

NADEŽDA OBRHELOVÁ

Geologický ústav ČSAV, Praha

DIE GATTUNG *UMBRA* WALBAUM (PISCES) IM NORDBÖHMISCHEN TERTIÄR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER ESOCOIDEI BERG IM LICHT DER FUNKTIONALEN ANALYSE

Im böhmischen Süßwassermiozän wurden zwei neue Arten der Gattung *Umbra* WALBAUM, 1792 gefunden. Beide diese Arten stehen der heutigen *Umbra krameri* WALBAUM, 1792 nahe, weichen von dieser jedoch in manchen, auf die Entwicklungstendenz zwischen der oberoligozänen *Proumbra irtyschensis* SYTCHEVSKAYA, 1968 und unseren Arten anknüpfenden Zeichen ab.

Die Evolutionstendenz, die zur heutigen *Umbra krameri* führt, liegt in der Vervollkommnung der morphologischen Eigenschaften, die mit der Erhöhung der Manövrierfähigkeit und gewisser Beweglichkeit und dem beseren Ausnutzen der kleineren Nahrung verbunden sind.

Die ältesten Umbroidea stehen in manchen Merkmalen der Familie Palaeoesocidae nahe, die jedoch schon in vielen Zeichen zur räuberischen Entwicklungstendenz der Esocidae neigt. Die Palaeoesocidae und Esocidae zielen zur Bildung einer völlig räuberischen Form mit schneller Lokomotion, blitzschnellen Attacken auf die grosse und schnellreagierende Beute und der Fähigkeit, unbeweglich im Versteck zu lauern.

Die Umbroidea stammen wahrscheinlich aus einem Vertreter der Familie Palaeoesocidae, der weniger als die bisjetzt bekannten Arten zur räuberischen Lebensweise adaptiert war.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit den *Umbra*-Resten aus dem nord- und westböhmischem Süßwassertertiär. *Umbra*-Skelette wurden einerseits in der Umgebung von Děčín (Nordböhmen) auf der Lokalität Bechlejovice, andererseits in der Umgebung der Stadt Ostrov nad Ohří (Westböhmen) auf der Grube Odeř aufgesammelt.

Die *Umbra*-Reste von Odeř sind in dunkelgrauen Tonschiefern eingebettet, die untermiozän Alters sind (BŮŽEK—KVAČEK 1964). Die Fische von Bechlejovice stammen aus einem Diatomit mittelaquitischen Alters (ŠPINAR 1972). Dieser ist hell, feingliedrig und enthält Pflanzenreste, Amphibien, Säugetierreste, Fische, Oligochaeta, Decapoda und Insecta

(ŠPINAR 1972). Neben *Umbra* wurden hier Pirskeniidae-Knochen gefunden (*Pirskenius* sp.).

Ich danke den Herren Dr. J. Holčík, CSc. (Laboratorium rybářstva a hydrobiologie, Bratislava) und Dr. J. Čihař (Národní muzeum, Praha) für die Zusendung der rezenten *Umbra krameri* und für wertvolle Ratschläge; Dr. Z. Kvaček, CSc. (Geologický ústav ČSAV, Praha) sowie dem verstorbenen Dr. M. Procházka (Ústřední ústav geologický, Praha) für das fossile Material von Bechlejovice und Odeř.

I. SYSTEMATISCHER TEIL

Umbra WALBAUM, 1792

Osteologische Charakteristik in CHAPMAN, 1934, Seite 374

Umbra prochazkai n. sp.

Textabb. 1—13, 15, 16, 19, 20, Taf. 1—4

Holotypus: Nr Be 3 a, b — aus der Sammlung des Nationalmuseums, Praha. (Invent. Nr Pc 156)

Stratum locusque typicus: Diatomit mittelaquitischen Alters, Bechlejovice bei Děčín, Nordböhmen

Material (Paratypen): Be 1a, b; Be 4a, b; Be 6a, b; Be 7.

Sammlung des Nationalmuseums, Praha. (Invent. Nr Pc 155, 157—159)

Derivatio nominis: Nach dem verstorbenen Paläobotaniker Dr. Miloš Procházka, der die Fischreste als erster entdeckte und bedeutsam zur Erkenntnis der Lokalität Bechlejovice beisteuerte.

Verbreitung: nur in Bechlejovice bei Děčín, Nordböhmen.

Diagnose: Palatinum bezahnt, Maxillare ohne Zähne und ohne Gelenkkopf. Proethmoidalia entwickelt. Kopf mit Schuppen bedeckt; Orbitosphenoideum fehlt; Dorsalis und Analis nach hinten verschoben, ohne Stacheln. Postorbitalia, Postcranialia, Supramaxillaria und Nasalia fehlen; Sinneskanal des Unterkiefers nur im Inframandibulare; Schuppen cycloid, ohne Radii. Rostrum nicht verlängert, Proethmoidalia kurz, Frontalia ohne Vorderausläufer; Praemaxillaria bezahnt, nicht getrennt; 7—8 Radii branchiostegi. Operculum hoch, oval, Suboperculum sehr kurz. Unterkieferzähne in vielen Reihen, nicht differenziert; Praeoperculum mit verbreitertem Horizontalschenkel; Metapterygoid zusammen mit dem Endopterygoid bilden eine breite kontinuierliche Knochenplatte. Unterkieferartikulation unter dem hintersten Orbita-Drittel. Lacrymale gross, Vertikalschenkel des Praeoperculums leicht nach vorn geneigt. Intermuscularia bis zur Caudalis. Caudalis abgerundet, mit 1—2 Epiuralia, Stegurale und 5 Hypuralia. Schwanzwirbel in seiner Mitte verengt. Interneuralia schwach. Körper hoch, Dorsalis beginnt etwas hinter der Körpermitte. Hinterspitze der Dorsalis dehnt sich bis zur Senkrechten des Urale-Vorderrandes, Analis liegt unter dem hintersten Teil der Dorsalis.

Vert.: 33 (15+18), D 18 (insgesamt), A III 7, V I 5, C 7 I 5—5 I 6—7, P 11—12, Radii branchiostegi 7—8?, maxim. Grösse bis 13 cm.

Beschreibung: A. **Neurocranium** (Be 6b, Be 1b): **Frontale** (Abb. 3B): schlank, dreieckig, nach vorn zugespitzt, jedoch nicht verlängert. Sinneskanal (s.) bildet einen Wall. Oberfläche des Knochens fein verziert.

Proethmoidale (Abb. 3, C): schlank, kurz, nach vorn etwas verbreitert, leicht bogenförmig, nach hinten zugespitzt.

Parasphenoideum (Abb. 3F): nur Vorderteil erhalten. Zwischenaugenschenkel breit (z.), nach vorn noch etwas breiter, Vorderrand zugespitzt. Alae parasphenoidei (a.p.) niedrig, abgerundet.

B. **Viscerocranium** (Be 1a, b, Be 6a, b).

Kiefer: Praemaxillare (Abb. 4, C): schlank, dreieckig, platt; Zähne klein, dicht in vielen Reihen stehend. Praemaxillare dehnt sich tief nach unten.

Maxillare (Abb. 5, H): schlank, massiv, nach unten leicht verbreitert, ohne Gelenkkopf. Oberende sehr schlank, abgerundet. Unterrand abgerundet mehr oder weniger.

Dentale (Abb. 4, E, dt.): schlank, gabelförmig, Oberschenkel (o.) lang und schlank, posterodorsad gerichtet; auf den kurzen Unterschenkel legt sich das Inframandibulare (if.) an, das eng oval ist und einen Sinneskanal trägt (s.). Zähne spitzig, schlank und hoch, nicht differenziert, gekrümmt, in vielen Reihen.

Articulare (Abb. 4, E, ar.): mit hohem Processus coronoideus (p.c.) und niedrigem kurzem Processus descendens (p.d.). Facies glenoidalis (f.g.) tief, relativ gross, Processus supraglenoidalis (p.s.) niedrig, breit.

Angulare (Abb. 4, E, a.): niedriges Dreieck in der Posteroventralecke des Unterkiefers, zweimal so lang wie hoch.

Suspensorium (Be 1a, b, Be 6a, b):

Quadratum (Abb. 6, A, q, 7, F): breit dreieckig, Oberrand gebrochen abgerundet, Processus posterior (p.p.) schlank und kurz. Processus glenoidalis (p.g.) massiv, lang, schlank, liegt unter dem hintersten Drittel der Orbita. Oberfläche des Quadratum fächerförmig ornamentiert.

Palatinum und Ectopterygoideum (Abb. 6 A, pt., ec.): Grenze zwischen beiden Knochen schlecht erkennbar. Die beiden Knochen dehnen sich als eng bogenförmiger Abdruck vom Quadratum bis zum Oberkiefer. Auf Nummer Be 6a ist auch ein Abdruck des vereinzelt Palatinums (Abb. 5, D) zu sehen; es ist sehr schlank, im vorderen Teil etwas breiter; vom vorderen Rand laufen kleine, einreihige spitzige Zähne nach vorn aus.

Praeoperculum (Abb. 6 A po., 7 D): Vertikalschenkel (v.) schlanker als Horizontalschenkel (h.), leicht nach vorn geneigt. Oberteil schlecht sichtbar. Horizontalschenkel in seinem mittleren Teil breit, nach vorn verengt bis zugespitzt. Unterrand (u.) stark konvex, bogenförmig. Sinneskanal (s.) angedeutet. Lamina ventralis (l.v.) kurz, dreieckig.

Hyomandibulare (Abb. 6A, hy, 5B): Dorsalteil breit, gewölbt (?), mit schwach ange deutetem Ramus pterotici (r.p.) und sphenotici (r.s.). Ramus opercularis (r.o.) und Vertikalschenkel (v.), ebenso wie Vorderrand des Knochens schlecht erhalten. Auf der Lateralfäche der Lamina ventralis (l.v.) läuft von Zentrum nach vorn und unten ein breiter Wall (va.).

Symplectium (Abb. 6A, sy.): sehr schlank, nach hinten zu nur etwas breiter, nicht gekrümmt. Foramen symplecticum (f.s.) war wahrscheinlich klein.

Circumorbitalia (Be 1a): nur **Lacrymale** (Abb. 5 F): gross, dreieckig. Dorsalrand tief konkav. Sinneskanal-Verlauf nicht verfolgbar.

Opercularia (Be 1a, Be 3):

Operculum (Abb. 8 C): hoch, fast oval, etwas höher als breit; Vorderrand ist durch einen Längswall (l.v.) verstärkt; vom Gelenkkopf (c.g.), der nur wenig sichtbar ist, dehnt sich nach hinten zu eine horizontale Querleiste (c.h.), die nicht den Hinterrand des Knochens erreicht. Dorsalrand schlecht sichtbar, eine Wölbung des Randes ist jedoch angedeutet.

Interoperculum (Abb. 7 C) ist nirgends gut erhalten. Hinteres Drittel verbreitert; Interoperculum — Suboperculumsutur nach Nr Be 1a verläuft in einer schrägen Linie.

Suboperculum (Abb. 7 C, so.): sehr kurz, dreieckig, mit konvexem Unterrand und einem Fortsatz (p.d.) auf der Posterodorsalseite. Dieser Knochen ist in einer schräger Linie mit dem Interoperculum verbunden. Die Lage des Suboperculums dem Operculum gegenüber ist bis jetzt unklar; das Operculum ist auf beiden Exemplaren etwas vom Suboperculum entfernt.

Hyoidalbogen (Be 1a, b, Be 6a, b, Be 3a, b)

Ceratohyale (Abb. 8 A, ch.): viel kürzer als Unterkiefer. Zentralpartie stark verengt. Auf dem Ceratohyale sitzen die vier ersten Radii branchiostegi.

Die **Hypophyalia** sind nur als abgerundet dreieckiger Abdruck erhalten.

Radii branchiostegi (Abb. 8 A, r. br.): die genaue Zahl ist sehr schwer zu bestimmen, was durch den Erhaltungszustand verursacht ist. Wahrscheinlich handelt es sich um

7—8 Strahlen. Alle sind schlank, kurz, die höchsten (? letzten) drei sind etwas breiter.

Schultergürtel (Nr Be 1a, b, Be 3a, b):

Posttemporale (Abb. 9B): lang und schlank (die Länge des Knochens ist in der Unterkieferlänge etwa zweimal enthalten), platt, Oberteil leicht verbreitert, Unterteil sehr eng, abgerundet.

Supracleithrum (Abb. 9A): etwas breiter als Posttemporale, gleich hoch. Bildet ein schlankes, nach unten etwas verbreitertes Oval.

Cleithrum (Abb. 9 E): Vertikalschenkel liegt dem Horizontalschenkel gegenüber im rechten Winkel. Der erste ist viel schlanker als der zweite. Horizontalschenkel lang und breit, nach vorn zu spitz; Unterrand bogenförmig konvex.

Pectoralis (Abb. 1): die genaue Zahl der Strahlen ist nicht bekannt, wahrscheinlich 11—12 Strahlen, die sehr fein, gegliedert und verzweigt sind.

Postcleithrum (Abb. 1): dünn und kurz, leicht gekrümmt.

Coracoideum: nur der Umriss des unteren Teiles erkennbar. Unterrand leicht konvex (Be 3a).

Radialia: Be 3a, Be 1a: klein, schlank, genaue Zahl ist nicht bestimmbar..

Beckengürtel (Be 3a, b, Be 4):

Pelvis (Abb 10B, pe.): ist nirgends gut erhalten. Dreieckig, nach hinten breiter.

Ventralis (Abb. 1, 10 B, E): Im Gegensatz zu den 5 folgenden ist der erste Strahl nicht verzweigt. Die 5 folgenden sind nur einmal verzweigt. Ventralis kurz, beginnt vor der Dorsalis und erreicht nicht die Analis. Strahlen stärker als die Pectoralisstrahlen.

Körper (Be 3a, Be 4a, b):

Wirbelsäule (Abb. 1): besitzt etwa 33—34 Wirbel, davon 18 Schwanzwirbel. Von **Brustwirbeln** (mehr als 15) sind nur Neuralia erkennbar, die relativ niedrig und durch Intermuscularia durchkreuzt sind.

Rippen (Abb. 1): sind stark, leicht gekrümmt, die Zahl (viel als 16) ist nicht bestimmbar.

Schwanzwirbel (Abb. 1, 11B): Wirbelkörper ebenso hoch wie lang, in der vorderen Hälfte verengt; zahlreiche Intermuscularia bis zur Schwanzregion.

Unpaarige Flossen (Be 3a, b, Be 4a, b)

Dorsalflosse (Abb. 1, 12 A): 18 Strahlen — bei den ersten drei sind nur die Basen erhalten; die folgenden sind stark, mit starker Basis. Die Dorsalflosse beginnt etwas hinter der Mitte der Körperlänge, ihre Hinterspitze dehnt sich bis zum Urale-Vorderrand.

Interneuralien (Abb. 1 12, A i.): lang und schlank; Längsrücken niedrig. Die genaue Zahl ist nicht feststellbar.

Analflosse (Abb. 1): II—III 7 Strahlen. Basis viel kürzer als bei Dorsalis; sie liegt unter dem hintersten Teil der Rückenflosse, unter der Senkrechten des 23. Wirbels und dehnt sich über 4—5 Wirbel. Die zwei ersten Strahlen sind kurz und nicht verzweigt, der dritte bereits hoch, aber auch noch nicht verzweigt. Die folgenden 7 Strahlen sind hoch und einmal verzweigt.

Interhaemalia (Abb. 1): sind wie die Interneuralia gebildet.

Schwanzflosse (Be 4, 3a, b) Abb. 1, 13 A, C: Die letzten zwei Praeuralia (pu.) und das erste und zweite Urale (u.) sind nach oben gerichtet. Das Parhypurale sitzt auf dem letzten Praeurale (ph.), auf dem ersten Urale sitzen die Hypuralia (h. 1—3) auf dem zweiten Urale die Hypuralia 4—6. Alle Hypuralia, mit Ausnahme des sechsten, sind stark verbreitert. Die 2 Haemalien vor dem Parhypurale sind ebenfalls etwas breiter. Das Stegurale (st.) ist lang, schlank, nach vorn gabelförmig verzweigt. Ein einziges oder zwei Epiuralia sind entwickelt.

Caudalis (Abb. 1) abgerundet; 7 I 5—5 I 6—7; Hauptstrahlen zweimal verzweigt, Strahlenbasen sehr stark (Abb. 12 D).

Schuppen (Be 3, Be 4): Abb. 12 C

ohne Radii und Ctenii. Auf der hinteren Schuppenhälfte sind die Circuli deutlicher ausgeprägt. Nodus ungefähr in der Schuppenmitte. Schuppen bedecken auch den Kopf.

Proportionen (Abb. 1): nach Be 3

Maximalhöhe etwa 1/3 der Totallänge; sie liegt vor der Dorsalis. Körper fusiform. Kopflänge ca 4mal in der Totallänge. Dorsalis-Anfang etwas hinter der Mitte der Totallänge. Kopf wahrscheinlich derselben Länge wie die Basis der Dorsalis, Caudalis etwas kürzer als der Kopf. Analisbasis ungefähr dreimal kürzer als die Basis der Dorsalis. Analis liegt unter dem hintersten Dorsalsteil. Dorsalis etwas weiter nach hinten ausgestreckt als Analis.

Verbreitung: nur Bechlejovice.

Umbra oderiensis n. sp.

Taf. 4, Abb. 11 C; 13 B; 14

Holotypus: O 1 a, O 1 b (Abdruck und Gegenabdruck) Nationalmuseum, Praha Nr Pc 160

Stratum locusque typicus: Tonschiefer untermiozänen Alters, Tagebau Odeř bei Ostrov nad Ohří, Westrand des Gebirges Doupovské hory

Material: nur Nr O 1 a, b (1 und 2) von Odeř bei Ostrov: Sammlung des Nationalmuseums, Praha, Nr Pc 160

Diagnosis: Vert. ?+4+15, D II 16, A II 6, V I 4, C 5 I 5—? 5 — ?. Länge des Bruchstückes 73 mm. Körper niedrig (Maximalhöhe ca 6—7mal in der angenommenen Totallänge). Wirbelkörper (Abb. 11 C) länger als hoch, Haemalia und besonders Neuralia stark nach hinten geneigt, Vorderteil der Wirbel verengt. Hypuralia lang und schlank, Analisbasis kurz, Dorsalis hoch, abgerundet. Caudalis abgerundet; Beginn der Dorsalis knapp hinter der Mitte der Totallänge, Ventralis-Insertion vor der Insertion der Dorsalis. Analis- und Dorsalis-Hinterrand dehnt sich nicht bis zur Caudalis. Basis der Caudalis schräg gestellt. Die höchsten 2 Strahlen in der Ventralis dehnen sich fast bis zur Analis. Analis unter dem posterioren Teil der Dorsalis.

Beschreibung: (Abb. 14) Das Bruchstück des Holotypes ist 73 mm lang; Totallänge sollte ca 11 cm betragen. Dorsalis besonders in der hinteren Hälfte hoch (beiläufig derselben Höhe wie der Körper beim Ansatz der Analis), abgerundet. Caudalis lang, länger als maximale Körperhöhe. Strahlen der Dorsalis und Caudalis zweimal verzweigt (Analis teilweise abgebrochen) Hypuralien (Abb. 13a, B) liegen dicht beieinander. Flossenstrahlen der Caudalis kräftig. Interneuralia und Interhaemalia schwach, Intermuscularia nicht erkennbar; dasselbe bezieht sich auf die Schuppen. Kopf und Pectoralis fehlen. Dorsalisbasis sehr ausgedehnt; Länge der Analisbasis ungefähr ein Drittel der Dorsalisbasis. Dorsalishöhe in der Länge der Dorsalisbasis ungefähr 2mal enthalten. Ventralisstrahlen nur einmal verzweigt; die zwei höchsten sind lang, die folgenden immer kürzer, der niedrigste nicht verzweigt.

Verbreitung: nur in Odeř bei Ostrov nad Ohří, Westrand des Gebirges Doupovské hory. Untermiozän.

Vergleich mit *Umbra prochazkai* n. sp.: von dieser Art weicht *Umbra oderiensis* durch folgende Merkmale ab: 1. Bei *Umbra prochazkai* ist der Körper viel höher. 2. Die Wirbel sind bei *Umbra oderiensis* länger als hoch, bei *Umbra prochazkai* sind die beiden Masse gleich. 3. Bei *Umbra oderiensis* ist die Dorsalis höher als bei *Umbra prochazkai* und bedeutend mehr abgerundet. 4. Die Schwanzregion ist bei *Umbra oderiensis* niedriger, mit 5 schlankern Hypuralien; in der Caudalis gibt es weniger Flossenstrahlen. 5. Die Caudalisbasis ist bei *U. oderiensis* schräger gestellt. 6. Die Haemalia und Neuralia sind bei *U. oderiensis* länger und stärker geneigt. 7. Analisbasis ist bei *U. oderiensis* kürzer als bei *Umbra prochazkai* (15,6× in Totallänge, bei *U. prochazkai* nur 11,8×).

Bemerkungen und Beziehungen: 1. **Beziehung der fossilen Arten *Umbra prochazkai* und *Umbra oderiensis* zur rezenten *Umbra krameri* WALBAUM, 1792 (Abb. 1—18, Tab. 2).** Beide fossile Arten stehen der heutigen *Umbra krameri* sehr nahe, näher als der rezenten *Umbra limi* [Fig. 3 in CHAPMAN 1934]. Von *Umbra krameri* weichen die fossilen

Tab. 1: Proportionsangaben (in mm)

	<i>Umbra prochazkai</i>					<i>Umbra oderiensis</i>
	Be 1	Be 3	Be 4	Be 6	Be 7	O 1
Totallänge	—	? 130	—	—	—	—
Maximalhöhe des Körpers	?	45	?	—	—	16
Minimalhöhe des Körpers	—	?	12	—	—	?
Länge des Kopfes	21	? 30	—	?	—	—
Höhe des Kopfes (mit den Radii branchiostegi)	21	—	—	20	—	—
Länge der Wirbelsäule	—	? 75	—	—	—	—
Abstand der P von A	—	23	—	—	—	—
Abstand der V von A	—	22	10,5	—	—	—
Breite d. Basis d. A	—	11	7	—	—	7
Breite d. Basis d. D	—	31	?	—	mehr als 16	26
Höhe der Dorsalis	—	? 11	?	—	—	15
Höhe der Analis	—	? 16	8	—	—	—
Länge der Caudalis	—	22	? 15	—	—	? 20
Radii branchiostegi-Zahl	8	8	—	? 7	—	—
Strahlen-Zahl in D	—	18 insge- samt	mehr als 15	—	mehr als 15	II 16
Strahlen-Zahl in A	—	III 7	III 7	—	—	II 5
Strahlen-Zahl in P	?	11—12	—	—	—	—
Strahlen-Zahl in V	—	I 5	? 5	—	—	I 4
Strahlen-Zahl in C	—	7 I 5/ 5 ? ?	? I 5/ 5 I 6	—	5 I 4 ?	5 I 5/ ? 5 ?
Zahl der Wirbel	—	mehr als 15+18	—	—	—	?+4+15
Länge der Orbita	5	—	—	5	—	—
Länge der Postorbital- teiles	10	—	—	?	—	—

Arten durch die weiter nach hinten verschobene längere Dorsalisbasis, die sich auch weiter nach hinten streckt und mehrer Strahlen besitzt, ebenso wie durch die längere Analisbasis ab. *Umbra prochazkai* hat einen höheren Körper und ist etwas grösser (bis 13 cm) als *U. krameri* (11 cm nach HRABĚ, OLIVA 1953, s. 46). Die Schwanzregion von *Umbra prochazkai* ist ähnlich wie bei *Umbra krameri* gebildet.

Der Kopf ist nur bei *Umbra prochazkai* erhalten. Von dem der rezenten *Umbra krameri* weicht er durch folgende Merkmale ab: Unterkiefergelenk liegt weiter hinten, Praeoperculum-Vertikalschenkel ist leicht nach vorn

geneigt, Suboperculum ist sehr kurz, Radii branchiostegi-Zahl höher (Tab. 1) als bei *U. krameri*.

