harnleiter und Darm.

kognitive Fähigkeit Mit dem Begriff kognitiv bezeichnet man die im Gehirn ablaufenden Informationsverarbeitungsprozesse. Kognitive Fähigkeit beinhaltet alle Prozesse und Strukturen, die mit der Wahrnehmung und dem Erkennen zusammenhängen (Denken, Verstehen, Gedächtnis).

Konditionierung, konditioniert lat. *conditio* (die Bedingung, Beschaffenheit, allgemeiner Zustand); eine wiederholte Kombination zwischen einer motorischen Aktivität (einer bestimmten Handlung) und einem oder mehreren äusseren Reizen, die zu einem Lernerfolg führt. Das Tier lernt, auf einen bestimmten Reiz hin immer gleich zu reagieren.

Kontinentalschelf Der Schelf (auch Kontinentalschelf, Kontinentalsockel) ist die Bezeichnung für den flachen, küstennahen Meeresboden bis zu 200 Meter unter dem Meeresspiegel. Der Schelfbereich ist Bestandteil der Festlandmasse (kontinentale Kruste). Er wird zum Land hin von der Küste begrenzt und zum Meer hin durch die Schelfkante, wo der Boden steil abzufallen beginnt.

Kontrollgruppe Bei jedem Experiment muss ein sog. Kontrollexperiment durchgeführt werden, bei dem z.B. das zu prüfende Medikament weggelassen wird, sonst aber identisch zum Hauptexperiment ist. Nur so kann man den entscheidenden Vergleich zwischen mit und ohne Medikament anstellen. Unter einer Kontrollgruppe versteht man also die Gesamtheit der Untersuchungsobjekte/-individuen, die kein Medikament erhalten.

Konvergenz lat. *convergens* (zusammenneigend); unabhängige, aber ähnliche Entwicklung von Körpermerkmalen bei verschiedenen Arten aufgrund ähnlicher Bedingungen.

kranial gr. *kranion* (Schädel); schädelwärts, am Vorderende gelegen.

L

Labyrinth gr. *ho labyrinthos* (das Labyrinth, der Irrgang); das Innenohr der Wirbeltiere.

Lagaena lat. *lagoena* (die Flasche, der Weinkrug); kurzer, flaschenförmiger Blindsack am Sacculus des Labyrinths; nur bei niederen Wirbeltieren vorhanden (bildet sich bei höheren Wirbeltieren zur Schnecke (Cochlea)) um.

landen/gelandet von: an Land bringen; wird in der Fischerei verwendet. Ein Fang wird an Land gebracht, sprich gelandet.

Lebenszyklus Abfolge von Stadien eines Organismus während seiner Entwicklung von der Zygote bis zur Produktion von Nachkommen.

Lebenszyklusstrategie Muster von Wachstum, Differenzierung, Speicherung und Reproduktion während des Lebens eines Organismus.

lumineszent lat. *lumen* (das Licht); selbstleuchtend.

M

marin lat. *mare* (Meer); im Meer lebend.

maternal lat. *maternalis* (mutterähnlich, mütterlich, den Einfluss der Mutter betreffend); z.B. maternale Vererbung: Eigenschaften/Merkmale, die nur von der Mutter auf ihre Nachkommen vererbt werden.

Melanin gr. *melas* (schwarz); stickstoffhaltige, braune bis schwarze Pigmente.

Melanisierung Plötzliche Einlagerung von Melanin-Pigmenten im Körper (Tarnung) oder in unserem Beispiel in den Augen der Haie, um die Wirkung der Guaninkristalle und somit der Lichteinwirkung zu dämmen.

Mesopelagial gr. *meso-* (mittel, zwischen), pelagios (auf offener See, im/auf dem Meer); der Lebensraum des offenen Meeres und des freien Wassers ab -200 Metern Tiefe und die Gesamtheit der darin lebenden Organ-

ismen. Liegt zwischen dem lichtdurchfluteten Epipelagial und dem Bathypelagial (ab -1000 Metern).

Metabolismus gr. *metabole* (Umwandlung); Stoffwechsel, i.e.S. Zellstoffwechsel.

Migration/migrieren lat. *migrare* (wandern); jahreszeitlich- und/oder fortpflanzungsbedingte Wanderungen bestimmter Tierarten.

