

Ökologie der Fischassoziatio n im miozänen Flözdach des Nordböh m ischen Braunkohlenbeckens

Naděžda Obrhelová

Institut für Geologie und Geotechnik der ČSAV, Prag



Obrhelová, N. (1994): Ökologie der Fischassoziatio n im miozänen Flözdach des Nordböh m ischen Braunkohlenbeckens. Acta Mus. Nat. Pragae, 49B (1993) 1—4: 111—142, Praha

ZUSAMMENFASSUNG

Die miozänen Libkovice-Schichten, die das unmittelbare Flözdach des Nordböh m ischen Braunkohlenbeckens bilden, führen eine vornehmlich karpfenähnliche Fischassoziatio n, worin vom Gesichtspunkt der funktio n al-morphologischen Analyse aus mehrere Bewegungskategorien (im Sinne von Aleev 1976) unterschieden werden können: Eunekton (*Aspius laubei*, *Chalcalburnus steindachneri*), Benthonekton (*Barbus bohemicus*, *Palaeotınca obtruncata*, *Cobitis ioannis*, *Nemachilus tener*, *Esox* sp.) und Planktonekton [*Leuciscus (Palaoleuciscus) socoloviensis*]. Hinsichtlich der Nahrungsart handelt es sich um Planktonfresser (*Chalcalburnus*, *Leuciscus*, Fischlaich von allen Arten), Bodentierfresser (*Palaeotınca*, *Barbus*, *Cobitis*, *Nemachilus*) sowie Raubfische (*Aspius*, in höchstlagernden Schichten *Esox* sp.). Durch diese Assoziatio n wird der Einfluß eines Flusses bezeugt, dessen Delta in der Umgebung von Bílina erhalten blieb. Gleiche Fischarten wie in den Deltaablagerungen kommen in den Seeablagerungen der Libkovice-Schichten im ganzen Becken vor. Die Fischassoziatio n zeugt von der Durchflußströmung im See. Der Fund von *Barbus bohemicus* belegt das Vorhandensein der sog. Barbenregion, d.h. eines Mäanderabschnitts im Zufluß des Sees. In der Arbeit werden funktio n al-morphologische Analysen einzelner Arten angeführt und ökologische Nischen in bezug auf die Struktur der Fischassoziatio n sowie die Fragen der Phylogenese einzelner Gattungen besprochen.

In Schiefertonen und Sideritkonkretionen der Libkovice-Schichten, die eine mächtige Schichtenfolge von Seeablagerungen im Flözdach des Nordböh m ischen Braunkohlenbeckens bilden, wurden seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts zahlreiche Fischreste an vielen Orten des Beckens (insbesondere am bekannten Fundort Břešťany bei Bílina) und in verschiedenen Tiefenhorizonten der Schichtenfolge gefunden (Abb. 6 in Obrhelová et Obrhel 1987).

Die insbesondere aus Břešťany stammenden Fischfunde wurden von

Laube (1897, 1900, 1901) zum erstenmal bearbeitet. In den letzten Jahren wurden sie aufgrund einer eingehenden Vergleichsanatomie von Obrhelová (1967, 1990) revidiert. Mit der Stellung dieser Fischassoziation unter anderen Vergesellschaftungen von Fischen im böhmischen Tertiär befassen sich vom Gesichtspunkt der Paläogeographie sowie der Stratigraphie aus die Arbeiten von Obrhelová (1966, 1969, 1979, 1983) und von Obrhelová et Obrhel (1987).

Die bisher gefundenen Fischreste gehören vorwiegend den Karpfenfischen an: *Aspius laubei* OBRHELOVÁ, 1967, *Barbus bohemicus* OBRHELOVÁ, 1967, *Chalcalburnus steindachneri* (LAUBE, 1900), *Palaeotınca obruncata* (LAUBE, 1900), *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* OBRHELOVÁ, 1969, *Nemachilus tener* LAUBE, 1901, *Cobitis ioannis* OBRHELOVÁ, 1990. Aus dem höchstliegenden Teil der Libkovice-Schichten stammt ein bisher vereinzelter Fund von *Esox* sp. Durch eine Revision der Art *Lepidosteus bohemicus* LAUBE, 1901, aus der Umgebung von Lom (Tiefe 320 m) wurde die Angehörigkeit des Fundes zur Gattung *Amia* nachgewiesen. Der Fischrest wurde wahrscheinlich schon im Liegenden des Flözes gefunden, doch heutzutage ist es nicht mehr möglich, diese alte Angabe vom Ende des vorigen Jahrhunderts zu überprüfen.

Durch die von uns (Obrhelová et Obrhel 1987) der Ichthyofauna D₁ (Břešťany-Typ) der paläichthyologischen stratigraphischen Skala des tschechoslowakischen kontinentalen Tertiärs zugeordnete Fischassoziation der Libkovice-Schichten wurde im Nordböhmischem Becken eine ältere Ichthyofauna der Flözschichtenfolge, nämlich die Ichthyofauna C (Skyřice-Typ) abgewechselt, die aus *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* OBRHELOVÁ, 1969, *Palaeotınca egeriana* OBRHELOVÁ, 1969, und *Umbra* sp. besteht. Von der älteren geht in die jüngere Assoziation nur *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* über.

In paläogenen liegenden Schiefertönen bei Libouš wurde die eozäne Ichthyofauna A von Kučlín-Typ (Obrhelová et Obrhel 1987) mit *Amia* sp. und *Bilinia* sp. gefunden.

Im Nordböhmischem Becken wechselten also drei Fischassoziationen ab: die eozäne (A), untermiozäne (C) und eine jüngere miozäne (D₁) (mittelmiozäne ?) Fischassoziation, die zum Gegenstand unserer Abhandlung wird.

Zur Erkenntnis der Ökologie der Fischassoziation der Libkovice-Schichten im Nordböhmischem Becken muß man einerseits Angaben, die aus der funktional-morphologischen Analyse der Fische folgen, andererseits Untersuchungsergebnisse vom Lebensmilieu dieser Fische in Betracht ziehen.

I. LEBENSBEDINGUNGEN IM NORDBÖHMISCHEN SEE VOM FLÖZDACH (LIBKOVICE-SCHICHTEN)

Der ausgedehnte See mit vorwiegend pelitischer Ablagerung, die eine Zufuhr von entlegeneren Liefergebieten (vom Moldanubikum, Teplá-Barrandium-Kristallin und mittelböhmischem Pluton) bezeugt, hatte zwar einen verminderten Abfluß, der durch Isotopenanalysen von Sideriten und höhere Montmorillonitanteile in Peliten belegt wird, es gibt aber keinen Beweis dafür, daß es sich um einen abflußlosen See handelte (Malkovský et al. 1988). Er wurde durch einen Zufluß gespeichert, der

nach Čadek (1966) aus dem Plzeň-Gebiet über Kralovice und das Rakovník-Gebiet strömte (wo er Schotter und Sand ablagerte) und in den Nordböhmisches Flözdach-See einmündete. Im Gebiet von Bílina sind Deltaablagerungen dieses Wasserlaufs erhalten geblieben, die mit Fischfunden in Beckenseeablagerungen übereinstimmende Fischreste führen. In den Deltaablagerungen liegt auch der Fundort von Břešťany.

Aufgrund der Fischuntersuchungen haben wir die Ansicht ausgesprochen (Obrhelová et Obrhel 1987), daß der Nordböhmische See zur Zeit der Sedimentation der Libkovice-Schichten ein Durchflußsee war. Der Fund von *Barbus bohemicus* zeugt davon, daß der im Bílina-Gebiet in diesen See einmündende Fluß eine für Flüsse von größerem Gefälle charakteristische Barbenregion entwickelt hatte. Es handelt sich um einen Abschnitt des Mäanderflusses mit zahlreichen Flußschnellen, Altwassern, Tümpeln, mit einer Schotter- bzw. Sandsohle. Diese Angabe dürfte den Schotter- und Sandvorkommen im Rakovník-Gebiet entsprechen.

Hurník (1959) rekonstruierte das Delta gebiet zwischen Braňany und Bílina als ein dichtes Wassernetz einzelner Flußarme, zwischen denen sich Totwasserarme beziehungsweise Sumpfwälder und Moore befunden hatten. Zur Zeit der Strombelebung häuften sich Psephit- und Psammitschichten an, zur Zeit der Stromerlahmung wurden Pelite abgesetzt, und Flußarme verlegten sich. Derselbe Verfasser beschrieb (1961) von hier Horizonte mit Wasserpflanzen, die an Seichtwasserstellen (von bis 5 m Tiefe) gebunden waren. Reiche Wasserpflanzenfunde gehören nach Hurník (1961, 1973) den Gattungen *Potamogeton*, *Salvinia* an, Ufer waren mit Pflanzen von den Gattungen *Typha*, *Phragmites*, *Carex* umsäumt, es wuchsen hier weitere feuchtigkeitsliebende Pflanzen, insbesondere *Salix*.

Eine reiche Wasserpflanzengemeinschaft wird von Bůžek et al. (1985) aus dem höchstlagernden Teil des Kohlenflözes und aus der Basis der Flözdachtone angeführt, nämlich: *Stratiotes kaltenordheimensis*, *Potamogeton* sp., *Azolla* div. sp., *Salvinia cerebrata*. Die Landpflanzengemeinschaft aus der Flözdachschichtenfolge unterscheidet sich nach Bůžek et al. (1987) nicht von jener der Flözschichtenfolge, sie ist wärmeliebend, enthält vornehmlich immergrüne und wärmeliebende Elemente, was von fortschreitendem Klimaerwärmen zeugt.

Der Fundort Břešťany hat reiche paläontologische Funde geboten: Außer Überresten von Pflanzen, Insekten *Hydrophilus* sp. und Weichtieren *Mycetopus europaeus* (ex KAFKA, 1908) wurden folgende von LAUBE und LIEBUS beschriebene Wirbeltierreste gefunden: *Palaeobatrachus* sp. (LAUBE, 1901), *Andrias bohemicus* LAUBE, 1897, *Trionyx preschenensis* LAUBE, 1898, *T. aspidiformis* LAUBE, 1900, *Trionyx* sp. (LAUBE, 1901), *Trionyx bohemicus* LIEBUS, 1930, *T. elongatus* LIEBUS, 1930, *Chelydra argillarum* LAUBE, 1900, *Chelydra* sp. (LAUBE, 1901), *Ptychogaster laubei* LIEBUS, 1930, *Ptychogaster* sp. (LAUBE, 1901), *Diplocynodon* sp. (LAUBE, 1901), *Diplocynodon cf. darwini* LUDWIG, 1877 (LIEBUS, 1936), *Totanus praecursor* LAUBE, 1901, *Cygnus bilinicus* LAUBE, 1909. Die obenangeführten Funde wurden nicht revidiert.

Die Fischarten, die sowohl aus Břešťany als auch aus weiteren Fundorten, insbesondere Bohrungen, aus verschiedenen Tiefen der Libkovic-Schichten stammen, sind schon weiter oben erwähnt worden.

II. FUNKTIONAL-MORPHOLOGISCHE ANALYSE DER FISCHE VON DEN LIBKOVICE-SCHICHTEN

Unsere Analyse ist auf funktional-morphologische Arbeiten von Alejev (1963 und 1976), Burdak (1979), Vasnecov (1948), Lanšina (1928), Čornyj (1954), Van Dobben (1937) gestützt und knüpft auch an Arbeiten der Autorin von den J. 1959, 1960, 1970, 1979a, b, 1982, 1983, 1986 an. Biologische Angaben sind den Arbeiten von Nikol'skij (1971), Sabaneev (1960), Oliva, Hrabě et Lác (1968), Říha (1978), Bauch (1955), Berg (1949), Bodareu et al. (1981) entnommen.

Vom funktional-morphologischen Gesichtspunkt aus können in den Libkovic-Schichten des Nordböhmisches Beckens drei grundlegende Bewegungskategorien von Fischen im Sinne von Alejev (1976) unterschieden werden, nämlich: Eunekton (*Aspius laubei*, *Chalcalburnus steindachneri*), Benthonekton (*Palaeotınca obtruncata*, *Barbus bohemicus*, *Cobitis ioannis*, *Nemachilus tener*, *Esox* sp.) und Planktonekton [junge Individuen aller Arten, *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*].

1. EUNEKTON (*ASPIUS LAUBEI*, *CHALCALBURNUS STEINDACHNERI*)

Definition (Alejev 1976: Ein ökologisch-morphologischer Typ von Hydrobionten, die im Wasser freileben, zu langdauernden aktiven Bewegungen in horizontaler Richtung befähigt sind und unter dem Regime $Re = 10^5$ schwimmen. An das Substrat sind sie ökologisch nicht gebunden. Bezüglich der hydrodynamischen Eigenschaften haben sie die vollkommenste Körperform mit mehreren Anpassungen an die Verminderung des hydrodynamischen Widerstands. Ihre Manövrierfähigkeiten sind hoch.

