

Thema: Fossilfundstätte Messel

NORBERT MICKLICH: Biologisch paläontologische
Untersuchungen zur Fischfauna der Messeler Ölschiefer
(Mittel-Eozän, Lutetium)

LS

Oh 2

andrias 4

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 12. 1985

Thema: Fossilfundstätte Messel

andrias 4

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 12. 1985

ZA 7631 LS, 4. 1985 LS



ISSN 0721-6513

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Karlsruhe

Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Dr. G. PHILIPPI,

Prof. Dr. S. RIETSCHEL

Schriftleiter des Bandes: S. RIETSCHEL

Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH

Gesamtherstellung: Badenia Verlag und Druckerei
GmbH, Karlsruhe

© Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Postfach 39 49, D-7500 Karlsruhe 1

NORBERT MICKLICH

Biologisch-paläontologische Untersuchungen zur Fischfauna der Messeler Ölschiefer (Mittel-Eozän, Lutetium)

Kurzfassung

Aus den mitteleozänen (lutetischen) Ölschiefen der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland) werden die folgenden Knochenfische (Pisces, Teleostei) anatomisch eingehend beschrieben: *Anguilla ignota* n. sp. (Anguillidae), *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978 (Percichthyidae) und *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933 (Serranidae). Neben der Morphologie werden auch systematische, phylogenetische und funktionell-ökologische Fragestellungen erörtert. Die Schuppenoberflächenstrukturen werden als Grundlage eines Interpretationsversuches des Wachstumsablaufes bei Messeler Barschartigen herangezogen. Ferner werden pathologische Veränderungen am Dermalskelett beschrieben und in Verbindung zur mutmaßlichen Ökologie der betreffenden Arten diskutiert.

Die verbesserte Kenntnis des Knochenbaus von Messeler Barschartigen läßt die Abgrenzung mindestens einer weiteren, für Messel bislang als taxonomische Einheit nicht bekannten Gruppe notwendig erscheinen. Dieser wäre ein Großteil der bislang als Jugendstadien der Gattungen *Amphiperca* bzw. *Palaeoperca* angesprochenen Exemplare zuzurechnen.

Abstract

Biological-Palaeontological Studies on the Fishfauna of Messel Oilshales (Middle Eocene, Lutetium). – The paper gives detailed morphological descriptions and diagnoses of three genera and species of teleostean fishes from the Messel pit near Darmstadt (West Germany): *Anguilla ignota* n. sp. (Anguillidae), *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978 (Percichthyidae), and *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933 (Serranidae). A short provisional characterization of another species is added. A survey of the most important body measurements of the Messel percoid fishes is given in text-figure 49.

Questions of systematics, phylogeny, biogeography, ecology and functional morphology are discussed as far as possible for all species mentioned. The genealogical relationships of *Anguilla ignota* cannot be determined with certainty yet. Most of the so-called trivial specific characters are shared, among the recent eel species, with those of the indo-pacific seas. Ecological adaption is obviously not the same for all the teleostean fishes dealt with: One group seems to have lived piscivorously in a habitat filled with obstructions. The other one presumably preferred small-sized prey and free water areas. All were probably poikilosmotic. The variable differentiation of certain morphological characters in percoids is tested for significance in taxonomy. Especially in *Amphiperca multiformis* further investigations are needed to decide clearly whether or not there are separable subpopulations.

Some of the pathological modifications noticed in the dermal skeleton of the percoids are described and discussed in connection with the presumed ecology of the species.

Surface sculptures of the Messel percoid fish scales are used as a base for discussion of growth processes and growth conditions. Any indication of the existence of two different periods of growth and rest in the course of one single year, as VOIGT 1934

has concluded for the teleostean fishes of the Geiseltal localities, is still lacking. Growth cessation in Messel percoid fish scales cannot be due to spawning periods only.

The differences in the intensity and frequency of such cessation marks between scales of *Amphiperca multiformis* and *Palaeoperca proxima* are remarkable. An ecological basis for these contrasts is suggested.

Resumé

Études biologique et paléontologique de l'ichthyofaune des schistes bitumineux de Messel (Eocène moyen, Lutétien). Dans ce mémoire sont données les descriptions morphologiques détaillées et les diagnoses de trois espèces de poissons téléostéens de la carrière de Messel près de Darmstadt (R. F. A.): *Anguilla ignota* n. sp. (Anguillidae), *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978 (Percichthyidae) et *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933 (Serranidae). Une courte caractérisation provisoire d'une autre espèce est ajoutée. Un tableau des plus importantes mensurations du corps des poissons percoides de Messel est donnée (texte-figure 49).

Les questions relatives à la systématique, la phylogénie, la biogéographie, l'écologie et la morphologie fonctionnelle sont discutées dans la mesure du possible pour toutes les espèces mentionnées. Les relations phylétiques d'*Anguilla ignota* ne peuvent cependant pas être déterminées avec certitude. La plupart des caractères spécifiques soi-disant banals sont partagés avec les espèces d'anguilles actuelles des mers indo-pacifiques.

L'adaptation écologique n'est évidemment pas la même pour tous les poissons téléostéens étudiés: Un groupe semble avoir eu un régime piscivore et avoir vécu dans un habitat encombré. L'autre préférerait probablement de petites proies et des eaux libres. Tous étaient probablement poikilosmotiques.