Tab. 2: Vergleich der fossilen Umbridae mit *Umbra krameri*

Merkmale:	<i>Proumbra irtyshensis</i> (SYTCHEVSKAYA 1968, 1976)	<i>Umbra prochazkai</i>	<i>Umbra oderiensis</i>	<i>Umbra krameri</i> (HRABĚ, OLIVA 1953; CAVENDER, WILSON 1969)
Hinterende der A dehnt sich	zur C—Vorder- rand	nicht bis zur C	nicht bis zur C	weit nicht bis zur C
Anfang der D beim	20. Wirbel	? 14. Wirbel	?	14. Wirbel
Anfang der A beim	23. Wirbel	? 23. Wirbel	?	23. Wirbel
Länge der Basis der D	10. Wirbel	14. Wirbel	14 Wirbel	10 Wirbel
Länge der Basis der A	7. Wirbel	4—5 Wirbel	4 Wirbel	3 Wirbel
Vertebrae	19—23 + 15—16	mehr als 15 + 18	? + 4 + 15	20—21 + 14—15
Dorsalis	I—II 13—15	18 insgesamt	II 16	III—IV 12—13
Analisis	I—III 8—10	III 7	II 6	II (III) 6
Ventralis	5—6	I 5	I 4	I 5
Radii branchiostegi	6	7—8	?	4
Unterkiefergelenk liegt	hinter Orbita- Mitte	hinter Orbita- Mitte	?	vor Orbita- Mitte
Dentale	hoch	niedrig	?	niedrig
Praeoperculum- -Horizontalschenkel	nicht ver- breitet	verbreitet	?	verbreitet
Uroneurale-Vorderteil	nicht verzweigt	verzweigt	?	verzweigt

Vergleich mit fossilen *Umbra*-Arten (Tab. 2): aus dem Tertiär wurden bis jetzt nur wenige Umbroidei- Skelettreste beschrieben: aus dem Mittel-Oberoligozän Oregon stammt *Novumbra oregonensis* CAVENDER, 1969, die der heutigen *Novumbra hubbsi* (CAVENDER 1969) sehr nahe steht. Von *Umbra prochazkai* unterscheidet sich *Novumbra oregonensis* durch die bei CHAPMAN 1934 für *Novumbra* angeführten Zeichen und auch durch die Form der Dentale, Maxillare, Lacrymale, des Praeoperculums, Suboperculums, Operculums, Parasphenoideums und der Frontale ab. *Proumbra irtyshensis* SYTCHEVSKAYA, 1968, aus dem oberen Oligozän Westsibiriens trägt viele mit *Umbra prochazkai* gemeinsame Merkmale: Grundkörperbau, Unterkieferartikulation unter dem hintersten Orbita-Drittel, undifferenzierte Dentale-Zähne in vielen Reihen, kurzes Suboperculum, hohes Operculum, in der Mitte verengte Wirbel, kurze Interneuralia und Interhaemalia, Intermuscularia entlang der ganzen Wirbelsäule — mit Ausnahme der Rippenregion —, Beschuppung des Kopfes, Schuppen ohne Radii. *Proumbra irtyshensis* weicht jedoch von *Umbra prochazkai* durch manche in Tab. 2 angeführte Kennzeichen ab, d.h. durch die kürzere, weiter

nach hinten verschobene Dorsalis, breitere Analis, Wirbel und Radii branchiostegi-Zahl, ebenfalls durch die Form des Operculums, Praeoperculums, der Dentale und Uroneurale.

Dallia sp. aus dem Obermiozän Alaskas (CAVENDER, 1969) ist ein Bruchstück des posterioren Körperdrittels. Sie unterscheidet sich durch die hohe Zahl der Caudalisstrahlen.

Aus dem Tertiär Europas wurden auch viele Umbridae-Otolithen beschrieben (FROST 1933, WEINFURTER 1950, WEILER 1961 und 1973, MARTINI 1965, SALIS 1967), siehe Tab. 4.

II. FUNKTIONAL-MORPHOLOGISCHE ANALYSE DER ENTWICKLUNGSTENDENZEN DER ESOCOIDEI BERG 1936, IM ZEITINTERVALL PALÄOZÄN—REZENT

A. Evolutionstendenz bei der Gattung *Umbra* WALBAUM, 1792:

A 1. Lebensweise und funktional-morphologische Analyse der heutigen *Umbra krameri* WALBAUM 1792.

Nach Nikolskij 1957 (S. 231) und Sabanějev 1960 (S. 266—267) ist *Umbra krameri* ein wenig beweglicher Fisch, der nahe dem Grund stehender oder langsam strömender Gewässer lebt. Meistens liegt er beim Boden. Typisch sind die raschen und genau zielenden Stürze auf die Beute oder zur Oberfläche für das atmosphärische O₂ (SABANĚJEV 1960, 236—237; BALON 1966, 155—16, STERBA 1959, S. 56).

Die ausgedehnte Dorsalis erlaubt durch ihre wellenartige Bewegung den Fischen: 1. waagrecht oder schräg im Wasser zu hängen, 2. mit abwechselnd greifenden Brust- und Bauchflossen ohne Schwanzbewegung zu schwimmen (STERBA 1959, S. 56; BALON 1966, 155—156). Wenn Gewalt im Verzuge ist, bohrt er sich in den Grund ein (NIKOLSKIJ, *ibid.*).

Morphologische Adaptation an das Leben: Der Hundsfisch trägt keine Zeichen eines schnellen Schwimmers. Die abgerundete Schwanzflosse auf dem starken Schwanzstiel ist für die Sicherung (bei grossen Amplituden) der starken Beschleunigung bei raschen Starten vorteilhaft (GREGORY 1928, ALEJEV 1976, KRAMER 1960). Die Lokotionsfunktion wird neben der Caudalis auch durch die hinteren Abschnitte der nach hinten verschobenen Dorsalis und Analis erfüllt (ALEJEV 1963, S. 205, 210); dadurch wird die Wirkung der Caudalis-Tätigkeit verstärkt.

Die abgerundete Caudalis — zusammen mit der Pectoralis — halten durch ihre wellenartige Bewegung den Fischkörper aufrecht und erlauben so dem Fisch unbeweglich auf die Beute zu lauern (ALEJEV 1963, S. 83; 1976, S. 84).

Der Bau des Fisches nach dem Prinzip des gefiederten Pfeils sichert besonders die Stabilität der Bewegung des Fisches (ALEJEV 1963, S. 180, 172; auch SCHLESINGER 1911). Da die Dorsalis ungefähr gegenüber den Ventralia, die in der Nähe des Körperschwerpunktes liegen, beginnt, übernimmt der Dorsalis-Vorderteil auch die Rolle eines Kiels (vgl. ALEJEV 1963, S. 210). Eine derartige Dorsalis-Lage verbessert die Wendigkeit des Fisches (*ibidem* S. 183).

Die hinteren Abschnitte der Dorsalis und Analis liegen weit vom Schwerpunkt und dienen ebenfalls als Steuer (s. ALEJEV 1963, S. 194). Nach KRAMER (fide ALEJEV 1963, S. 135; 1976, S. 137) ist die Lokomotion durch die wellenartigen Bewegungen der Dorsalis, Analis und der Brustflossen ebenso wie die ruderartige Tätigkeit der Brustflossen (ALEJEV 1976, S. 147) wahrscheinlich eine Adaptation an ein langsames langfristiges Schwimmen, das mit langfristigem und genauem Manövrieren verbunden ist.

Der Mund des Hundfisches ist — im Vergleich mit dem grossen Kiemendeckel mit Suspensorium — klein; der Oberkiefer ist nicht ausstülpbar, es kann hier jedoch zu einem Einsaugen kommen, das durch die Differenz zwischen der Grösse der ziemlich kleinen Mundöffnung und dem Umfang der relativ grossen Mund- und Kiemenhöhlen hervorgerufen wird. Die relative Grösse des Mundes ist u.a. auch durch die Grösse der Beute beeinflusst (ALEJEV 1963, S. 213).

Die Zahl der Radii branchiostegi ist nicht hoch (4—6). Nach ČORNYJ 1954 hängt diese Zahl von der Grösse der Spalte ab, die beim Zurückziehen des Schultergürtels zwischen dem Kiemendeckel und dem Cleithrum entsteht. Besonders ausgedehnt ist diese Spalte beim Verschlingen einer grossen Beute.

Der Mund ist leicht oberständig; ein derartigen Bau kommt bei Fischen vor, die ihre Nahrung von unten nach oben jagen (ALEJEV 1963, S. 211). Wahrscheinlich hat dieselbe Ursache das Überwiegen der Sinneskanalöffnungen auf der oberen Seite des Kopfes hervorgerufen. Nach ALEJEV (1960, S. 160) dienen die Organe der Seitenlinie auf dem Kopf zusammen mit den anderen Sinnesorganen zum Ausschuchen der Nahrung.

A 2. Entwicklungstendenzen, die zur Bildung der heutigen *Umbra krameri* WALBAUM zielen.

Da *Umbra prochazkai* n. sp. der heutigen *Umbra krameri* sehr nahe steht und da auch der heutige Hundfisch fast dasselbe Areal wie *Umbra prochazkai* bewohnt, kann man zwischen der beiden Arten eine verwandtschaftliche Beziehung voraussetzen.

Wie bereits gesagt, weicht *Umbra krameri* von *Umbra prochazkai* in manchen Merkmalen (S. 9, Tab. 2), die uns eine Entwicklungstendenz zeigen, ab.

Die Entwicklungstendenz von *Umbra prochazkai* (Mittelaquitan) zu *Umbra krameri* (Rezente) verläuft wie folgt (Abb. 15, C, D): 1. Verkürzung der Dorsalis-Basis durch Reduktion der letzten Flossenstrahlen, so dass das Dorsalishinterende von der Caudalisbasis mehr entfernt ist. Diese Tendenz, die Entfernung zwischen Schwanz- und Dorsalflosse (und auch zwischen Caudalis und Analis) zu vergrössern, können wir auch bei *Umbra prochazkai* gegenüber *Proumbra irtyschensis* beobachten (Tab. 2; Abb. 15, B, C). 2. Verschiebung der Dorsalis nach vorn (Abb. 15, C—D). Dieselbe Tendenz ist zwischen *Umbra prochazkai* (und auch *Umbra oderiensis*) und *Proumbra irtyschensis* bemerkbar (Abb. 15). 3. Verengung der Analis-Oberfläche, auch hier vorwiegend durch Reduktion der letzten Flossenstrahlen. Dieselbe Tendenz ist auch bei *Umbra prochazkai* gegenüber

Proumbra irtyshensis bemerkbar (Tab. 2, Abb. 15, B—D). 4. Der heutige Hundsfisch hat weniger Schwanzwirbel als *Umbra prochazkai*. In diesem Merkmal steht der *Umbra krameri* die *Proumbra* näher (Tab. 2). Dasselbe gilt für die Dorsalis; beide tschechischen Arten haben eine höhere Flossenstrahlenszahl (Tab. 2). 5. Bei *Umbra krameri* und *limi* ist *Umbra prochazkai* gegenüber eine Verkleinerung des Mundes bemerkbar (Tab. 3, Abb. 16, C, D). Gegenüber beiden hat *Proumbra* einen relativ kleinen Mund (ibidem). 6. Niedrigere Radii branchiostegi-Zahl bei *Umbra krameri* gegenüber den beiden fossilen Umbridae (Tab. 2, Abb. 8, A—B).

Aus dem oben Gesagtem geht hervor, dass manche Entwicklungstendenzen zwischen den aquitanen *Umbra prochazkai* und *Umbra oderiensis* einerseits und der rezenten *Umbra krameri* andererseits an die Entwicklungstendenzen zwischen der oberoligozänen *Proumbra irtyshensis* und der aquitanen *Umbra prochazkai* anknüpfen. SYTCHEVSKAYA 1976, S. 78, ist der Ansicht, dass *Proumbra irtyshensis* ein Vorläufer der Gattung *Umbra* ist, oder dieser nahe steht.

Proumbra irtyshensis nähert sich den Palaeoesocidae durch die weiter hinten liegenden Analis und Dorsalis, ebenso wie durch die breitere Analis (Abb. 15 A, B, E).

Zusammenfassend kann man sagen, dass im Zeitintervall Oberoligozän bis Rezent in den Umbridae (sensu SYTCHEVSKAYA) folgende Tendenz besteht: Dorsalis und Analis entfernen sich von der Caudalis; Dorsalis nähert sich mehr zur Körpermitte, d. h. in die Nähe des Fischkörper-Schwerpunkts.

Diese Lage beweist, dass der Dorsalis-Vorderteil zusammen mit den Bauchflossen die Rolle eines Kiels hat (ALEJEV 1963, S. 210). Die Verschiebung der Dorsalis nach vorn verursacht ausserdem eine Annäherung des Zentrums der vertikalen Projektion des Fischkörpers (sensu ALEJEV 1963, S. 177, 194) zum Schwerpunkt des Körpers (ibid., S. 7, 194), was die Wendigkeit des Fisches verbessert (ibidem, S. 183). Diese Verschiebung der Dorsalis nach vorn und ihre Annäherung zum Schwerpunkt stärkt wahrscheinlich die Rolle der Dorsalis beim langfristigen Manövrieren ohne Caudalis-Bewegungen. *Umbra* übergeht also zu einer Bewegung, die durch die Tätigkeit des peripherischen wellenden Vortriebsorgans (im Komplex mit dem axialen wellenden Vortriebsorgan) sensu ALEJEV (1976, S. 136—137, 139—147) hervorgerufen ist.

Bei dem ältesten bekannten Umbrid — *Proumbra* — spielten wahrscheinlich die weit nach hinten verschobenen Dorsalis und Analis hauptsächlich die Rolle von Stabilisatoren und — zusammen mit der Caudalis — des Bewegungsapparates bei den pfeilähnlichen Starten.

Der Kopf der *Proumbra irtyshensis* weist bereits völlig eine Umbridae-Struktur auf und ist ähnlich wie bei *Umbra prochazkai* gebildet (Unterschiede siehe S. 125). Bei *Umbra prochazkai* ist der Mund grösser als bei *Proumbra* (Tab. 3) und als bei *Umbra krameri* (Abb. 16 C, D).

Die kleinere Mundspalte in Beziehung zur Suspensorium- und Opercularien-Grösse vergrössert den Gegensatz zwischen der kleinen Einsaugöffnung und dem ausgedehnten Unterdruckraum; dies verbessert die Einsaugfähigkeit. Diese Eigenschaft ist für die Ausnützung kleinerer Nahrung vorteilhaft. — Jetzt besteht auch keine breite Spalte zwischen

dem zurückgezogenen Cleithrum und dem Operculum, die beim Verschlingen grosser Nahrungsstücke entsteht; dadurch ist die Zahl der Radii branchiostegi reduziert (Tab. 2).

Tab. 3: Länge des Unterkiefers in Kopflänge

<i>Esox lucius</i>	1,49 (SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 12a)
<i>Esox reicherti</i>	1,68 (ibidem, Fig. 11a)
<i>Boltyschia truncata</i>	1,75 (ibidem)
<i>Boltyschia brevicauda</i>	Mittelwert 2,28 — SYTCHEVSKAYA, 1976 2,08—2,61
<i>Palaeoesox fritzschei</i>	2,25 (VOIGT, 1935, Fig. 15)
<i>Dallia pectoralis</i>	2,17 (CHAPMAN, 1934, Fig. 2)
<i>Proumbra irtyschensis</i>	2,44—2,85 (SYTCHEVSKAYA, 1976)
<i>Umbra limi</i>	2,40 (CHAPMAN, 1934, Fig. 3)
<i>Novumbra hubbsi</i>	2,57 (ibid., Fig. 1)
<i>Umbra krameri</i>	2,57
<i>Umbra prochazkai</i>	2,06

In den Umbridae zielt also die Entwicklung zur Bildung eines gut manövrierenden und, im Vergleich zu *Proumbra*, beweglicheren Fischtypus, der vorwiegend kleinere Nahrungsobjekte (als *Esox*) ausnützt. Die Fähigkeit des unbeweglichen Lauerns im Versteck mit raschen, genau zielenden Angriffen auf die Beute, bleibt jedoch erhalten.

Die für die Umbridae charakteristischen Merkmale wurden schon im Oberoligozän formiert, die der eigentlichen Gattung *Umbra* im untersten Miozän. Die *Umbra* bleibt jedoch nicht unverändert: sie verbessert die allmählich bereits erlangenen Eigenschaften in Richtung einer höheren Beweglichkeit durch Bewegung des peripherischen wellenden Vortriebsorgan, und Manövrierfähigkeit ebenso wie zum Ausnützen der kleineren Nahrung.

Merkwürdig bei unserer *Umbra krameri* ist auch eine gewisse Tendenz zur Verminderung der Totallänge: *Proumbra irtyschensis* ist nach SYTCHEVSKAYA 1976, S. 30, bis 13,9 cm lang (zum Hypuralienende), *Umbra prochazkai* ist (mit Caudalis) ca 13 cm lang; der heutige Hundsfisch ist nach HRABĚ, OLIVA 1953, maximal 11 cm lang.

A. 3. Wahrscheinliche Lebensweise der fossilen *Umbra prochazkai*

Wie bereits erwähnt, steht diese Art dem Habitus und osteologischen Bau nach der rezenten *Umbra krameri* sehr nahe. Wir müssen also annehmen, dass auch das Lebensbild der *Umbra prochazkai* demjenigen des Hundsfisches nahe war. Es gibt jedoch zwischen der fossilen Art und *Umbra krameri* nach manche Unterschiede (S. 125).

Die nach hinten verschobenen unpaarigen Flossen, der dicke Körper und die abgerundete Caudalis zeigen, dass *U. prochazkai* — im Vergleich mit dem Hundsfisch — noch weniger beweglich sein sollte (siehe oben). Der grössere Mund und die zahlreichen Radii branchiostegi beweisen, dass die Beute war grösser — wahrscheinlich in der Nahrung überwogen noch grössere Objekte (kleine Fische?).

Wir können also annehmen, dass *Umbra prochazkai* ein kleiner Räuber war, der im Versteck, ohne Körperbewegung, auf seine Beute lauerte, getragen von den wellenartigen Bewegungen der mächtigen Dorsalis, oder er still und langsam manövrierte, um seine Beute aufzusuchen; meistens aber lauerte er regungslos. Die Beute — kleine Fische? — überfiel er durch einen raschen Angriff mit weitgeöffnetem Mund. Ausser mit Fischen ernährte sich *Umbra prochazkai* wahrscheinlich auch mit Wirbellosen; im Gegensatz zu *Esox* spezialisiert sie sich nicht auf eine völlig räuberische Lebensart.

Reste von *Umbra prochazkai* stammen aus den mittelaquitänen Diatomiten in der Nähe von Bechlejovice im Český středohoří. Die Ablagerung der Diatomiten-Schichtenfolge verlief während der vulkanischen Aktivität im Český středohoří. Die erhaltenen Schichten repräsentieren Ablagerungen eines tieferen Sees mit ruhiger Sedimentation (PROCHÁZKA, 1953) und weichem Boden. Da hier Wasserpflanzenreste gefunden wurden (*Nymphaea*, *Trapa*), ist es höchstwahrscheinlich, dass der See zeitweise mit Wasserpflanzen bewachsen war. Die Umgebung des Sees war mit dichtem Pflanzenbestand bedeckt; das Klima war warm.

In Bechlejovice wurden Pflanzen-, Insecta-, Decapoda-, Oligochaeta-, Amphibien-, Fisch- und Säugetierreste gefunden (ŠPINAR, 1972).

Wie bereits erwähnt, hat sich *Umbra prochazkai* wahrscheinlich vorwiegend durch kleine Fische (*Pirskenius* sp.?) und Wirbellose (*Insecta*) ernährt.

Der heutige *Umbra krameri* lebt im stark bewachsenen warmen Wasser (BALON 1966, S. 156). Zum Ableichen sucht er dichte feingliederige Pflanzenbestände oder Wurzelwerk aus (STERBA, 1959, S. 56). Eine solche Lebensweise ist im Einklang mit den am Fundort Bechlejovice bestehenden Verhältnissen.

B. Evolutionstendenz bei Esocidae Cuv., 1817

B. 1 Lebensweise und funktional-morphologische Analyse des heutigen *Esox lucius* L., 1758.

Der Hecht meidet rasche Strömungen; er hält sich in dichten Wasserpflanzenbeständen auf (NIKOLSKIJ 1957, S. 233). Er steht dicht unter der Wasseroberfläche und lauert auf seine Beute, die er im blitzschnellen Vorstoss ergreift (SABANĚJEV, 1960, 197—237; NIKOLSKIJ, 1963, S. 277; BALON, 1966, S. 157; STERBA, 1959, S. 54). Nach manchen Autoren verfolgt der Hecht manchmal seine Beute, wobei er sich bei der Jagd über der Wasseroberfläche bewegt (SABANĚJEV, 1960, S. 198; NIKOLSKIJ, 1963, S. 277).

Esox lucius fängt oft eine Beute seiner eingengen Grösse (BALON, 1966, S. 156). Der Mund ist oberständig, der Hecht fängt seine Beute von unten nach oben (ALEJEV, 1963, S. 211).

Funktional-morphologische Analyse: Caudalis ist nur leicht ausgeschnitten, Dorsalis und Analis sind nach hinten verschoben. Wie bereits erwähnt, ermöglicht ein solcher Bau die starke Beschleunigung bei raschen Starten (siehe S. 126). Der Bau nach dem Prinzip des gefiederten Pfeils erhöht die Stabilität der Lokomotion. Besonders stabil ist die Bewegung

des Fisches, bei welchem die Flossen-Stabilisatoren (Dorsalis, Analis) weit nach hinten verschoben sind (ALEJEV, 1963, S. 172; 1976, S. 262). Beim Hecht spielen Analis und Dorsalis die Rolle der Stabilisatoren und beteiligen sich teilweise an der Lokomotion (ALEJEV, *ibid.* S. 206).

Der Hecht reiht sich zu den schnellsten Schwimmern (ALEJEV, *ibid.*, S. 148—149.).

Die ausgeschnittene Form der Caudalis vergrössert nach ALEJEV, 1963, S. 118; 1976, S. 114), die Lokomotionskraft. Der Ausschnitt kann jedoch nicht zu tief sein, da die Flosse auch zur Beschleunigung dienen muss (*ibid.*, S. 118).

Der Hecht besitzt einen grossen Mund und zahlreiche Radii branchiostegi. Die Grösse des Mundes wird u. a. durch die Grösse der Beute beeinflusst (ALEJEV, 1963, S. 213). Nach ALEJEV (*ibid.*, S. 215) ist bei Räubern auch die Methode der Jagd wichtig; besonders gross soll der Mund der Räuber von lauerndem Typus sein, da die Mundgrösse eine eventuelle Ungenauigkeit in der Attacke korrigiert.

Die Zahl der Radii branchiostegi hängt von der Grösse der Spalte zwischen Cleithrum und Opercularia, die nach dem Zurückziehen des Schultergürtels entsteht, ab (ČORNYJ, 1954). Nach VAN DOBBEN, 1937, S. 26—27, bilden die Kiefer des Hechtes ein Zange, der Mund stülpt kein Element aus, sondern greift die Beute einfach um. Die Hauptrolle bei diesem Umgreifen spielen die Unterkiefer mit Palatinum und Vomer. Maxillare und Praemaxillare spielen keine Rolle, das Maxillare folgt nur passiv dem Unterkiefer; sein Drehpunkt liegt am Palatinum.

Das Rostrum ist abgeplattet, die Knochen des Kopfdaches fest verbunden, ebenso der Oberkiefer mit dem Neurocranium. Das Operculum spielt beim Ergreifen (Einsaugen) der Beute keine Rolle; es ist klein und liegt weit hinter dem Praeoperculum-Hinterrand.