Im Zusammenhang mit ihrer Angehörigkeit zu derselben Bewegungskategorie weisen *Aspius laubei* und *Chalcalburnus steindachneri* einige gemeinsame Züge auf, nämlich:

1. Große (*Aspius*) bzw. mittelgroße (*Chalcalburnus*) Maße, über 10 cm, was der unteren Grenze des Eunekttons entspricht ($Re = 10^5$). Große Maße ermöglichen den Fischen, eine höhere absolute Geschwindigkeit zu erreichen.
2. Hydrodynamisch vollkommene Körperform, die den Wasserwiderstand maximal vermindert, ist durch zwei Anpassungen bedingt:
 - a) Laminierung des Fischkörperprofils — die maximale Körperhöhe liegt um 40—50 % der absoluten Körperlänge. Die fischartige Körperform mit der möglichst weit nach hinten, zur Mitte der Körperlänge verschobenen Maximalhöhe steht dem in Aero- sowie Hydrodynamik angewendeten Profil nahe. Durch die Verschiebung der Maximalhöhe nach hinten ist der mögliche Abreißpunkt der Wassergrenzschicht von der Körperoberfläche auch möglichst weit nach hinten verschoben, was eine vorzeitige Turbulenz verhindert, die bei einer schnellen Fortbewegung des Fisches entsteht und die Lokomotion verlangsamt.
 - b) Die Schwanzflosse ist ausgeschnitten, wodurch der mittlere Teil der Flosse beseitigt ist, der durch die Geschwindigkeit vermindernde Turbulenzen betroffen wird. Demgegenüber hohe Randstrahlen

der Flosse reichen bis in die nicht wirbelnden Wasserschichten, wodurch die Arbeitswirkung der Schwanzflosse erhöht wird. Je höher die Geschwindigkeit der Fortbewegung des Fisches ist, desto mächtiger ist die Turbulenz-zone, und die Schwanzflosse muß also mehr ausgeschnitten und höher sein. Dieses Merkmal ist besonders deutlich bei *Aspius* entwickelt.

3. Hohe Manövrierfähigkeiten sind durch folgende Merkmale bedingt:
- a) Abflachung des Körpers von den Seiten (belegt durch wenig geschweifte Rippen und eine kleine Breite des Neurocraniums bei beiden Arten), die gemeinsam mit einer hohen Biegsamkeit des Rückgrats (belegt durch kurze Wirbelkörper) die Befähigung zu raschen Umdrehungen in der horizontalen Ebene beweist.
 - b) stärkere Aufwölbung der unteren Profillinie des Fischkörpers — bei beiden Arten ist die Bauchseite mehr aufgewölbt als die Rückenseite, obere Mundöffnung. Durch diese beiden Merkmale werden Schwenkungen vornehmlich zum Wasserspiegel angedeutet, denn eine starke Aufwölbung einer der Profillinien des Fischkörpers erleichtert die Körperwendungen in der vertikalen Ebene in der der Körperaufwölbung gegenüberliegenden Richtung. Die nach oben gerichtete Mundöffnung ermöglicht es, die Beute von unten nach oben aufzufangen.

Unterschiedliche Eigenschaften beider Arten; ihre Lebensweise

Aspius laubei

Charakteristische Merkmale: Randstrahlen der Schwanzflosse sind stark, mäßig bogenförmig. Solch eine Versteifung des Flossenrands ermöglicht wahrscheinlich, die Flosse auch bei einer schnellen Fortbewegung auszubreiten. Der rezente Rapfen benutzt eine ähnlich gestaltete Flosse zum Aufschnellen aus dem Wasser beim Verfolgen der Beute bzw. zu ihrer Betäubung. Der gleiche Fall dürfte auch bei *Aspius laubei* eintreten. Sehr kurze und hohe Wirbel, feingestaltete Wirbelfortsätze sowie schlanke Interneuralia und Interhaemalia mitsamt den oben erwähnten wenig geschweiften Rippen und der kleinen Breite des Neurocraniums zeugen von einer hohen lateralen Rückgratsbiegsamkeit, die eine aalähnliche wellenförmige, wegen ihrer Energieökonomie zur langdauernden Fortbewegung geeignete Körperbewegung ermöglichte. Die Günstigkeit solcher Gestaltung zum Manövrieren in der horizontalen Ebene ist von uns bereits erwähnt worden. Durch die große Mundöffnung, die allerdings die Maulgröße des Hechts nicht erreichte, mit ausgedehnter Suspensoriumfläche, die von einem mächtigen *M. adductor mandibulae* zeugt, ebenso wie durch starke Raubfischzähne am Schlundknochen wird die Lebensweise der Raubfische belegt. Die Beute war jedoch nicht allzu groß, sie war kleiner als jene des Hechts (siehe Maße der Mundöffnung), was gemeinsam mit dem Gesamthabitus von *Aspius* beweist, daß es sich um keinen Raubfisch von lauerndem Typ handelte, bei dem eine eventuelle Ungenauigkeit des Angriffs durch eine große Mundöffnung korrigiert werden muß, sondern daß *Aspius* ein verfolgender Raubfisch war. Das ausgedehnte Suspensorium, große Kiemendeckel und mächtige Radii branchiostegi bezeugen umfangreiche darunter befind-

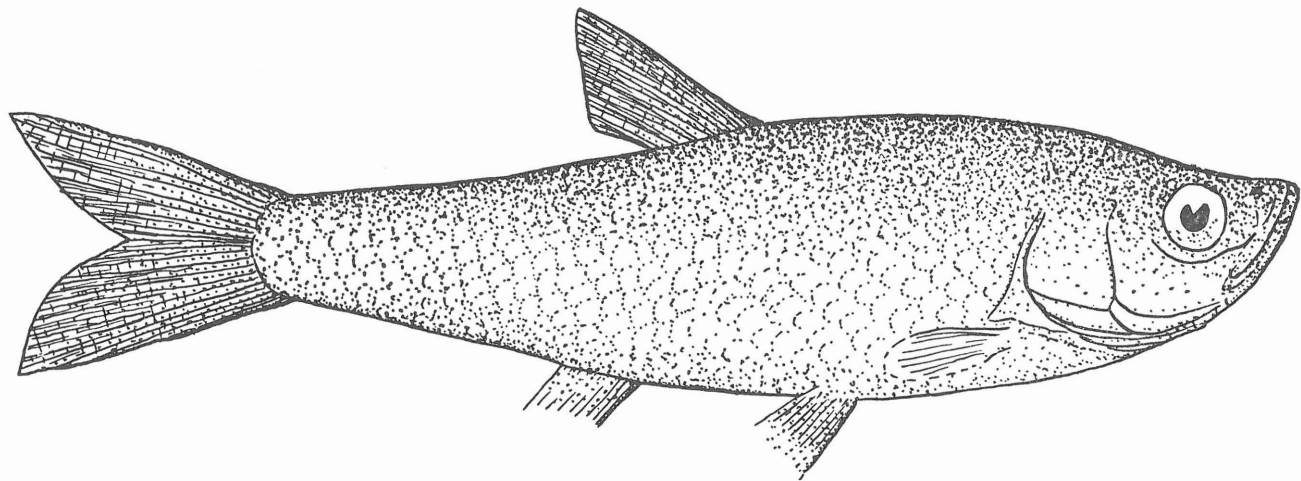


Abb. 1. *Aspius laubei* OBRHELOVÁ, die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 50—60 cm. Original N. OBRHELOVÁ.

liche Kopfhöhlungen, die einen zum Saugen unentbehrlichen beträchtlichen Unterdruck bewirken konnten. Diese Fähigkeit dürfte von *Aspius* zum Einsaugen der Beute (betäubter kleiner Fische) genutzt worden sein. Von der Karnivorie zeugen auch lange untere Cleithrumarme, die für Raubfische kennzeichnend sind. Durch große Augen wird eine gute Sehleistung im See belegt.

Evolutionstrend der Gattung *Aspius*: *Aspius laubei* steht dem rezenten *Aspius aspius* L. (OBRHELOVÁ 1967) nahe, durch einige Merkmale ähnelt diese Art allerdings der Gattung *Leuciscus* (OBRHELOVÁ 1990). Höchstwahrscheinlich entwickelte sich die Gattung *Aspius* aus irgendeinem Vertreter der Gattung *Leuciscus*, und zwar durch die Vergrößerung der Maße, was eine hydrodynamische Vervollkommnung des gesamten Körperbaus zur Folge hatte, die für große Geschwindigkeiten des Regimes $Re = 10^5$ (siehe weiter oben) notwendig war. Am Kopfbau verstärkten sich die karnivoren Merkmale: Es vergrößerte sich die Mundöffnung, erweiterte sich die Ansatzfläche von *M. adductor mandibulae*, verlängerten sich untere Arme der Cleithra und es verstärkte sich der karnivore Charakter von Zähnen. Durch alle diese Anpassungen wurde die Gestalt einzelner Knochen gekennzeichnet, die somit dem rezenten Rapfen ähnlicher wurde. An *Aspius laubei* sind allerdings neben den erwähnten Merkmalen auch der Gattung *Leuciscus* näher stehende Merkmale erhalten (insbesondere ihrer älteren Form *Palaeoleuciscus* — Obrhelová 1990; dies sind gleichzeitig Merkmale einer niedrigeren Spezialisierung für die karnivore Lebensweise (Bau von Dentale und Maxillare, Operculum, große und niedrig gelegene Orbita).

Gegenüber *Aspius laubei* ist der rezente *Aspius aspius* L. zu einem höheren Grad der Karnivorie fortgeschritten: Die Augenöffnung ist höher gelegen und kleiner, wodurch sich die Mächtigkeit von *M. adductor mandibulae* vergrößert, das Operculum ist enger (die aus hydrodynamischen Gründen vorteilhafte Kopfverkürzung und gleichzeitig eine gewisse Verminderung der Saugfähigkeit), der Unterkiefer ist niedriger und am symphytischen Teil mit einer Erweiterung, ähnlich einem „Zahn“ versehen, der für das Erfassen der Beute günstig ist. Der Evolutionstrend nimmt somit in dieser Linie auf eine größere Geschwindigkeit und Jagd der Beute durch schnelle Fortbewegung mit offenem Rachen-Richtung, wobei sich die Bedeutung des Einsaugens etwas vermindert, wird aber nichtdestoweniger beim Verschlingen einer passiven (betäubten) Beute genutzt.

Im Evolutionstrend von *Leuciscus* über *Aspius laubei* zu *Aspius aspius* bildet sich in der tertiären kontinentalen Ichthyofauna Europas zum erstenmal ein Raubfisch von verfolgendem Typ und gleichzeitig der erste karpfenähnliche Raubfisch aus.

Die Lebensweise von *Aspius laubei* war jener von rezentem Rapfen ähnlich: Es handelt sich um große Raubfische von verfolgendem Typ, die kleine Fische jagten und sich in mittleren und oberen Wasserschichten aufhielten. Die Jagdweise der fossilen Form dürfte ebenfalls jener der rezenten Form ähnlich gewesen sein, d.h. das Verfolgen der Beute, Aufschnellen aus dem Wasser, die Betäubung kleiner Fische mit der Schwanzflosse. Mit Rücksicht auf eine niedrigere Spezialisierung kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich *Aspius laubei* auch von Wir-

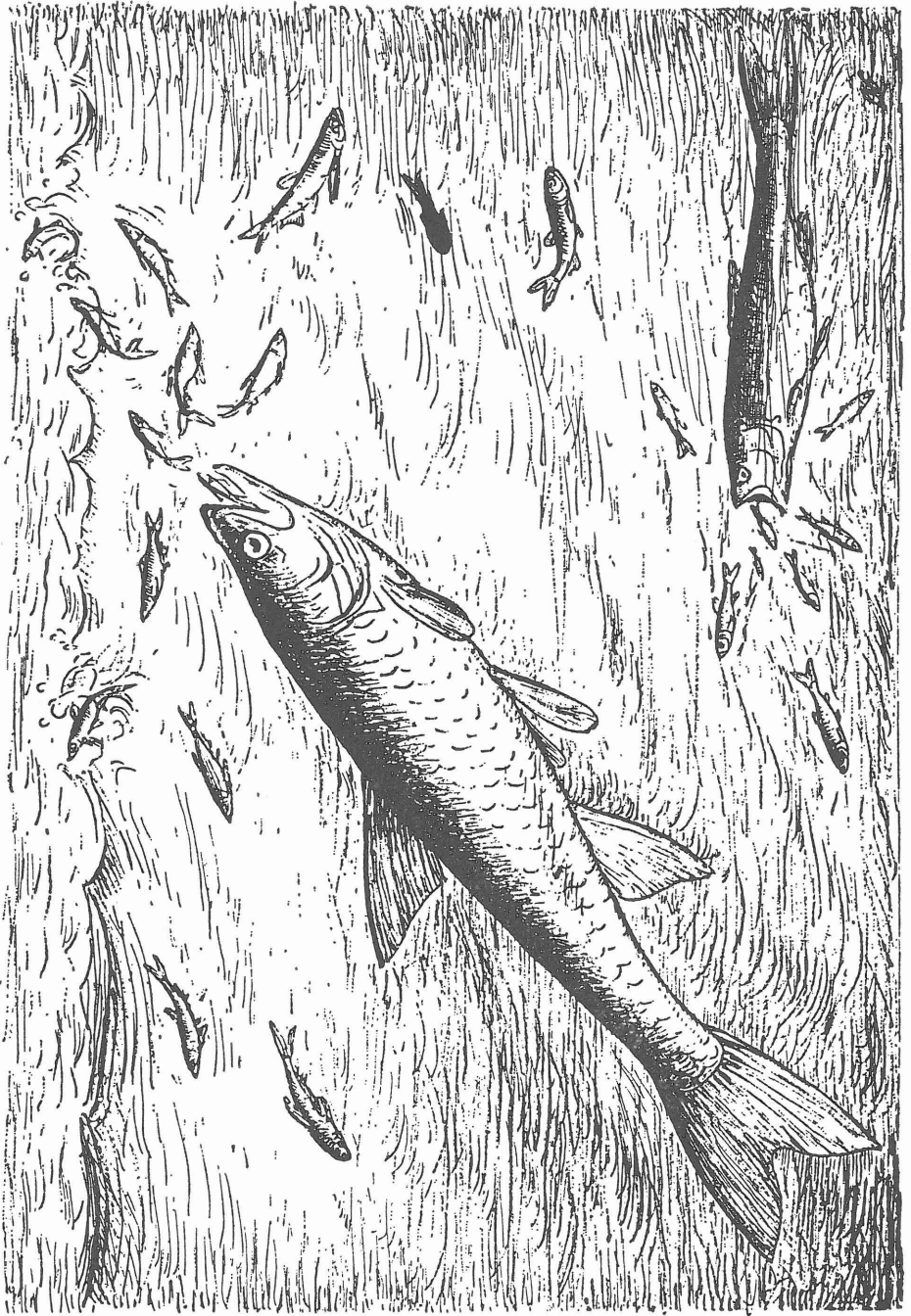


Abb. 2. Lebensweise von *Aspius laubei* OBRHELOVÁ. Kleine Fische oben = *Chalcalburnus steindachneri*, unten = *Leuciscus (Palaoleuciscus) socotontensis*. Original N. Obrhelová.

bellosen ernährte. Der Körperbau ermöglichte ihm, sich stromaufwärts auch andauernd fortzubewegen.