La différenciation variable de certains caractères morphologiques des percoides est testée afin de déterminer leur signification taxonomique. Des recherches complémentaires sont nécessaires, particulièrement chez *Amphiperca multiformis*, pour décider s'il est ou non possible de distinguer des sous-populations.

Quelques-unes des modifications pathologiques connues dans le squelette dermique des percoides sont décrites et discutées en relation avec l'écologie présumée des espèces.

Les sculptures de la surface des écailles des poissons percoides de Messel sont utilisées pour tenter d'analyser de deux périodes annuelles de croissance. Aucune preuve de l'existence de deux périodes annuelles de croissance et de repos, comparables à ce que VOIGT 1934 a conclu de l'étude des poissons téléostéens des gisements de Geiseltal, n'a encore été trouvée. L'interruption de la croissance des écailles des poissons percoides de Messel ne peut être due uniquement aux périodes de frai.

Les différences d'intensité et de fréquence de telles marques d'interruption sont remarquables entre les écailles d'*Amphiperca multiformis* et celles de *Palaeoperca proxima*. Une raison écologique est suggérée pour expliquer ces différences.

3.3.3	Wirbelsäule	92
3.3.4	Paarige Extremitäten	94
3.3.5	Unpaare Extremitäten	96
3.3.6	Hautskelett	103
3.3.7	Systematik	106
3.3.8	Vergleich, Abgrenzung von fossilen Formen	107
3.3.9	Vergleich, Abgrenzung von rezenten Formen	108
3.3.10	Beziehungen zu anderen Gattungen und Arten	108
3.3.11	Biogeographie	111
3.3.12	Variabilität	111
3.3.13	Ökologie: A. Autökologie	113
	B. Synökologie	122
3.3.14	Erläuterungen zur Beschriftung der Textabbildungen	123
3.4	„Juvenilformen“	125
3.4.1	Vorbemerkung	125
3.4.2	Abgrenzungsmöglichkeiten gegenüber den anderen Messeler Barschgattungen	125
3.4.3	„Variabilität“	126
3.4.4	Bemerkungen zur Ökologie	126
4.	Morphologischer Teil B: Krankhafte Veränderungen, Wachstum	127
4.1	Palaeopathologische Befunde	127
4.1.1	Veränderungen der Wirbelsäule	127
4.1.2	Lepidotrichia	127
4.1.3	Pathologische Schuppenskulpturen	127
4.2	Wachstumsanalysen anhand der Schuppenoberflächenskulptur	128
4.2.1	Vorbemerkungen	128
4.2.2	Wachstumsmarken auf Schuppen Messeler Percoidei	128
4.2.3	Berechnung und Beurteilung von Wachstumskurven	130
5.	Schlußbemerkung	130
6.	Zusammenfassung	130
7.	Danksagung	131
8.	Literatur	132
9.	Tafeln	138

1. Einleitung

In letzter Zeit wurde, nicht zuletzt durch die umfangreichen Grabungen verschiedener Institute, die hervorragende Bedeutung der ehemaligen Messeler Ölschiefergrube (9 km NE Darmstadt, TK 25 Bl. 6018 Langen, PQ R 82/H 31) als Fossilagerstätte bestätigt.

Unter den Wirbeltierfunden sind dabei Fische, insbesondere die sogenannten „Holosteii“, besonders häufig (vgl. FRANZEN 1978, 1979; hier auch detaillierte Angaben zur Fundstelle). Dennoch blieben gerade die Fische bei der wissenschaftlichen Bearbeitung bislang kaum beachtet. Die wenigen Neuuntersuchungen (WILEY 1976, JERZMAŃSKA 1977, MÖNCH 1977) beschränken sich, entsprechend der Fundhäufigkeit, nahezu ausschließlich auf die Knochenganoiden.

Die Kenntnisse der Teleosteerfauna basieren hingegen auf einer Arbeit von WEITZEL aus dem Jahr 1933. Dieser lagen Exemplare in nur geringfügig verändertem Originalölschiefer zugrunde. Die inzwischen erheblich verbesserte Präparationsmethodik ermöglicht jedoch, zusammen mit dem ständig zunehmenden Vergleichsmaterial, weitaus intensivere Detailstudien. Hierdurch wird die Anzahl der (pal-)ökologischen Interpretationsansätze entscheidend erweitert, was letztlich zu einer Verdichtung der Kenntnisse des mitteleozänen Lebensraumes „Messel“ führen muß.

Aus den genannten Gründen schien eine Überarbeitung der Messeler Teleosteer dringend erforderlich. Ein erster Beitrag soll im Rahmen dieser Dissertation gegeben werden.

2. Material und Methodik

2.1 Material

2.1.1 Fossiles Vergleichsmaterial

Die verwendeten Exemplare stammen vornehmlich aus Beständen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft (Sammlung fossiler Wirbeltiere der Sektion Paläozoologie II; Belegsammlung für Messel-Material) sowie Privatsammlungen. In Einzelfällen wurde auf Stücke anderer Institute zurückgegriffen. Ein Großteil der Informationen basiert zudem auf Literaturangaben. Die Quellen sind, ebenso wie eine Auflistung des jeweiligen Belegmaterials, bei den entsprechenden Beschreibungen im Text zu finden.