Die höhere Wirbelzahl ermöglicht dem Fisch (nach ALEJEV, 1976, S. 100; NIKOLSKIJ, 1963, S. 19) seinen Körper mehr zu biegen als bei einer niedrigeren Wirbelzahl. Die Zahl der Wirbel ist u. a. auch durch die Wassertemperatur beeinflusst (MALCOLM LOVE, 1976, S. 116—118). Nach NIKOLSKIJ 1963, hängt die Wirbelzahl auch von der Wasserdichte ab.

A 2. Palaeoesocidae BERG, 1936 und ihr Verhältnis zu anderen Esocoidei

Von dieser Familie sind bis jetzt nur zwei Gattungen bekannt: *Palaeoesox* VOIGT, 1934, aus dem Mitteleozän des Geiseltals bei Halle (DDR) und *Boltyschia* SYTCHEVSKAYA et DANILCHENKO, 1975, von Boltyschka (Ukraine) aus dem Oberpaläozän—Untereozän.

Nach VOIGT, 1934 (S. 78) ist *Palaeoesox* ein echter Hecht mit primitiven Eigenschaften der gemeinsamen Ausgangsform; in vieler Beziehung steht er der Gattung *Umbra* nahe. Es gibt mehrere gemeinsame Merkmale zwischen *Palaeoesox* und *Umbra* als zwischen *Palaeoesox* und *Esox*. *Umbra* ist wenig von einer *Palaeoesox*-ähnlichen Ausgangsstufe entfernt.

CAVENDER, 1969, (S. 23) reiht die Gattung *Palaeoesox* in die Familie Umbridae; seiner Ansicht nach liegt *Palaeoesox* an der Basis der Verzweigung der Esocoidei in den Esocidae — und Umbridae — Ast. Er

trägt die Kennzeichen beider Linien, d. h. den Umbroid-gestalteten Körper und manche Esocidae-Merkmale im Skelettbau.

Auch von SYTCHEVSKAYA, 1973, S. 142—143 und 1976, S. 14—26 werden die Palaeoesocidae zu den Umbroidea gereiht. Nach dieser Autorin sind die Palaeoesocidae zu sehr in die Umbroidea-Richtung spezialisiert — können also nicht als Ausgangsform für die Esocoidea dienen.

WEILER, 1973, reiht die Palaeoesocidae zu den Umbridae, nimmt aber an, dass *Palaeoesox* gleichzeitig einen Vorläufer der Esocidae darstellt.

WEINFURTER, 1950, weist auf eine gewisse Spezialisierung des *Palaeoesox* in *Esox*-Richtung hin.

Derart gegensätzliche Meinungen wurden auch von Zoologen geäußert (s. SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 78—79).

Die Palaeoesocidae haben bereits Kennzeichen (Abb. 16 B, 17 A, B), die charakteristisch für die Esocoidea sind: Proethmoidalia, bezahntes Palatinum und Vomer, nicht bezahntes Endopterygoideum, Maxillaria ohne Zähne, bei *Boltyshia* Maxillar-Ausläufer auf dem Palatinum (SYTCHEVSKAYA, 1976; VOIGT, 1935). Bei den heutigen Esocoidea fehlen nach CHAPMAN, 1934, S. 372, Orbitosphenoidea, bei fossilen sind sie nicht bekannt (SYTCHEVSKAYA, 1976, VOIGT, 1934).

Diese Zeichen beweisen, dass die Hauptrolle beim Ergreifen der Beute Palatina, Vomer und Unterkiefer mit Glossohyale spielen (bei *Boltyshia* ist Glossohyale bezahnt — SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 23; bei *Palaeoesox* sind hier keine Angaben — VOIGT, 1935, S. 73). Ein Orbitosphenoideum, das bei den primitiveren Typen mit dem bezahnten Parasphenoideum und Endopterygoideum das Neurocranium befestigt, ist jetzt nicht notwendig. Ein ähnlicher Prozess wird von PATTERSON, 1964, in der Acanthopterygii-Evolution beschrieben.

Proethmoidalia verstärken die Verbindung des Schädels mit dem Oberkiefer.

Neben diesen Esocoidea-Kennzeichen sind die Palaeoesocidae noch weiter in Richtung zur Esocidae-Adaptation fortgeschritten (Abb. 16 B, 17 A, B): Parietalia bedecken teilweise die Pterotica; sie liegen dicht hinter dem Frontalia-Rand und sind durch diese Knochen nach hinten zurückgedrängt (VOIGT, 1935, Fig. 16; SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 2), ähnlich wie bei *Esox*. Eine derartige Verbreitung der Frontalia und die feste Verbindung der Knochen des Schädeldaches verfestigen den Schädel.

Der Unterkiefer ist relativ lang (besonders bei manchen Exemplaren von *Boltyshia* — SYTCHEVSKAYA, 1976 — Beschreibung), aber weit nicht so lang wie bei *Esox* (Tab. 3).

Gemeinsam mit den Esocidae sind noch weitere Merkmale:

1. Sinneskanal-Knochen, vollkommener Orbitalring, Nasalia, Sinneskanal im Dentale (bei *Boltyshia* mit 4—5 Öffnungen — SYTCHEVSKAYA, 1976). Bei *Boltyshia* sind auch Extrascapularia entwickelt (ibidem).
2. Bei *Boltyshia* ist ein Supraorbitale vorhanden (ibidem).
3. Das Suboperculum liegt unter dem ganzen Operculum-Unterrand.
4. Bei *Boltyshia* sind die Vertebrae ähnlich wie bei *Esox* gebaut.
5. Bei *Boltyshia* liegt das Cleithrum in der Nähe des 4. Wirbels, bei *Esox* beim 6.—7. Wirbel, bei *Umbra* beim 2. Wirbel (SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 50).
6. Knochenzellen sind entwickelt (ibidem, S. 15).
7. Hohe Radii branchiostegi-

-Zahl. 8. Zähne auf dem Glossohyale und den Basibranchialia sind bei *Boltyschia* entwickelt (SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 15) bei *Palaeoesox* gibt es bis jetzt keine Angaben (VOIGT, 1935, S. 73). 9. Das Operculum ist breit und niedrig (VOIGT, 1935, Fig. 45; SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 2, 3).

Zusammenfassend kann man also sagen, dass sie die *Palaeoesocidae* den *Esocidae* neben den obenerwähnten durch die folgenden Zeichen nähern: die Organisation des Kopfdaches, grösserer Mund, Bezahnungstyp des Mundes, Distribution der Sinneskanal-Öffnung in den Knochen des Kopfes, hohe Radii branchiostegi-Zahl, niedriges Operculum; bei *Boltyschia* auch durch den Bau der Wirbel und Lage des Cleithrums. Neben diesen haben sie mit den *Esocidae* ebenfalls gemeinsam: die Lage der unpaarigen Flossen in der hinteren Körperhälfte; Analis und Dorsalis sind fast gleich gestaltet — im Gegensatz zur Gattung *Umbra* — (Strahlenzahl in der Dorsalis nur etwas höher, Tab. 4).

Tab. 4: Verbreitung der *Umbroidea* im Tertiär. (Ot = Otolithen)

		Amerika	Asien	Europa
Pliozän	Unter			<i>Umbra praekrameri</i> WEINFURTER, 1950 (WEINFURTER 1950) — Österreich — Ot.
	Ober	<i>Dallia</i> sp. (CAVENDER, 1969) Alaska		<i>Umbra praekrameri</i> WEINFURTER, 1950 (SALIS, 1967), Schweiz — Ot; die Art-Zugehörigkeit wird von WEILER, 1973 bezweifelt.
Miozän	Mittel			
	Unter			<i>Umbra prochazkai</i> n. sp. — Nordböhmen <i>Umbra oderiensis</i> n. sp. — Westböhmen <i>Palaeumbra moguntina</i> WEILER, 1973 (WEILER, 1973) — Mainzer Becken — Ot. <i>Palaeumbra? acutirostris</i> , WEILER, 1973 (WEILER, 1973) — Mainzer Becken — Ot.
Oligozän	Ober		<i>Proumbra irtyshensis</i> SYTCHEVSKAYA, 1968 (SYTCHEVSKAYA, 1968, 1976) — Westsibirien	
	Mittel	<i>Novumbra oregonensis</i> (CAVENDER, 1969) Oregon		<i>Palaeumbra moguntina</i> WEILER, 1973 <i>Palaeumbra? acutirostris</i> WEILER, 1973 (beide in WEILER, 1973) — Mainzer Becken — Ot.
	Unter			<i>Umbra cf. dilata</i> (FROST, 1933) — WEILER, 1961 — Hessische Senke — Ot. <i>Umbra weileri</i> MARTINI, 1965 (MARTINI, 1965) — Sieblos / Rhön — Ot. <i>Umbra dilata</i> FROST, 1933, (FROST, 1933) — Insel Wight — Ot.

Wie bereits angeführt, ist ein solcher Bau mit der Esocidae-ähnlichen räuberischen Lebensweise verbunden: grösserer Mund mit zahlreichen Radii branchiostegi, bezahnte Glossohyale, Basibranchialia, Palatinum, Vomer, Praemaxillare und Dentale, verfestigtes Schädeldach, niedriges Operculum, auch der Körperbau nach dem Prinzip des gefiederten Pfeils bezeugen, dass *Palaeoesox* und *Boltyshia* Räuber von lauerndem Typus waren. Die Verteilung der Sinneskanal-Öffnungen auf dem Kopf beweist, dass, ähnlich wie bei *Esox*, die Signale von der Beute aus allen Seiten kamen.

Die anderen Kennzeichen der Palaeoesocidae, die sie von den Esocidae unterscheiden, sind mit den Umbroidea gemeinsam. Sie sind durch die niedrigere Spezialisierung zur räuberischen Ernährung und in mancher Hinsicht durch die ähnliche Lebensweise bedingt. Es handelt sich um die folgenden Zeichen der Palaeoesocidae (Abb. 15 A, E, 16 B, 17 A, B): Rostrum kürzer als bei *Esox*, undifferenzierte Zähne, Praemaxillaria und Proethmoidalia nicht durch Frontalia-Ausläufer getrennt (bei *Esox masquinongy* Mitchell berühren sich jedoch die Proethmoidalia in seiner Mitte — SYTCHEVSKAYA, 1976). Das Operculum ist noch nicht so selbstständig wie bei *Esox*, die Wirbelzahl ist niedriger, Dorsalis und Analis liegen relativ vorn, Caudalis abgerundet — nicht ausgeschnitten, mit umbroider Flossenträger-Organisation. (Über die funktionale Bedeutung dieser Zeichen wird tiefer berichtet). Auf die in mancher Hinsicht Umbroidea-ähnliche Lebensweise deuten auch die Beschuppung des Kopfes und das Fehlen der Seitenlinie hin.

Meiner Meinung nach sind die bis jetzt bekannten Palaeoesocidae zu spezialisiert, um eine Ableitung der Umbroidea von dieser Familie zu gestatten. Sie sind, bis zu einem gewissen Grad, zur Lebensweise der Esocidae adaptiert. Die mit *Umbra* gemeinsamen Zeichen sind durch die nicht so ausgeprägte Spezialisierung auf die räuberische Lebensweise und durch manche mit *Umbra* gemeinsamen Lebensansprüche hervorgerufen. Die Esocidae knüpfen an die bereits bestehenden Palaeoesocidae-Eigenschaften an, vertiefen und vervollkommen sie.

B 3. Funktional-morphologische Analyse der Evolutionstendenzen in der Palaeoesocidae — Esocidae Reihe

In Tab. 5 sind die immer jüngeren Glieder der Palaeoesocidae und Esocidae eingereiht. Aus dieser Tabelle geht hervor, dass in der erwähnten Reihe im Zeitintervall Untereozän — Rezent nachstehende Evolutionstendenzen verfolgt wurden:

- 1) Wirbelzunahme bei der Gattung *Esox* gegenüber den Palaeoesocidae (Tab. 5). Die niedrigste Zahl weist der oberoligozäne *Esox papyraceus* auf; bei den ebenfalls oberoligozänen *Esox dispar* ist die Wirbelzahl jedoch höher (SYTCHEVSKAYA, 1976). Die höhere Zahl der Wirbel verbessert die Biegungsfähigkeit des Fischkörpers (NIKOLSKIJ, 1963, S. 19; ALEJEV, 1976, S. 100).
- 2) Verlängerung der Distanz zwischen Rostrum und Dorsalis mit Analis (Abb. 15 A, E—G); derart wird die Stabilität der Bewegung gestärkt (siehe

Tab. 5: Vergleich der Angaben über manchen Kennzeichen der fossilen Esocidae, Palaeoesocidae und *Esox lucius* L. (Rezent).

	<i>Boltyschia</i> Oberpaläozän- Niedereozän, Ukraine SYTCHEV- SKAYA, 1976	<i>Palaeoesox</i> Mittlereozän DDR VOIGT, 1935	<i>Esox</i> <i>borealis</i> Oberoligozän West-sibirien SYTCHEV- SKAYA, 1976	<i>Esox dispar</i> Oberoligozän West-sibirien (ibidem)
Wirbelzahl	29—36	33—34	56—68	61
Dorsalis	11—13 (4 Stachel)	I—II 9—11	IV 14—15	III 16
Analisis	9—12	8—9	III 15—16	?
Ventralis	8—10	6—7	9—11	?
Pectoralis	16—20	15—17 DANILCHENKO SYTCHEV- SKAYA, 1975	12—13	13
Caudalis	1—6—8/7—8—1	7 (8) / 7 (8) [Hauptstrahl.]	I 8 / 8 I	? 17 ?
Radii branchiostegi	10—12	14	13—15	?

Tab. 5: Fortsetzung

	<i>Esox</i> <i>papyraceus</i> Oberoligozän West- deutschland TROSCHEL, 1854	<i>Esox</i> <i>waltschanus</i> Untermiozän Böhmen H. v. MEYER, 1848 *	<i>Esox</i> <i>lepidotus</i> Obermiozän West- deutschland SYTCHEV- SKAYA, 1976	<i>Esox lucius</i> Rezent, HRABÉ, OLIVA 1953 CAVENDER 1969
Wirbelzahl	48	50—51	?	46—68 bei Gattung <i>Esox</i> - CAVENDER 1969
Dorsalis	III 14	III 13	16	VI—X 13—16
Analisis	15	IV 11	16	IV—VIII 10—13
Ventralis	10 ?	8—9	?	I—II 7—11
Pectoralis	13 ?	mehr als 10	?	I 11—16
Caudalis	6 I 9 / 9 I 6	6 I 9 / 8 I 9	I 19 I	10 I 8 / 8 I 10
Radii branchiostegi	?	14	?	11—20 [CAVENDER 1969]

* Durch Missverständnis hält E. K. Sytchevskaya (1976) die Art *Esox waltschanus* H. v. Meyer, 1848 für ungültig. Die Belegstücke zur Arbeit von H. v. Meyer sind bis jetzt abgängig, diese Art ist jedoch immerhin gültig.

S. 131). Gleichzeitig ist die Maximalhöhe des Körpers nach hinten verschoben, was zur Verminderung des Wasserwiderstandes beim Schwimmen führt. Auch diese Umwandlung haben schon die ältesten *Esox*-Darsteller erreicht.

3) Die Schwanzflosse ist schon bei den ältesten *Esox*-Vertretern zweilappig (Abb. 15 F). *Umbra* gegenüber entsteht bei einem derartigen Bau eine breitere Spalte zwischen den Hypuralien des oberen und unteren Lappens. Diese Spalte ist bereits bei den Palaeoesocidae angedeutet (SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 4). Es wurde bereits erwähnt, dass die eingeschnittene Schwanzflosse die Schwimmgeschwindigkeit erhöht (siehe S. 131). eBi *Boltyschia* ist die Caudalis schon leicht eingeschnitten, bei Palaeoesox ist sie wie bei *Umbra* abgerundet.

4) Bei der Gattung *Esox* erhöht sich die Zahl der Dorsalis-Flossenstrahlen (Tab. 5); es erhöht sich besonders die Zahl der kurzen harten Strahlen im Vorderteil der Flosse (bei *Palaeoesox* ist hier nur ein einziger Strahl, bei *Esox lucius* 6—10; Tab. 5). Beim Hecht bilden diese kurzen Strahlen einen harten Schild. Eine derartige Verstärkung des Vorderteiles der Analis und Dorsalis erhöht wahrscheinlich ihre Querstabilität (ALEJEV, 1963, S. 186). Die Zahl der Flossenstrahlen im harten Vorderteil der Analis und Dorsalis erhöht sich in der Palaeoesocidae-Esocidae-Reihe fortlaufend (Tab. 5).

5) Die Veränderung der Caudalis von einer angerundeten in eine eingeschnittene Form ist mit einem Vermehren der Epiuralia verbunden.

6) Wie bereits konstatiert ist bei den Palaeoesocidae der Kopf zu einem gewissen Grad bereits zum Fang grosser Beute angepasst (Abb. 16 B). Bei *Esox* ist diese Tendenz noch verstärkt; schon bei dem oligozänen *Esox borealis* (Abb. 15 F) treffen wir verlängerte Unter- und Oberkiefer an; Praemaxillaria sind durch Frontalia-Ausläufer getrennt. Die Zähne auf dem Unterkiefer sind gross, differenziert (SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 34—36, Fig. 7). Das Operculum ist im Verhältnis zum Unterkiefer bereits klein, niedrig und breit; sein Hinterrand liegt nicht ganz dicht hinter dem Praeoperculum. Die branchiostegi-Zahl ist hoch (Tab. 5). *Esox borealis* besitzt also völlig eine *Esox*-Struktur. Nach SYTCHEVSKAYA, 1976, S. 36, ist sein Rostrum jedoch kürzer als bei unserem Hecht. Alle diese Veränderung sind mit dem Fang immer grösserer Beute verbunden (siehe S. 131). Der Mund hat jetzt einen zangenartigen Bau (Abb. 1 A). Nachdem nun kein Einsaugen mehr notwendig ist, das — wie bereits erwähnt — durch die Tätigkeit der kräftigen Opercularia und des Suspensorium hervorgerufen wurde, sind die Opercularia klein, etwas vom Praeoperculum entfernt, was zu einer gewissen Autonomie des Kiemendeckels führt. Die Zahl der Radii branchiostegi ist hoch, nachdem jetzt beim Verschlingen einer grossen Beute zwischen dem Operculum und Cleithrum eine breite Spalte entsteht. Die Vorderausläufer der Frontalia (Abb. 17 C) verstärken die Verbindung des Rostrums mit dem Schädel; dadurch wird der Oberkiefer gestärkt. Die Verlängerung des Rostrums nach vorn hat auch u. a. den pfeilförmigen Bau des Fisches unterstützt (Abb. 1, F, G).

Tab. 6: Verbreitung der Esocidae und Palaeoesocidae in der Vergangenheit

		Amerika	Asien nach Sytchevskaya, 1976	Europa
Pleistozän		<i>Esox lucius</i> ; Yukon <i>Esox</i> sp.; Florida, Kanada <i>Esox masquinongy</i> ; Kansas, Oklahoma (CROSSMAN, HARINGTON, 1970) <i>Esox cf. niger</i> ; Florida (CAVENDER, LUNDBERG, WILSON, 1970)	<i>Esox lucius</i> ; Westsibirien, (SCHTYLKO, 1928)	<i>Esox lucius</i> ; Deutschland, Ungar. Volksrep., UdSSR, Belgien, Britannien, Polen (PAWLOVSKA, 1963), Böhmen (OBRHELOVÁ, 1970)
Pliozän	Ober		<i>Esox lucius</i> Südsibirien	<i>Esox</i> sp.; Südslowakei (OBRHELOVÁ, 1970) <i>Esox lucius</i> ?; Ukraine (TARAŠČUK, 1962)
	Mittel		<i>Esox aff. sibiricus</i> ; Tuva, Westsibirien, Mongolien	<i>Esox lucius</i> ; Ukraine (TARAŠČUK, 1962)
	Unter	<i>Esox</i> sp.; Oklahoma (CROSSMAN-HARINGTON, 1970)	<i>Esox sibiricus</i> ;	<i>Esox moldavicus</i> ; Ukraine, Moldavien (SYTCHEVSKAYA, 1976)
Miozän	Ober	<i>Esox cf. masquinongy</i> ; Oregon (CAVENDER, LUNDBERG, WILSON, 1970)	Westsibirien	<i>Esox lepidotus</i> ; Öhningen (WINKLER, 1861), Beuern (WEITZEL, 1933)
	Mittel			
	Unter		<i>Esox aralensis</i> ; Kasachstan	<i>Esox waltchanus</i> ; Böhmen (H. v. MEYER, 1848) <i>Esox</i> sp.; Hessen (WEILER, 1961), Böhmen
Oligozän	Ober		<i>Esox borealis</i> ; Westsibirien <i>Esox dispar</i> ; ibidem	<i>Esox papyraceus</i> ; Rott bei Bonn (TROSCHER, 1854)
	Mittel		<i>Esox aralensis</i> ; Kasachstan	
	Unter			

Tab. 6: Verbreitung der Esocidae und Palaeoesocidae in der Vergangenheit (Fortsetzung)

		Amerika	Asien nach Sytchev- skaya, 1976	Europa
Eozän	Ober			
	Mittel			<i>Palaeoesox fritzschel</i> ; DDR (VOIGT, 1935)
	Unter			<i>Boltyschia brevicauda</i> ; Ukraine (SYTCHEVSKAYA, 1976) <i>Boltyschia truncata</i> ; (ibidem)
Paläozän	Ober			<i>Boltyschia brevicauda</i> ; Ukraine (ibidem)

C. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Aus dem oben Gesagten folgt, dass die **Evolutionstendenz in der Palaeoesocidae-Esocidae-Reihe** zur Bildung einer Form zielt, die sich durch Objekte ernährt, die manchmal ebenso gross sind, wie der Verfolger. Diese Objekte sind auch ziemlich stark und bewegen sich mit grosser Geschwindigkeit. Ein solcher Raubfisch muss seine Beute durch blitzschnelle, überraschende Attacken ergreifen. Seine Angriffe müssen rasch und genau sein — er muss daher einen grossen Mund besitzen, nachdem er neben dem Ergreifen der Beute auch eventuelle Ungenauigkeiten des Angriffes korrigieren muss. Falls notwendig, muss der Raubfisch seine Beute verfolgen; überdies muss er auch, ohne Körperbewegung, im Versteck lauern können.

Diese Eigenschaften sind durch den höchst stabilen pfeilförmigen Körperbau mit laminisierter Form und leicht eingeschnittenen Caudalis, die neben der Fähigkeit, den Fisch zu heben, ebenfalls eine grössere Geschwindigkeit ermöglicht, garantiert. In Kombination mit den zahlreichen Raddi branchiostegi und der festen Knochenverbindung des Neurocranium ermöglicht der grosse bezahnte Mund verlässlich das Ergreifen der Beute. Die hohe Wirbelzahl erlaubt ein gutes Manövrieren (Abb. 16 A, 17 C).

Dieser Bautypus formierte und vervollkommnete sich allmählich im Zeitintervall Paläozän — Rezent.

Bei den Palaeoesocidae (Abb. 16 B, 17 A, B) begegnen wir schon dem geformten Esocoidea-Grundtypus: die Hauptrolle beim Ergreifen der Beute spielen Palatinum mit Vomer und der Hyoidalbogen mit dem Unterkiefer. Das Kopfdach ist etwas verstärkt, der Sinneskanal des Kopfes völlig entwickelt. Der Körper hat die Form eines gefiederten Pfeils, das Rostrum ist etwas verlängert (Abb. 15 A, E).