Umweltsprüche: Rezenter Rapfen lebt vornehmlich in Flüssen der Niederungen, in Seen kommt er selten vor, und zwar nur in großen Durchflußseen, die mit Flüssen verbunden sind. Er bevorzugt sandige Schnellen, mittlere und obere, lichte und geräumige Wasserschichten. Er laicht auf Steinen im schnellen Wasserstrom. Er lebt auch im Aralsee und im Kaspischen Meer, wo sich seine unterschiedliche Unterarten herausbilden; hier führt er ein Halbzugleben und laicht in Flüssen. In Südgewässern ernährt er sich von jungen Individuen der Gattung *Chalcalburnus*, in Flüssen bevorzugt er u.a. *Leuciscus*.

Das Lebensmilieu des Nordböhmisches Flözdach-See entsprach diesen Ansprüchen: Der See war groß, von Durchflußtyp, darin mündete ein großer Fluß von steilem Gefälle, in dem es Sand- und Schotterstellen gab. *Aspius laubei* dürfte sich von *Leuciscus* sowie von *Chalcalburnus* ernähren. Er besiedelte wahrscheinlich auch den See auf seiner ganzen Flächenausdehnung, wovon Funde dieser Art im ganzen Becken zeugen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß *Aspius laubei* ein großer, schneller und ausdauernder Fisch von verfolgendem Typ war, der an mittlere und obere Wasserschichten eines großen, warmen, wahrscheinlich auch reinen (große Augen!) Durchflußsees und an seinen Zufluß mit einer Sand- und Schottersohle gebunden war. Als Nahrung dienten ihm kleine Fische (*Chalcalburnus*, *Leuciscus* u.a.), aber auch Wirbellose.

Chalcalburnus steindachneri

Charakteristische Merkmale: Große Brustflossen beweisen ihre wichtigere Funktion als Steuerruder bei Wendungen in vertikaler Ebene (ähnlich wie beim rezenten *Pelecus*). Von derselben Bedeutung ist auch eine Verschiebung der Bauchflossen nach vorn: ihre Entfernung vom Schwerpunkt verstärkt auch ihre Steuerfunktion. Die Analflosse mit einer langen Basis ruft durch eine wellige Bewegung die die Körperwendungen nach unten erleichternde Kraft hervor. Wie bereits erwähnt, die Körperwendungen nach oben werden durch einen aufgewölbten Umriß des Körperprofils in der Bauchgegend erleichtert. Zusammenfassend kann man sagen, daß *Chalcalburnus steindachneri* über eine ganze Reihe von Anpassungen verfügte, die die Körperwendungen in der vertikalen Ebene erleichtern. Die Körperwendungen in der horizontalen Ebene waren leicht dank seiner großen Körperbiegsamkeit (siehe weiter oben). Es ist einzusehen, daß die Manövrierfähigkeiten von *Chalcalburnus* sehr entwickelt waren.

Durch den Ausschnitt des Randes von Analis wird die Bedeutung der Flosse für die Stabilisation des Körpergleichgewichts erhöht. Dieses Merkmal sowie eine ausgeschnittene Schwanzflosse und eine niedrige Basis von Caudalis kommen bei schnellen und ausdauernden Fischen vor.

Große Augen stehen im Zusammenhang mit dem guten Gesicht von *Chalcalburnus*. Die große Mundöffnung mit relativ schwachen Kieferknochen und der umfangreiche Ansaugapparat ermöglichen es, eine kleine

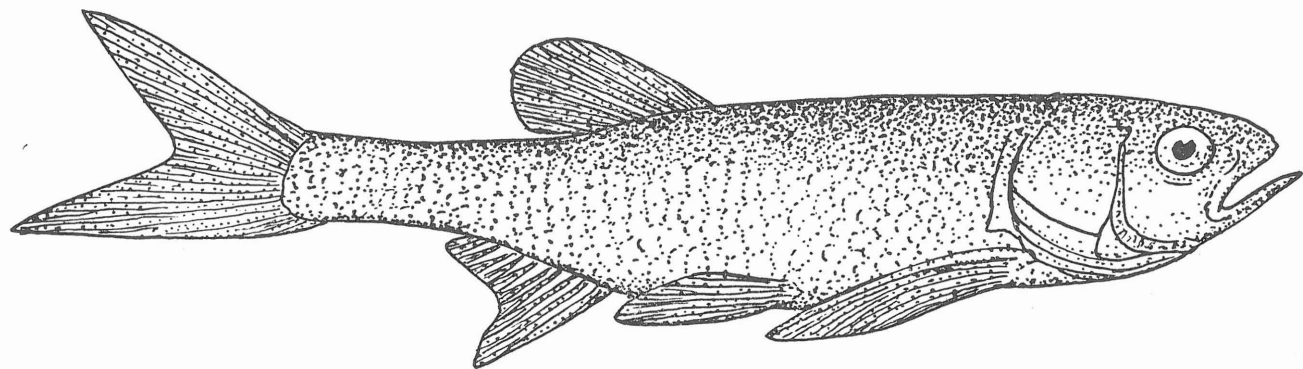


Abb. 3. *Chalcalburnus steindachneri* (LAUBE), die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 20 cm. Original N. Obrhelová.

Beute im breiten Bereich und in großer Menge einzusaugen beziehungsweise eine größere, jedoch passivere Beute zu jagen.

Evolutionsbeziehungen der Gattung *Chalcalburnus* sind bisher unklar, die böhmische Art stellt den bisher ältesten Vertreter dieser Gattung dar. Von rezenten Arten steht ihr keine auf irgendeine Weise nahe, sie stellt einen selbständigen Typ im Rahmen der Gattung *Chalcalburnus* dar.

Lebensweise von *Chalcalburnus steindachneri*: Es war ein schneller, ausdauernder, gut manövrierender Fisch des Pelagials von ruhigen Gewässern, der an obere Wasserschichten gebunden war. Nicht einmal das Aufschnellen aus dem Wasser, wie beim Weißfisch, kann bei ihm ausgeschlossen werden. Er ernährte sich wahrscheinlich gleich wie rezente Arten der Gattung *Chalcalburnus* vom Plankton, Insektenlarven und möglicherweise auch von Luftinsekten, analog dem Weißfisch. Bei großen Individuen kann auch die Jagd nach kleinen Fischen nicht ausgeschlossen werden. Das Manövrieren unter dem Wasserspiegel zum Erjagen der Nahrung war ihm höchstwahrscheinlich eigen.

Umweltsprüche: Rezente Arten der Gattung *Chalcalburnus* besiedeln die Einzugsgebiete des Schwarzen und Kaspischen Meeres, des Aralsees, des Sees Van, das Flußgebiet des Euphrat und Tigris. Es sind vornehmlich Zugfische, einige davon leben allerdings stabil in Süßgewässern, Flüssen sowie Seen. Die Seeformen laichen oft in Zu- und Abflüssen der Seen. Nach BERG (1949) sind die Brackwasserformen größer (über 18 cm) als die Süßwasserformen. Die bisher bekannten Individuen der Art *Chalcalburnus steindachneri* von höchstens 20 cm Länge stehen den Süßwasserformen näher.

Wenn man die Umweltsprüche von *Chalcalburnus steindachneri* mit Lagerungsverhältnissen im miozänen Nordböhmischen See vergleicht, ist es zu ersehen, daß hier die Voraussetzungen für das Leben im Pelagial, im warmen, reinen Wasser oberer Wasserschichten des Sees, sowie für die Laiche im Zu- bzw. Abfluß eines Durchflußsees erfüllt sind. Gleichfalls könnten hier auch die Nahrungsansprüche dieser Art erfüllt gewesen sein. Sie ist im ganzen Becken verbreitet.

2. BENTHONEKTON (PALAEOTINCA OBTRUNCATA, BARBUS BOHEMICUS, COBITIS IOANNIS, NEMACHILUS TENER, ESOX SP.)

Definition (Alejev 1976): An den Seeboden beziehungsweise an das Substrat ökologisch gebundene nektonische Fische. Es sind meistens langsame Schwimmer (mit Ausnahme von Raubfischen und Rheophilen), die plötzliche Sprünge ausüben. Oft haben sie einen aufgewölbten Rücken und geraden Bauch, wodurch die Körperwendungen zum Boden erleichtert. Hochaktiv sind ihre Steuer- und Bremssysteme (hauptsächlich die Brustflossen).

In den Libkovice-Schichten können im Rahmen dieser Kategorie die Bodentierfresser mit vorwiegendem wellenförmigen Lokomotionstyp, die Bodentierfresser mit vorwiegendem skombroidem Lokomotionstyp und die Raubfische unterschieden werden.

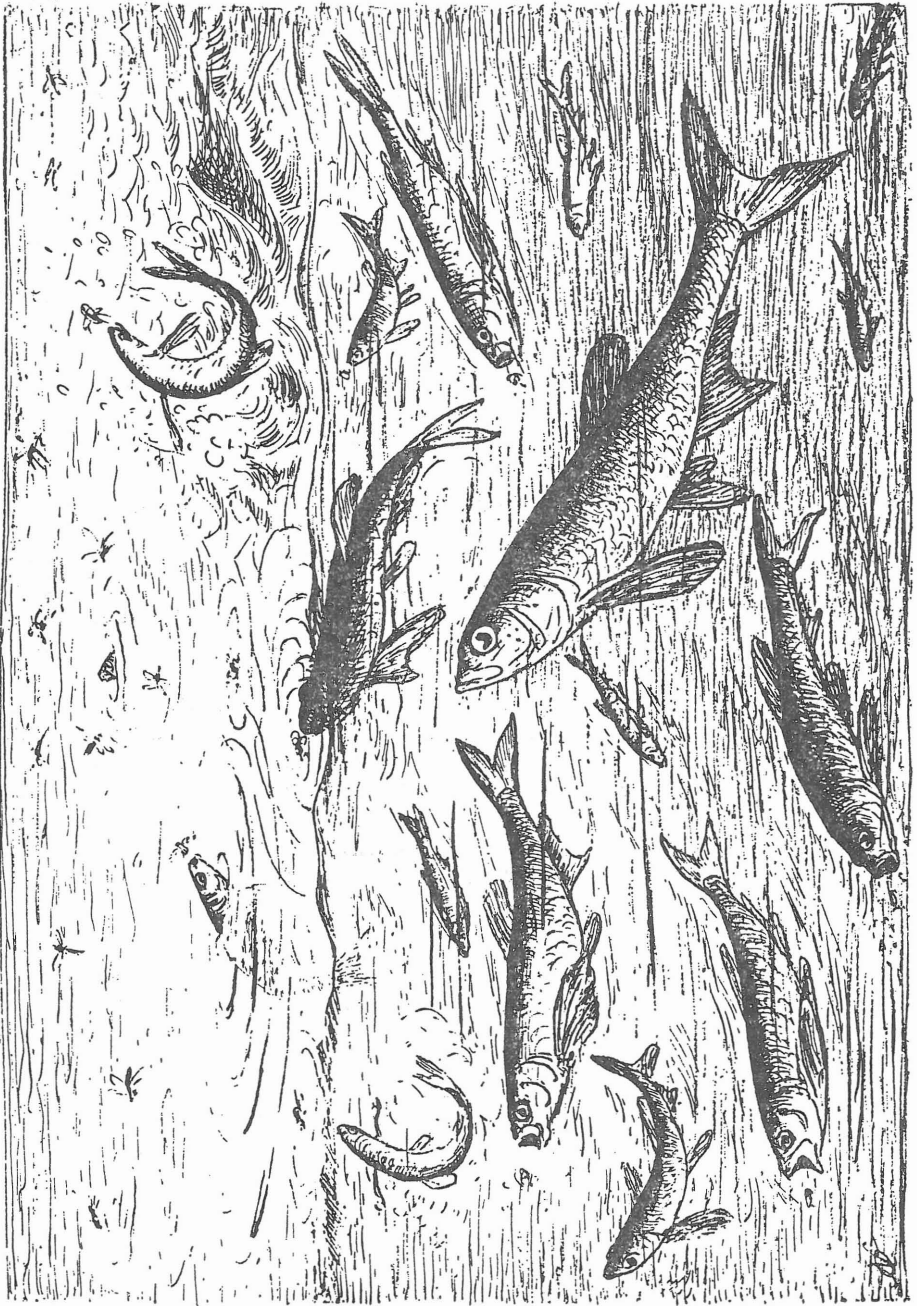


Abb. 4. Die Lebensweise von *Chalcalburnus steindachneri* [LAUBE]. Original N. Obrhelová.

a) **Bodentierfresser mit vorwiegendem skombroidem Lokomotionstyp**
(*Palaeotınca obtruncata*, *Barbus bohemicus*)

Die Lokomotionsfunktion ist hier besonders im Schwanzteil des Körpers konzentriert.