Mitochondrien gr. *ho mitos* (der Faden), *ho chondros* (das Korn); faden- oder stäbchenförmige stoffwechselaktive Zellorganellen im Cytoplasma, d.h. in der Zellflüssigkeit.

molekulare Marker Molekulare Marker sind bestimmte und bekannte DNA-Sequenzen, die in der Genetik verwendet werden, um in einem bestimmten Zielorganismus nach einer ähnlichen/gleichen Sequenz (Gen) zu suchen. Wichtig zur Bestimmung von Verwandschaftsgraden.

Morph-, Morpho- gr. *morphe* (Gestalt, Form).

Mutualismus lat. *mutuus* (geborgt, wechselseitig); enges Zusammenleben verschiedener Arten mit gegenseitiger Wechselwirkung, die für beide beteiligten Seiten positiv/vorteilhaft ist. Dieses Zusammenleben ist jedoch nicht lebensnotwendig und wird somit fakultativ und zum Teil nur temporär eingegangen.

N

Nekrose/nekrotisch (Gewebe) gr. *nekros* (tot); Gewebetod; Absterben von Geweben, Organteilen; absterbendes, totes Gewebe.

Neocortex gr. *neos* (neu, jung, frisch), lat. *cortex* (die Rinde); der stammesgeschichtlich junge Teil der Grosshirnrinde.

Neuromasten gr. *to neuron* (der Nerv, die Sehne, die Faser); fingerförmige Gebilde, die von Gallerte umhüllt sind. Neuromasten bestehen aus Zellen, die eine oder mehrere Cilien (Haare) besitzen. Am Ende der Haare befinden sich Nervenzellen, die Reize aufnehmen.

neuronal gr. *to neuron* (der Nerv, die Sehne, die Faser); die Nerven (-zellen) betreffend.

Nickhaut Bei der Nickhaut handelt es sich um ein sog. drittes Augenlid, das von manchen Haiarten entwickelt worden ist, um sich in Kämpfen mit Beutetieren nicht an den Augen zu verletzen. Die Nickhaut schiebt sich im letzten Stadium eines Angriffs vor die Augen und schützt diese effizient vor Verletzungen. Andere Arten, wie z.B. der Weiße Hai, rollen ihre Augen nach hinten in den Schädel um sie vor Verletzungen zu schützen.

Nidamentaldrüse (Schalendrüse) Drüse des weiblichen Reproduktionssystems, in der Spermien gespeichert werden können und die Schleim-, Eiweiss- und Eierschalenstoffe absondert.

Non-rapid-eye-movement (NREM) (engl.) „Nicht-schnelle-Augen-Bewegungen“; Schlaf ohne rasche Augenbewegungen, der beim Menschen 70-80% des Gesamtschlafs ausmacht, (Ggs.: REM). Im Schlaf wechseln sich NREM und REM Schlafphasen ab.

Notochord gr. *ho notos* (der Rücken); embryonaler Rückenstab. Wird meist als Chorda dorsalis bezeichnet.

Nucleotide lat. *nucleus* (Nuss, Kern); Bausteine der Nucleinsäuren, die ihrerseits die Bausteine der DNA und RNA sind.

Nursery grounds engl. *nursery* (Kinderzimmer), *ground* (der Boden, das Gebiet); Kinderstuben der Haie; Flachwassergebiete, in denen die Haijungen geschützt aufwachsen können.

Nymphentäschchen gr. *he nymphe* (die Braut, junge Frau); Ei oviparer Haie mit verhärteter Schale zum Schutz des Embryos.

O

Oesophagus gr. *oisophagos* (der Schlund); die Speiseröhre (Vorderdarmabschnitt).

Ökosystem Wirkungsgefüge zwischen verschiedenen Organismenarten und ihrem Lebensraum.

olfaktorisch lat. *olere* (duften, riechen), *facere* (machen); den Geruchsinn betreffend.

Omnivor lat. *omnis* (jeder, ganz), *vorare (*fressen); Allesfresser; Tiere, die sowohl pflanzliche als auch tierische Nahrung zu sich nehmen.

Ontogenese lat. *ontogenesis* (Keimesentwicklung); die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zur Geschlechtsreife mit einer embryonalen und einer post-embryonalen Phase.

ontogenetisch die Ontogenese betreffend.

oophag gr. *to oon* (das Ei), *ho phagos* (der Fresser); eierfressend.