Die Oligozänen *Esox*-Vertreter übernehmen diesen Bau, der sich weiter entwickelt. Das Rostrum des *Esox* ist noch mehr verlängert, besonders nach vorn; demzufolge ist die Mundöffnung viel grösser (Abb. 16 A) wenn

auch bei den oligozänen Formen nicht so sehr, wie bei den späteren *Esox*. Das Kopfdach (Abb. 17 C) ist im Rostrumgebiet noch durch die Verlängerung der Frontalia nach vorne verstärkt, die Zähne des Unterkiefers sind differenziert; dagegen ist das Ausmass der Opercularia und des Suspensoriums etwas kleiner (in Beziehung zum Rostrum), da jetzt ihre Rolle beim Einsaugen beschränkt ist. Der Mund ist völlig zur Funktion einer Zange adaptiert. Analis und Dorsalis haben sich zusammen mit der maximalen Körperhöhe noch mehr nach hinten verschoben, was zur besseren Stabilität des Fisches führt. Die Caudalis-Vertiefung dient zur Erhöhung der Schwimmgeschwindigkeit (Abb. 15 F, G). Der Umbau der Caudalis ist mit der Umgestaltung des Schwanz-Skeletts verbunden. Die höhere Wirbelzahl verbessert die Biegungsfähigkeit.

Vom Oligozän bis zum Rezent hat sich bei der Gattung *Esox* das Rostrum noch mehr verlängert; der Vorderteil der unpaarigen Flossen ist verfestigt, bei manchen Arten ist auch die Wirbelzahl angestiegen.

In der Palaeoesocidae-Esocidae Linie verläuft die Evolution fortlaufend: zuerst gründliche Kopf-Umgestaltung mit gründlichem Körper-Umbau (bei den Palaeoesocidae), später Vervollkommnung der bereits erlangenen Eigenschaften. Von den Palaeoesocidae zum heutigen *Esox* verläuft die Entwicklung in derselben Richtung — zur Bildung eines räuberischen Typus.

Vom Oligozän an kann man gleichzeitig eine Körper-Vergrößerung beobachten.

Einen gegensätzlichen Prozess bemerken wir bei den Umbroidea (d.h. Familiae Umbridae, GÜNTHER, 1880, Dallidae GILL, 1885, — mit *Novumbra* und *Dallia*), Abb. 16 C, D, 18 A—C).

Die Umbroidea behalten dieselbe grundlegende Organisation wie die Palaeoesocidae, folgen jedoch manchen den Esocidae entgegengesetzten Tendenzen:

1. ihr Mund wird nicht grösser (Abb. 16), im Gegenteil: bei *Umbrakrameri* ist der Mund, der älteren *Umbraprochazkai* gegenüber, kleiner.

2. Reduktion der Sinneskanal-Knochen auf dem Kopf (Abb. 16 C, D, 17 D, E, 18). Bei *Umbrakrameri* (rezent ebenso wie fossil), *Novumbra* und *Dallia* fehlen die Nasalia, von den Circumorbitalien sind nur Lacrymalia (bei *Novumbra* auch Postorbitalia) entwickelt; der Sinneskanal des Unterkiefers ist nur in der hinteren Unterkieferhälfte vorhanden, bei *Dallia* und *Umbrakrameri* fehlt er gänzlich (CHAPMAN, 1934, Fig. 3). Die meisten Sinneskanalöffnungen befinden sich auf der oberen Kopffläche und auf den Kopfseiten, auf der unteren Kopfseiten sind sie weniger zahlreich, besonders bei *Umbrakrameri* und bei *Dallia*. Am zahlreichsten sind die Sinneskanalöffnung bei *Novumbra* (Abb. 17D, 18 A). Demgegenüber hat der Hecht mehr Öffnungen, die ziemlich regelmässig auf dem Kopf verteilt sind (Abb. 16 A, 17 C).

3. Im Vergleich mit den Esocidae und Palaeoesocidae sind bei den Umbroidea die Parietalia und Frontalia klein, die Knorpelpartien (Abb. 17, D, K) in der Temporal und Ethmoidal-Region (CHAPMAN, 1934, Fig. 4) breiter. Das Schädeldach und der Oberkiefer sind weniger verfestigt als bei den Esocidae.

4. Die Submaxillaria (smx), bei *Esox* noch gross (Verfestigung des Oberkiefers seitwärts?), sind bei den Umbroidea reduziert (Abb. 16 C, D, 18): bei *Novumbra* sind sie noch entwickelt, jedoch klein — bei *Dallia* ist hier nur ein Rudiment vorhanden; bei *Umbra prochazkai*, *Umbra krameri* und *Umbra limi* fehlen sie völlig. Dieser Knochen, der bei manchen Teleostei — besonders bei den Planktonfressern — bei der oraden Bewegung der Maxillaria eine wichtige Rolle spielt (VAN DOBBEN, 1937, S. 23, Abb. 13), hat bei den Esocidae, wo die Maxillaria eine andere Funktion besitzen, nur kleine Bedeutung und kann auch ganz verschwinden. Ein ähnlicher Prozess spielte sich auch bei den Acanthopterygii ab.

5. Bei *Umbra prochazkai*, *U. krameri* und *U. limi* ist gegenüber den anderen Umbroidea und Esocidae eine Verkleinerung des Suboperculum auffallend (Ab. 16 C, D, 18 C). Besonders bei der fossilen Form ist das Suboperculum sehr klein.

6. In der Linie *Proumbra* — *Umbra krameri* verläuft eine Tendenz zur Verschiebung der Dorsalis und Analis nach vorn (Ab. 15 B—D) und zur Verkleinerung der Analis-Fläche. Eine solche Tendenz zielt zur Verbesserung der Manövrierfähigkeit und Beweglichkeit des Fisches (Ausnützung der Dorsalis- und Pectorales-Bewegungen).

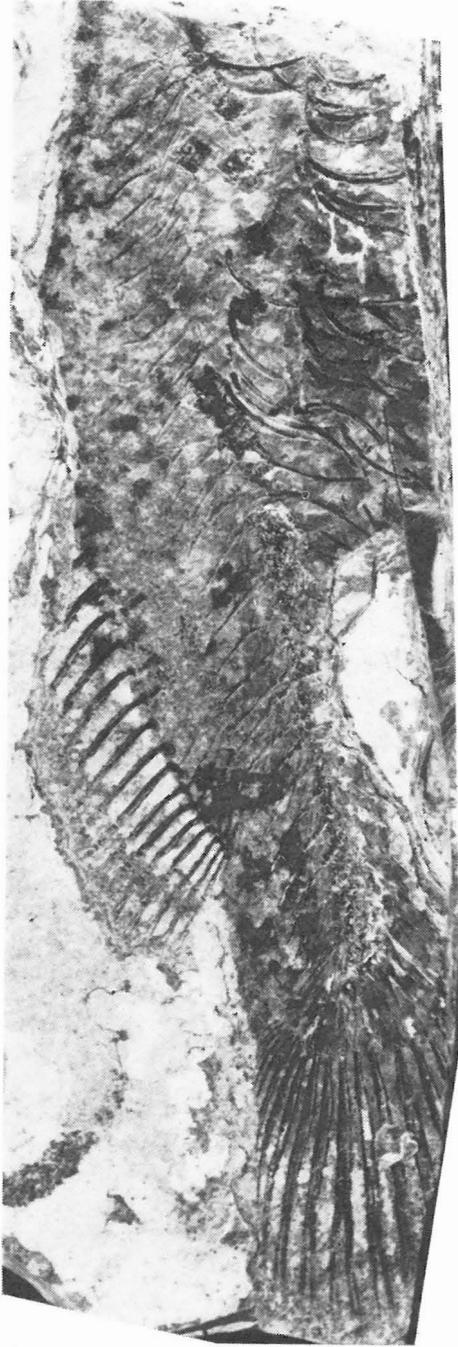
7. Bei *Dallia* ist eine Erhöhung der Pectoralis- und Caudalis-Strahlenszahl bemerkbar. Diese Erhöhung ist schon vom Obermiozän bekannt (CAVENDER, 1969, Fig. 6 B, Schwanzregion). Nach ALEJEV, 1963, S. 83 und 1976, S. 84, sind breite, abgerundete, fächerförmige Brust und Schwanzflossen bei Fischen entwickelt, die eine lange Zeit im Wasser hängen. Durch ihre wellenartigen Bewegung halten sich die Fische im Wasser aufrecht. Dies ist im Einklang mit der Lebensweise der *Dallia pectoralis*: der Fächerfisch ist ein recht wenig beweglicher Fisch, der keine bedeutendere Ortsveränderungen vornimmt (NIKOLSKIJ, 1957, S. 232).

Bei *Dallia* kann eine schwache Verknöcherung des Kopfskeletts (Abb. 18 B) festgestellt werden. Dies ist die Folge einer Neothenie (SYTCHEV-SKAYA, 1976, S. 76); es gibt aber auch manche primitivere Zeichen (als bei *Umbra*), welche *Dallia* zu *Novumbra* nähern (ibidem). Die beiden letzten Gattungen stehen den Esocidae näher als die Gattung *Umbra*.

Zusammenfassend kann man sagen, dass sich die Esocoidei aus einem gemeinsamen Vorfahren, der wenigstens teilweise zur räuberischen Lebensweise adaptiert war, entwickelt haben. Die ältesten bekannten Esocoidei — die Palaeoesocidae — sind schon in dieser Richtung zu einem gewissen Grad spezialisiert. Die Esocidae knüpfen an diese räuberische Tendenz an und vervollkommen die morphologischen Eigenschaften, die mit dem Ergreifen der grossen, schnellen und schnell reagierenden Beute verbunden sind (d.h. Geschwindigkeit, Genauigkeit des Zielens und Schlages, ebenso wie die Fähigkeit die Beute aufzulauern, zu verfolgen, gut zu manövrieren). Derselben Ansicht ist auch NIKOLSKIJ, 1957, S. 230).

Die Umbroidea (Umbroidae und Dalliidae) weisen viele mit den Palaeoesocidae gemeinsamen Merkmale auf: einerseits die für sämtliche Esocoidei gemeinsamen Zeichen, andererseits jene Zeichen, die Formen, die weniger auf die räuberische Lebensweise spezialisiert sind, charakterisieren.

Taf. 1



1

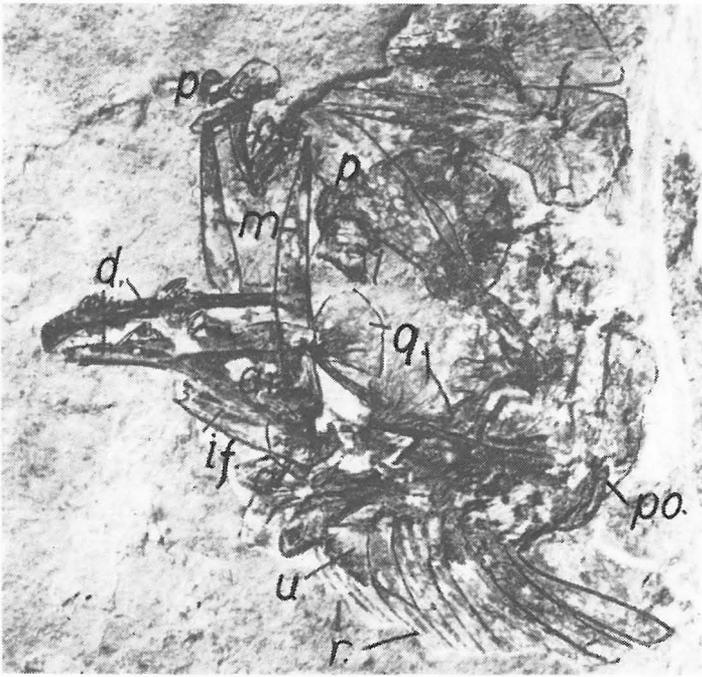
1 cm

1 cm

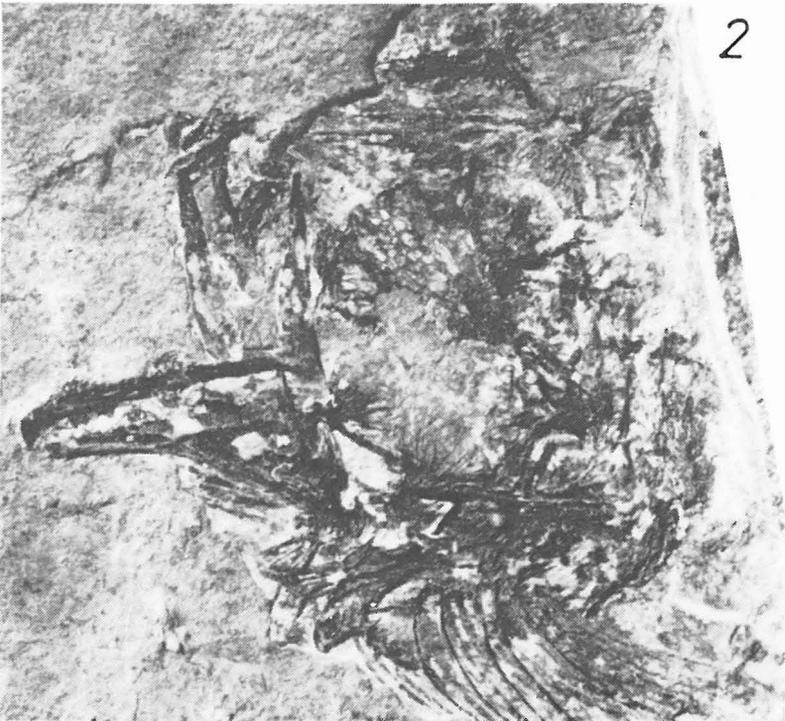


2

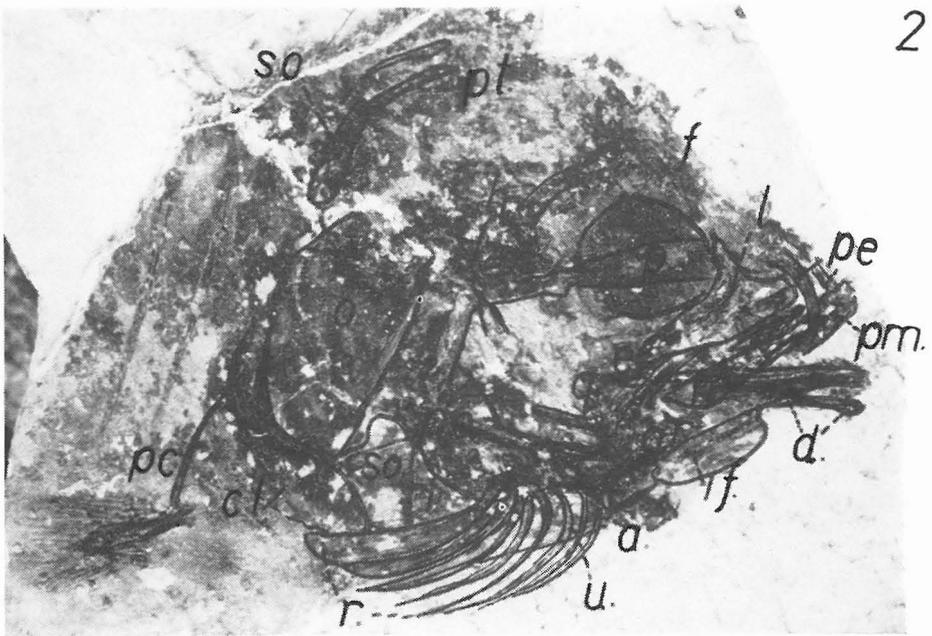
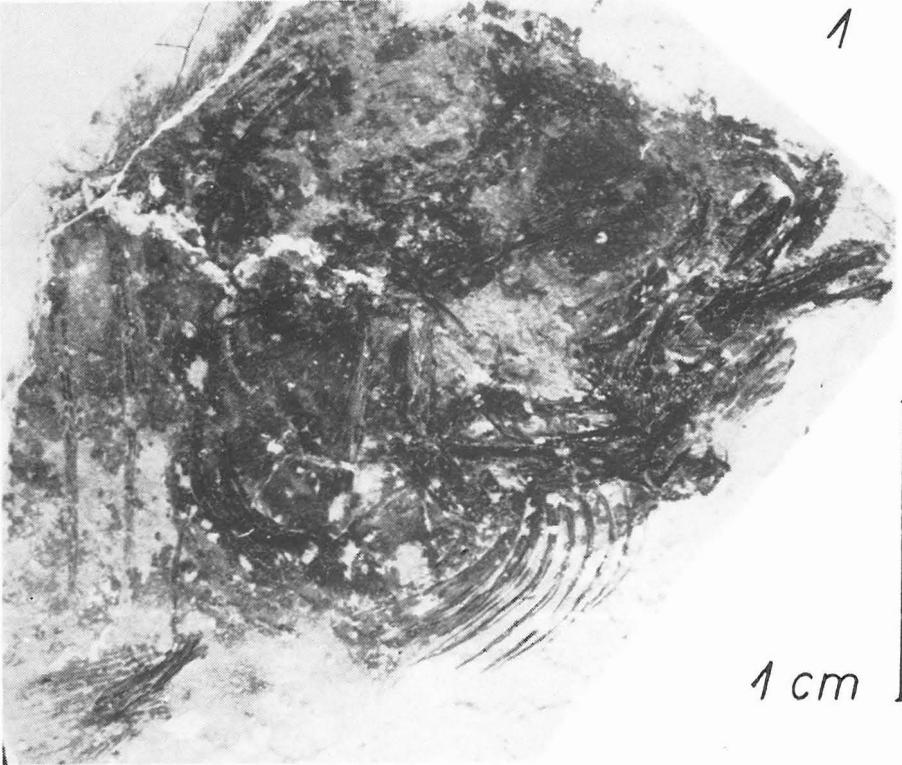
Taf. 2



1
1 cm



2





1



2

Der umbroide Typus verbessert die Manövrierfähigkeit, das Schwimmen ohne grössere Geschwindigkeit, die Fähigkeit der raschen Startens, des langfristigen Stehen und Manövrieren, Einwühlen in den Boden und das Ausnutzen der kleineren Nahrungsobjekte. In der Entwicklungsreihe *Proumbra* — *Umbra prochazkai* (und *oderiensis*) — *Umbra krameri* verbessert sich jedoch zu einem gewissen Grad die Beweglichkeit durch die Flossentätigkeit mit Manövrierfähigkeit.

Die ältesten oberoligozänen Umbroidei (*Proumbra*) stehen den Palaeoesocidae näher als die späteren *Umbra*-Vertreter.

Meiner Meinung nach konnte die Familie Palaeoesocidae im Paläozän—Eozän auch Gattungen enthalten, die weniger zur räuberischen Lebensweise adaptiert waren. Aus irgendeiner dieser Gattung konnten die Umbroidei entstehen. Sie sind im Oberoligozän geographisch schon weit nach Amerika (Oregon) und Westsibirien vergedrungen. Das Durchdringen nach Amerika wurde im ältesten Paläozän durch die Verbindung Amerikas mit Europa ermöglicht (KUZNECOV, 1962, S. 225).

Tab. 7: Erste Vorkommen der einzelnen Gattung Esocoidei

		Amerika	Asien	Europa
Miozän	Ober	<i>Dallia</i> , Alaska		
	Mittel			
	Unter			<i>Umbra</i> , Böhmen
Oligozän	Ober		<i>Proumbra</i> , Westsibirien	
	Mittel	<i>Novumbra</i> , Oregon	<i>Esox</i> , Kasachstan	
	Unter			
Eozän	Ober			
	Mittel			<i>Palaeoesox</i> , Deutschland
	Unter			
Paläozän	Ober			<i>Boltyshia</i> , Ukraine

III. ZUSAMMENFASSUNG

1. Aus dem Miozän Böhmens sind zwei neue Arten der Gattung *Umbra* WALBAUM, 1792 beschrieben. *Umbra prochazkai* n. sp. kommt in den mittelquitanischen Diatomiten von Bechlejovice bei Děčín (Nordböhmen)

vor, *Umbra oderiensis* n. sp. ist aus den miozänen Tonschiefern von Odeř bei Ostrov nad Ohří (Westböhmen) bekannt.

2. Beide Arten stehen sich nahe; obwohl von *Umbra oderiensis* nur der Rumpf bekannt ist, weicht er in manchen wichtigen Zeichen von *Umbra prochazkai* ab.

3. Das besser erhaltene *Umbra prochazkai* steht der heutigen *Umbra krameri* sehr nahe. Durch manche Kennzeichen steht jedoch *U. prochazkai* an der Grenze zwischen *Umbra krameri* und *Proumbra irtyshensis* SY-TCHEVSKAYA, 1968 aus dem Oberoligozän Westsibiriens.

4. Die Evolutionstendenz der Familie Umbridae (in der Reihe *Proumbra irtyshensis* — *Umbra prochazkai* und *U. oderiensis* — *Umbra krameri* und *Umbra limi*) zielt zur Verschiebung der Dorsalis nach vorn, zur Vergrößerung der Entfernung zwischen der Dorsalis- (und Analis-) Basis und der Caudalis, zur Verkleinerung der Analisfläche und dadurch zur Vergrößerung des Grössenunterschiedes zwischen Dorsalis und Analis. *Umbra prochazkai* gegenüber ist der Mund bei *Umbra krameri* kleiner, es kommen weniger Radii branchiostegi vor.

Eine derartige Evolutionstendenz zielt zur Erhöhung der Manövrierfähigkeit, bessere Beweglichkeit durch Flossentätigkeit und zum Ausnützen kleiner Nahrung.

5. Eine gegensätzliche Evolutionstendenz verläuft in der Palaeoesocidae — Esocidae Reihe (vom oberen Paläozän zum Rezent): die Wirbelzahl erhöht sich, die ähnlich gebildeten Analis und Dorsalis sind nach hinten verschoben, die Caudalis ist leicht eingeschnitten. Fortlaufend vergrößert sich der Mund, erhöht sich die Radii branchiostegi-Zahl, verfestigt sich die Schädelknochen-Verbindung.

Manche dieser Zeichen sind schon bei den Palaeoesocidae bemerkbar: ein etwas verlängertes Rostrum, verfestigtes Schädeldach, weit hinten (wenn auch nicht dermassen wie bei *Esox*) liegende Analis und Dorsalis, die fast identisch sind, kompletter Sinneskanal auf dem Kopf u. a.

Die Esocidae knüpfen an diese Tendenzen an, vervollkommen sie in der Richtung der allgemeinen Evolutionstendenz.

Diese Evolutionstendenz zielt zur Bildung eines rein räuberischen Typus: es erhöht sich die Geschwindigkeit und Genauigkeit bei blitzschnellen Angriffen auf die Beute, die Stabilität, Biegungsfähigkeit ebenso wie die Fähigkeit eine grosse, starke und schnelle Beute zu ergreifen.

6. Die Zeichen, welche die Palaeoesocidae den Umbroidea annähern, sind auf die niedrigere Spezialisierung zum räuberischen Leben und die in mancher Hinsicht ähnliche Lebensweise zurückzuführen.

7. Die Palaeoesocidae sind bereits auf die räuberische Lebensweise spezialisiert, wenn auch weit nicht so wie die späteren Esocidae.

8. Die Umbroidea haben sich wahrscheinlich aus einem in räuberischer Richtung weniger spezialisierten Vertreter der Familie Palaeoesocidae entwickelt.

9. Nach seinem Körperbau und den Angaben über den Diatomiten des Fundort Bechlejovice kann man annehmen, dass die Lebensweise von *Umbra prochazkai* derjenigen der heutigen *Umbra krameri* ähnelte, dass

jedoch der fossilen wahrscheinlich häufiger kleine Fische (*Pirskenius* ?) als Nahrung dienten.

10. Die Fähigkeit der Umbroidea, durch wellige Bewegungen der Dorsalis, ohne Körperbewegung zu schwimmen, wurde wahrscheinlich völlig erst bei *Umbra prochazkai* erlangt.

TEXTABBILDUNGEN
VYSVĚTLIVKY K OBRÁZKŮM V TEXTU

Abb. 1:

Umbra prochazkai n. sp. Rekonstruktion. Bechlejovice. Mittelaquitan. Ca 13 cm.