Gemeinsame Merkmale von *Palaeotınca obtruncata* und *Barbus bohemicus*:

Maße über 10 cm (bisherige Funde erreichen meistens eine Länge von 20—30 cm, einige unvollständige Funde dürften auch größer gewesen sein) gemeinsam mit der Laminierung des Körperprofils tragen zur Verbesserung der hydrodynamischen Eigenschaften einer schnellen Lokomotion bei. Dies wird auch durch die ausgeschnittene Schwanzflosse gewährleistet (siehe weiter oben). Durch den aufgewölbten Rücken und flachen Bauch werden die Körperwendungen zum Boden erleichtert. Dazu trägt auch die nach hinten verschobene Analflosse bei, die die hintere Körperhälfte nach oben hebt und somit den Kopf zum Boden senkt.

Eine kleine Mundöffnung im Gegensatz zum ausgedehnten Unterdruckbereich unter mächtigen Kiemendeckeln, Suspensorium und branchiostegalem Apparat gewährt einen starken Saugeffekt, der es ermöglicht, kleine Nahrung vom Boden einzusaugen.

Unterschiedliche Merkmale beider Arten:

Palaeotınca obtruncata

Charakteristische Merkmale: Ein relativ hoher Körper ist zu Wendungen in der horizontalen Ebene geeignet, da er einen größeren Widerstand gegen das Schleudern des Körpers infolge der Zentrifugalkraft in der dem Streben des Fisches entgegengesetzten Richtung leistet. Die Krümmung der Profillinie ist am Rücken und Bauch fast gleich, wodurch bezeugt wird, daß sich der Fisch vornehmlich nach vorn eher geradlinig fortbewegte, da aber die Profillinie am Rücken doch etwas mehr aufgewölbt ist als am Bauch, ist daraus zu schließen, daß also Körperwendungen zum Boden doch vorwogen. Die Körperwendung zum Boden verwirklichte sich jedoch schwieriger als bei den Formen mit stark aufgewölbten Rücken, wo der Fischkörper dem Boden mechanisch zugewendet wurde. *Palaeotınca obtruncata* dürfte zum Boden in einer bogenförmigen Bahn schwimmen, wie es z.B. bei *Rutilus rutilus* der Fall ist (Vasnečov 1948). Auch die eher terminale als untere Mundöffnung erleichterte nicht die Nahrungsaufsammlung vom Boden. *Palaeotınca obtruncata* fing ihre Beute über dem Boden oder auf dem Boden auf, wie z.B. *Rutilus* (Vasnečov 1948). Sie konnte auch nach ein erbeweglichen Beute jagen (durch die ausgeschnittene Schwanzflosse wird eine schnelle Fortbewegung bezeugt) oder mittels des Ansaugens die unbewegliche bzw. leicht aufsitzende Bodenfauna mit ihrem kurz ausstülpfähigen, teilweise ergreifenden Mund aufsammeln. Ihre Zähne sind von Übergangstyp zwischen karnivoren Zähnen und jenen mit erweiterter Kaufläche, die zum Auffangen der Bodenwirbellosen geeignet sind.

Evolutionstrend der Gattung *Palaeotınca*: In morphologischer Hinsicht knüpft die Gattung *Palaeotınca* an die Gattung *Varhostichthys* an, die in Europa seit dem mittleren Oligozän vorkommt. Die Gattung *Palaeotınca*, die in Europa zum erstenmal im Oligozän erschienen war, näherte sich allmählich in der Folge stets jüngerer Arten [der

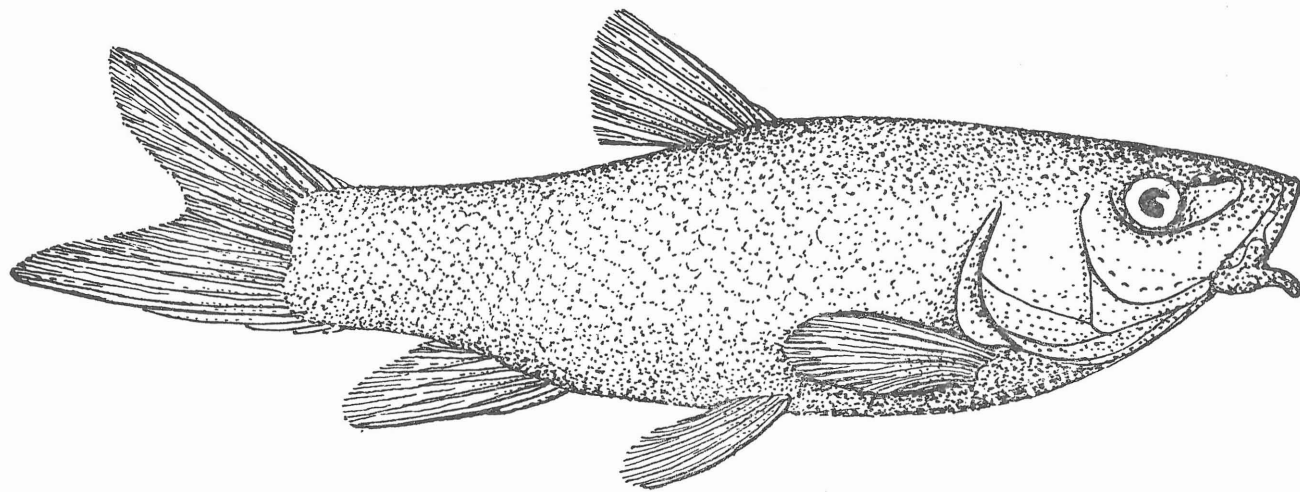


Abb. 5. *Palaeotınca obtruncata* (LAUBE), die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 30—40 cm. Original N. Obrhelová.

untermiozänen *Palaeotinca egeriana*, der mittelmiozänen (?) *Palaeotinca obtruncata*] der Gattung *Tinca* [*Tinca furcata* vom Obermiozän Westeuropas] an. Auch die rezente Schleie knüpft an Merkmale älterer Arten sowohl von *Tinca* als auch *Palaeotinca* an. Der Evolutionstrend des Kopfteils dieser Linie [*Varhostichthys brevis* (AGASSIZ, 1843) — *Palaeotinca egeriana* OBRHELOVÁ, 1969 — *Palaeotinca obtruncata* (LAUBE, 1900) — *Tinca furcata* AGASSIZ, 1843 — *Tinca tinca* L.] wurde von Obrhelová beschrieben (1970). Im Gesamtbau des Körpers geht dieser Trend aus der pelagischen Form aus, die sich zu einer schnelleren Fortbewegung in der ganzen Wassersäule anpaßte und von einem eher ergreifenden Mundöffnungstyp, d.h. der Gattung *Leuciscus* nahe stehenden Typ war. Zu diesen Merkmalen fügen sich bei der Gattung *Varhostichthtys* erste Andeutungen der Anpassung an den Boden bei (Verschiebung der Analflosse nach hinten, Modifizierung, die den Saugeffekt des Maulapparats verstärkt).

Bei der Gattung *Palaeotinca* treten weitere Anpassungen dem Leben am Boden auf, die den Effekt der bereits erworbenen Merkmale weiter steigern (siehe oben). *Tinca furcata* steht der Schleie bereits ziemlich nahe, wovon der Kopfbau (Obrhelová 1970) sowie andere Zeichen der Anpassungen dem Leben am Boden zeugen, insbesondere eine starke Aufwölbung des Rückens gegenüber dem flacheren Bauch, die schnelle Körperwendungen zum Boden ermöglicht. Allerdings auch hier überdauert die ausgeschnittene Schwanzflosse, die eine bewegliche Lebensweise dieser Art bezeugt. Die rezente *Tinca tinca*, ein Fisch von ruhigen Gewässern, ist schon ein seßhafter Fisch, der auf dem Boden seine Nahrung aufammelt. Jagend nach ihr dringt er in den Schlamm bis 7 cm tief (Nikolskij 1963). Mit der weniger beweglichen Lebensweise steht auch die einlappige Schwanzflosse im Einklang, die für eine schnelle Fortbewegung zwar nicht günstig ist, allerdings zu einer jähen Beschleunigung bei der Flucht in Geborgenheit fähig ist. Der Unterschied zwischen einer kleinen Mundöffnung und ausgedehntem Bereich der Kiemendeckel und des Suspensoriums ist so groß, daß er das Ansaugen auch einer kleinen Nahrung vom Boden gewährt. Der gesamte Evolutionstrend, der von beweglichen, in aktiver Fortbewegung in der ganzen Wassersäule nach der Beute jagenden Fischen des Pelagials ausgeht, ist hier also auf eine seßhafte, bodentierfressende Form gerichtet.

Lebensweise von *Palaeotinca obtruncata*: Es handelt sich um einen beweglichen, am Boden lebenden Fisch, der fähig ist, nach der Beute zu jagen sowie sie von der Bodenoberfläche aufzusammeln.

Die rezente Schleie, die in vielen Merkmalen der fossilen Form ähnlich ist, lebt in Niederungsflüssen und Seen von Europa und Westsibirien. Sie bewohnt ruhige Gewässer, in Flüssen Totwasserarme, Buchten, und sucht Orte mit schlammigen Boden, die mit Wasserpflanzen bewachsen sind, sowie durchwärmtes Wasser aus. Sie vermeidet kleine Seen von keinem Durchfluß, denn bei der Laiche benötigt sie reines Wasser. Die Nahrung wird von ihr im ufernahen Bereich oder anseits Stellen am Boden gesucht. Sie ernährt sich von Larven der *Chironomidae* und anderer Insekten, kleinen Weichtieren u.a. Auch die Plötze (*Rutilus rutilus*), die in einigen Merkmalen der *Palaeotinca* nahe steht, sucht Seen und langsam strömende, mit Wasserpflanzen verwachsene Flüsse aus.

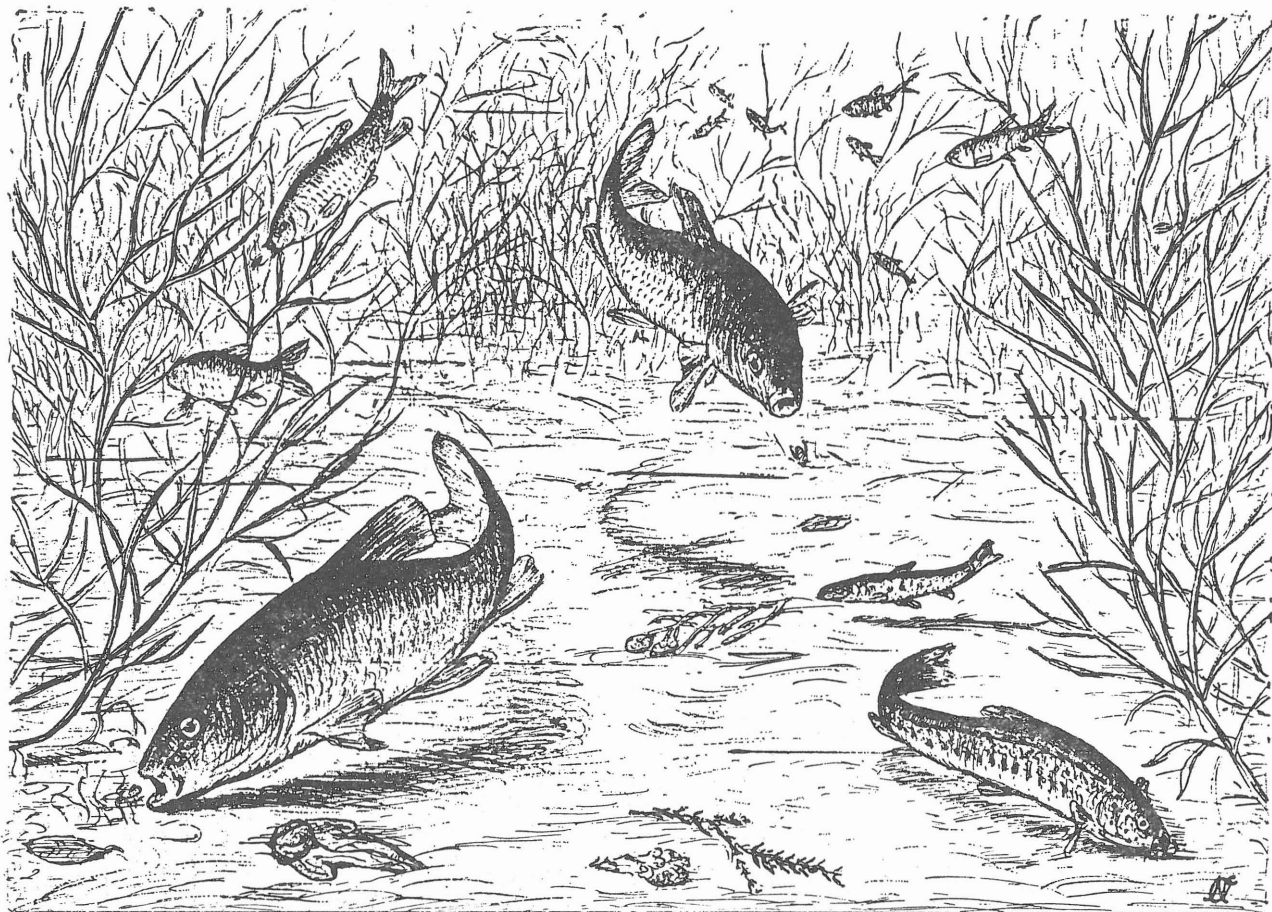


Abb. 6. Die Lebensweise von *Palaeotınca obtruncata* [grosse Exemplare], *Cobitis ioannis* [rechts unten], *Nemachilus tener* [rechts unten im Hintergrund] und *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* [im Hintergrund zwischen den Pflanzen]. Original N. Obrhelová — J. Obrhel.