2.1.2 Rezentes Vergleichsmaterial

Ich schließe mich der Auffassung von GREENWOOD et al. (1966: 347) bzw. PATTERSON (1977: 621, 622) an: Die entscheidende Voraussetzung zur Bearbeitung und Deutung fossilen Fischmaterials ist in der hinreichenden Klärung der Verhältnisse bei Rezentformen zu sehen. Diese gingen dementsprechend bereits auf osteologischer Basis wesentlich in die Arbeit ein: Soweit möglich wurde der Direktvergleich mit Skeletten oder Alkoholexemplaren heute lebender Gattungen und Arten gesucht.

Das betreffende Material entstammt zumeist den Sammlungen der Sektion Ichthyologie I des Forschungsinstitutes Senckenberg. Zusätzlich kamen allzuringefärbte Aufhellungsexemplare oder vollständig mazerierte Exemplare aus eigenen Beständen zur Verwendung. Ansonsten wurde wiederum auf Literaturhinweise zurückgegriffen. Die Auflistungen finden sich entsprechend zu 2.1.1. im Text.

2.2 Methodik

2.2.1 Bemerkungen zur Systematik

Grundlage der höheren taxonomischen Einheiten war der von PATTERSON & ROSEN (1977: 163) ausgearbeitete Gruppierungsvorschlag. Die Anregungen von TAVERNE (1974: 88, 89) wurden, sofern es angebracht erschien, berücksichtigt. Der Begriff „Plesion“ wurde zunächst ausgespart. Der Modus der Autorenangabe bei den systematischen Übersichten folgt, ebenso wie deren Zuweisung bei Ordnungen/Unterordnungen, GREGORY (1907). Oberhalb des Familienniveaus werden die Auflistungen sämtlicher jeweils untergeordneter Taxa als Definitionen angesehen. Unterhalb gelten die in den entsprechenden Revisionen genannten, bzw. als entscheidend angesehenen (morphologischen) Kriterien. Diese wurden vor jeder Zuordnung der Messeler Formen zu einem bestimmten Taxon gegeneinander abgewogen. Die Autorennamen der Familien entsprechen den Angaben von GILL (1893).

2.2.2 Bemerkungen zu den phylogenetisch orientierten Rekonstruktionsversuchen

Die auf diesem Gebiet bestehenden Auffassungsunterschiede bezüglich der anzuwendenden Analyse- und Darstellungsverfahren sind beträchtlich (Zusammenfassungen zur Methodik u. a. bei BONDE, 1977). Nicht zuletzt deshalb wird die Phylogenese-Rekonstruktion häufig „eher als Kunst denn als Wissenschaft“ angesehen (THOMSON 1971: 71).

Ich beschränke mich, sofern derartige Probleme überhaupt angesprochen werden, auf die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen im HENNIG'schen, d. h. genealogischen Sinn. Die Anwendbarkeit dieser Prinzipien in der Ichthyologie wurde z. B. von NELSON (1972) „überprüft“ und akzeptiert. Als Grundlage der Diskussionen in dieser Arbeit ist das von SCHLEE (1971) beschriebene und u. a. von WILEY (1976) erörterte und erweiterte „phylogenetische“ Verfahren anzusehen. Bei ungeklärten taxonomischen Verhältnissen der in Frage kommenden rezenten Bezugsgruppe werden, in Anlehnung an einen Vorschlag von PATTERSON (1977: 609–619), nur diejenigen Vertreter in die Überlegungen einbezogen, deren Zuordnung als gesichert anzusehen ist. Ich möchte in Ergänzung folgende Punkte betonen:

Derartige Rekonstruktionsversuche haben rein theoretischen Charakter (vgl. PETERS 1976: 332, 333; HECHT & EDWARDS 1977: 3; PLATNICK 1978: 336). Belegbare, d. h. bekannte „Merkmale“ (egal ob morphologischer, ethologischer oder phylogenetischer Art) stellen keine Direktbeweise für die Evolution

dar. Sie können lediglich als Ergebnisse eines derartigen Vorgangs gedeutet werden. Eine Verknüpfung mit der Entstehungsgeschichte ihrer „Träger“ ist nicht obligatorisch (u. a. Diskussionen von PATTERSON & ROSEN 1977: 154, 155; PLATNICK & HARPER 1978: 358). Die in Form eines Cladogrammes wiedergegebene Phylogenie-Hypothese ist zunächst keiner Reglementierung hinsichtlich der Art und Weise ihres Zustandekommens zu unterwerfen. Anforderungen bestehen lediglich in folgenden Punkten: Berücksichtigung von Gegebenheiten der Evolutionstheorie („Axiome“), innere logische Geschlossenheit und potentielle Widerlegbarkeit der Annahmen (PETERS 1976; BONDE 1977). Letztlich überprüft („getestet“) wird die Übereinstimmung von Implikationen der gegebenen Hypothese mit zusätzlichen (nachträglich) eingebrachten Befunden („Voraussetzungen“). Dies kann – wie von GAFFNEY (1979) oder RIEPPEL (1980) empfohlen – u. a. durch Einbringen neuer morphologischer Details geschehen. Ebensogut sind jedoch auch andere, bei der Erstellung der Annahme unberücksichtigte Befunde (z. B. aus der Literatur) als „Testcharaktere“ zu akzeptieren (GUTMANN & PETERS 1973: 19). Bei mehreren möglichen „Phylo-Genesen“ ist diejenige zu bevorzugen, die die gegebenen Taxa auf einfachste Weise miteinander verbindet („Parsimonitätsprinzip“; vgl. WILEY 1980: 79). Hervorzuheben ist, daß es sich hierbei um einen rein analytisch begründeten Schritt handelt, dessen Ergebnis nicht zwangsläufig mit dem tatsächlichen Evolutionsablauf korreliert sein muß (HECHT 1976: 361). Taxonomische Einheiten repräsentieren Organismengruppen. Ich akzeptiere die Auffassung von GUTMANN (1977: 646) der unter dem evolvierenden Organismus einen Komplex sich verändernder struktureller und funktioneller Beziehungen versteht. Nicht nur Merkmale, auch Interaktionen können modifiziert werden.