Abb. 2:

A—Kopf von *Umbra krameri* WALBAUM, 1792. Rezent. Kopflänge 20 mm. B—Rekonstruktion des Kopfes von *Umbra prochazkai* n. sp. Kopflänge ca 30 mm. a.—Angulare, ar.—Articulare, chy.—Ceratohyale, dt.—Dentale, e.—Endopterygoideum, ec.—Ectopterygoideum, ep.—Epioticum, fr.—Frontale, hy.—Hyomandibulare, if.—Inframandibulare, io.—Interoperculum, la.—Lacrymale, m.—Metapterygoideum, mx.—Maxillare, op.—Operculum, p.—Parietale, pcl.—Postcleithrum, pe.—Proethmoideum, pm.—Praemaxillare, po.—Praeoperculum, ps.—Parasphenoideum, pt.—Pteroticum, ptm.—Posttemporale, q.—Quadratum, r.br.—Radii branchiostegi, scl.—Supracleithrum, so.—Suboperculum, soc.—Supraoccipitale, sp.—Sphenoticum, uhy—Urohyale.

Abb. 3:

Frontale (A,B), Proethmoideum (C), Proethmoideum (pe.) mit Praemaxillare (pm.)—D, Parasphenoideum (E,F). A, D, E—*Umbra krameri*, Rezent, B, C, F—*Umbra prochazkai*, Mittelaquitan. Erklärungen im Text.

Abb. 4:

Praemaxillare von innen (A, C), Praemaxillare (pmx.) mit Proethmoideum (pe.) von innen —B. Unterkiefer von aussen (D, E) und von innen (F). A, B, D, F—*Umbra krameri*, C, E—*Umbra prochazkai*. a.—Angulare, ar.—Articulare, dt.—Dentale, if.—Inframandibulare. Weitere Erklärungen im Text.

Abb. 5:

Hyomandibulare (A, B), Palatinum (C, D), Lacrymale (E, F), Maxillare (G, H). A, C, G, E—*Umbra krameri*, B, D, H, F—*Umbra prochazkai*. Weitere Erklärungen im Text.

Abb. 6:

Rekonstruktion des Suspensorium von aussen. A—*Umbra prochazkai*, B—*Umbra krameri*. ec.—Ectopterygoideum, en.—Endopterygoideum, hy.—Hyomandibulare, mt.—Metapterygoideum,, po.—Praeoperculum, pt.—Palatinum, q.—Quadratum, sy.—Symplecticum.

Abb. 7:

Suboperculum (so.) mit Interoperculum (io.) von aussen (A, C). Quadratum (B, F) von innen, Praeoperculum von aussen (D, E). A, B, E—*Umbra krameri*, C, D, F — *Umbra prochazkai*. Weitere Erklärungen im Text.

Abb. 8:

Hyoidalbogen (Interhyale—ih., Epihyale—eh., Ceratohyale—ch., Urohyale—uh., Radii branchiostegi—r.br.) von aussen (A) und von innen (B). Operculum (op.) mit Cleithrum (cl.) von aussen (C), Operculum von innen (D). B, D—*Umbra krameri*, A, C—*Umbra prochazkai*. Erklärungen im Text.

Abb. 9:

Supracleithrum (A, D), Posttemporale (B, C), Cleithrum (E, F). A, B, E—*Umbra prochazkai*, C, D, F—*Umbra krameri*. Erklärungen im Text.

Abb. 10:

A—Brustwirbel, C—die letzten Brustwirbel von *Umbra krameri*. B, E—Pelvis (pe.) mit Ventralflosse-Strahlen (v.) von *Umbra prochazkai*, D—Pelvis von *Umbra krameri*. Erklärungen im Text.

Abb. 11:

Schwanzwirbel: A—*Umbra krameri*, B—*Umbra prochazkai*, C—*Umbra oderiensis* n. sp.; i.—Intermuscularia.

Abb. 12:

A—Vorderteil der Dorsalis (d.) mit Interneuralia (i.); B, C—Schuppen, D—Strahlen von Caudalis. A, C, D—*Umbra prochazkai*, B—*Umbra krameri*.

Abb. 13:

Schwanzregion. A, C—*Umbra prochazkai*, B—*Umbra odertiensis*, D—*Umbra krameri*. Erklärungen im Text.

Abb. 14:

Rekonstruktion von *Umbra odertiensis* n. sp., Odeř, Aquitan.

Abb. 15:

Vertreter der Palaeoesocidae, Umbroidea und Esocidae. A—*Boltyschia brevicauda* SYTCHEVSKAYA et DANILCHENKO, 1975, Oberpaläozän-Untereozän, Ukraine (SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 1); B—*Proumbra irtyschensis* SYTCHEVSKAYA, 1968, Oberoligozän, Westsibirien (SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 6a); C—*Umbra prochazkai* n. sp., Mittelaquitan, Nordböhmen; D—*Umbra krameri* WALBAUM, 1792, Rezent (HRABĚ, OLIVA, 1953, Fig. 44a); E—*Palaeoesox fritzschei* VOIGT, 1934, Mitteleozän, DDR (VOIGT, 1934, Taf. 14, Fig. 3); F—*Esox borealis* SYTCHEVSKAYA 1974, Oberoligozän, Westsibirien (SYTCHEVSKAYA 1976, Fig. 7); G—*Esox lucius* L. (NIKOLSKIJ, 1957, Fig. 127) — Rezent.

Abb. 16:

Kopf von fossilen und rezenten Esocoidei-Vertretern: A—*Esox lucius* L., rezent (nach SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 12); B—*Palaeoesox fritzschei* VOIGT, 1934 (nach VOIGT, 1934, Fig. 15), C—*Umbra krameri* WALBAUM, 1792 — rezent; D—*Umbra prochazkai* n. sp. Erklärungen siehe Abb. 2. Daneben: co.—Circumorbitalia, cl.—Cleithrum, el.—Extrascapulare, et.—Ectethmoideum, na.—Nasalia, plt.—Palatinum, smx.—Supramaxillare, sob.—Supraorbitale.

Abb. 17:

Neurocranium der Esocoidei-Vertreter von oben. A—*Boltyschia brevicauda* SYTCHEVSKAYA et DANILCHENKO, 1975 (SYTCHEVSKAYA 1976, Fig. 2); B—*Palaeoesox fritzschei* VOIGT, 1934 (VOIGT, 1934, Fig. 15); C—*Esox lucius* L. (nach SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 12, ergänzt); D—*Novumbra hubbsi* SCHULTZ (CHAPMAN, 1934, Fig. 4); E—*Umbra limi* (KIRTLAND) — in SYTCHEVSKAYA, 1976, Fig. 10v). et.—Ectethmoideum, fr.—Frontale, k.—Knorpel, na.—Nasale, pa.—Parietale, pe.—Proethmoideum, po.—Postorbitale, pt.—Pteroticum, sob.—Supraorbitale, op.—Sphenoticum, vo.—Vomer.

Abb. 18:

Kopf der rezenten Umbroidea (nach CHAPMAN, 1934): A—*Novumbra hubbsi* SCHULZ (Fig. 1); B—*Dallia pectoralis* BEAN (ibidem, Fig. 2); C—*Umbra limi* (KIRTLAND), ibidem, Fig. 3. Erklärungen siehe Abb. 2, 16.

Abb. 19:

Umbra prochazkai n. sp., Bechlejovice. Hintere Körperhälfte. Fig. 2 überzeichnet. Nr Be 4b (Pc 157).

Abb. 20:

Umbra prochazkai, Bechlejovice. Fig. 1—Schwanzflosse, Nr. Be 7 (Pc 159), Fig. 2—Bruchstück des Holotypus (Pc 156). Überzeichnet.
Fig. 3 — Dasselbe Exemplar, nicht überzeichnet. Erklärungen auf der Seite 167.