Das Lebensmilieu im Nordböhmischem Flözdachsee entsprach diesen Ansprüchen. Eine vornehmlich tonige Sedimentation sowohl im See als auch im Delta, Wasserpflanzenbestände, warmes, reines Wasser im Durchflußsee — dies alles trug zur Geeignetheit des miozänen Sees für derartige Fische bei. Durch die Verbreitung der Überreste von *Palaeotınca obtruncata* auf der gesamten Fläche der Seeablagerungen (sie kommen auch in Konkretionen vor) wird die Verbreitung auch dieser Art im ganzen See beziehungsweise auch im Fluß belegt, wo auch günstige Nischen in der Barbenregion des Flusses vorlagen, Stillwasser, Totwasserarme, Tümpel, ruhige Stromstellen, die für Fische von der erwähnten Lebensweise günstig waren.

Barbus bohemicus

Charakteristische Merkmale: Der niedrige Körper setzt dem Strom bei Wendungen des Fisches nur eine geringe Stützfläche aus und bietet ihm keine Möglichkeit, den Fisch zum Boden zuzuschlagen. Der runde (durch starke, bogenförmige Rippen belegte) Körperdurchschnitt sowie ein hoher, eine mächtige Körpermuskulatur bezeugender Schwanzstiel sind Merkmale von Stromfischen, deren Körper wie eine starke Stahlfeder und mächtiger Schwanz wie eine mächtige Schiffschraube arbeiten müssen (Šrámek — Hušek 1958). Hochgelegene, kleine Augen kommen oft bei Bodenfischen vor, die im Boden wühlen und somit den Schlamm aufwirbeln. Gleichzeitig wird somit die Insertionsfläche von *M. adductor mandibulae* erweitert, die sonst wegen einer kleinen, durch den niedrigen Fischkörper bedingten Kopfhöhe verhältnismäßig beschränkt ist. Die kleine, stark ausstülpbare untere Mundöffnung ist für bodentierfressende Fische kennzeichnend, die kleine Bodoentiere mittels eines starken Einsaugstroms auffangen. Dieser entsteht infolge des Unterschieds zwischen Maßen des Unterdruckbereichs und der kleinen Mundöffnung.

Die Herkunft der Gattung *Barbus*, besonders seiner Form von niedrigem, dem Leben am Boden im Wasserstrom angepaßten Körper, bleibt bisher unklar. Osteologisch steht *Barbus bohemicus* schon sehr nahe der rezenten Art *Barbus barbus*. Trotzdem unterscheidet er sich von ihr sowie von der Art *Barbus meridionalis petenyi*, die beide in der Tschechoslowakei leben, durch eine kleinere Wirbelknochenzahl, einen größeren Kopf und eine große Schwanzflosse (Obrhelová 1967). Diese Merkmale hängen wahrscheinlich mit den im ganzen kleineren Maßen von *Barbus bohemicus* gegenüber der rezenten Barbe zusammen, bei der infolge der Vergrößerung der Maße bereits die Notwendigkeit einer Verbesserung der zum guten Manövrieren und zur schnellen Fortbewegung notwendigen hydrodynamischen Eigenschaften eintrat (Verminderung des Kopfes). Gegenüber rezenten Formen *Barbus bohemicus* einen weniger spezialisierten Maulbau — das Maxillare entbehrt den Dorsalausläufer (Obrhelová 1967), der bei den rezenten Formen üblich ist und das Rostrum wahrscheinlich aussteift. Dies könnte bedeuten, daß das von rezenten Arten zur Umwendung von Steinen bei der Nahrungssuche benutzte Rostrum von der fossilen Form auf solche Weise nicht genutzt wurde.

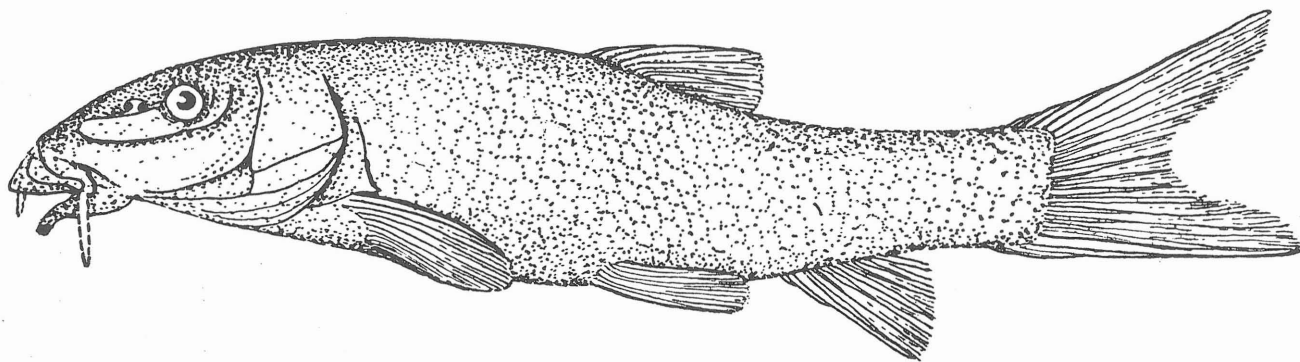


Abb. 7. *Barbus bohemicus* OBRHELOVÁ, die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 30—40 cm. Original N. Obrhelová.

Der Evolutionstrend der Gattung *Barbus* in Europa war auf eine Vergrößerung der Maße gerichtet, die mit einer höheren Fortbewegungsgeschwindigkeit, Manövrier vervollkommnung und Versteifung des Rostrums im Zusammenhang steht.

Lebensweise von *Barbus bohemicus*: Es handelt sich um eine dem Leben am Boden im Wasserstrom angepaßte Art. Es war ein großer, schneller und starker Fisch, der Bodentierfresser.

Rezente Arten der Gattung *Barbus* unterscheiden sich voneinander durch ihre Morphologie und Lebensweise. Sie kommen in strömenden sowie Seegewässern vor, mehrere von ihnen sind Zugfische. Es gibt sehr viele Arten von dieser Gattung, die vornehmlich die tropische, weniger die mäßige Klimazone der östlichen Hemisphäre besiedeln (Asien, Afrika, Europa).

Barbus bohemicus steht durch seinen Gesamthabitus der Barbe sowie anderen vorwiegenden Flußarten nahe: *B. tauricus*, *B. mursa*, *B. meridionalis petenyi* (ex Berg, 1949). *Barbus barbus* ist ein schneller und starker Fisch, der sich am Boden in tiefem, stark strömendem Wasser mit einer harten, steinigen oder sandigen Flußsohle aufhält. Er ernährt sich von Bodentieren (Insektenlarven, Krebsen, abgestorbenen Fischen), größere Individuen sind auch karnivor. Er vermeidet stehende Gewässer der Seen und Totwasserarme, Gewässer mit schlammigem Boden und wenig reinem Wasser, denn er verträgt keine Verunreinigung. Er geht in kleine Zuflüsse nicht über. Kennzeichnend ist er für die sog. Barbenregion, d.h. den steinigen Mäanderabschnitt eines Flusses mit lebendigem Strom. Täglich legt er 8—10 km zurück. Auf dem Boden wendet er Steine um und sammelt Bodentiere auf. Er sucht auch tiefe Gruben im Boden aus. Einige Zugarten der Gattung *Barbus* vertragen auch Brackwasser, aber laichen in Flüssen.

Das Lebensmilieu im Nordböhmischen Flözdach-See entsprach diesen ansprüchen. Wie bereits weiter oben erwähnt, darin mündete ein Wasserlauf ein, von dem angenommen werden kann, daß er im Rakovnik-Gebiet Schotter und Sande ablagerte, also daß er einen Abschnitt von Typ der Barbenregion hatte. Da *Barbus bohemicus* bisher nur in Deltalagerungen bei Bilina gefunden worden ist, dürfte er hierher möglicherweise passiv erst nach dem Tod geraten.

b) Bodentierfresser mit vorwiegendem wellenförmigem Lokomotionstyp
(*Cobitis ioannis*, *Nemachilus tener*)

Die Lokomotionsfunktion ist gleichmäßig am ganzen Körper entlang verteilt.

Gemeinsame Merkmale von *Cobitis ioannis* und *Nemachilus tener*:

Sehr niedriger, schmaler (kleine Rippenkrümmung, schmales Neurocranium) bandförmiger Körper von mehr oder weniger gleichmäßiger Höhe in allen Abschnitten. Solch ein Körperbau ermöglicht eine gleichmäßige Verteilung der Lokomotionsfunktion am ganzen Körper entlang, da der Körper in seiner Gesamtlänge gleichmäßig biegsam ist (wellenförmige Fortbewegung). Damit wird die maximale Lokomotionseffektivität (nicht jedoch die Lokomotionsgeschwindigkeit) gewährt, die zum Kriechen auf dem Boden, Einwühlen in den Boden bzw. zur Bewegung

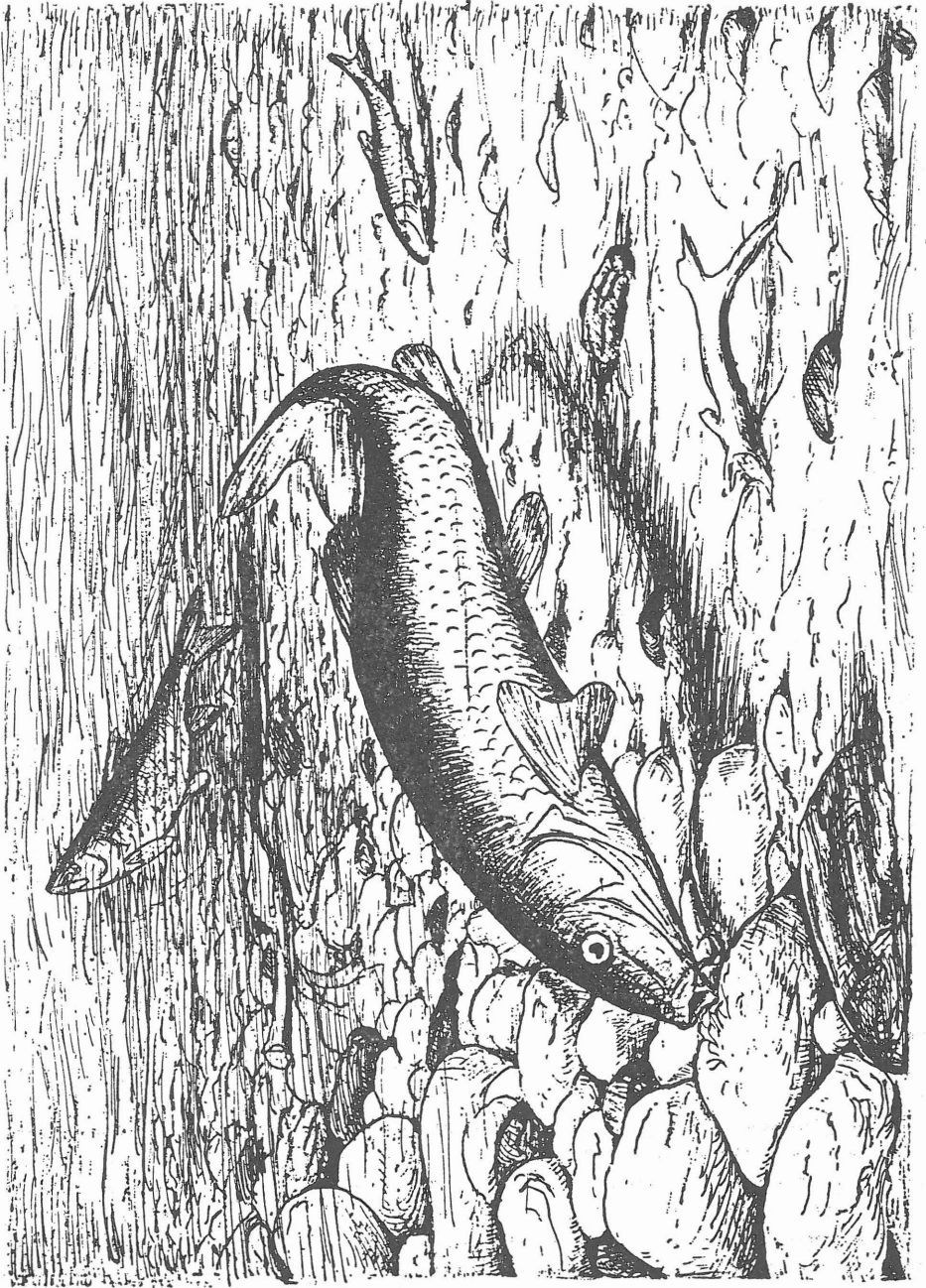


Abb. 8. Die Lebensweise von *Barbus bohemicus*. Im Hintergrund *Aspius laubei*. Original N. Obrhelová et J. Obrhel.