Die Deutung isolierter Einzelkomponenten bleibt problematisch. Nur schrittweise Abwandlungen überstehen den Selektionsdruck, nicht alle „Parameter“ verändern sich gleichzeitig, bzw. zeigen den gleichen Entwicklungstrend („Mosaikentwicklung“). Die Genealogie betrifft stets die Gesamtheit, während die Testmöglichkeiten auf eine getrennte Überprüfung der Teilsysteme beschränkt bleiben.

Konsequenterweise sollte jeder Rekonstruktionsversuch allen verfügbaren Informationen Rechnung tragen. Ich halte daher die Einbeziehung funktioneller und energetischer Gesichtspunkte für außerordentlich wichtig. Ansatzstellen sind sowohl bei der Merkmalsgewichtung (z. B. Trennung „dominanter“ von „plastischen“ Charakteren; vgl. DULLEMEIJER & BAREL 1977: 114) als auch beim Erstellen von Synapomorphie-Hypothesen („Leserichtungskriterium“, „Ökonomieprinzip“ von GUTMANN & PETERS) gegeben.

2.2.3 Bemerkungen zur Biogeographie

Die Rekonstruktion der früheren Verbreitungen heutiger Arten ist ebenso spekulativ wie Hypothesen über ihre genealogischen Beziehungen (McDOWALL 1978: 92). Im Gegensatz zu letzteren ist in der biogeographischen Analyse den Fossilien eine bedeutendere Rolle zuzumessen: Sie können „datierbare“ Belege sonst möglicherweise kaum zu vermutender ehemaliger Lebens- bzw. Verbreitungsräume darstellen (z. B. Lungenfische, vgl. KLAUSEWITZ 1980: 330).

Ich orientiere mich bei den wenigen Anwendungsstellen im Text an der von CROIZAT entwickelten und unter an-

derem von WILEY (1976: 93–97) zusammengefaßten „panbiogeographischen“ Methode. Diese „Vikarianzbiogeographie“ befaßt sich mit endemitschen Gebieten, ihren Zwischenbeziehungen und den geologischen Faktoren, die für ihre geschichtliche Entwicklung grundlegend gewesen sein könnten. Als stellvertretend für meine Auffassung des Verfahrens sehe ich folgende Leitsätze an (vgl. NELSON 1972: 35; KEAST 1977: 269; NELSON 1978: 474–477; ROSEN 1978: 183):

- (1) Jedes definierbare erdgeschichtliche Ereignis muß in einigen erkennbaren (Verbreitungs-)Mustern dokumentiert sein.
- (2) Jedes derartige Muster muß jedoch nicht mit einem erkennbaren paläogeographischen „Trend“ übereinstimmen.
- (3) Einige heutige Verteilungen können ebensogut durch zufällige Transport/Verbreitungsereignisse bedingt sein. Derartige Vorgänge sind bei der Erklärung endemitscher Verteilungen zu bezweifeln.
- (4) Phylogenetische Beziehungen endemischer Taxa stellen die einzig geeignete „Testmöglichkeit“ biotischer Beziehungen dar. Weitverbreitete Taxa sind die „Plesiomorphien“ d. Biogeographie. Ein hoher Prozentsatz übereinstimmender Arten ist als „Stütze“ biogeographischer Hypothesen nicht geeignet.
- (5) Status wie Beziehungen rezenter und fossiler Arten müssen hinreichend geklärt sein, ehe diese zur Diskussion beitragen können.

2.2.4 Bezeichnung und Vermessung von Hartteilkomplexen und Muskelverbindungen

Terminologie der Skelettelemente. Die Mehrzahl der verwendeten Begriffe ist weitverbreitet und derart geläufig, daß weitere Erklärungen überflüssig erscheinen. Ich beschränke mich daher im wesentlichen mit einem Hinweis auf die ausführlichen Listen der wichtigsten Elemente und ihrer Synonyme bei STARKS (1901) bzw. HARDER (1964: 247–259). Entsprechende Informationen zur Benennung der Schuppenstrukturen finden sich bei CREASER (1926: 17–31).

Die weitaus größten Bezeichnungsunterschiede betreffen die Elemente des caudalen Stützsystems. Die „Variabilität“ der Termini beruht auf Meinungsverschiedenheiten der jeweiligen Autoren betreffs der Ableitung einzelner Komponenten. Ich orientiere mich an der von MONOD (1968: 21–129) vorgeschlagenen Terminologie, gebe aber – wie bei anderen Skeletteilen auch – im Zweifelsfalle besonders wichtige Synonyme mit an.