Abb. 1

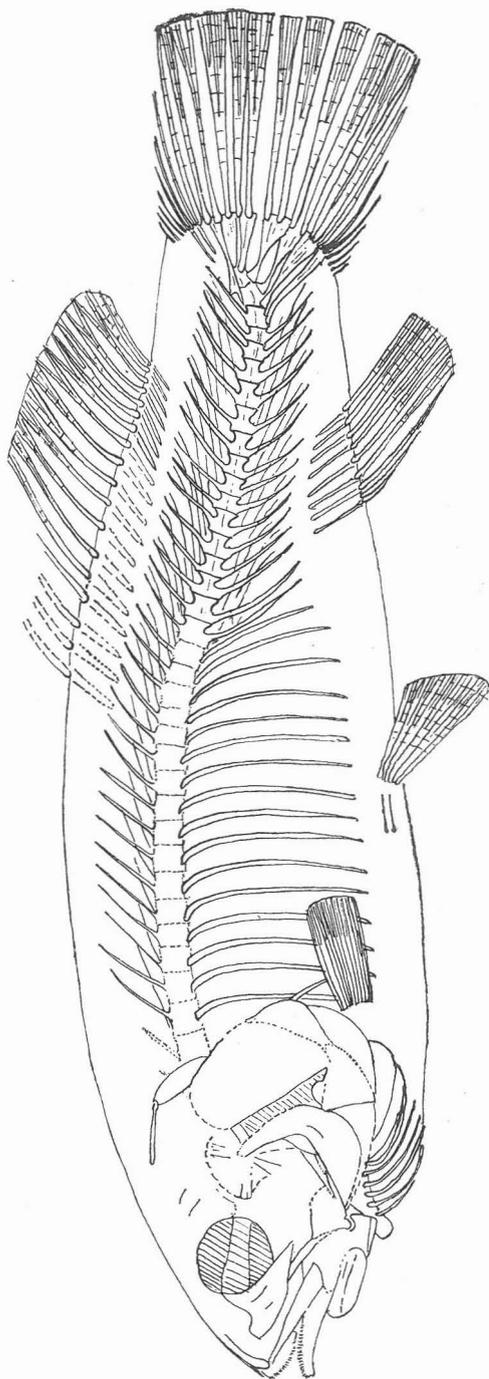


Abb. 2

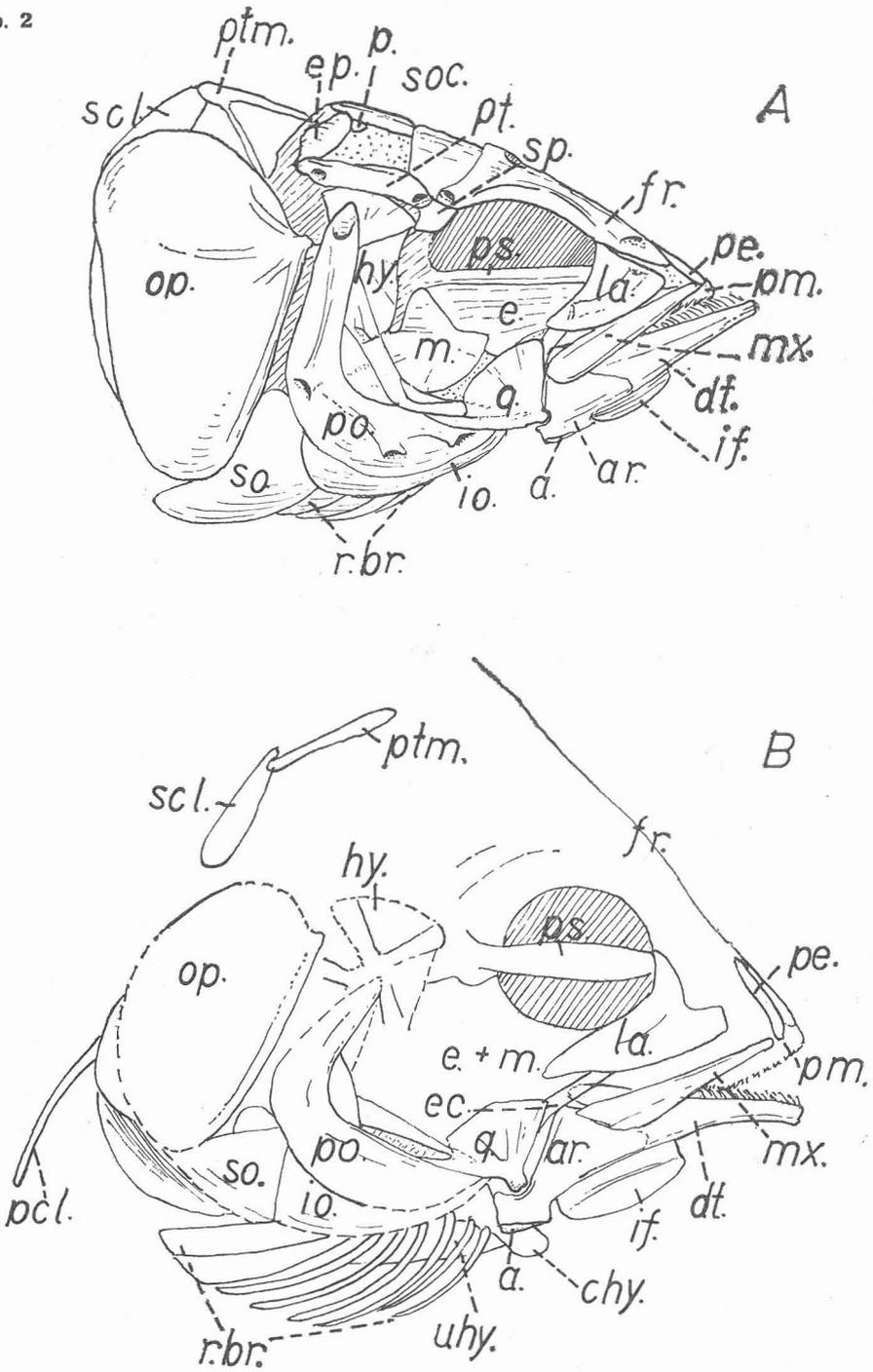


Abb. 3

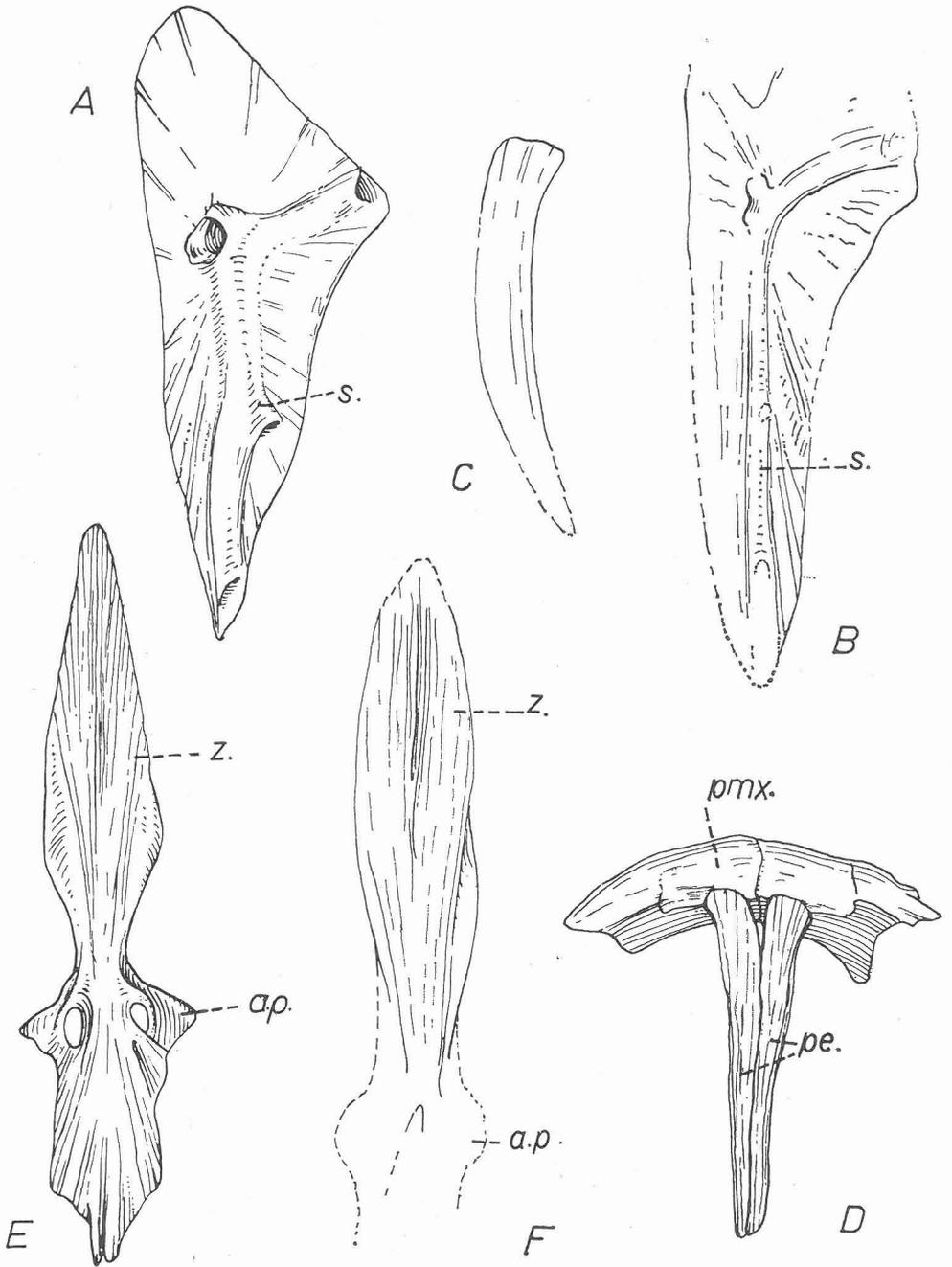


Abb. 4

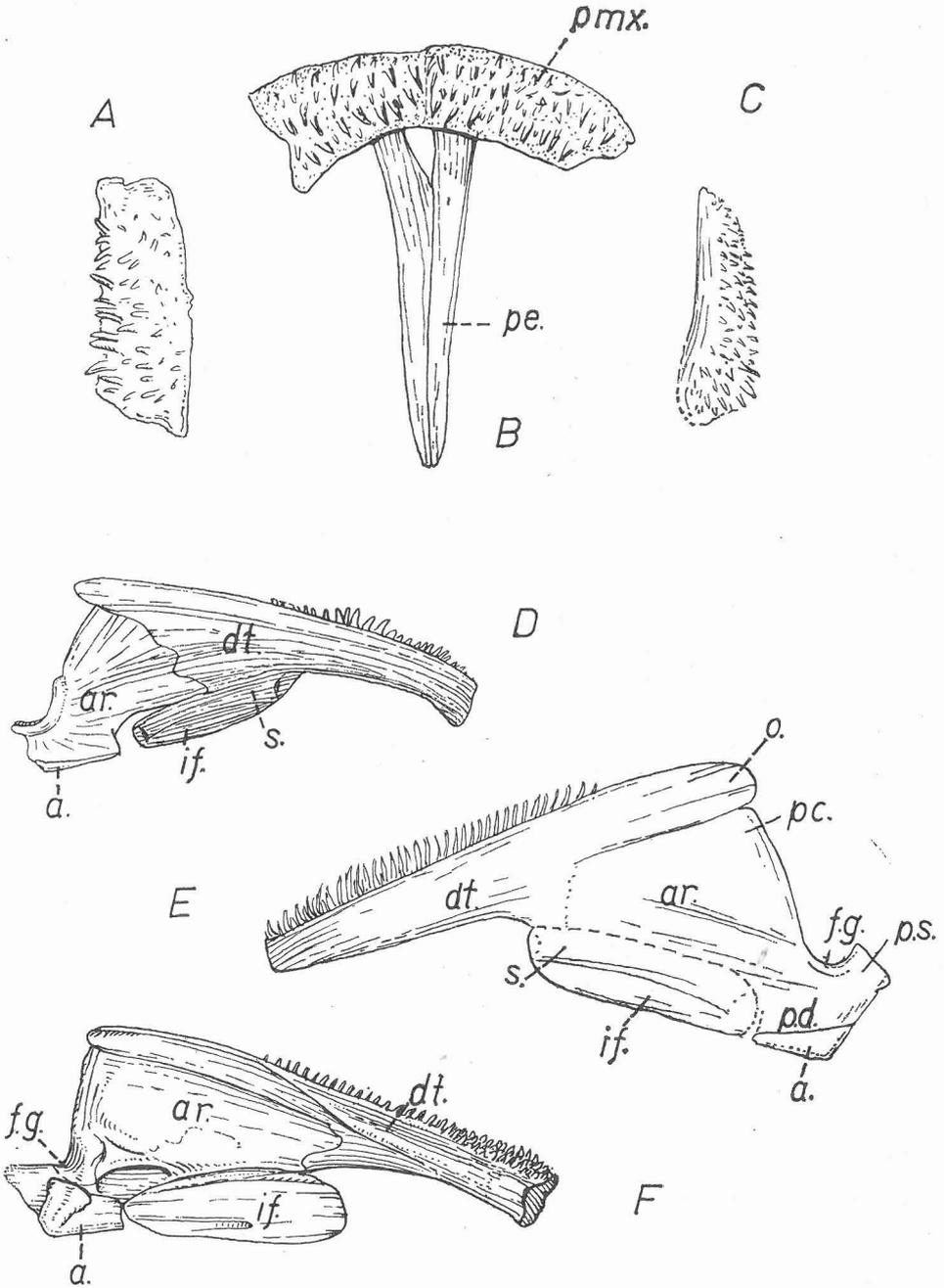


Abb. 5

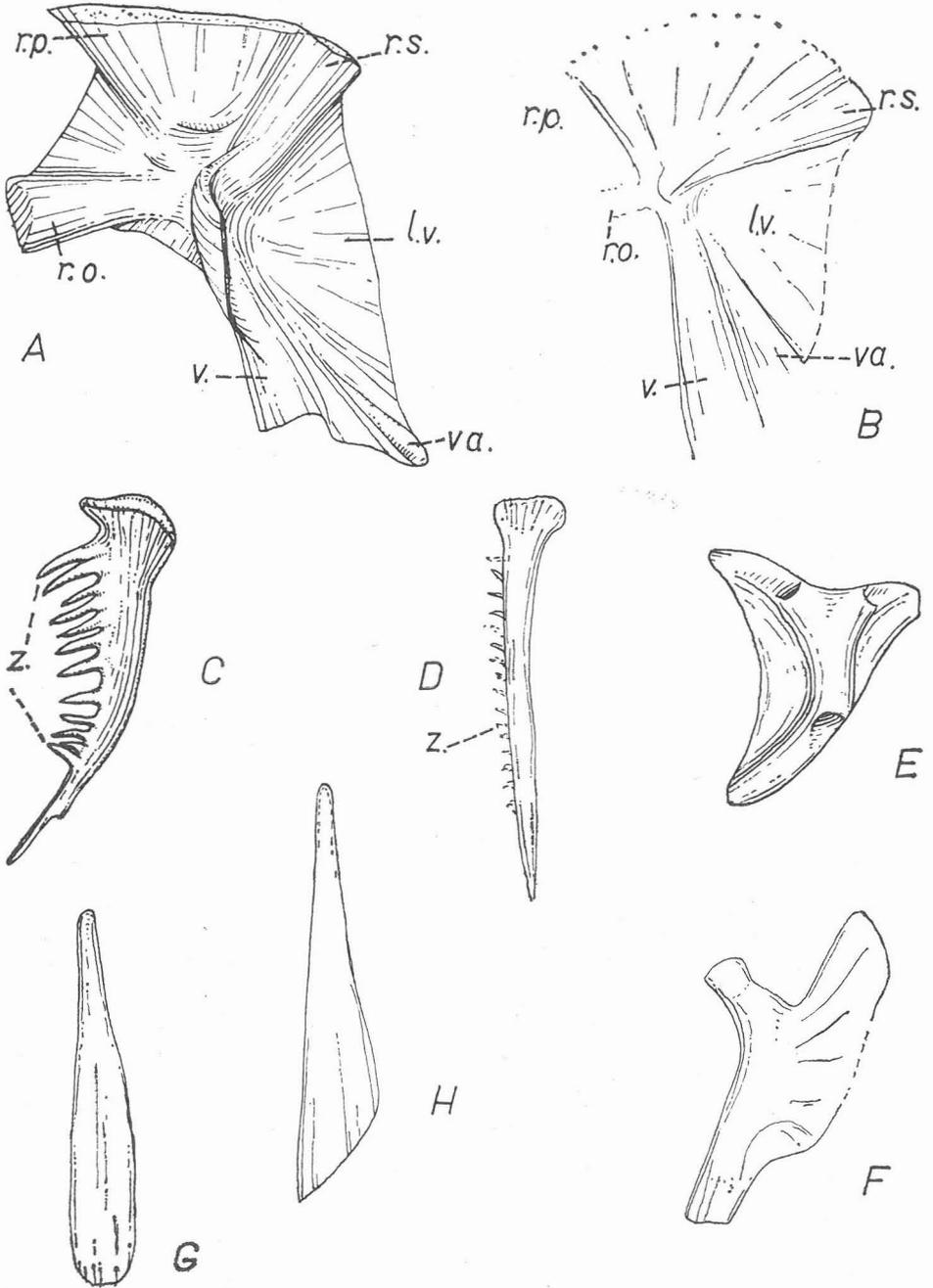


Abb. 6

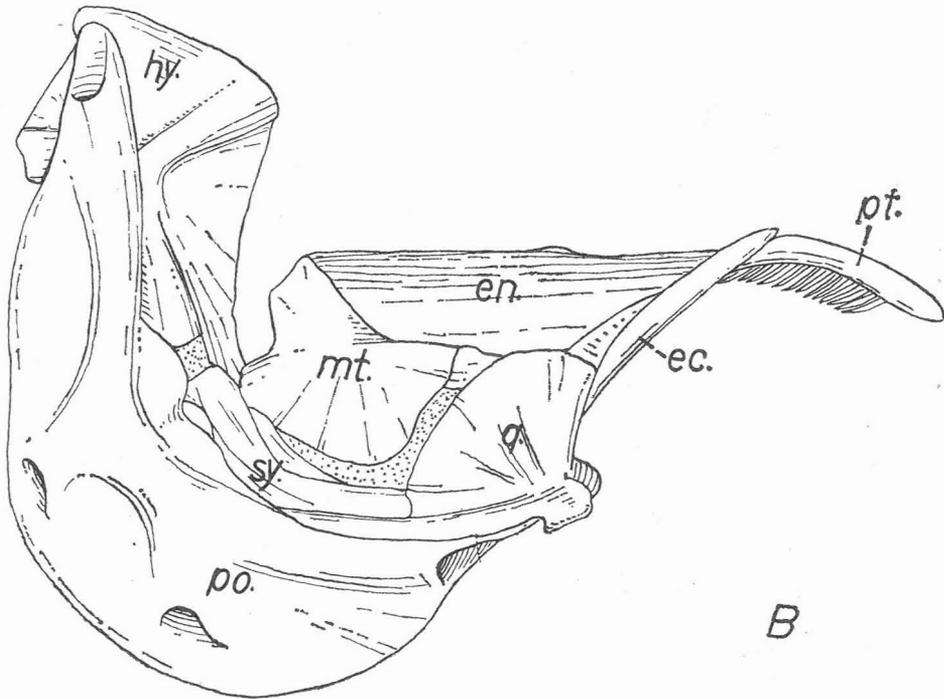
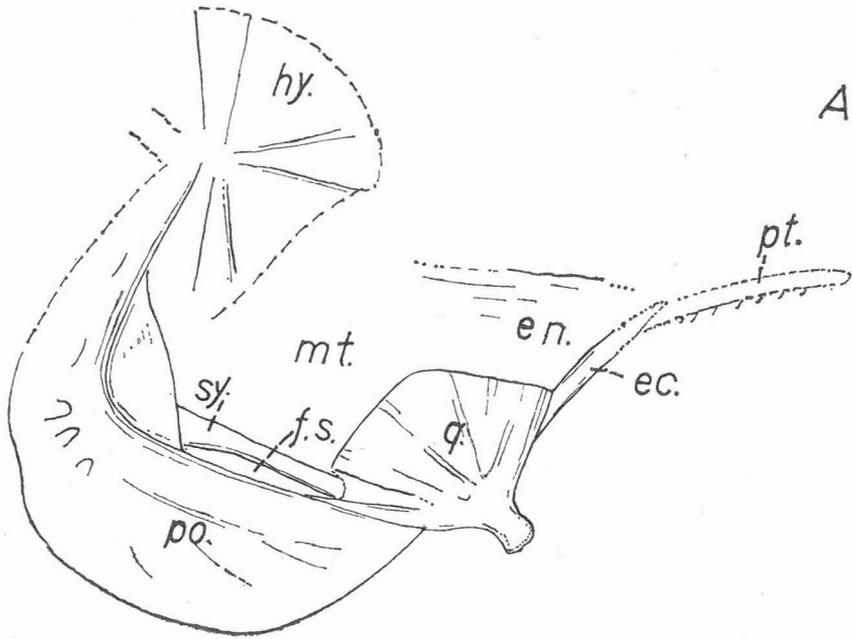


Abb. 7

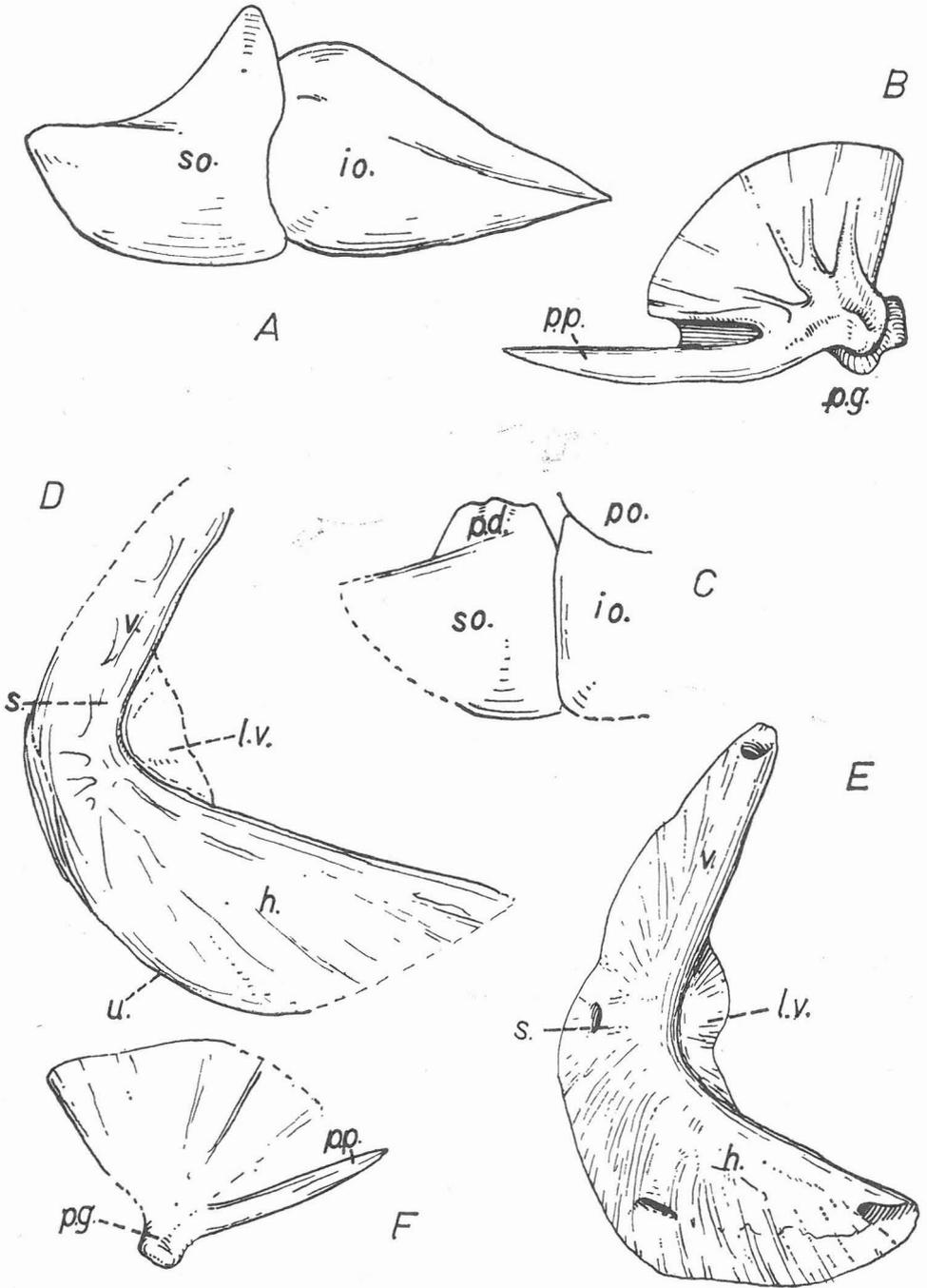


Abb. 8

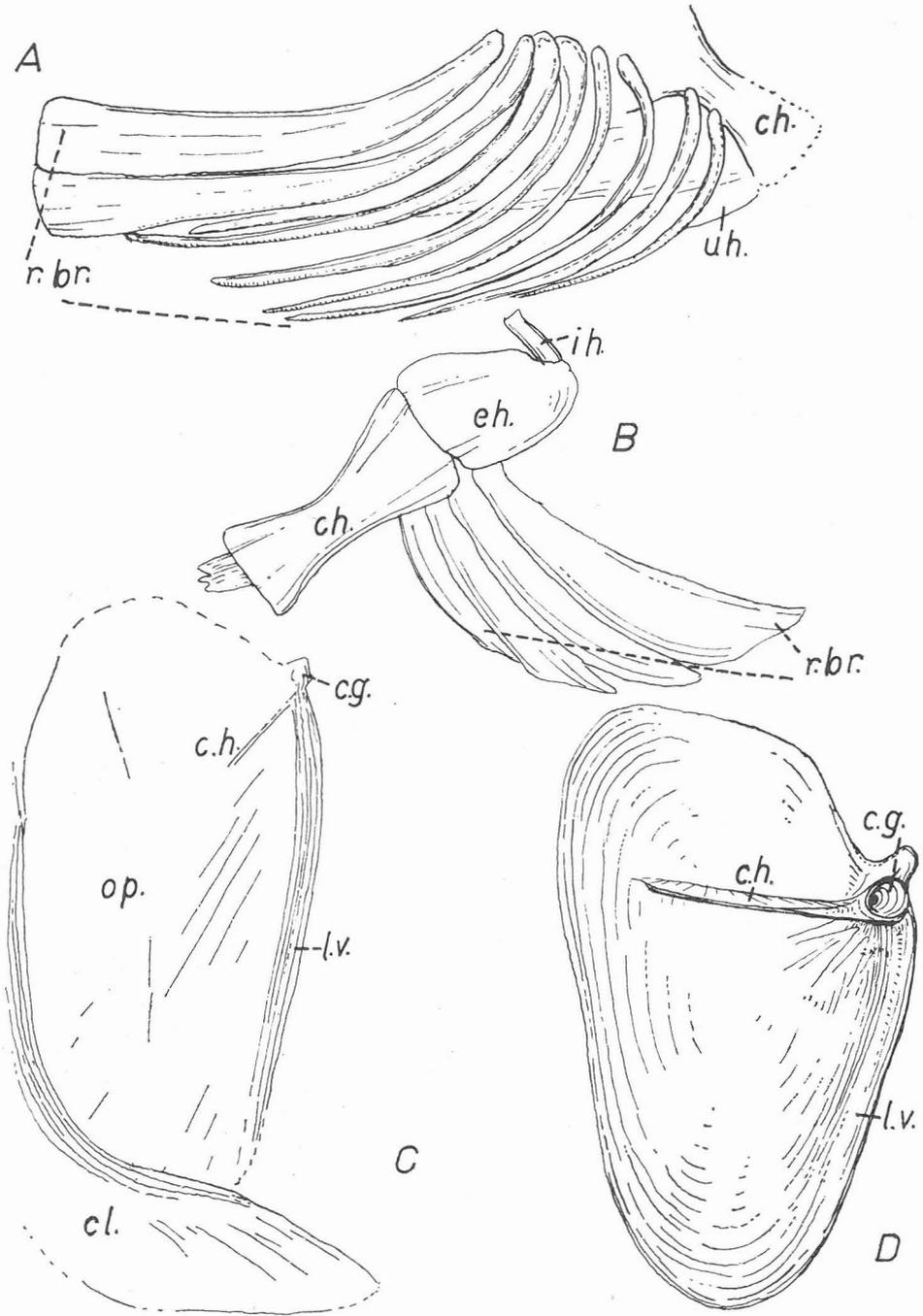


Abb. 9

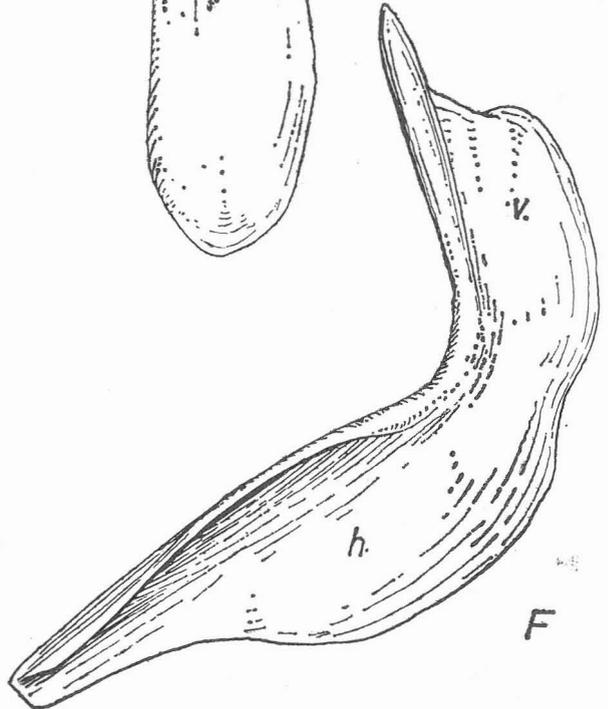
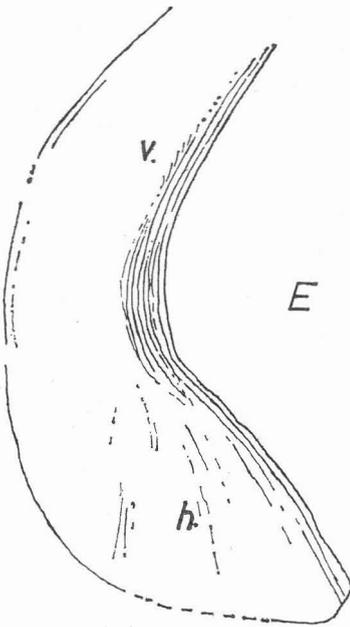
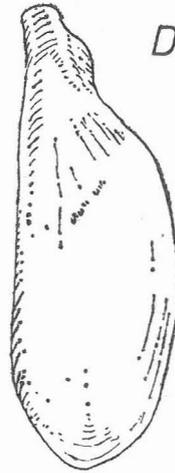
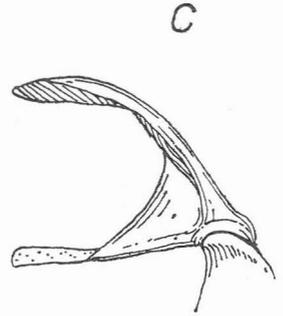
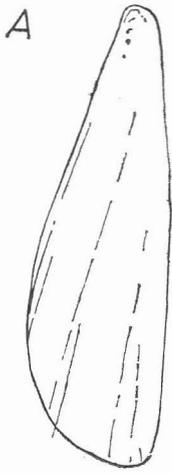
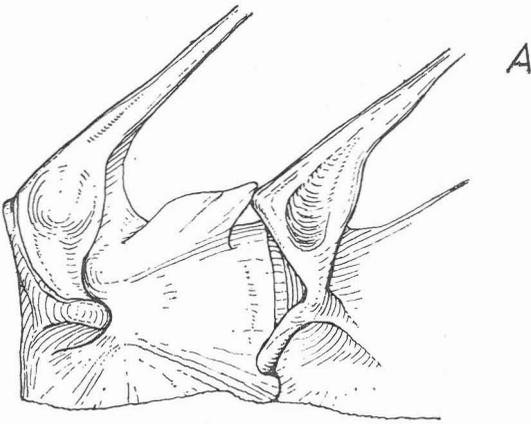
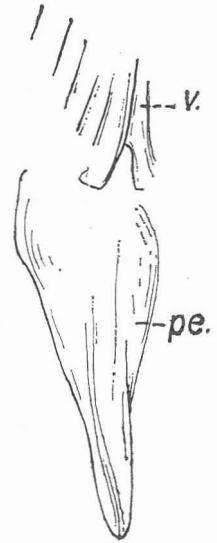