Organellen gr. *to organon* (das Werkzeug, Organ); Zellbestandteile („Organe“ der Zelle) mit spezifischen Funktionen.

Osmoregulation gr. *ho osmos* (der Stoss, Antrieb); Stabilisierung des Innenmilieus eines Organismus gegenüber seiner Umgebung. Hormonell gesteuerte Kontrolle des Wasser- und Salzhaushaltes im jeweiligen Organismus.

Ostium lat. *ostium* (die Mündung); Eintrittsstelle der Eier in den Eileiter.

Ostracodermi gr. *to ostrakon* (die Schale), *to derma* (die Haut); fossile Gruppe (Ordovizium–Devon) kieferloser Wirbeltiere (Agnatha); fischartige Vertebraten

mit einem Knochen- und Schuppenpanzer. Die meisten lebten im Süsswasser.

oszillieren/oszillierend schwingen/schwingend, in Schwingung.

otisch gr. *to us, otos* (das Ohr); zum Ohr gehörend, das Ohr betreffend.

Otoconia gr. *to us, otos* (das Ohr), *he konia* (der Staub); der Hörsand.

Ovar lat. *ovarium* (der Eierstock); weibliche Keimdrüse, welche die Eizellen liefert.

Ovidukt lat. *ovum* (das Ei), *ducere* (führen); der Eileiter.

ovipar lat. *ovum* (das Ei), *parere* (gebären); eierlegend. Ggs.: vivipar.

Oviparie Bei der Oviparie werden die Eier vor, während oder nach der Ablage befruchtet und sie werden in einem frühen Entwicklungsstadium des Embryos abgelegt. Ggs.: Viviparie.

P

paarig zwei zusammen, in zweifacher Ausführung, auf jeder Seite; z.B. paarig angelegte Flossen: symmetrisch links und rechts des Körpers gelegene Flosse. Ggs.: unpaarig, z.B. die Schwanzflosse.

Pedunkel lat. *pedum* (der Stab); der Stiel. Bei den Haien bezeichnet Pedunkel den Schwanzstiel.

Pelagial gr. *pelagios* (auf offener See, im/auf dem Meer); der Lebensraum des offenen Meeres und des freien Wassers. Gesamtheit der darin lebenden Organismen.

pelagisch gr. *to pelagos* (das Meer, die offene See); auf die Tiere und Pflanzen in diesem Lebensraum bezogen.

Photon gr. *to phos*, *photos* (das Licht); ein Lichtquantum.

Photorezeptoren (Sinneszellen) gr. *to phos*, *photos* (das Licht), lat. *recipere* (aufnehmen); ein Rezeptor, bzw. eine Sinneszelle, die lichtsensitiv ist, die auf Licht reagiert, die durch einen Lichtreiz aktiviert wird.

Phylogenese Entwicklungsgeschichte einer taxonomischen Gruppe.

Placodermi gr. *he plax* (die Platte), *to derma* (die Haut); älteste Gnathostomen (kiefertragende Wirbeltiere; ab Devon) mit knöchernem Skelett und paarigen Flossen; auch Panzerfische genannt.

Placoidschuppen gr. *he plax* (die Platte); Hautzähnchen der Haie.

Plankton gr. *plankton* (das Umhergetriebene); Gesamtheit aller im Wasser freischwebenden Organismen.

plazental lat. *placenta* (der Kuchen); den Mutter- oder Fruchtkuchen mit mütterlichem und kindlichem Anteil betreffend, zur Plazenta gehörig. Ggs.: aplazental.

Pop-up-Satellitensender engl. *pop up* ((plötzlich) auftauchen); Sender, die sich nach einer bestimmten Zeit lösen und an die Wasseroberfläche steigen.

Population Gesamtheit der Individuen einer Art, die einen geografisch begrenzten Raum besiedeln.

posterior lat. *poste* (nach); der Hintere, hinten gelegen. Ggs.: anterior.

Prädator lat. *praedo* (der Beutemacher, Räuber); der Räuber, Jäger, das Raubtier.

Propriorezeptoren lat. *proprius* (eigentümlich, wesentlich), *receptio* (die Aufnahme); bei Vertebraten liegen diese Rezeptoren vor allem im Muskelgewebe, in Sehnen und Gelenken. Sie registrieren die Stellung verschiedener Körperteile zueinander.

proximal lat. *proximus* (der nächste); näher zum Mittelpunkt eines Organs oder Körpers gelegen als andere Teile. Ggs.: distal.