im Schlamm notwendig ist. Gleichzeitig ist sie zum Manövrieren zwischen den Bodenhindernissen günstig. Kleine Körpermaße erfordern keine Profillaminierung, um so mehr, daß diese Lebensweise größere Geschwindigkeiten nicht erfordert. Aus diesem Grund ist die Schwanzflosse bei *Nemachilus tener* einlappig, angepaßt zur plötzlichen Beschleunigung bei der Flucht in die Geborgenheit. (Die Schwanzflosse von *Cobitis ioannis* ist nicht erhalten geblieben.) Eine hinter dem Kopf gelegene Knochenkapsel, die bei *Cobitis ioannis* gut zu beobachten ist, zeugt davon, daß die Luftblase reduziert wurde, um das spezifische Gewicht des Fisches für das Leben am Boden zu vergrößern. Bei rezenten Formen werden durch die Knochenkapsel Änderungen des barometrischen Drucks gleichzeitig verzeichnet. Die weit nach vorn verschobene Artikulation des Unterkiefers zeugt von einer kleinen Mundöffnung, die beim Einsaugen kleiner Nahrung üblich ist (siehe weiter oben).

Unterschiedliche Merkmale beider Arten:

Cobitis ioannis

Charakteristische Merkmale: Die rückenprofillinie ist gegenüber der geraden Bauchprofillinie mäßig aufgewölbt, so daß der Körper in seinem vorderen Teil mäßig erhöht ist. Die Dorsalflosse ist relativ hoch. Durch diese beiden Merkmale werden die Körperwendungen in der horizontalen Ebene erleichtert. Die nach hinten verschobene An-flosse sowie die Krümmung der Rückenprofillinie erleichtern die Körperwendungen zum Boden. Große, fächerförmige Brustflossen erleichtern die Körperwendungen sowohl in der horizontalen als auch in der vertikalen Ebene und gleichzeitig trägt ihre wellenförmige Bewegung den Körper im Stand.

Die Phylogeneese von *Cobitis* bleibt bisher unklar. Dieser Fisch wird vom Paläogen Asiens angeführt, in Europa ist er vom oberen Miozän bekannt.

Cobitis ioannis stimmt mit keiner von fossilen sowie rezenten Arten überein, er unterscheidet sich von der rezenten Art *Cobitis taenia*. Nach Nikoľskij (1971) sind in der Familie *Cobitidae* Typen von niedrigem, bandförmigem, zylindrischem sowie hohem Körper vertreten. Meistens leben sie im schnellen Strom auf steinigem sowie sandigem Boden, aber auch in stehendem und Sumpfwasser, z.B. *Nemachilus strauchii* im Balchaš-See, der bezüglich des Habitus der Art *Cobitis ioannis* nahe steht. Nach Sterba (1959) haben die Arten von stillen Gewässern zum Unterschied von jenen der Wasserströme den beidseitig verflachten Körper, also wie bei *Cobitis ioannis*.

Lebensweise von *Cobitis ioannis*: Diese Art lebte unter zahlreichen Bodenhindernissen, bewegte sich mittels der wellenförmigen Fortbewegung oder verblieb regungslos über dem Boden, getragen durch die wellenförmige Bewegung großer Brustflossen und der Schwanzflosse. Kleine Nahrung wurde von ihr aus dem Boden angesogen. Wahrscheinlich wühlte sie sich auch in den Boden ein. Der verflachte Körper zeugt vom Leben in stillem Wasser entweder eines Sees oder eines Flusses. Dieser Fisch hatte gute Manövrierfähigkeiten nicht nur in der horizontalen, sondern auch in der vertikalen Ebene.

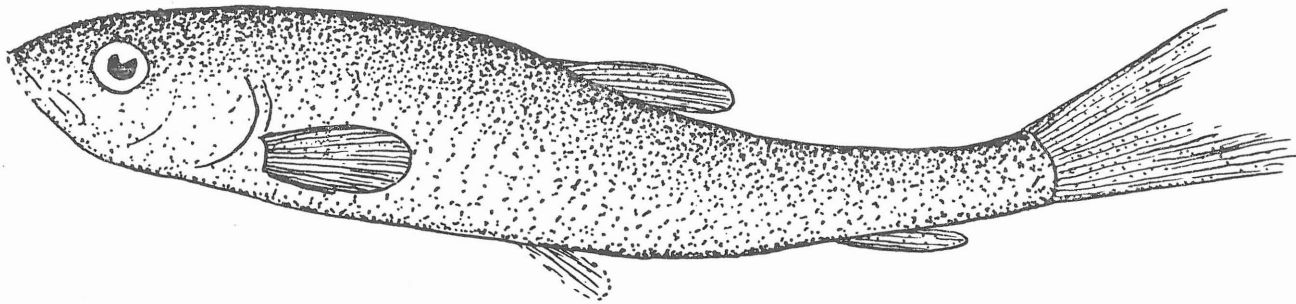


Abb. 9. *Cobitis ioannis* OBRHELOVÁ, die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 10—12 cm. Original N. Obrhelová.

Das Lebensmilieu im Nordböhmischem See entsprach auch diesen Ansprüchen. Wie bereits erwähnt, gab es genug geeignete Orte für die Lebensweise dieser Form, d.h. mit stillem Wasser, schlammigem Boden und Wasserpflanzen, sowohl im See als auch in der Einmündung des Flusses in den See beziehungsweise in stillen Buchten, Altwässern oder Totwasserarmen und Tümpeln des Mäanderflusses. Sehr seltene *Cobitis*-Funde sind bisher im Delta bei Břešťany konzentriert. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich um eine Flußform handelte, die allerdings an stille Flußstellen gebunden war.

Nemachilus tener

Charakteristische Merkmale: Die Rücken- sowie Bauchprofilinie ist nur sehr wenig gekrümmt, die verhältnismäßig unweit vom Schwerpunkt gelegene Analflosse und nicht hohe Dorsalflosse erleichtern nicht die Körperwendungen in der vertikalen Ebene. Die nicht ausgeschnittene Schwanzflosse ist für jähe Bewegungsbeschleunigungen bei der Flucht in die Geborgenheit günstig.

Die Phylogenese ist bisher unklar auch bei der Gattung *Nemachilus*. Sie ist vom jüngeren Neogen Kirgisiens bekannt, die europäischen Arten sind bisher nicht eindeutig revidiert worden, einige Arten wurden der Gattung *Cobitis* zugeordnet. *Nemachilus tener* steht der rezenten Art *Nemachilus barbatulus* (L.) morphologisch nahe, er unterscheidet sich jedoch von ihr durch einen auffällig großen Kopf, der Körper ist im ganzen kürzer, die Schwanzflosse mäßig ausgeschnitten. Der Evolutionstrend war in der europäischen Linie auf eine Verlängerung des bandförmigen Körpers gerichtet, was für die Zahlerhöhung von Wellenbewegungen von Vorteil ist, die längs der Körperachse verlaufen. Es handelt sich also bei *Nemachilus tener* um eine niedrigere Spezialisierung, ebenso wie im Bau der Schwanzflosse, die bei der fossilen Form noch eine gewisse Fähigkeit zur schnelleren Fortbewegung beibehielt. Bei der Art *Nemachilus barbatulus* erhöht sich im Bau der Schwanzflosse die Funktion der jähen Beschleunigung.

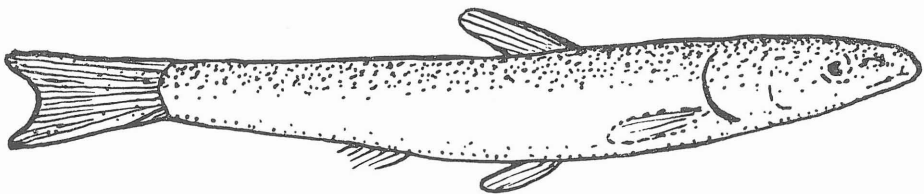


Abb. 10. *Nemachilus tener* LAUBE, die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 10—12 cm. Original N. Obrhelová.

Lebensweise von *Nemachilus tener*: Es war ihm eine langsame Fortbewegung zwischen Bodenhindernissen eigen, wahrscheinlich sind auch seine Einwühlungen in den Schlamm, schnelle Starte in der Jagd nach der Beute und in der Flucht in die Geborgenheit, das Einsaugen kleiner Nahrung (Larven von *Chironomidae*, ähnlich wie bei *N. barbatus* ?). Schlechter Erhaltungszustand ermöglicht es nicht, die Rippenform und somit auch die wahrscheinliche Körperform im Querschnitt zu ermitteln. Es ist also unklar, ob er beidseitig verflacht oder zylinderförmig war und ob er also strömendes oder stilles Wasser bewohnte.

c) Raubfisch von großen Maßen (*Esox* sp.)

Er kombiniert die skombroide sowie aalartige Lokomotionsweise. Eine typisch gestaltete Schuppe aus den höchstlagernden Horizonten der Libkovice-Schichten belegt die Anwesenheit der Gattung *Esox*. Der anatomische Bau ist wegen des vereinzelt Fundes nicht bekannt.

Die Gattung *Esox* ist bereits vom Paläozän an in der dem rezenten Hecht nahe stehenden Form gestaltet. Es ist also anzunehmen, daß der Fund von den nordböhmisches Ablagerungen einer Form von typisch hechtähnlichem Habitus angehört, um so mehr, daß vom Gebiet Böhmens (Fundort bei Valeč) die Gattung *Esox* von diesem Typ bereits aus dem Oligozän bekannt ist (*Esox waltchanus* H. v. MEYER, 1848). Mit der Funktionsanalyse und Phylogenese der tertiären und rezenten Hechtische befaßte sich Obrhelová (1979).

Die Lebensweise so gestalteter Formen (mit gleichen Schuppen wie der Fund aus den Libkovice-Schichten des Nordböhmisches Beckens) ist karnivor. Es handelt sich um einen Raubfischech von lauerndem Typ, der im ufernahen Bereich stehender oder mäßig strömender Gewässer lebte, unter Bodenhindernissen, besonders Wasserpflanzenbeständen verborgen. Es ist nicht zu bezweifeln, daß im Nordböhmisches See und seinem Zufluß auch diese Ansprüche erfüllt werden konnten. Er ernährte sich von Karpfenfischarten.

3. PLANKTONEKTON [LEUCISCUS (PALAEOLEUCISCUS) SOCOLOVIENSIS]

Definition (Alejev 1976): Ein nektonischer Fisch, der an ein Substrat nicht unbedingt gebunden ist und im Bereich von $Re = 5,0 \times 10^3$ bis 10^4 schwimmt. Er gehört den eupelagischen Lebewesen an. Er verbindet Eigenschaften von Plankton (besonders in der Tarnung) und von Nekton. Er ist von kleinen Maßen (bis 10 cm) und schwimmt langsam. Er hat die zur Verminderung des hydrodynamischen Widerstands beitragenden Merkmale (Bewegung im laminaren Regime). Eine schnelle Fortbewegung ist ihm nicht eigen. Er hat gute Manövrierfähigkeiten, doch keine spezielle Anpassung an das vereinfachte Manövrieren in einer Richtung.

Mit der funktionalen Analyse befaßte sich Obrhelová (1982).