Weitere Hinweise zur Elementbezeichnung finden sich bei den entsprechenden Abbildungen sowie im Text. Lagebeziehungen und -bezeichnungen. Die Angaben richten sich grundsätzlich nach der Anordnung und Ausrichtung im Fossilverband. Bei Bezugnahme auf mutmaßliche in vivo Verhältnisse wird dies vermerkt. Basis der Beschreibung von Lageverhältnissen bildet die Darstellung von HARDER (1964: Abb. 6, 7). Notwendige Spezifikationen folgen den Vorschlägen von BAREL et al. (1976: 173).

Vermessung von Einzelknochen; Proportionen. Einzelne Elemente werden – sofern möglich –

nach den von MORALES & ROSENLUND (1979) erstellten Prinzipien charakterisiert. Abweichungen von diesem Verfahren bleiben jedoch häufig unumgänglich und sind an den entsprechenden Stellen im Text vermerkt.

Sofern die Dimensionen ganzer Funktionskomplexe bzw. Körperabschnitte verglichen werden, sind Skizzen zur Lage der verwendeten Meßstrecken beigefügt.

Muskulatur. Die Bezeichnung mutmaßlicher Muskelansatzstellen und -verbindungen erfolgt in Analogie zu Rezentverhältnissen. Als Grundlagen sind im Cranialbereich die Arbeiten von DIETZ (1914), OSSE (1969) und GOEDEL (1974) anzusehen, für den restlichen Körper im wesentlichen die Untersuchungen von GREENHOLM (1923). Auf die Verwendung anderer Terminologien ist entsprechend hingewiesen.

2.2.5 Zeichnerische Darstellungen

Alle Detailzeichnungen wurden, ähnlich der von WEITZMAN (1962: 10, 11) angewandten Methode, an Hand von Diapositiven oder Negativen angefertigt und anschließend durch Direktbeobachtungen unter dem Binokular im Detail ergänzt. Die fotografierten Stücke waren zu meist mit Ammoniumchlorid bedampft. Einige kleinere Exemplare wurden unter Wasser oder in Alkohol aufgenommen. Die Details wurden mittels eines Projektors dem entsprechenden Gesamtabschnitt eines besonders charakteristischen Exemplares optisch eingepaßt und wiederum gezeichnet. Diese „Rekonstruktionen“ der Körperteilbereiche (Kopf, Achsenskelett, Flossen) konnten schließlich auf gleiche Weise zum Gesamtbild kombiniert werden. Die Darstellungen entsprechen somit eher einer Zusammenfassung des typischen Erscheinungsbildes im Fossilzustand denn einer idealisierten Rekonstruktion im strengen Sinn. Das zusätzlich gegebene „räumliche“ Gesamtbild stützt sich neben den auch fossil ersichtlichen charakteristischen Oberflächenstrukturen und -krümmungen auf den Habitus vergleichbarer Rezentformen in identischer Lage. Ich halte die Erstellung dreidimensionaler Wachsmodelle zum gleichen Zweck bei fossilen Teleosteerschädeln für kaum realisierbar: Durch die starke Reduktion des deckknöchernen Anteils sind die Elementgrenzen im Hirnschädel kaum auszumachen, zudem wirken sich die starken Gruben des Occipitalbereiches nachteilig aus. Im Viscerocranium steht der beträchtliche Anteil hochflexibler Gelenkungen zwischen den Einzelkomponenten derartigen Versuchen entgegen.

2.2.6 Schuppenanalysen

Die Alters- und Wachstumsbestimmung an Hand der Schuppenoberflächenstrukturen zählt zu den bekanntesten Methoden der heutigen Fischereibiologie (Grundlagen der Methode u. a. bei CREASER 1926, WALLIN 1957). Tropische/subtropische Gewässer unterliegen wie die der gemäßigten Zonen periodischen Veränderungen der physiko-chemischen wie auch biologischen Prozesse im Jahresablauf. Diese können das Fischwachstum nachhaltig beeinflussen. Die Hartteile, insbesondere die

Schuppen, zeigen daher auch in diesen Regionen zu meist eine charakteristische, strukturell manifestierte Folge von Wachstumsschüben, die den Annuli („Jahresringen“) der gemäßigten Arten entspricht (Literaturzusammenstellungen bei MOHR 1927, 1930, 1934; MENON 1953). Sowohl in Tropen als auch in Subtropen ist jedoch der Witterungseinfluß weniger dominant als in den kälteren Zonen. In Folge ist gerade hier verstärkt mit Rhythmusstörungen durch andere wachstumsbeeinflussende Faktoren zu rechnen, die das „Lesen“ der Schuppen beeinträchtigen (BUSCHKIEL 1932: 450).

Dies trifft auch für entsprechende Analyseversuche am Messeler Percoidei-Material zu. Mit folgendem Versuchansatz sollten möglichst gute Näherungen erreicht werden:

Präparation

Freilegen möglichst vieler vollständiger (zumindest Zentrum und Lateralfeld) Einzelschuppen je Tier. Aufliegendes Sediment und festverbackene Reste benachbarter Schuppen wurden bei Wahrung des Oberflächenreliefs unter dem Binokular mittels fein zugespitzter Nadeln entfernt.