R

Radiation lat. *radius* (Stab, Speiche, Strahl); evolutive Aufspaltung einer Ausgangsart in mehrere Arten.

Rapid-eye-movement (REM) (engl.) „Schnelle-Augen-Bewegungen"; Schlaf mit raschen Augenbewegungen unter den geschlossenen Lidern. Ggs.: NREM.

Refraktion, Refraktärphase lat. *refractarius* (widerstrebend); Phase zwischen zwei erfolgten Reizeinwirkungen, in der die Sinneszelle unempfindlich für einen einfallenden Reiz ist. „Erholungsphase" der Sinneszelle.

Reproduktionspotenzial lat. *re-* (zurück, entgegen), *producere* (hervorbringen, grossziehen), *potentia* (die Fähigkeit); Vermehrung, Vervielfältigung, Nachkommen erzeugen; die Fähigkeit Nachkommen zu erzeugen.

Rete mirabile lat. *rete* (das Netz), *mirabilis* (wunderbar); das Wundernetz. Bei Vertretern der Ordnung Lamniformes zu finden.

Retina lat. *rete* (das Netz); die Netzhaut des Vertebratenauges.

rezent lat. *recens* (neu, frisch, jung); heute lebend/existierend. Ggs.: fossil.

Rheotaxis gr. *rhein* (fliessen), *he taxis* (Anordnung, Stellung); Richtungsorientierung mit Hilfe des Strömungssinns. Ggs.: Klinotaxis.

Rostrum lat. *rodere* (benagen); der Schnabel, Verlängerung des anterioren Teils des Kopfes.

S

sedentarisch lat. *sedere* (sitzen), *sedentarius* (im Sitzen arbeitend); sessile, festsitzende Lebensweise.

Seitenlinienorgan ein Sinnessystem der Knochen- und Knorpelfische zur Wahrnehmung von Wasserbewegungen, Strömungs- und Druckänderungen (Druckwellen).

sensorisch lat. *sensus* (Sinn); die Sinne betreffend.

singulär lat. *singularis* (einzeln, vereinzelt); einzeln.

Siphonsäcke gr. *ho siphon* (die Röhre, die Spritze, der Heber); paarige, blind endende Säcke der Klasper, die mit Wasser gefüllt werden können und dem männlichen Hai helfen, die Samenflüssigkeit ins Weibchen zu pressen.

Spermatophoren gr. *to sperma* (der Same, die Saat), *phorein* (tragen); Samenträger, Samenpakete; Spermien, die in einer gallertartigen Masse zu Paketen zusammengehalten werden und während der Begattung in den weiblichen Körper übertragen werden.

sphärisch lat. *sphericus* (kugelig); kugelig, kugelförmig.

Squalen lat. *squalus*; chemische Verbindung; ungesättigter Kohlenwasserstoff, der im Leberöl der Haie vorkommt.

statisch gr. *statos* (stehend, gestellt); nicht in Bewegung, ruhig.

Subcutis lat. *sub-* (unter, unterhalb), *cutis* (die Hülle, die Haut); die Unterhaut.

subdermal lat. *sub-* (unter, unterhalb), gr. *to derma* (die Haut); unter der Haut liegend.

Superräuber Auch Apex (lat. die Spitze)-Prädatoren genannt. Ein Superräuber steht an der Spitze der Nahrungskette und kontrolliert andere Räuber; er hat selber keine natürlichen Feinde.

Symbiose gr. *he symbiosis* (das Zusammenleben); Lebensgemeinschaft zwischen Organismen verschiedener Arten, in der jeder beteiligte Partner einen Vorteil gegnüber einem Leben ohne den anderen Organismus erfährt.

systematisch gr. *to systema* (geordnete Aufstellung); nach System, in der Rangordnung.

T

Tapetum lucidum lat. *tapetum* (der Teppich), *lucidus* (hell, leuchtend, deutlich); lichtreflektierende Pigmentschicht hinter der Retina, die bis zu 90% des einfallenden Lichts wieder in die Retina zurück wirft. Lichtverstärker.

Taxon Pl. Taxa, gr. *taxis* (Aufstellung, Rangordnung); Einheit des biologischen Systems, z.B. *Carcharhinus leucas* (als Art), *Carcharhinus* (als Gattung), Carcharhinidae (als Familie), Carcharhiniformes (als Ordnung), Chondrichthyes (als Stamm).