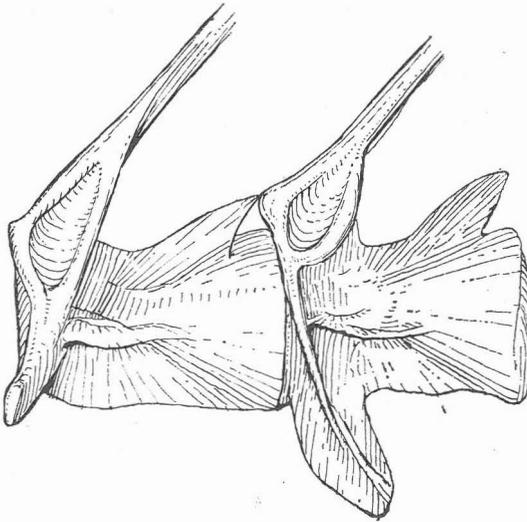
Abb. 10



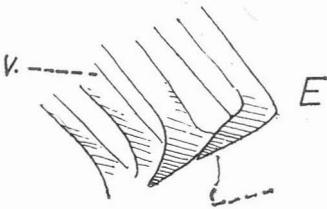
A



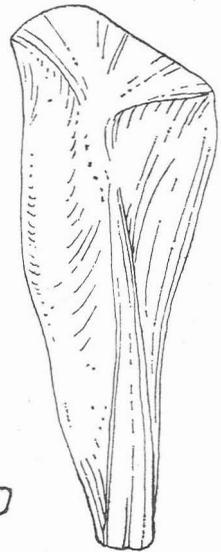
B



C



E



D

Abb. 11

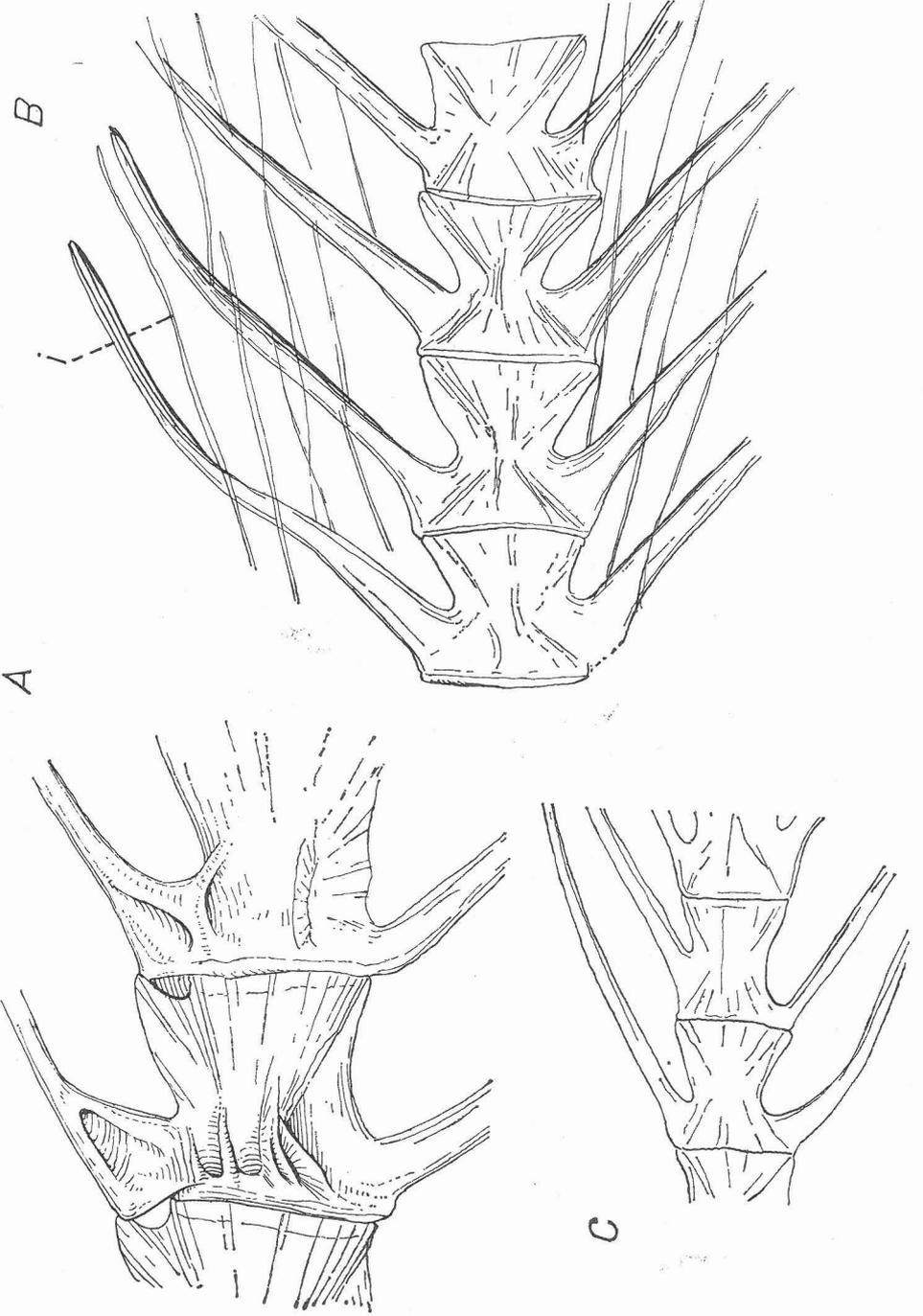


Abb. 12

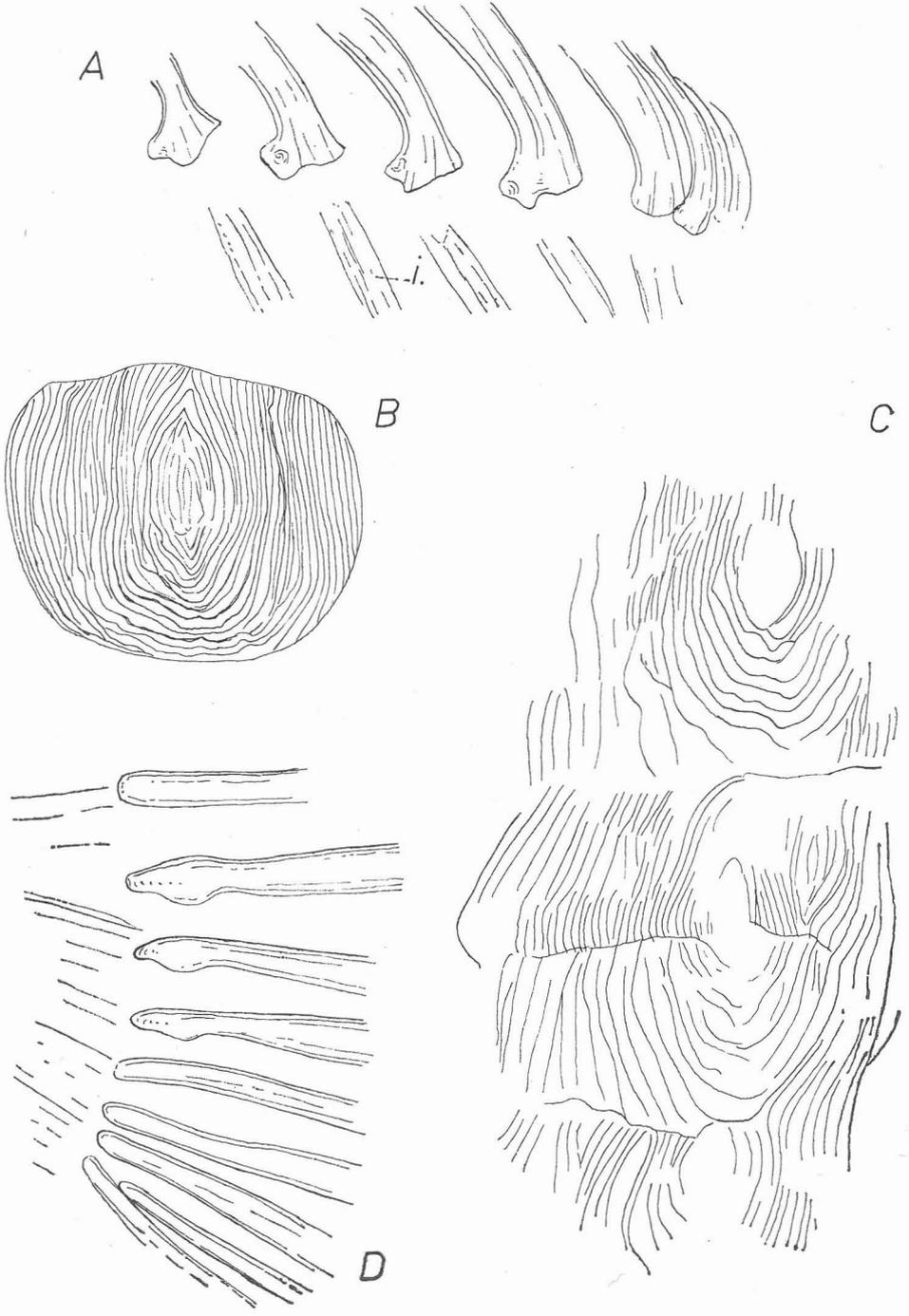
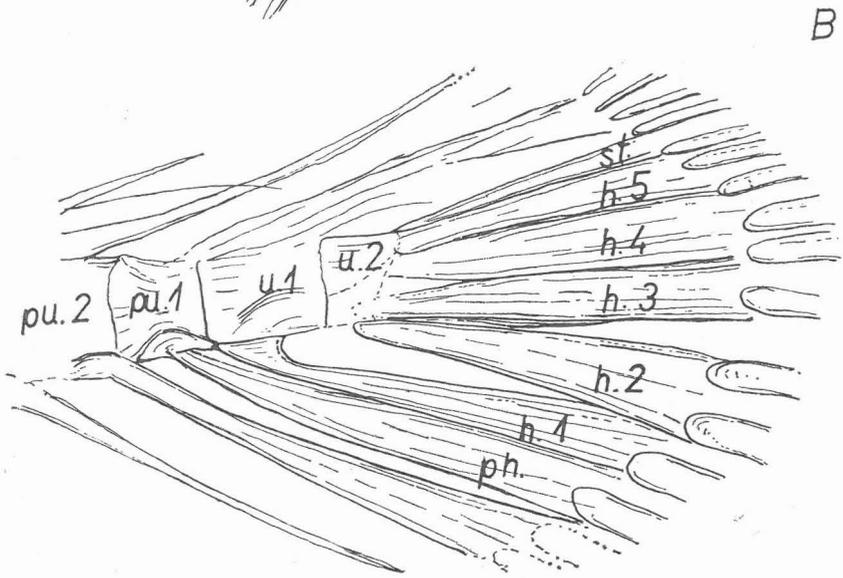
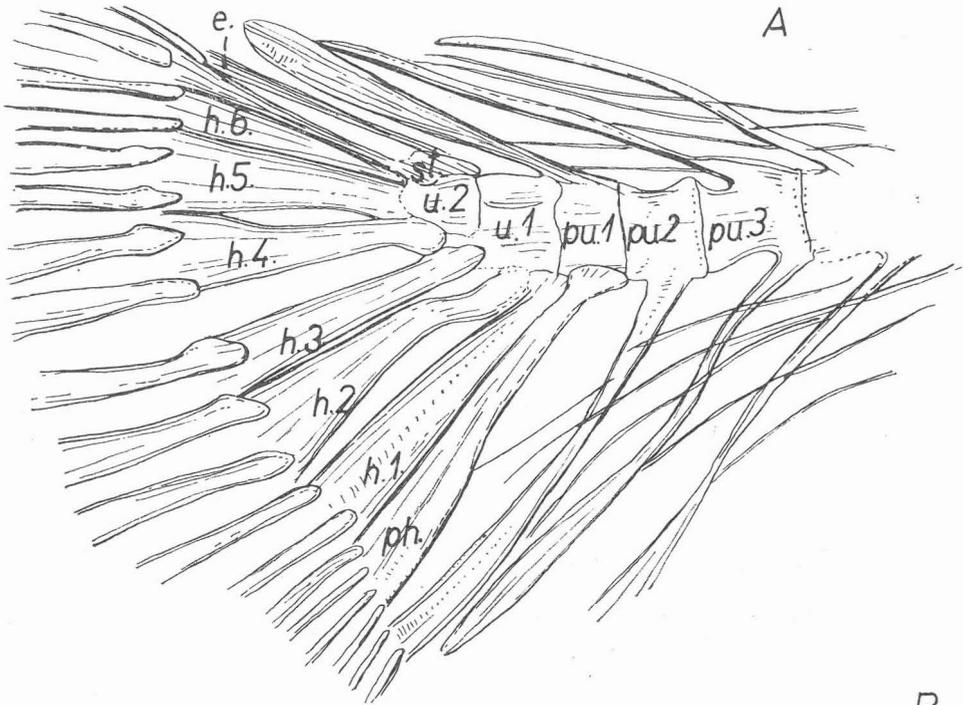
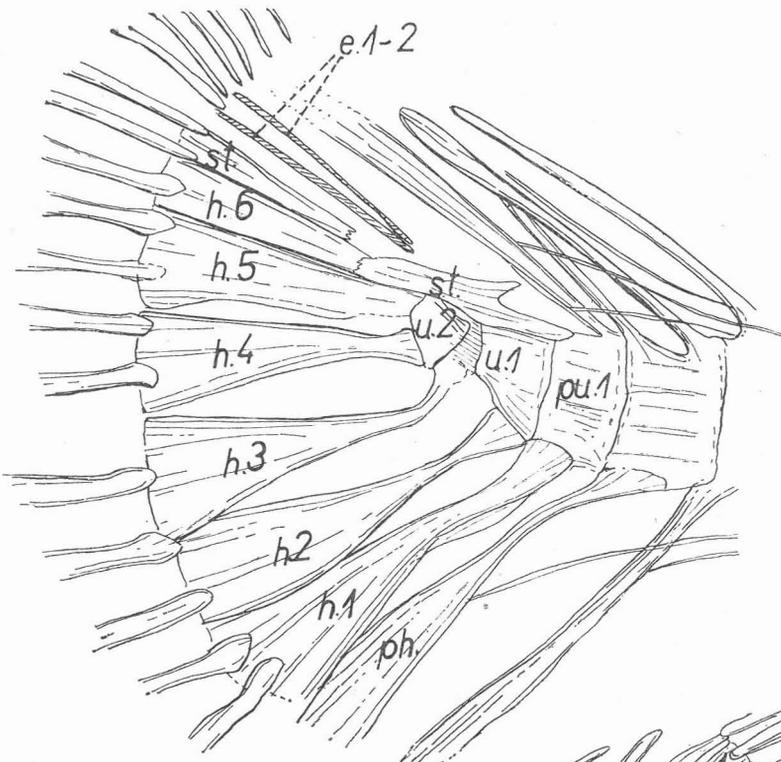
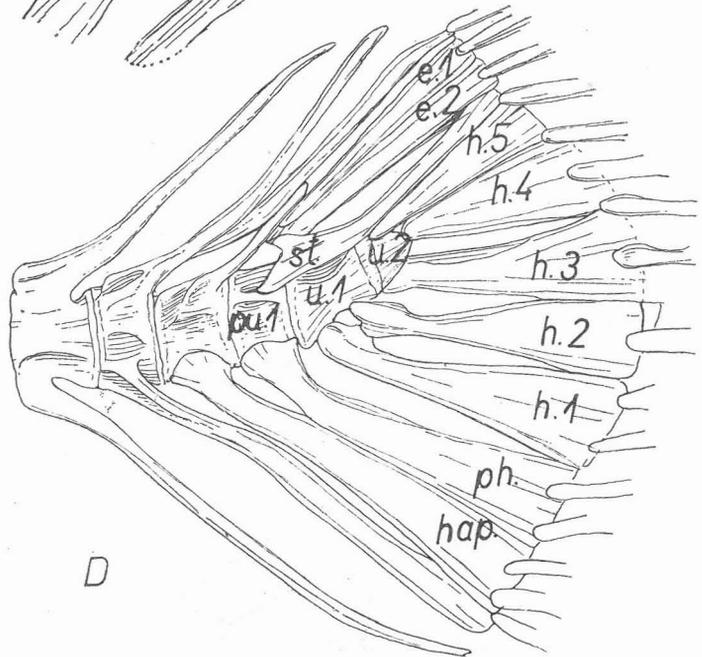


Abb. 13



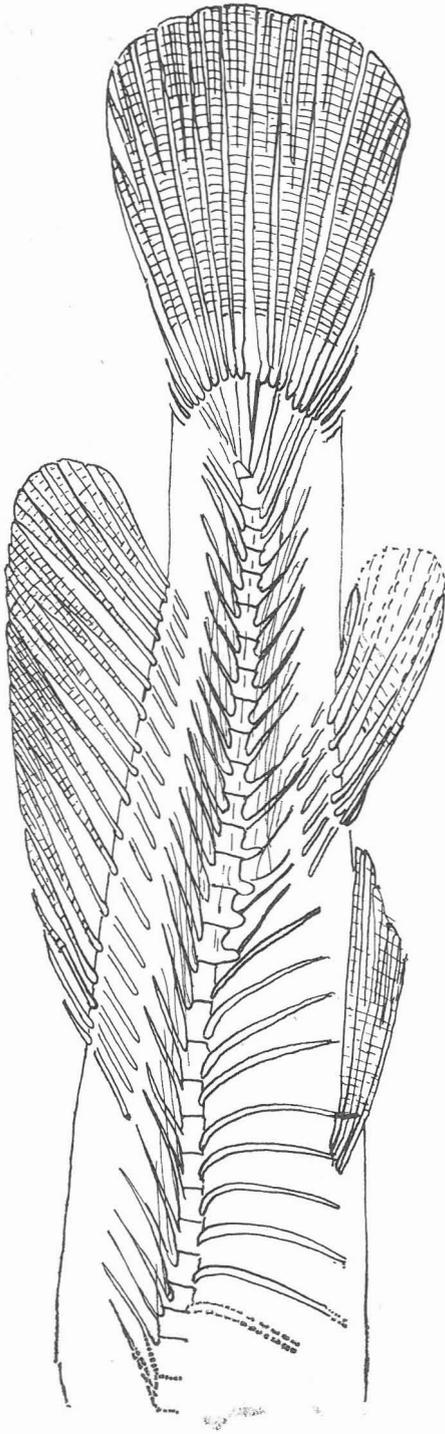


C



D

Abb. 14



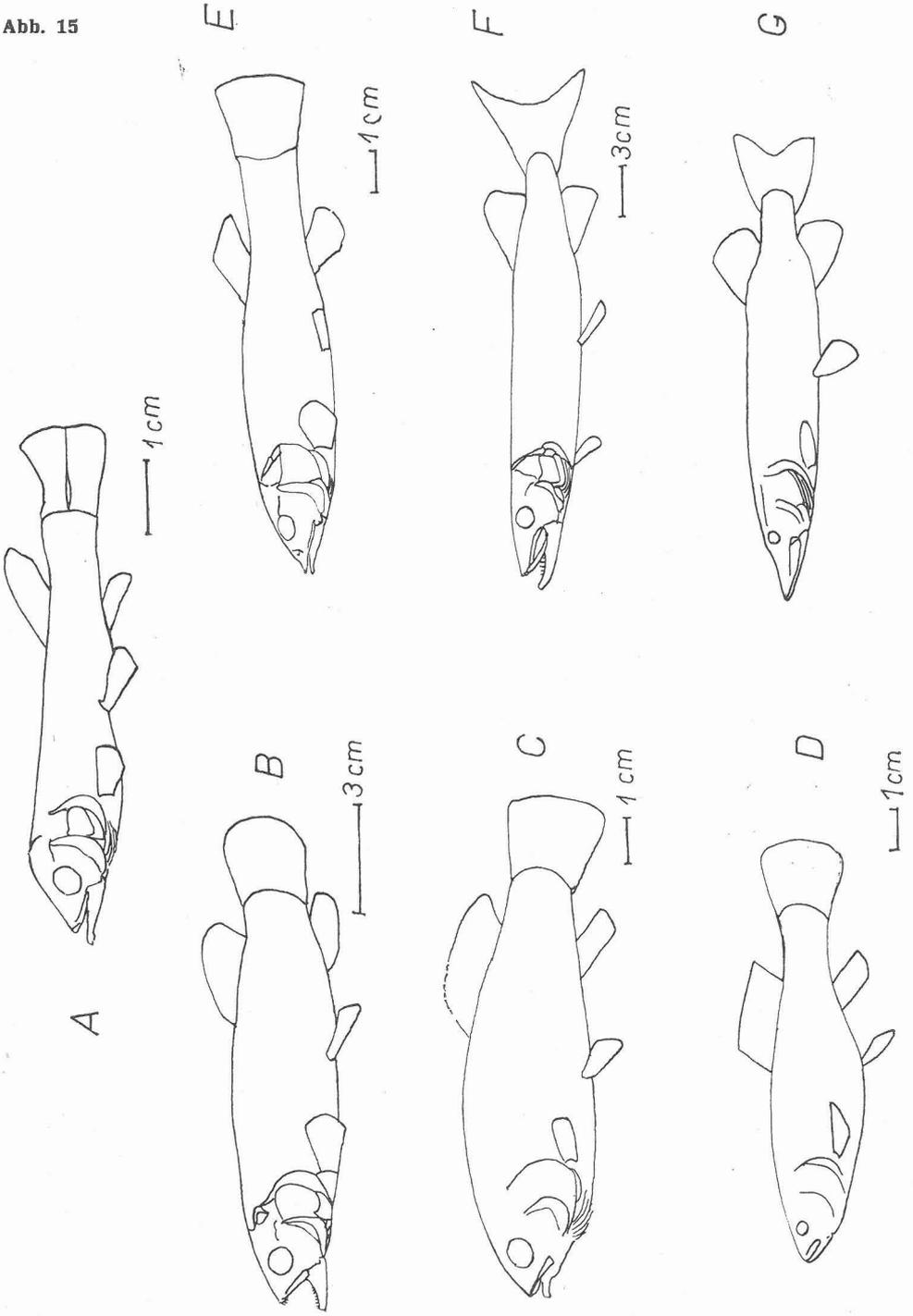


Abb. 16

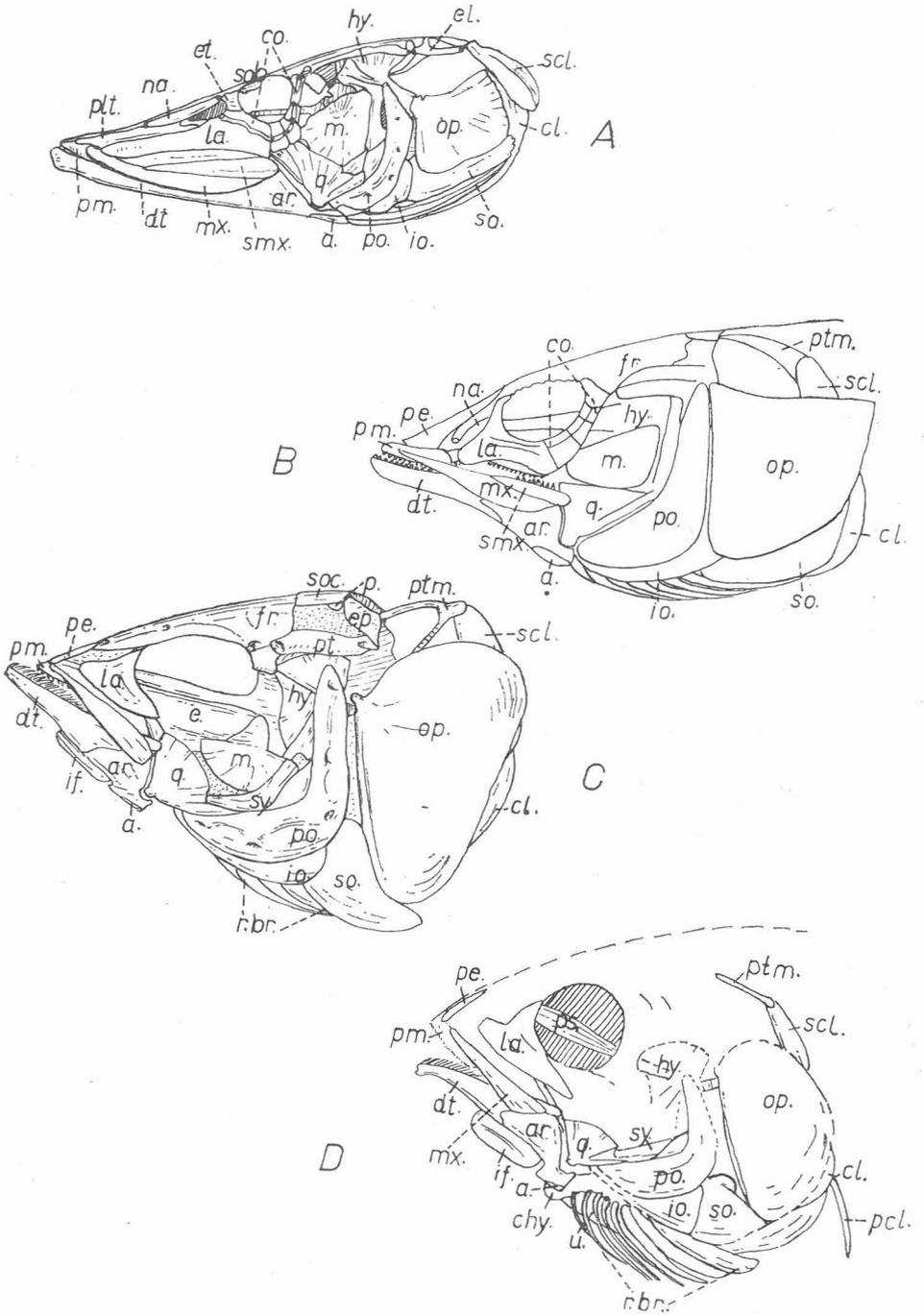
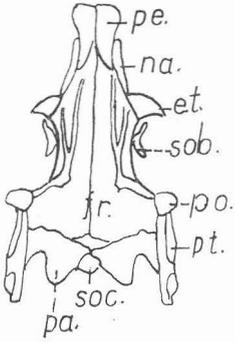
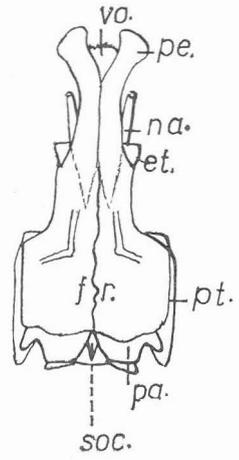


Abb. 17

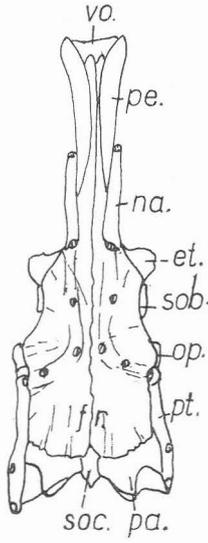
A



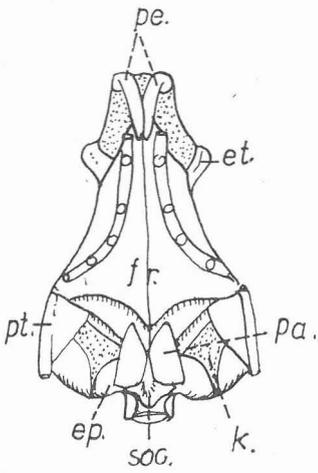
B



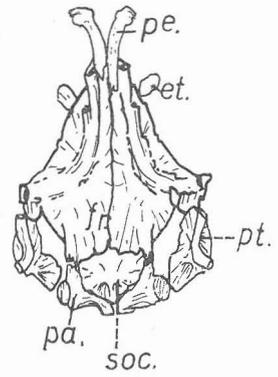
C



D



E



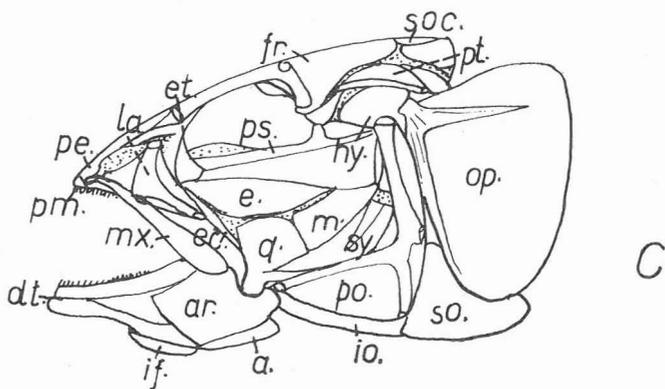
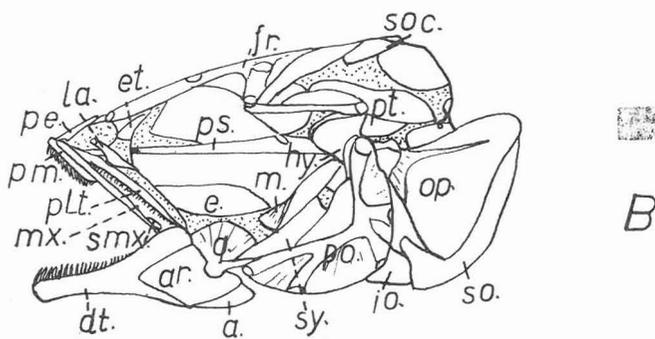
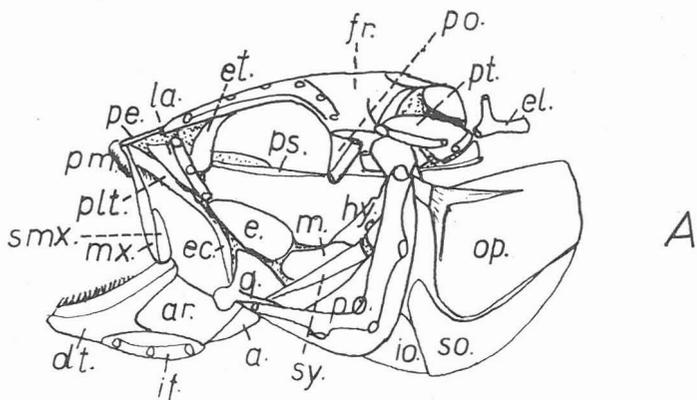
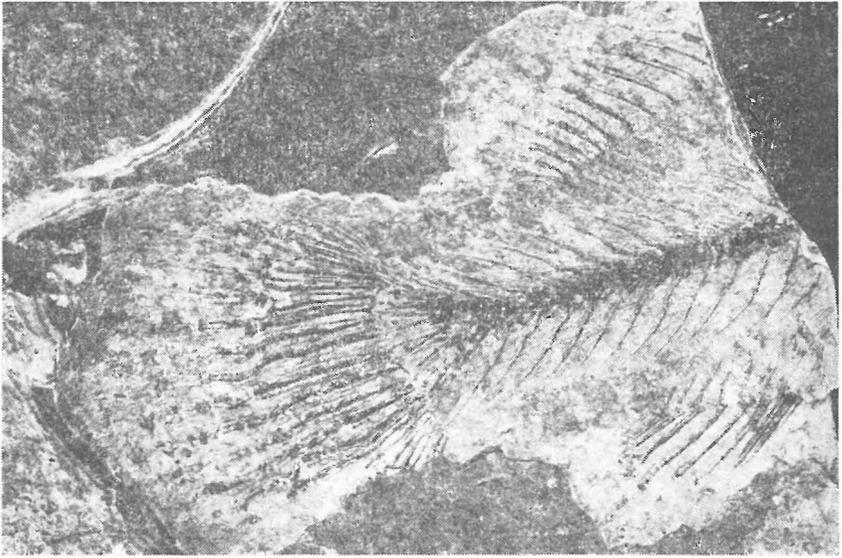