Aufbereitung und Aufbewahrung

Freigelegte Schuppen mußten häufig bei der nachfolgenden Präparation osteologischer Details abgetragen werden. Ihre Oberflächenstruktur wurde daher als Acetatfolienabzug bewahrt. Zum Schutz und zur Aufbewahrung dienten Glasdiarahmen. Die Körperregion der jeweiligen Probenentnahmen wurde durch Kennziffern und über eine Kartei festgelegt.

Messungen

Die Abzüge konnten über einen Projektor stark vergrößert werden. An diesen Vergrößerungen war eine Direktmessung der Abstände in einer Radiallinie aufeinanderfolgender, mutmaßlicher „Annuli“ möglich; die entsprechenden Werte wurden protokolliert. Zusätzlich notiert wurde ferner der Winkel der jeweiligen Meßlinie zur caudalen Schuppenhauptachse, der entsprechende Winkel der Grenzlinien des apikalen Ctenielfeldes sowie Länge und Breite des Nucleus. Die beiden letzten Informationen können – in Verbindung mit der Lage des jeweils ersten Annulus – systematischen Zwecken dienen, bzw. zum Abschätzen der Laichperiodendauer herangezogen werden.

Auswertung

A. Theorie

RICKER (1958: 192–201) gibt eine ausführliche Darstellung des mathematischen Hintergrundes. Hier die Kernpunkte:

Die Längenwachstumskurven von Fischen (Länge über Alter) zeigen einen charakteristisch-sigmoidalen Verlauf. Die Gesamtkurve läßt sich nach BRODY in zwei mathematisch faßbare Einzelabschnitte untergliedern. Hiervon beschreibt der Zweite

die im vorliegenden Fall interessierende Phase ab der ersten vollständigen Wachstumsperiode ($t > 1$). Die entsprechende Formel wurde als BERTALANFFY-Formel bekannt.

1. $L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$ (BERTALANFFY-Wachstumsformel)
 t = Alter des Fisches (Anzahl der Wachstumsperioden, „Annuli“)
 L_t = Zeitspanne bis zur Vollendung der ersten Wachstumsperiode (Embryonal-, Larval-, frühe Postlarvalphase)
 L_∞ = Körperlänge für t gegen ∞
 k = const. = Maß für die Wachstumsrate

Bei Kenntnis von L_∞ , t_0 und k läßt sich mit Hilfe obiger Beziehung für jede angenommene Wachstumsperiode t die entsprechende Tierlänge L_t berechnen.

Ermittlung von L_∞ : L_∞ erhält man über ein zeichnerisches Näherungsverfahren aus der WALFORD-Gleichung.

$$L_{t+1} = L_\infty (1-k) + k \cdot L_t \text{ (WALFORD-Gleichung)}$$

Diese stellt eine Gerade vom Typ $y = b + ax$ mit dem y-Achsenabschnitt $b = L_\infty (1-k)$ dar. Es werden zunächst die vorhandenen (direkt gemessenen) Tierlängen L_{t+1} und L_t gegeneinander aufgetragen und die günstigste Anpassungsgerade durch diese Stützpunkte gelegt. Aus dem y-Achsenabschnitt und der Geradensteigung ergibt sich

$$2. L_\infty = b/(1-k)$$

Ermittlung von k , t_0 : Durch Einsetzen dieses Schätzwertes in die sogenannte BEVERTON-Gleichung können die restlichen Parameter berechnet werden.

$$\ln L_\infty + k(t_0 - t) = \ln(L_\infty - L_t) \text{ (BEVERTON-Gleichung)}$$

Diese entspricht bei halblogarithmischer Auftragung $-\ln(L_\infty - L_t)$ gegen t – ebenfalls einer Geraden, und zwar der Form $y = b - ax$

Aus dem genannten y-Achsenabschnitt $\ln(L_\infty) + kt_0$ ist t_0 zu errechnen. Die Geradensteigung entspricht $(-k)$.

$$3. t_0 = b - \ln L_\infty / k$$

B. Praxis

Schuppen- und Körperlänge von Fischen sind einander direkt proportional (vgl. BAGENAL & TESCH 1978: 120–124). Die unter A. erörterten Voraussetzungen sollten somit auf die Schuppenanalysen übertragen werden können. Zum Erstellen der BERTALANFFY-Formel wurde folgendermaßen verfahren:

Tabellarische Zusammenstellung der WALFORD-Wertepaare (aus den Protokollblättern), Berechnung der Anpassungsgeraden.

Ordnen der L_t und L_{t+1} – Messungen nach steigender Wachstumsperiode (t_1 bis t_n). Für jede Schuppe lag mindestens eine dieser „WALFORD-Reihen“ vor. Dementsprechend wurden, in Abhängigkeit von der Anzahl der untersuchten Schuppen, für jedes Tier mehrere Anpassungsgeraden berechnet. In Abwandlung des zeichnerischen Verfahrens geschah dies mittels der Kleinstquadratmethode über einen programmierbaren Taschenrechner. Aus den definierenden Geradenparametern konnten (Formel 2) die zu erwartenden Endlängen (L_∞) bestimmt werden (siehe auch Tab. 1).

Fehlmessungen. Interpretationsschwierigkeiten können sowohl bei Schuppen subtropischer als auch tropischer Fischarten auftreten (ELBLOCK & KOURA 1960: 3; JOHNELS 1952).