Thermokline gr. *thermos* (warm, heiss); horizontale Übergangslinie vom wärmeren stark schwankenden Meerwasser zum konstant kalten (ca. 4°C) Meerwasser.

toxisch lat. *toxicum* (das Gift); giftig.

Trophonemata Kommt bei den Rochen (Rajiformes) vor: Lange fadenförmige Anhängsel des Uterus (Gebärmutter), die eine nährstoffreiche Flüssigkeit ausscheiden („uterine Milch"), die vom embryonalen Dottersack absorbiert wird oder vom Embryo durch das Maul oder durch das Spiraculum (engl. *Spiracles*) eingenommen wird.

tubulär lat. *tubulus* (die kleine Röhre); schlauchförmig, röhrenförmig.

U

unihemisphärisch Nur auf einer Halbkugel (Hemisphäre) vorkommend.

Uterus (lat.); die Gebärmutter.

Utriculus lat. *uter* (der kleine Schlauch); Teil des häutigen Labyrinthes (Innenohr) der Vertebraten.

V

ventral lat. *ventralis* (zum Bauch gehörig); den Bauch betreffend, auf dem Bauch befindlich, zum Bauch hin. Ggs.: dorsal.

vivipar lat. *vivus* (lebendig), *parere* (gebären); lebendgebärend, d.h. die „fertigen" (weitentwickelten) Jungen werden geboren. Ggs.: ovipar.

Viviparie das Lebendgebären. Ggs.: Oviparie.

Z

Zoo- gr. *zoon* (Tier, Lebewesen); in Zsg.

Zytoplasma gr. *to kytos* (die Zelle, das Gefäss), *to plasma* (das Geformte); Grundsubstanz der Zelle; Zellinhalt ausser Zellkern.

Index

A

Adelphophagie, 32
Afterflosse, 18
Agnatha, 16
agonistisches Verhalten, 66, 67, 68, 94
Akommodation, 44
akustische Sender, 63, 71
Albinismus, 48
Altersschätzung, 34
Alterungsprozess, 34
altruistische Verhaltensweisen, 77
Anatomie, 8, 15, 27, 39
Angiogenese, 84
anguiliform, 17
Anthropomorphismus, 3
aplazentale Dottersackviviparie, 32
aplazentale Oophagie, 32
Aquariumshaltung, 6
Artenzahl, 10
Artidentifikation, 49
Atmung, 20, 41, 68
Audiogramm, 40
Auftrieb, 17, 19, 20, 21
Augen, 24, 44, 47
Augenlider, 44
Aussterberisiko, 87

B

Barteln, 43
Basalia, 18
Bauchflossen, 9
Bauchspeicheldrüse, 21
Befruchtung, 11
Beifang, 86, 96
Beisskraft, 27
Beuteerwerb, 22
Beutespektrum, 26, 28
Bewusstsein, 4
Bioakkumulation, 85
Biodiversität, 10
bioelektrische Felder, 45, 46
Bioindikator, 78, 79
Biolumineszenz, 70
Bogengänge, 40
bottom-up-Effekt, 30
Branchialbögen, 16
Brustflossen, 12, 19, 68, 77, 83
Brutpflege, 32, 33
Bulbus olfactorius, 47
By-catch, 80, 82, 86

C

Carcharhiniformes, 14, 25, 32, 46, 75
Catch-and-release, 91
Ceratotrichia, 9, 18, 19, 83
Cerebellum, 47
Chondrocranium, 40
Chordata, 8
Chromatophoren, 22
Chromosomen, 48
Ciguatera, 83
CITES, 87
cladodont, 12, 24
Cladoselache, 13, 15

D

Darm, 20, 21
Der Weisse Hai, 3, 90
Dermalskelett, 16
dichteabhängige Faktoren, 62
Diencephalon, 47
DNA, 48, 50
Dottersack, 32
Drohverhalten, 66

E

Ei, 24
Eihülle, 11, 24
Ektoparasiten, 67, 74
Elektrorezeptor, 45
Embryogenese, 31
Embryonalentwicklung, 36
endemisch, 61, 62
Endoskelett, 15, 16
epaxial, 17, 20
Epidermis, 22, 23, 24
Erythrozyten, 38
Ethogramm, 65, 74
Evolutionsraten, 50
Evolutionstheorie, 60