Die Phylogenese der Gattung *Leuciscus* ist bisher unbekannt. Sie wird vom Paläogen Ostasiens angeführt, in Europa erscheint sie im mittleren Oligozän als die Untergattung *Palaeoleuciscus*. Diese Untergattung ist auch vom Miozän Europas bekannt. In Böhmen kommt sie seit dem Oligozän vor (Lužice, Valeč), ist häufig im unteren Miozän, und zwar schon als die Art *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*, in der Flöz-

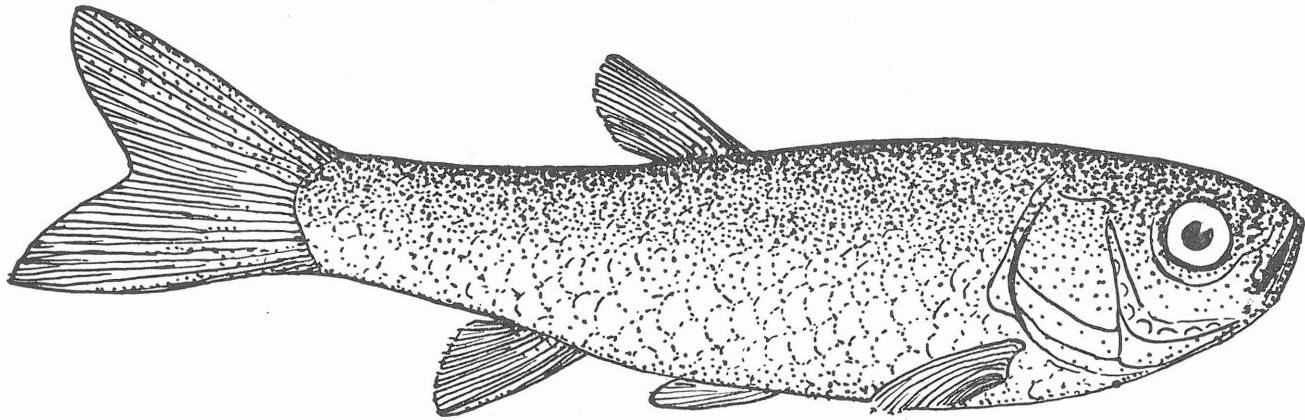


Abb. 11. *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* OBRHELOVÁ, die Rekonstruktion. Longitudo totalis: bis 12 cm. Original N. Obrhelová.

schichtenfolge des Nordböhmisches Beckens. Von hier kam sie auch in die Libkovice-Schichten über. Sie kommt in der Cypris-Serie des Westböhmisches Beckens vor.

Lebensweise von *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*: Es handelt sich um einen kleinen (bis 12 cm langen) beweglichen Fisch des Pelagials, der nach der Nahrung in der ganzen Wassersäule sucht. Seine obere Mundöffnung ist sowohl zum Auffangen als auch zum Ansaugen geeignet. Die Ökologie dieser Art ist sowohl vom Westböhmisches Becken als auch von der Flözzone des Nordböhmisches Beckens bekannt (Obrhelová et Obrhel 1987): Sie lebte in stehendem oder mäßig durchströmendem Wasser eutropher warmer Niederungsseen mit vornehmlich schlammigem Boden; es war eine sehr widerstandsfähige Art von kurzem Lebenszyklus und großer Reproduktionsfähigkeit (Obrhelová et Obrhel 1983).

Das Lebensmilieu des Nordböhmisches Sees dürfte diesen Ansprüchen von *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* vollkommen entsprechen. Überreste dieser Art werden auf der gesamten Fläche der Seeablagerungen gefunden, vom Deltabereich sind sie nicht bekannt. Dieser kleine Fisch dürfte dem Strom schwierig Widerstand leisten, er lebte höchstwahrscheinlich nur im See.

III. ZUSAMMENSETZUNG UND HERKUNFT DER FISCHASSOZIATION DER LIBKOVICE-SCHICHTEN

1. **Die Struktur der Assoziation** ist kompliziert, sie entspricht einerseits zahlreichen Nischen im See- und Flußmilieu, andererseits einer verschiedenartigen Nahrung in diesen beiden Milieus.

Es gibt hier Typen, die ruhige und stille Gewässer aufsuchen — ihr Körperbau gestattet es nicht, dem Strom Widerstand zu leisten (*Cobitis, Leuciscus, Esox*); ferner sind hier Formen, die fähig sind, den Strom zu überwinden (*Barbus, Aspius*); *Palaeotınca* und *Chalcalburnus* konnten zweifelsohne eine nicht zu starke Strömung überwinden, allerdings bevorzugten sie wahrscheinlich stillere Gewässer (hoher Körper bei *Palaeotınca*, mächtige Brustflossen bei *Chalcalburnus*).

Bezüglich der Vertikalgliederung der Gewässer sind hier Bodentypen (*Barbus, Cobitidae, Palaeotınca*), Typen des Pelagials mittlerer Schichten (*Leuciscus, Esox*) sowie des Pelagials oberer Schichten (*Chalcalburnus, Aspius*) vertreten.

Es ist zu folgern, daß im komplizierten See-Flußmilieu die Nischen folgenderweise verteilt wurden: Die ufernahe Zone und die seichten Stellen im See wurden am Boden von *Palaeotınca obtruncata* beziehungsweise von *Cobitidae*, über dem Boden von *Esox* bewohnt; in höherliegenden Wasserschichten bewegte sich *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*, der allerdings auch zum Boden hinunter- sowie in oberste Wasserschichten des Sees hinaufstieg, wo *Chalcalburnus* und die Fischbrut aller Arten lebten. Obere Schichten des Pelagials auf der gesamten Seefläche wurden von *Chalcalburnus* und *Aspius* besiedelt, hierin dürfte auch *Leuciscus* eintreten. Stärkere Durchflußströme im See behinderten wahrscheinlich weder *Aspius*,

einen starken und schnellen Fisch, noch *Chalcalburnus*; der Strom war hier ansonsten nicht mehr auffällig schnell — er lagerte höchstens Sand ab. Außer funktional-morphologischen Merkmalen entspricht einer solchen Verteilung der Fischarten im See auch das Vorkommen der Fischreste auf der gesamten Seefläche.

Vom funktional-morphologischen Gesichtspunkt aus lebten im See Formen vom Eunekton (*Aspius* und *Chalcalburnus*), Planktonekton (*Leuciscus*) sowie Benthonekton (*Palaeotınca*, *Cobitidae*, *Esox*).

Im Fluß wurde der Boden von Strömungsstellen von *Barbus* besiedelt; die Barbenregion zeichnet sich durch einen noch starken Strom mit Schnellen, schotterigem Boden sowie tiefen Gruben aus, die *Aspius* gerne aussucht. Das konnte auch im miozänen Fluß von Bílina der Fall sein. Flußstillen, Altwasser bzw. Totwasserarme und Tümpel, die Attribute der Barbenregion, wurden von *Cobitidae* und *Palaeotınca* besiedelt, nahe dem Wasserspiegel weniger starker Strömungen sowie in Stillen dürfte auch *Chalcalburnus* vorkommen.

In der Nahrungskette nutzten die Fische ebenfalls alle Nahrungsarten aus: Der Plankton wurde von jungen Individuen aller Arten verzehrt, ebenfalls von *Leuciscus* und *Chalcalburnus*, die auch terrestrische, ins Wasser gefallene Insekten sowie Insektenlarven auffingen. Das Benthos wurde von *Palaeotınca* und *Barbus*, seine kleinen Formen von *Cobitidae* und *Leuciscus* konsumiert. Raubfische sind durch einen verfolgenden Typ, nämlich *Aspius*, vertreten, in den höchstlagernden Libkovice-Schichten schließt sich ein Raubfisch von lauernem Typ an, nämlich *Esox*.

Durch die Zusammensetzung der Fischassoziation der Libkovice-Schichten wird ein großer Durchflußsee mit einem Zufluß von Mäandertyp belegt. Der See sowie der Fluß waren an Nischen sowie Nahrungsarten reich.

Im Vergleich mit älteren Fischassoziationen des böhmischen Tertiärs ist die vorliegende Assoziation wesentlich reicher, jedoch gegenüber der Fischassoziation von ähnlichen Gewässern der Gegenwart unvergleichbar ärmer: Dieselben Funktionen werden heutzutage von weit mehreren Arten verschiedener Gruppen erfüllt.

2. **Herkunft der Assoziation:** Die Fischassoziation der Libkovice-Schichten besteht aus zweien Komponenten:

- a) Aus der ursprünglichen Assoziation (*Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*, *Esox* sp.), der sich *Palaeotınca obtruncata* anschließt, die einen entwicklungsmäßig fortgeschrittenen Nachfolger der Art *Palaeotınca egeriana* darstellt; alle drei erwähnten Gattungen sind in Böhmen bereits aus älteren Formationen bekannt. *Palaeotınca egeriana* und *Leuciscus* kommen auch in der Flözzone des Nordböhmischen Beckens vor, wovon sie in die neue Assoziation übergangen, allerdings *Palaeotınca* mit einer neuen Art. Die Herkunft dieser Art bleibt ebenso wie die Berührungsgrenze beider Arten, der älteren sowie der jüngeren, weiter-

hin unklar. Es kann sogar eine Schichtenlücke zwischen dem Flözdach und der Flözzone nicht ausgeschlossen werden.

- b) Aus einer Assoziation, die sowohl in Böhmen als auch in Europa zum ersten Mal zum Vorschein kommt. Einige Gattungen dieser Assoziation kommen im oberen Miozän Europas vor (Steinheim, Öningen). Es sind Gattungen: *Barbus*, *Aspius*, *Chalcalburnus*, *Cobitis*, *Nemachilus*.

Die Gattung *Barbus* und *Cobitidae* sind vom Eozän Asiens bekannt: *Cobitidae* aus dem östlichen China und aus dem Miozän Sibiriens, *Barbus* aus dem Eozän von Sumatra, Zajsan (*Barbinae*) und aus dem Miozän Vorderasiens (Türkei).

Barbus bohemicus ist eine dem Leben am Boden im Wasserstrom angepaßte Form. Wo diese Anpassung gestaltet wurde, bleibt unklar, sicher ist, daß zum entscheidenden Entwicklungsfaktor dabei der Boden des Wasserstroms, also eines Flusses von steilerem Gefälle im Gebirgsfußgebiet (Mäanderabschnitt eines Wasserlaufs) wurde.

Bei *Cobitidae* wurde zum entscheidenden Gestaltungsfaktor das Leben unter Bodenhindernissen bzw. das Eindringen in den Boden. Dieser Typ ist auch zum Leben im Wasserstrom befähigt, was an rezenten Formen mit rundlichem Körperquerschnitt beobachtet werden kann. Unsere Arten gestalteten sich allerdings in See- und Flußstillen.

Die Gattungen *Aspius* und *Chalcalburnus* sind bisher nur vom Miozän Böhmens bekannt. Die Gattung *Aspius* stellt eine Anpassung zur Lebensweise eines Raubfisches von verfolgendem Typ dar, sie entstand wahrscheinlich aus einem Vertreter der Gattung *Leuciscus* (siehe weiter oben). Zum entscheidenden Entwicklungsfaktor wurde hier die karnivore Lebensweise und die Notwendigkeit einer schnellen Fortbewegung. Solch eine Form ist auch im Kampf mit dem Wasserstrom erfolgreich. Auch hier verlief die Entwicklung höchstwahrscheinlich im Wasserstrom, also in einem Fluß oder Durchflußsee.

Für die Gattung *Chalcalburnus* wurde zum entscheidenden Entwicklungsfaktor die Anpassung zur Jagd nach kleiner Nahrung des Pelagials; ein Bestandteil dieses Trends besteht in der Anpassung zur schnellen Fortbewegung, die auch das Leben im strömenden Wasser ermöglicht. Unsere miozäne Art ist allerdings eher dem Leben in stilleren Gewässern angepaßt (Manövrieren mittels der Brustflossen).

Offensichtlich entstanden mehrere von den Arten dieser Assoziation wahrscheinlich im Fluß.

Das jähe Erscheinen der Fischassoziation im Flözdach des Nordböhmischen Beckens dürfte entweder dadurch, daß eine Flußassoziation bisher nirgendwo erhalten blieb, oder eher durch ihren Eindrang von einem anderen Gebiet verursacht worden sein, wo sie sich bis zu jener Zeit gestaltet hatte. Eine nahe Beziehung zur Tethys ist nicht auszuschließen; bis zur Gegenwart gibt es hier das Maximum von Arten der Gattungen *Chalcalburnus*, *Aspius* sowie der *Barbus barbatus* nahe stehender Formen.

IV. PHYLOGENESE

Bezüglich der Phylogenese ist die Differenzierung von Karpfenfischen des mittleren (?) Miozäns und ihre morphologische Reife bemerkenswert, die sich bereits jener der gegenwärtigen europäischen Typen nähert. In dieser Hinsicht ist auch der karnivore Karpfenfisch *Aspius* interessant, d.h. ein Typ, der von der ursprünglichen Anpassung der Karpfenfische an kleine Nahrung stark abweicht. Die Typendifferenzierung ist durch die Anpassung an verschiedene Standardnischen bedingt, die verschiedene Fortbewegungsweisen erfordern; so entsteht die Unterscheidung in Eunehton, Benthonekton und Planktonekton von verschiedenen Typen. Durch die konsumierte Nahrungsart wurde dann die weitere Spezialisierung als Plankton- und Bodentierfresser bzw. Raubfische bedingt.

Der folgende Evolutionstrend zu gegenwärtigen europäischen Arten verlief unter dem Zeichen einer Vervollkommnung des bereits gestalteten Gesamttyps. Er bringt mit sich eine noch engere Spezialisierung im Einklang mit der ausgeprägten Lebensweise, eine mehr ausgeprägte Rolle in der Fischassoziation und im Autoregulationssystem.