In einigen Fällen wurde für Schuppen Messeler Percoidei eine WALFORD-Gerade mit einer Steigung $k > 1$ berechnet. Dies würde „unendliches“ Wachstum bedeuten und widerspricht der biologischen Erkenntnis. In diesen Fällen lag mit größter Wahrscheinlichkeit ein „Lesefehler“ beim Festlegen des mutmaßlichen Annulus vor. Die entsprechende Meßreihe blieb daher im weiteren unberücksichtigt.

Meßwerttransformation. Schuppengröße und -gestalt variieren in den verschiedenen Körperregionen eines Tieres. Nach JOHNELS (1952: 28) bleibt das grundsätzliche Wachstumsmuster davon jedoch unbeeinflusst. Die für mehrere Schuppen eines Exemplares erstellten WALFORD-Wertereihen waren daher zunächst nicht untereinander vergleichbar. Dies wurde über eine Umrechnung auf Prozentwerte erreicht. Als Bezugsgröße diente hierbei die jeweils berechnete L_∞ . Von den derart auf Endlängenanteile transformierten L_t , L_{t+1} -Werten wurden die Medianen repräsentativ für die verschiedenen Wachstumsphasen (t_1 bis t_n) angesehen (vgl. Tab. 2).

Zusammenstellung der BEVERTON-Wertepaare, Berechnung der Anpassungsgeraden. Verwendet wurden die in Tab. 2. ermittelten natürlichen Logarithmen der Differenzen zwischen den Medianwerten und L_∞ . Die Ermittlung der definierenden Parameter der Anpassungsgeraden erfolgte analog zur WALFORD-Gleichung über den Rechner. Im Anwendungsbeispiel ergab sich: Y-Achsenabschnitt = 4,65; $k = 0,237$; Korrelationskoeffizient = $-0,998$.

Tabelle 1. *Amphiperca multiformis* WEITZEL. Anwendungsbeispiel zur Schuppenanalyse. Zusammenstellung der WALFORD-Wertepaare, Bestimmung der definierenden Parameter der Anpassungsgeraden (Rechner). Chiffrierung der Meßgrößen der untersten Tabellenspalte: 1 = Y-Achsenabschnitt; 2 = Anstieg; 3 = L_∞ ; 4 = Korrelationskoeffizient. Eine Spalte (L_t , L_{t+1}) repräsentiert jeweils eine Meßreihe für eine Einzelschuppe. Im Falle mit $K > 1$ (1,02) muß eine Fehlinterpretation vorliegen („unendliches“ Wachstum). Weitere Erklärungen im Text.

t	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1	Lt	Lt+1
1	6.80	11.70	6.30	13.80	8.20	15.10	3.90	8.80	6.40	16.10	8.40	15.70	5	8.90	5.80	11
2	11.70	14.70	13.80	19.70	15.10	20.40	8.80	16.50	16.10	21.30	15.70	22.10	8.90	12.10	11.90	16.50
3	14.70	18.20	20.40	23.40	16.50	22.10								16.50	20.40	
WALFORD-	5.1)	0.2)	8.	0.	9.	0.	5.	1.02	12.	0.	8.	0.	4.	0.	5.	0.
Parameter	99	80	84	79	66	68	86		67	54	34	88	80	82	88	92
	30.	0.	41.	1	30.	1		0.98	27.	1	67.	1	26	1	77	1
	29.3)	98.4)	44		63				31		65		74		40	

Tabelle 2. *Amphiperca multiformis* WEITZEL. Anwendungsbeispiel zur Schuppenanalyse. Transformierte Meßwerte (L_t %) der Tab. 1. L_∞ (unterste Querspalte) entspricht dem aus Tab. 1. übertragenen jeweiligen Bezugswert (100 %). $Ln = \text{Abk. f. } Ln(L - L_t \%)$. Die weiterverwendeten Medianwerte sind unterstrichen.

t	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	L_t	$L_t\%$	Ln	
1	6.	22.		6.	15.		8.	26.		6.	23.		8.	12.		5.	<u>18.</u>	4.	5.	7.		
	80	450		30	203		20	771		40	435		40	417			<u>699</u>	398	80	494		
2	11.	38.		13.	33.		15.	49.		16.	58.		15.	23.		8.	<u>33.</u>	4.	11	14.		
	70	627		80	301		10	298		10	953		70	356		90	<u>283</u>	200		212		
3	14.	48.		19.	<u>47.</u>	3.	20.	66.		21.	77		22.	32.		12.	45.		16.	21.		
	70	531		70	<u>539</u>	960	40	601		30	993		10	668		10	251		50	318		
4	18.	<u>60.</u>	3.				23.	76.											20.	27		
	20	<u>86</u>	687				40	396											90	003		
L			30.29			41.44			30.63			27.31			67.65			26.74			77.40	

Erstellen der BERTALANFFY-Formel, Darstellung der Wachstumskurve. Berechnung der BEVERTON-Geraden über Formel 3. Ermitteln der BERTALANFFY-Gleichung durch Einsetzen in 1.

$$t_0 = b - \ln L_\infty / k = b - \ln 100 / k = 0,21$$

$$L_t = 100 (1 - e^{-0,23 (t - 0,21)})$$

Diese Prozentualform der Darstellung ist für Vergleiche mit anderen Arten (deren Wachstumsdaten mittels einfachster Rechenschritte transformiert werden können) besonders günstig. Nach der Gleichung kann über den Rechner die für eine exakte Zeichnung notwendige Anzahl an Wertepaaren ermittelt werden.