F

Feindvermeidung, 22, 69
Fekundität, 61
Fieber, 2
Finning, 81, 82, 84
Fischerei, 85, 86, 90
Fitness, 2, 75, 78
Forscher, 6
Fortpflanzung, 30, 63, 68, 73, 74, 79
Fortpflanzungsverhalten, 77
Freizeitfischerei, 91
Fressmechanik, 26
Fressrate, 27
Fressstrategie, 26

G

Galle, 21
Gallenblase, 21
Geburtsrate, 61
Gehirn, 39, 40, 41, 46, 47, 48, 71, 84
Gehirngrösse, 46, 75
Gehör, 40
Genetik, 8, 48
Genomgrösse, 48
Geruchssinn, 41, 47
Geschlechtsmerkmale, 30
Geschlechtsreife, 62
Geschmacksknospen, 43
Geschmackssinn, 43
Gnathostomata, 6
Götter, 2

Gräten, 22
Gruppenbildung, 73, 74

H

Haarzellen, 40, 41, 45
Habitatszerstörung, 86
Habitus, 15
Haiabwehrmittel, 91, 95, 96
Haiflossensuppe, 83
Haifütterung, 90
Hainetze, 93, 94
Haiprodukte, 87
Haitauchen, 90, 91
Haitourismus, 91
Haiunfälle, 91, 92
Hämoglobin, 17
Harnstoff, 36, 82
Haut, 22, 23
heterocerk, 19
Heterodontiformes, 14
Hexanchiformes, 13, 32, 75
Hirnfunktion, 71
Hoden, 30
Hörfähigkeit, 40
Hormone, 79
Hornhaut, 44
Hörsensitivität, 40
Hörzelle, 39
Hörzentrum, 40
hybodont, 13, 24
Hybodus, 13
Hybridisierung, 49
Hydrodynamik, 20
Hyoidbogen, 16
Hyomandibulare, 25
hyostyl, 25
Hyostylie, 13
hypaxial, 17, 20

I

Immunoglobuline, 38
Immunsystem, 2, 38, 84
Innenohr, 39, 40, 41
innere Befruchtung, 30, 31, 74
instrumentelles Lernen, 72
Integument, 22
Intelligenz, 72
interspezifische Kommunikation, 22
intraspezifische Kommunikation, 22
intraspezifische Konkurrenz, 61
intrauteriner Kannibalismus, 32
Invertebrata, 8
IPOA-Sharks, 87

J

Jagdstrategie, 64, 70, 71
Jagdverhalten, 70
Jaws, 3, 6, 90

K

Kalzifizierung, 16
Kannibalismus, 25, 69
Karyotyp, 48
Keimbahn, 34
Kieferapparat, 16
Kiele, 18
Kiemen, 16, 20, 35, 36, 43
Kiemenbogen, 20
Kiemendarm, 20
Kiemendeckel, 10, 16
Kiemenfilamente, 20
Kiemenspalten, 16
Kinderstuben, 29, 33, 69, 85
Klasper, 9, 30
Kleptoparasitismus, 70
Klinotaxis, 41
Kloake, 11, 21, 30, 31
Knorpel, 15, 16, 84
Knorpelfischprodukte, 80, 82
kognitive Fähigkeiten, 90
Kollagen, 83
Kommunikation, 77, 78, 79
Konditionierung, 72, 73
Konvergenz, 24
Kooperation, 77
Kopulation, 31
Körperfärbung, 22, 78
Körpermusterung, 22
Körpersprache, 65, 66, 67, 68, 69, 78
Körpertemperatur, 35, 63
Krebs, 34, 84
K-Strategie, 61, 85

L

Laborstudien, 8
Labyrinth, 39, 40
Lagaena, 40
Lamniformes, 14, 18, 25, 32, 35
Lateral displays, 69
Lebensdauer, 34
Lebensgemeinschaft, 67, 74, 91
Lebensraumzerstörung, 87
Lebenszyklus, 63, 73, 76, 85
Lebenszyklusstrategie, 61, 68
Leber, 19, 21, 35
Leberöl, 81, 83
Lernfähigkeit, 72, 75
Leuchtorgane, 62
Leukozyten, 38
Life history-Parameter, 61
Linse, 44
Lobus, 18, 19
Lorenzinische Ampullen, 20, 45, 46
Lunge, 9
Lymphozyten, 38