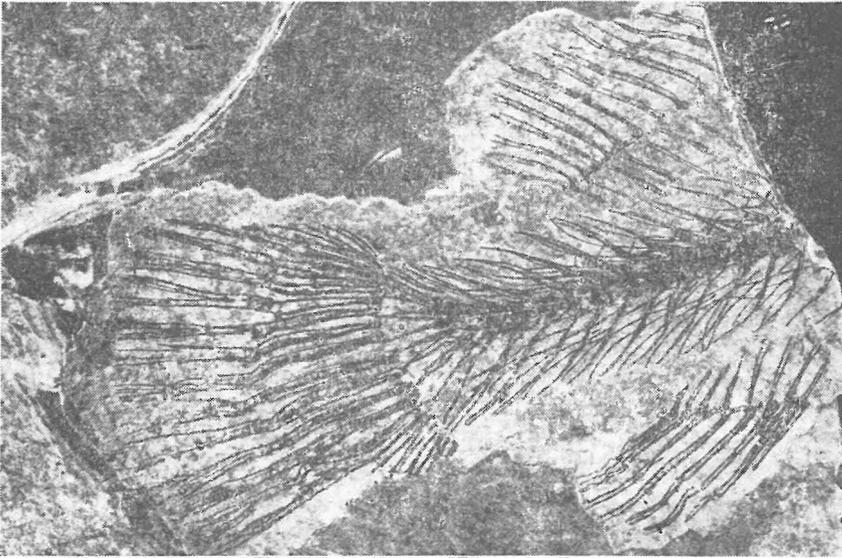
Abb. 19



1

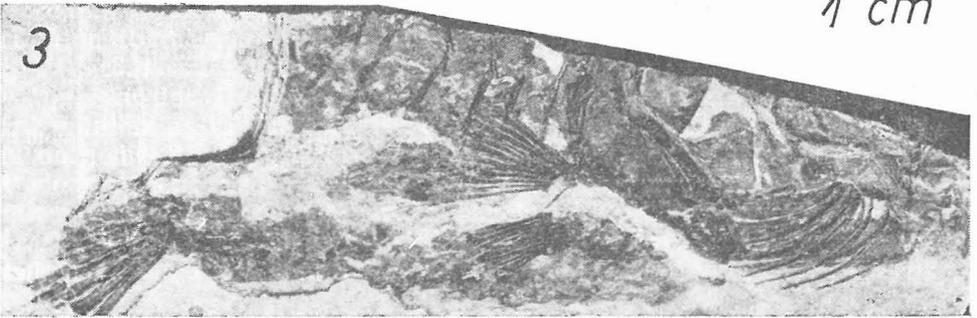
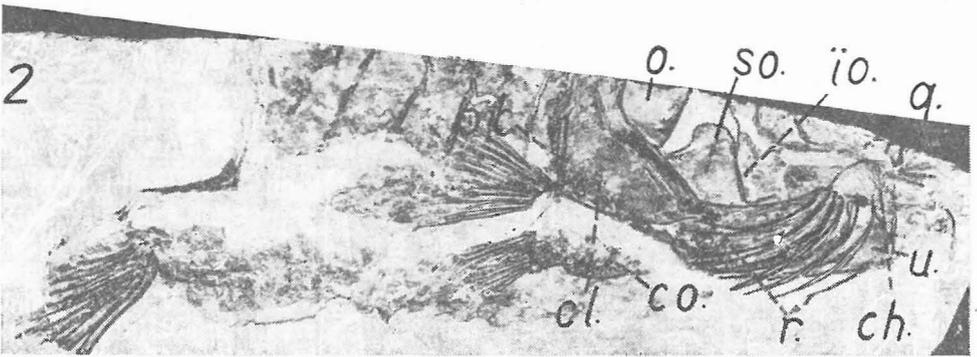
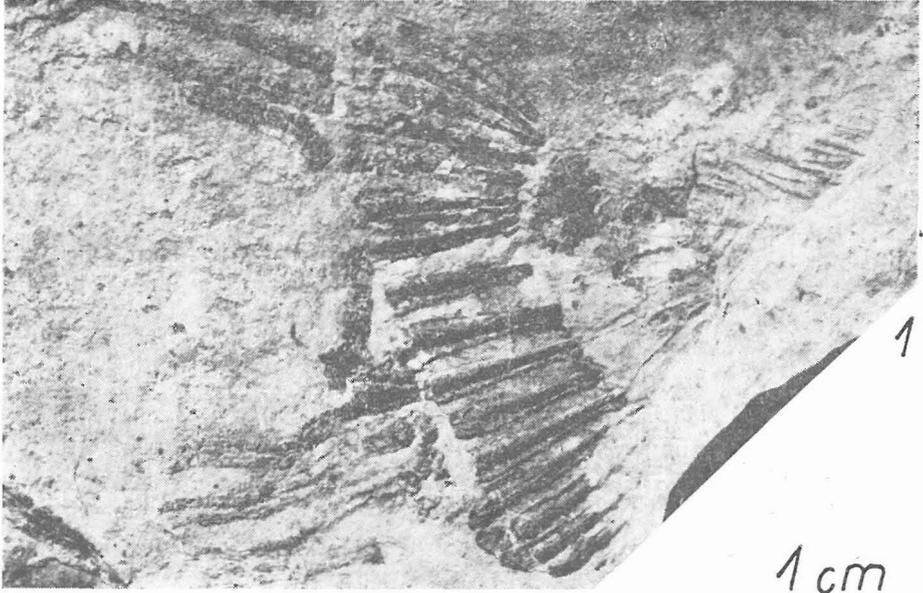


1 cm



2

Abb. 20



TAFELERKLÄRUNGEN

Benutzte Abkürzungen: a.—Angulare, ar.—Articulare, ch.—Ceratohyale, cl.—Cleithrum, co.—Coracoideum, d.—Dentale, e.—Ectopterygoideum, f.—Frontale, h.—Hyomandibulare, hh.—Hypohyalia, io.—Interoperculum, if.—Inframandibulare, l.—Lacrymale, m.—Maxillare, o.—Operculum, p.—Parasphenoideum, pc.—Postclaviculare, pe.—Proethmoideum, pm.—Praemaxillare, po.—Praeoperculum, pt.—Posttemporale, q.—Quadratum, r.—Radii branchiostegi, s.—Symplecticum, sc.—Supracleithrum, so.—Suboperculum, u.—Urohyale. Alle Exemplaren in den Sammlungen des Nationalmuseums, Praha. Foto M. Páralová, Geol. Inst. ČSAV, Praha.

Taf. 1:

Umbra prochazkai n. sp., Mittelaquitan, Bechlejovice bei Děčín, Nordböhmen Nr Be 3a (Pc 156) — Holotypus (Fig. 1), Nr Be 3b — Unterteil des Gegenabdrucks des Holotypus (Fig. 2).

Taf. 2:

Umbra prochazkai n. sp., Bruchstück des Kopfes, Nr Be 6b (Pc 158). Fig. 1 ist überzeichnet.

Taf. 3:

Umbra prochazkai n. sp. Der Kopf, Nr Be 1a (Pc 155). Fig 2 ist überzeichnet.

Taf. 4:

Umbra oderiensis n. sp. Aquitan, Odeř bei Ostrov n. Ohřf, Westböhmen. Fig. 1 — Bruchstück des Rumpfes, O 1 b1 (Pc 160) — Gegenabdruck des Holotypus; Fig. 2 — Holotypus, Nr O 1 a (Pc 160).

LITERATUR

- AGASSIZ L. (1843): Recherches sur les poissons fossiles. V. Neuchâtel, 5, 1833—43, 160 S.
- ALEJEV J. G. (1960): O raspoložení i osnovno lateralnogo kanala bokovoj linii u ryb. Tr. Sevastopol. biol. stancii, 13, 159—162
- ALEJEV J. G. (1963): Funkcionalnye osnovy vnešněgo strojenija ryby. Moskva, 247 S. Izdatel'stvo ANSSSR.
- ALEJEV J. G. (1976): Nekton. Kijev, 302 S. Izd. „Naukova dumka“.
- BALON E. K. (1966): Ryby Slovenska. Bratislava, 231 S. Nakl. Obzor.
- BŮŽEK Č., KVAČEK Z. (1964): Zpráva o paleobotanickém výzkumu v hroznětínské části sokolovské pánve. Zprávy o geol. výzkumu v r. 1964, S. 259.
- CAVENDER T. (1969): An Oligocene mudminnow (family Umbridae) from Oregon with remarks on relationship within Esocoidei. — Occas. Papers Mis. Zool. Univ. Michigan, 660, S. 1—33.
- CAVENDER T., LUNDBERG J. G., WILSON R. L. (1970): Two new fossil records of the genus *Esox* (Teleostei, Salmoniformes) in North America. Northwest. Sci., vol. 44, 3, 176—183.
- CROSSMAN E. J., HARINGTON C. R. (1970): Pleistocene pike, *Esox lucius*, and *Esox* sp. from the Yukon Territory and Ontario. Canad. J. Earth. Sci. 7, 4, 1130—1138.
- CHAPMAN W. (1934): The osteology of haplomorphic fish, *Novumbra hubbsi* Schultz, with comparative notes on related species. J. Morph., 56, 371—405.
- CHISAROVA G. D. (1971): Ryby iz kontiněntal'nych otloženíj pozdněvo měla i kajnozoya Central'no i Vostočnovo Kazachstana. V. sb. „Iskopajemaja fauna i flora Central'no i Vostočnovo Kazachstana“. Materialy po istorii fauny i flory Kazachstana 5, 57—62.
- ČORNYJ S. (1954): Adaptivni vzaemovidnocii plečevovo pojasa, žabernoj kryški i směžnych elementov u funkcijach dychanija i pitaniija kostistych ryb. Naukovi zapiski Kijevskovo derž. un-ta, 13, 6, 147—171.
- FROST E. A. (1933): Otoliths of fishes from the Lower Tertiary formations of Southern England. I. Isospondylii, Apodes, Berycomorphi. Ann. Mag. natur. Hist. (10), 12, 387—396.
- GREGORY W. K. (1928): Studies on the body forms of fishes. Zoologica, 8, 6, 325—421.
- GREGORY W. K. (1933): Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanics. Trans. amer. philos. Soc., 23, 75—481. Philadelphia.
- HRABĚ S., OLIVA O. (1953): Klíč našich ryb. Praha. 100 S. Nakladatel. ČSAV.
- KRAMER E. (1960): Zur Form und Funktion des Lokomotions-Apparates der Fische. Z. wiss. Zool. A, 163, 1—2.
- KUZNECOV S. S. (1962): Istoričeskaja geologija. Moskva 1962. 287 S. Gos. Učebno-pedagog. izdatel'stvo.
- LEBEDEV V. D. (1959): Neogenovaja fauna presnovodnych ryb Zajsanskoj vpadiny i Zapadno-Sibirskoj nizmennosti. Vopr. ichtiol. 12, 28—69.
- LEBEDEV V. D. (1960): Presnovodnaja četvertičnaja ichtiofauna evropejskoj časti SSSR. Moskva. 402 S. Izdat. Moskov. Universitěta.
- MALCOLM LOVE R. (1976): Chimičeskaja biologija ryb. Moskva 1976, 348 S. „Piščevaja promyšlennost“.
- MARTINI E. (1965): Die Fischfauna von Sieblos, Rhön. 2 Fischreste aus Koproolithen. Senckenbergiana lethaea, 46a, 307—314.
- MEYER H. v. (1848): Die fossilen Fische aus den tertiären Süßwassergebilden in Böhmen. N. Jb. Mineral. Geol. 424—433.
- MEYER H. v. (1857): Beschreibung der fossilen Decapoden, Fische, Batracheur und Säugetiere aus den tertiären Süßwassergebilden des nördlichen Böhmen. Palaeontographica, 2, 43—73, Stuttgart.
- NIKOLSKIJ G. V. (1957): Spezielle Fischkunde. Berlin. 632 S. VEB Deutschland.
- NIKOLSKIJ G. V. (1963): Ekologija ryb. Moskva. 367 S. Izd. „Vysšaja škola“.

- OBRHELOVÁ N. (1970): Fische aus den Süßwasserablagerungen des Villafranchium im Süden der ČSSR. *Geologie*, **19**, 5, 569—587.
- OLIVA O., HRABĚ S., LÁC J. (1968): Stavovce Slovenska I. Bratislava, 1—390. Vydavateľstvo SAV.
- PATTERSON C. (1963): A review of mesozoic Acanthopterygian Fishes with special reference to those of the English Chalk. *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, **739**, 247.
- PAWLOWSKA K. (1963): Ichtiofauna lupków interglacialnych (Masovien I) z Barkowic Mokrych kolo Sulejowa. *Acta Palaeont. Polon.*, **8**, 4, 475—593.
- PROCHÁZKA M. (1953): Naleziště třetihorní fauny a flory v páskovaném diatomitu u Bechlejovic v Českém Středohoří. *Věst. k. čes. spol. nauk, Tř. mat. přír.*, 1952, **16**, 26 S.
- SABANĚJEV L. P. (1960): Žizň i lovlja presnovodnych ryb. Kijev, 667 S. Gos. izdat. selsko-chozjaj. literatury USSR.
- STARKS E. Ch. (1904): The osteology of *Dallia pectoralis*. *Zool. Jb., Systematik, Geogr. Biol. Tiere*, **21**, 249—262.
- STERBA G. (1959): Süßwasserfische aus aller Welt. Leipzig/Jena, 638 S. Urania-Verlag.
- SYČEVSKAJA E. K. (1966): Ščukoobraznyje Zapadnoj Sibiri. *Bjul. otd. geol.* **6**, 142—143.
- SYČEVSKAJA E. K. (1968): Iskopajemyje Umbridae iz oligocena Zapadnoj Sibiri. V „Očerki po filogen. i sistemat. iskop. ryb i besčeljust“. Moskva, 162—166.
- SYČEVSKAJA E. K. (1976): Iskopajemyje ščukovidnyje SSSR i Mongolii. Moskva, 1—101. Izdatělstvo „Nauka“.
- SYČEVSKAJA E. K., DANILČENKO P. G. (1975): Novyj rod semějstva Palaeoesocidae iz paleogena Ukrajiny. *Sb. „Razvitije i směna organ. mira na rubeže mezoz. i kajnoz. Moskva*, 117—125.
- ŠPINAR Z. V. (1972): Tertiary Frogs from Central Europe. Praha. 286 S. Academia.
- ŠTYLKO B. A. (1928): Ostatki iskopajemoj ščuki iz Akmolinskoj gubernii. *Dokl. ANSSSR, A*, **25**, 521—524.
- TARAŠČUK V. I. (1962): Materialy k izučeníju presnovodnych ryb iz neogenovych i antropogenovych otloženij Ukrajiny. *Sb. prac. Zool. Muz. AN USSR*, **31**, 1—27.
- TROSCHER F. (1854): Über die fossilen Fische aus der Braunkohle des Siebengebirges. *Verhandl. nat.-hist. Vereins preuss. Rheinl. Westfal*, **11**, 1—28.
- VAN DOBBEN W. H. (1937): Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. *Arch. Nederland. Zool.* **2**, 1—72.
- VOIGT E. (1934): Die Fische der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina, n. F.* **2**, 21—246.
- WEILER W. (1961): Die Fischfauna des unteroligozänen Melanientons und des Rupeltons in der Hessischen Senke. *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch.*, **89**, 44—65.
- WEILER W. (1973): Erster Nachweis von Otolithen der Familie Umbridae (Pisces) im Tertiär des Mainzer Beckens, mit Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen innerhalb der Unterordnung Esocoidei. *Senckenberg. lethaea*, **53**, (6), 455—467.
- WEINFURTER E. (1950): Die oberpannonische Fischfauna vom Eichkogel bei Mödling. *Sitz.-Ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. 1*, **159**, 37—50.
- WEITZEL K. (1933): Fische aus dem Kieselgur von Bauern (Kreis Giessen) und deren Alter. *Notizbl. Verh. Erdk., Darmstadt*, **14**, 98—100.
- WINKLER T. (1861): Description de quelques nouvelles espèces de poissons fossiles des calcaires d'eaux douce d'Oeningen. *Naturkund, Verhandl. Holland. Maatschap. Wetenschap. Haarlem* (2), **14** 64 S.

**ROD UMBRA WALBAUM (PISCES) V SEVEROČESKÉM SLADKOVODNÍM TERCIERU.
DĚJINY VÝVOJE ESOCOIDEI BERG Z HLEDISKA FUNKČNÍ ANALÝZY.**

V českém spodním miocénu se vyskytují dva druhy rodu *Umbra*: druh *Umbra procházka* n. sp. ze středně-akvitánského diatomitu Českého středohoří (Bechlejovice u Děčína), druh *Umbra oderiensis* n. sp. pochází ze spodnomiocenních jílovců západních Čech (dál Odeř u Ostrova nad Ohří).

Oba druhy jsou velmi blízké dnešní naší *Umbra krameri* Walbaum, 1792. Liší se však ode všech dnešních druhů rodu *Umbra*; v některých rysech jsou bližší svrchnooligocenní *Proumbra irtyshensis* Sytchevskaya, 1968 ze západní Sibiře.

Rod *Proumbra* — pravděpodobný předek rodu *Umbra* — je blízký v některých znacích svrchnopaleocenní a eocenní čeledi *Palaeoesocidae* Berg, 1936, z níž *Umbroidea* vznikly. Z téže čeledi se vyvinula i druhá větev *Esocidae* — štikovité ryby. Vývoj obou větví šel odchylnou cestou:

Vývoj štikovitých ryb navazuje na vývojovou adaptaci *Palaeoesocidae*. Funkčně-morfologická analýza stavby *Palaeoesocidae* (svrchnopaleocenní rod *Boltysia* z Ukrajiny a eocenní rod *Palaeosox* z NDR) ukazuje, že se jednalo o dravé ryby číhavého typu. Svědčí o tom a) celkový tvar těla typu opeřeného šípku, u nějž jsou hřbetní a řitní ploutve posunuty do zadní poloviny těla. Takováto stavba zajišťuje stabilitu pohybující se ryby. b) zaokrouhlená ocasní ploutve je výhodná pro rychlé a prudké starty. Zároveň dovoluje svým příčným vlněním — spolu s podobnými pohyby prsních ploutví — nadnášet jinak nehybné tělo číhající ryby. c) ústa *Palaeoesocidae* jsou velká, adaptovaná k lovení rozměrnější (v poměru k velikosti útočníka) kořisti. Stavba hlavy je adaptovaná k těmuž: je zde již vyvinutý ozubený vomerálně-palatinální oblouk, vhodný spolu s ozubeným *glossohyale* k udržení kořisti. Horní strana *neurocrania* je zpevněna. Protože při polykání rozměrné kořisti vzniká velká štěrbina mezi odchlípenými skřelemi a *cleithrum*, mají dravé ryby často silně rozvinutý aparát radii *branchiostegi*, kryjící tuto štěrbinu. Skřelové kosti jsou poměrně malé, protože nemají úlohu v mechanismu nasávaní, jakou mají např. u kaprovitých ryb. Horní čelist není výsuvná a tak má tlama *Palaeoesocidae* charakter pevných kleští, obdobně jako je tomu u štiky.

Na tuto stavbu navazuje čeleď *Esocidae*, objevující se ve svrchním oligocénu sev. Asie (rod *Esox*), a zdokonaluje ji: a) zvětšují se rozměry, což je vhodné pro sílu a rychlost útoku. b) hřbetní a řitní ploutve se posunují ještě více dozadu, čímž je znovu posílena stabilita. c) ocasní ploutve je nyní mírně vykrojena; tato stavba dovoluje jak prudké starty tak i rychlejší plavbu (vykrojení ploutve je nutné pro rychlejší pohyb). d) zvyšuje se počet obratlů; zlepšuje se tak ohebnost ryb, nutná k manévrování mezi překážkami. e) zvětšuje se tlama, zuby se diferencují na velké a drobné. Oba rysy jsou výhodné pro dravce, zejména dravce číhavého typu; rozsah úst koriguje případné nepřesnosti útoku, silné zuby zachycují kořist pevněji.

Současný *Esox* má oproti fosilním ještě větší tlamu a zpevněné přední okraje hřbetní a řitní ploutve.

Můžeme tedy shrnout, že vývoj v linii *Palaeoesocidae-Esocidae* šel ve směru zvyšování schopnosti dravce — t.j. lovce velké, silné a hbité kořisti.

Vývoj *Umbridae* šel jinou cestou: zde pozorujeme jednak jisté slábnutí rysů dravých ryb, jednak přechod k novému způsobu přemísťování. První znaky odlišného vývoje oproti štikovitým jsou patrné již u *Proumbra*: hřbetní a řitní ploutve jsou dosud posunuty dozadu, jako u *Palaeoesocidae*, hřbetní ploutve je však o něco delší než řitní. V dalším vývoji dochází k posílení této tendence: hřbetní a řitní ploutve se stěhují poněkud do předu, směrem k těžišti, hřbetní ploutve se nadále zvětšuje, rozdíl mezi hřbetní a řitní ploutví se zesiluje. Ústa již u *Proumbra* jsou menší, než u štik, v *neurocraniu* jsou kosti spojeny daleko méně pevně, než u *Esox*, je zde řada chrupavek. Probíhá redukce kostí, v nichž jsou kanály postranní linie, i otvorů těchto kanálů, a to zejména na spodní straně hlavy.

Vývojová tendence u *Umbridae* směřuje k adaptacím spojeným s lovem menší kořisti. K tomuto je zapotřebí jiné taktiky a jiných pohybů: *Umbra* — a pravděpodobně částečně i *Proumbra* — přechází ke přemísťování pomocí tzv. periferního undulačního systému pohybu (sensu ALEJEV, 1976). Při něm se využívá pomalé lokomace vyvolané vlněním

hřbetní ploutve, bez pohybů těla, a veslovitými pohyby hrudních ploutví. Tento druh pohybu umožňuje manévrovat mezi překážkami. Vyžaduje přestavbu těla: pro dobré schopnosti manévrování je zapotřebí sblížit těžiště ryby s centrem vertikální projekce téhož (sensu ALEJEV, 1963), jehož je dosaženo posunem vzadu ležících ploutví vpřed. Tímto posunem se zmiňuje i stabilizační účinek vzadu ležících hřbetní a řitní ploutví, který je při častých obratech ryby již méně žádoucí. Pro zvětšení účinnosti vlnění musí být hřbetní ploutev nyní delší. Vedle nového způsobu pohybu zůstává Umbridae i se štikami společná schopnost dlouhodobého číhání (zaokrouhlená ocasní ploutev!) a prudkých útoků.

Vzhledem k převážnému lovení drobnější potravy nemusí být tlama již tak rozměrná, ani štěrbinu mezi operculum a cleithrum. Ústa se proto zmenšují, snižuje se počet radií branchiostegi. Ani neurocranium nemusí být tak pevné, proto se spojení kostí uvolňuje.

Vývoj Umbridae směřuje ke zvýšení schopnosti manévrovat, lovit menší kořist, i když nadále zůstává zde schopnost dravých ryb číhat a útočit.

Umbroidea vznikla pravděpodobně z takového představitele Palaeoesocidae, který byl méně specializován k dravému způsobu života, nežli předchůdci dnešních štik.

SBORNIK NÁRODNÍHO MUZEA V PRAZE — ACTA MUSEI NATIONALIS PRAGAE

Volumen XXXIV B (1978), No 2 - 4

Redaktor: Ing. JIŘÍ ČEJKA, CSc.

Cena tohoto čísla 29,— Kčs