LITERATUR

- AGASSIZ, L. (1843): Recherches sur les poissons fossiles. 5. Tafelband, Neuchâtel.
- ALEJEV, J. G. (1963): Funkcionalnyje osnovy vněšněvo strojenija ryby. 247 pp., Izdat. SSSR, Moskva.
- (1976): Nekton. 302 pp., Kijev.
- BALON, E. K. (1966): Ryby Slovenska. 231 pp., Bratislava.
- BAUCH, G. (1955): Die einheimischen Süßwasserfische. Radebeul, Berlin.
- BERG, L. S. (1949): Ryby přesnych vod SSSR i sopredělnych stran. II, 469—925, Moskva-Leningrad.
- BODAREU, N. N. et al. (1981): Ryby, zemnovodnyje, presmykajuščijesa. Ser. Životnyj mir Moldavii, 224 pp., Kišiněv.
- BURDAK, V. D. (1979): Funkcionalnaja morfologija češujnovy pokrova ryb. 160 pp., Kijev.
- BŮŽEK, Č., ČTYROKÝ, P., FEJFAR, O. et KVAČEK, Z. (1987): Přínos paleontologie pro poznání severočeské pánve. Sbor. Geologie oblasti 26. konfer. celostát. ČSMG Most 1987, 70—81, Most.
- HOLÝ, F., et KVAČEK, Z. (1987): Evolution of main vegetation types in the lower Miocene of NW Bohemia. Contribution of the Czechoslovak paleontology to evolutionary science 1945—1985, 150—161, Praha.
- ČTYROKÝ, P., FEJFAR, O., KONZALOVÁ, M. et KVAČEK, Z. (1989): Biostratigraphy of Tertiary coal-bearing deposits of Bohemia and Moravia (ČSR). Coal-bearing formations of Czechoslovakia. 291—305, Praha.
- ČADEK, J. (1966): K paleogeografii chomutovsko-mostecko-teplické pánve. Sbor. geol. věd., řada G, 11, 77—114, Praha.
- ČORNÝJ, S. (1954): Adaptivní vzájemovidnoci plečevovo pojasa, žabernoj kryški i směžnych elementov u funkcijach dychanija i pitanija kostistych ryb. Naukovi zapiski Kliv. derž. un-ta, 13, 6, 147—161.
- HRABĚ, S., OLIVA, O. et OPATRŇY, E. (1973): Klíč našich ryb, obožživelnfků a plazů. 346 pp., Praha.
- HURNÍK, S. (1959): Prvé zjištění cyklické sedimentace v třetihorních limnických pánvích ČSR. Věst. Ústř. Úst. geol., 4, 269—270, Praha.
- (1961): Paleofloristické oblasti nadložní série v severočeském terciéru a jejich vztah k lithofaciálnímu vývoji. Čas. Mineral. Geol. 6, 419—428, Praha.
- HURNÍK, S. (1973): Vegetation cover of the onshore part of the Miocene delta near Most in the North Bohemian brown-coal Basin. Čas. Mineral. Geol. 18, 57—62, Praha.
- KAFKA, J. (1908): Studie v oboru třetihorního útvaru v Čechách. Archiv pro přír. prozkoumání Čech, 14, 4, 1—76, Praha.
- LANŠINA, T. M. (1928): O některých korelacijach v čeljustnom i dychatělnom aparatach čiščných i planktonojadnych ryb. Izv. AN SSSR, otd. fiz.-mat. nauk, 7, 3, 253—270.
- LAUBE, G. (1897): Bericht über Siluridenreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. Verh. K.-kön. geol. Reichsanst., (1897), 337—339, Wien.
- (1897): Andriasreste aus der böhm. Braunkohlenformation. Lotos, 1, 2, 24—32, Praha.
- (1898): Bericht über einen neuen Trionyx aus den aquitanischen Thonen von Preschen bei Bilin. Verh. K.-kön. geol. Reichsanst., (1898), 9—10, 232—233, Wien.
- (1900): Neue Schildkröten und Fische aus der böhmischen Braunkohlenformation. Lotos 2, 2, 37—56, Praha.
- (1901): Synopsis der Wirbeltierfauna der böhmischen Braunkohlenformation. Lotos, 2, 4, 107—186, Praha.
- (1907): Ein neuer Vogelrest aus den Thonen von Preschen bei Bilin. Lotos 57, 6, 159—161, Praha.
- LIEBUS, A. (1929): Ein neuer Andriasfund aus den Preschener Tonen. Věst. Stát. geol. Úst., 284 pp., Praha.
- (1930): Nové nálezy želv v terciérních jílech břeštanských u Bíliny v Čechách. Rozpr. Stát. geol. Úst. Čs. Republ. 4, 35—37, Praha.
- (1935): Ueber Steneofiber-Reste im böhmischen Süßwassertertiär. Lotos 83, 26—29, Praha.
- (1936): Krokodilreste aus dem Tertiär von Preschen. Lotos 84, 94—97, Praha.
- MALKOVSKÝ, M. et al. (1985): Geologie severočeské hnědouhelné pánve a jejího okolí. 424 pp., Praha.

- NIKOLSKIJ, G. V. (1963): Ekologija ryb. Izdat. Vysšaja škola, 320 pp., Moskva.
- (1971): Časťnajpa ichtiologija. Izdat. Vysšaja škola, 470 pp., Moskva.
- OBRHELOVÁ, N. (1959): Funkčň-morfologický rozbor viscerocrania nĕkterých recentních a fosilních ryb. Zpráva Paleont. laboratoře ČSAV, Praha, 1—28, Praha.
- (1960): Funkčň-morfologický rozbor hlavy zástupců čeledi Cyprinidae. Zpráva Pal. laboratoře ČSAV, Praha, 1—16, Praha.
- (1966): Die Karpfenfischfaunen der nord- und west-böhmischen Braunkohlenbecken. Čas. Mineral. Geol., **11**, 4, 401—407, Praha.
- (1967): Cyprinoidei (Pisces) aus dem Hangenden des miozänen Braunkohlenflözes Nordböhmens. Palaeontographica, **126** A, 3—6, 141—179, Stuttgart.
- (1969): Die Karpfenfische im tschechoslowakischen Süßwassertertiär. Čas. Mineral. Geol., **14**, 1, 39—52, Praha.
- (1970): Die Osteologie der Vorläufer von Tinca tinca (Pisces) aus dem Süßwassertertiär der ČSSR. Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol., **16**, 99—209, Dresden.
- (1979a): Die Gattung Umbra WALBAUM (Pisces) im nordböhmischem Tertiär. Entwicklungsgeschichte der Esocoidel BERG im Lichte der funktionalen Analyse. Sbor. Nár. Muz., Ř. B. 34, 2—4, 119—171, Praha.
- (1979b): Funktional-morphologische Analyse der im Verlaufe des Zeitinterwails Oberkreide-Rezent zur Gestaltung der heutigen Serranidae hinzielenden Veränderungen. Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales, Martin-Luther-Univ., Halle-Wit., Wiss. Beitr., 1977/2, P 5, 77—98, Halle (Saale).
- (1979c): Süßwasserichthyofauna im Tertiär der ČSSR. Čas. Mineral. Geol. **24**, 2, 135—146, Praha.
- (1982): Functional analysis of evolution trend in the morphology of Tertiary representatives of the Leuciscus genus (Cyprinoid fishes). Čas. Mineral. Geol., **27**, 3, 269—284, Praha.
- (1983): Rybí společenstva nadloží až podloží severočeské hnĕdouhelnĕ pánve a jejich přemĕny. Zpráva ŮGG ČSAV, Praha, 1—60, Praha.
- (1986): Osteologie a ekologie dvou druhů rodu Prolebias SAUVAGE (Pisces, Cyprinodontidae) v západočeském spodním miocĕnu. Sbor. Nár. Muz. Ř. B., **41** (1985), 1—2, 85—140, Praha.
- (1990): Fische des Nordböhmischem Braunkohlenbeckens. Sbor. Nár. Muz. Ř. B. **46**, 1—2, 1—35, Praha.
- et OBRHEL, J. (1983): Paläolimnologie und Paläoökologie des westböhmischem miozänen Sees im Lichte der Paläoichthyologie. Z. geol. Wiss. Berlin **11**, 7, 853—887, Berlin.
- et OBRHEL, J. (1987): Paläoichthyologie und Paläoökologie des kontinentalen Tertiärs und Quartärs der ČSSR. Z. geol. Wiss., **15**, 6, 709—731, Berlin.
- OLIVA, O., HRABĚ, S. et LÁČ, J. (1968): Stavovce Slovenska I. 389 pp., Bratislava.
- ŘÍHA, J. (1978): Tisíc a jedna rada pro rybáře. 386 pp., Praha.
- SABANĚJEV, L. P. (1960): Žizň i lovlja presnovodnych ryb. 667 pp., Kijev.
- STERBA, G. (1959): Süßwasserfische aus aller Welt. 638 pp., Leipzig-Jena.
- ŠRÁMEK-HUŠEK, R. (1958): Život našich řek. 227 pp., Praha.
- VAN DOBBEN, W. H. (1937): Über den Kiefermechanismus der Knochenfischen. Arch. Nederland. Zool., **2**, 1—72.
- VASNĚCOV, V. V. (1948): Osobĕnnosti dviženija i dějatĕlnosti plavnikov lešča, vobly i sazana v svjazj s jich pitaniem. Sbornik: Morfol. osobĕnnosti, opredĕljajušije pitanije lešča, vobly i sazana na vsĕch stadijach razvitija. 7—53, Moskva.

Ekologie rybí asociace miocénního nadloží sloje severočeské hnědouhelné pánve

Asociace libkovických vrstev miocénního nadloží sloje severočeské hnědouhelné pánve je z hlediska funkčně-morfologické analýzy složena z eunektonu, benthonektonu a planktonektonu ve smyslu Alejev (1976). Eunekton (*Aspius laubei* a *Chalcalburnus steindachneri*) jsou druhy, adaptované k životu ve vyšších vrstvách vody: *Chalcalburnus* konzumoval drobnou potravu zejména při hladině, *Aspius* byl dravec pronásledující svou kořist — především drobné ryby. Benthonekton je zastoupen jednak formami s převládajícím skombroidním typem lokomoce, při němž hlavní lokomoční funkci vykonává ocasní část ryby (*Barbus bohemicus*, *Palaeotınca obruncata*), jednak formami s undulujícím typem lokomoce, kde pohybová funkce je rovnoměrně rozložena po celé délce těla ryby (*Cobitis ioannis*, *Nemachilus tener*). Jak *Barbus* a *Palaeotınca* tak *Cobitis* a *Nemachilus* jsou benthofágy. K benthonektonu se řadí v nejvyšších polohách libkovických vrstev *Esox. sp.*, spojující oba typy lokomoce. Jde o dravce číhavého typu, zdržujícího se v příbřežním rostlinstvu jezera. *Palaeotınca*, morfologicky blízká dnešnímu línu, liší se od něj větší pohyblivostí, *Barbus bohemicus* má rysy adaptace k životu u dna v proudu stejně jako dnešní parma; oba rody však nedosahují dnešního stupně specializace. Z obou zástupců *Cobitidae* je dnešním evropským představitelům bližší *Nemachilus*. Oválný průřez těla u *Cobitis* dokazují, že šlo o formy, žijící v klidnějších vodách. Planktonekton je zastoupen jednak juvenilními stádii všech druhů ryb, jednak druhem *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*. Byl to málo specializovaný typ, živící se drobnou potravou pelagiálu.

Rybí asociace libkovických vrstev odpovídá asociaci průtočného jezera a jeho říčního přítoku. V jezerním příbřeží žila většina benthonektonních druhů — *Palaeotınca*, *Cobitis* a *Nemachilus* u dna, *Esox* ve vodních porostech. Jezerní pelagiál byl ve vyšších polohách obydlen *Chalcalburnus* a *Aspius*, u břehů se zdržoval potěr všech druhů a *Leuciscus*. V řece žil u dna proudivých míst *Barbus*, proudu se nevyhýbal ani *Aspius*, v tišinách se zdržovali *Palaeotınca* a *Cobitidae*, pravděpodobně i *Chalcalburnus* [při hladině].

V autoregulujícím systému severočeského jezera a jeho přítoku (jeho spodní části) zastávaly ryby všechny základní funkce potravinového řetězce jako dnes, oproti dnešku je však rozmanitost vykonavatelů jednotlivých funkcí nesrovnatelně nižší (nižší počet druhů).

Co do původu je asociace libkovických vrstev složena z autochthonní složky — *Leuciscus*, *Palaeotınca* a *Esox*, vyskytující se (ovšem jinými druhy i rody) v Čechách již od oligocénu — a ze složky dosud v českém terciéru neznámé — *Aspius*, *Barbus*, *Chalcalburnus*, *Cobitis* a *Nemachilus*. Tato nová složka je zčásti adaptovaná k životu v řece a v průtočném jezeře.

Miocénní asociace libkovických vrstev je morfologicky blízká dnešním druhům českých vod. Je zřejmé, že základní stavby dnešních evropských druhů bylo dosaženo již v mladším miocénu. Formujícím činitelem je u *Esox* a *Aspius* dravý způsob života, pro *Barbus* život u dna v proudu, pro *Chalcalburnus* planktonofágní způsob života u hladiny, pro *Palaeotınca* (později *Tınca*) život nade dnem tišin, pro *Cobitidae* pohyb mezi překážkami dna, případně zavrtávání do dna. Miocénní druhy jsou však níže specializované než blízké druhy dnešní. Znamená tedy další průběh evolučního trendu směrem k dnešku zdokonalení dosažených adaptací, tj. ještě užší specializací k vykonávání příslušné funkce v autoregulujícím systému.