M

Macula neglecta, 40, 41
Magen, 20, 21, 29, 35, 84
Magenausstülpen, 21
Magentemperatur, 71
Magnetsinn, 46
Mandibularbogen, 16
Mandibulare, 16
Maul, 20, 21, 25
Mechanorezeptor, 42
Meckelscher Knorpel, 9, 16, 24
Megalodon, 13
Melanin, 22, 45
Melanophoren, 22
Metencephalon, 47

Migration, 46, 50, 63, 64, 65, 72
Milz, 38
Mistaken identity, 95
Mitochondrien, 48
Monogamie, 49
monophyletisch, 15
Morphologie, 6, 8, 27, 30, 78
Mortalität, 61
Mortalitätskoeffizient, 62
MSC, 88
Muskulatur, 17, 20, 22, 37, 63
Mutationsraten, 75
Mutualismus, 74
Myelencephalon, 47
Myomer, 17, 22
Myosepten, 17

N

Nabel, 33
Nabelschnur, 33
Nahrung, 20, 21
Nahrungsaufnahme, 29
Nahrungserwerb, 76
Nahrungskette, 30, 79, 82, 83, 86, 88
Nahrungsspektrum, 24, 27, 28, 29
Nahrungssuche, 73
Nasenkammer, 41
natürliche Selektion, 60
Navigation, 46
Neocortex, 48
Neoselachii, 13
Nervensystem, 39
Nervenzelle, 39, 40
Neurocranium, 16
Neuromasten, 42
Neuronen, 46
Nickhaut, 44, 72
Nidamentaldrüse, 31
Nieren, 36
Nucleotidsubstitutionsrate, 50
Nursery grounds, 29, 33, 80, 85
Nymphentäschchen, 31

O

Objektspielverhalten, 76
Odontoblasten, 23
Oesophagus, 70
Ohren, 47
ökologische Nische, 62, 65
Ontogenese, 24
oophag, 25
Oophagie, 32, 33
Operculum, 16
Orectolobiformes, 14, 32
Osmokonformer, 36, 37
Osmoregulation, 22, 32, 36, 63
Osmoregulatoren, 36
Ösophagus, 20
Ostium, 31
oszillatorisch, 18
Otoconia, 40
Ovarien, 31, 84
Ovidukt, 31, 32
ovipar, 31
Oviparie, 31, 32
Ovoviviparie, 32

P

Paarung, 22, 77, 78, 91
Paarungssystem, 49
Paarungsverhalten, 74
Palatoquadratum, 9, 16, 24
Parasiten, 21, 24
Parthenogenese, 49
Pedunkel, 18, 19
Pharynx, 20
Pheromone, 78
Photorezeptoren, 44
Physiologie, 6, 8, 30, 39, 78
Pigment, 22
Pinealorgan, 22
Pit-Organe, 42
Placoidschuppen, 9, 10, 16, 23, 24, 26, 42
Plankton, 28
Plazenta, 31, 33
plazentale Viviparie, 32, 33
Polygamie, 49
Populationsdynamik, 61
Populationsstruktur, 50
Populationswachstum, 61
Populationszuwachsrate, 62
Präkaudalgruben, 19
primäre Kiefergelenk, 16
Pristiophoriformes, 14, 75
Propriorezeptor, 42, 43
Pulpa, 23, 24
Pupille, 44

Q

Quastenflosser, 11

R

Radialia, 18, 19
RAM-Ventilation, 18
Räuber-Beute-Beziehung, 30
Räuber-Beute-Interaktion, 69
Räuber-Beute-Kommunikation, 78
Rectum, 21
Rektaldrüse, 21, 36, 38
Reproduktion, 34
Reproduktionsbiologie, 61
Reproduktionspotenzial, 61, 62, 81
Rete mirabile, 35
Retina, 44
Revolvergebiss, 25
Reynoldszahl, 17
Rheotaxis, 41, 42, 43
Riechsäcke, 41
Rostrum, 42
r-Strategie, 61
Rückenflosse, 18
Rückenmark, 47

S

Sacculus, 40
Samenleiter, 30
Satellitensender, 50, 64, 65
Saugfische, 67
Saugloch, 16
Savi-Vesikel, 42
Schädel, 16
Schlaf, 71, 72

Schmerzempfindung, 48
Schmerzwahrnehmung, 47
Schwangerschaft, 33
Schwanzflosse, 9, 13, 17, 18, 83
Schwimmblase, 9, 22, 40, 72
Schwimmgeschwindigkeit, 36, 63, 74
Schwimmwiderstand, 23, 67
Sehfeld, 45
Sehpigment, 44
Sehsinn, 71
Sehzelle, 39
Seitenliniensystem, 20, 22, 42, 43, 47, 72
Sexualpheromone, 41
Shark Chaser, 95
Sichtfeld, 20
Signalisieren, 78
Sinneshaare, 39
Sinnesökologie, 39
Sinnesorgane, 9
Siphonsäcke, 31, 74
soziale Interaktion, 73
soziale Verhaltensweisen, 71
soziales Lernen, 76
Sozialverhalten, 74, 76, 77, 79
Speiseröhre, 20
Spermatophoren, 30
Spermienspeicherung, 49
Spielverhalten, 68, 76
Spiraculum, 16
Spirakularorgan, 42
Spiraldarm, 20, 21, 35
Sportfischer, 91
Sporttauchen, 5
Squalen, 83
Squaliformes, 14, 32
Squatiniformes, 14, 32
Stäbchen, 44
Strahlenflosser, 11
Superräuber, 28
Symbiose, 74

T

Tapetum lucidum, 45
Tastsinn, 43
Tectum, 47
Telencephalon, 47
Thermoregulation, 22, 35
Thrombozyten, 38
thunniform, 17
Thymus, 38
TMAO, 37
top-down-Effekt, 30
Tragzeit, 33
Trinkrate, 38
Trophieebene, 30
Trophonemata, 33

U

Überfischung, 61, 62, 80, 81, 85, 86
Überlebenschancen, 62
Überlebensrate, 61
undulatorisch, 18
unihemisphärisches Schlafen, 72
Uterus, 31, 32
Utriculus, 40

V

Verbreitung, 62
Verbreitungsgebiet, 61, 85
Verbreitungsmuster, 64
Verdauungsrate, 36
Verdauungstrakt, 20, 21
Verhalten, 60, 63, 65, 67, 75, 76, 79, 91, 94
Verhaltensänderungen, 91
Verhaltensflexibilität, 75
Verhaltensökologie, 8, 60
Verhaltensplastizität, 75
Viskosität, 16
visueller Streifen, 44
Vitrodentin, 23, 24
vivipar, 31
Viviparie, 9, 31, 32

W

Wachstum, 28, 34
Wachstumskurven, 34
Wachstumsrate, 61
Wirbelkörper, 9, 34
Wirbelsäule, 9, 16, 17, 19, 20, 30, 31
Wirbelwiderstand, 17
Wundernetz, 35

Z

Zähigkeitswiderstand, 17
Zähne, 24, 27, 70
Zahnersatzrate, 25
Zahnformel, 24
Zahnmorphologie, 24, 25
Zäpfchen, 44
Zellkern, 48
Zunge, 27
Zytoplasma, 22

Danksagung

Während meiner Beschäftigung mit Haien durfte ich in den vergangenen Jahren zahlreiche Menschen kennen lernen, mit denen ich die Faszination für diese Tiere teilen konnte. Ich begegnete Menschen, die mir von ihren Erfahrungen mit Haien erzählten oder mich an ihrer Arbeit mit ihnen teilhaben liessen. Einigen davon möchte ich für ihre Freundschaft und ihre Unterstützung herzlich danken: Gary & Brenda Adkison, Mike Neumann, Alexander Godknecht, Gaston Guex, Rusi & Manasa, Andrew Cuming, James Beazely, Jeremy Stafford-Deitsch, Doug Perrine, Klaus Jost, Harald Baensch, Isabelle Fleury, Ron & Valerie Taylor, Josh van Buskirk, John Earle, Roland & Beulah Mauz, Samuel Gruber, David Sims, und natürlich den (wie Gary Adkison sie respektvoll nennt) …

… Gentlemen in grey!

Wolfgang Leander danke ich herzlich für die schönen Coverbilder. Zudem möchte ich Matthias Neu und Marlen Oehler für die sprachliche Überarbeitung des Buches danken.

Folgende Institutionen und Organisationen haben meine Forschung in den letzten Jahren unterstützt:

Universität Zürich
Save Our Seas Foundation
Haistiftung
Dr. Max Husmann-Stiftung
Beqa Adventure Divers
PADI Project A.W.A.R.E