Tabelle 3. *Amphiperca multiformis* WEITZEL. Anwendungsbeispiel zur Schuppenanalyse. Zusammenstellung der BEVERTON-Wertepaare (aus Tab. 2.). Weitere Angaben im Text.

t	$Ln (l_\infty - l_t)$
1	4.398
2	4.200
3	3.960
4	3.687

3. Morphologischer Teil A: Systematische Beschreibungen, Abgrenzungen; genealogische und ökologische Interpretationsansätze.

Unterdivision Teleostei (MÜLLER 1846) [sensu PATTERSON & ROSEN 1977]

Überkohorte Elopocephala (TAVERNE 1973) [sensu PATTERSON & ROSEN 1977]

Kohorte Elopomorpha (GREENWOOD et al. 1966) [sensu PATTERSON & ROSEN 1977]

Ordnung Anguilliformes (BERG 1940) = Apodes (LINNAEUS 1758) [sensu GREENWOOD et al. 1966]

Unterordnung Anguilloidei (BERG 1940) [sensu GREENWOOD et al. 1966]

3.1. Familie Anguillidae (RAFINESQUE 1810), KAUP 1856

Gattung *Anguilla* SHAW 1803

Typus Art: *A. anguilla* (LINNAEUS 1758)

Anguilla ignota n. sp.

Taf. 1, Fig. 1–2; Abb. 1, 3, 5.

Derivatio nominis: Auf Grund des bislang einmaligen Beleges und der Vielzahl noch zu klärender Detailfragen.

Holotypus: Das auf Taf. 1 und in Abb. 1, 3–5 abgebildete vollständige Skelett eines ausgewachsenen Exemplares. Original im Besitz des Naturhistorischen Museums Mainz (NMM) unter der Nummer PW. 1981/4. Abgußform und Abguß unter SMF P. 6076 a-c im Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt. Zudem 3 Fragmente eines Gegendruckes vom mittleren Körperabschnitt des Hauptstücks. Aufbewahrung unter SMF P. 6076 a-f im Forschungsinstitut Senckenberg¹ – Locus-typicus: Grube Messel bei Darmstadt, TK 25, Bl. 6018 Langen, PQ R 82/H 31. – Stratum typicum: Messeler Ölschiefer, unteres Mittel-Eozän (Lutetium).

Vergleichsmaterial

Fossil: *A. elegans* WINKLER 1861, vollständiges Exemplar in Dorsoventrallage. Original: Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe. 2 Übersichts- und eine Detailaufnahme (Schädel) des Typusexemplares (Original: British Museum of Natural History, Katalog-Nr. 42769), 2 Detailaufnahmen vom Schädelbereich eines weiteren Exemplares (British Museum of Natural History, Nr. 42770; erwähnt bei WINKLER 1861: 57). – Rezent: Anguilloidei: Komplette Skelette charakteristischer Vertreter nahezu sämtlicher Familien (Sektion „Ichthyologie I“ des Forschungsinstitutes Senckenberg, Frankfurt am Main). *A. anguilla* (LINNAEUS 1758): 1 komplettes Skelett eines juvenilen Exemplares (Nr. 5822, ebenfalls aus der Sektion „Ichthyologie I“), verschiedene weitere Total- und Mazerationspräparate sowie Röntgenaufnahmen (Sammlung des Verfassers).

Differentialdiagnose

Eine Art der Gattung *Anguilla* SHAW, die sich durch folgende Merkmalskombinationen auszeichnet: Niedrige Anzahl der Wirbel und Pectoralflossenstrahlen. Im Verhältnis zur Gesamtkörperlänge großer Kopf mit einheitlich-feiner Oberkieferbezahnung sowie relativ langem

Dentale. Vomerzahnband erheblich breiter als Maxillarzahnbänder, deutliche Unterteilung in drei Reihen ebenso wie zahnfreie mediane Längsfurche fehlend; keine klare Trennung von der Vomerzahnplatte. Im Vergleich zu *A. elegans* WINKLER spitzwinkliger Übergang zwischen ventralem und dorsad gerichteten Abschnitt des Cleithrums, Petoralinsertionspunkt weniger als 1,5 Wirbellängen hinter dieses versetzt. Als noch zu bestätigende, mutmaßliche Abgrenzungscharaktere gegenüber sämtlichen fossilen und rezenten Arten der Gattung sind zu nennen: Stark caudad verlagerte Insertion der Analis, verkürzte Dorsalis, Vomer lediglich im vordersten Bereich bezahnt.

Vorkommen

Nur aus dem Mittel-Eozän (Lutetium) von Messel bei Darmstadt, Hessen, Bundesrepublik Deutschland bekannt.

3.1.1 Vorbemerkung

Die Bearbeitung basiert auf einem Einzelfund. Dieser ist über weite Bereiche nur mäßig erhalten. Ich betone daher den vorläufigen Charakter sowohl der Beschreibung als auch der darauf basierenden Überlegungen: Darstellung und Bezeichnung der fragmentarisch überlieferten Partien sind reine Interpretationen. Ich hoffe, daß weitere Funde bald zu einer endgültigen Klärung offener Fragen verhelfen.

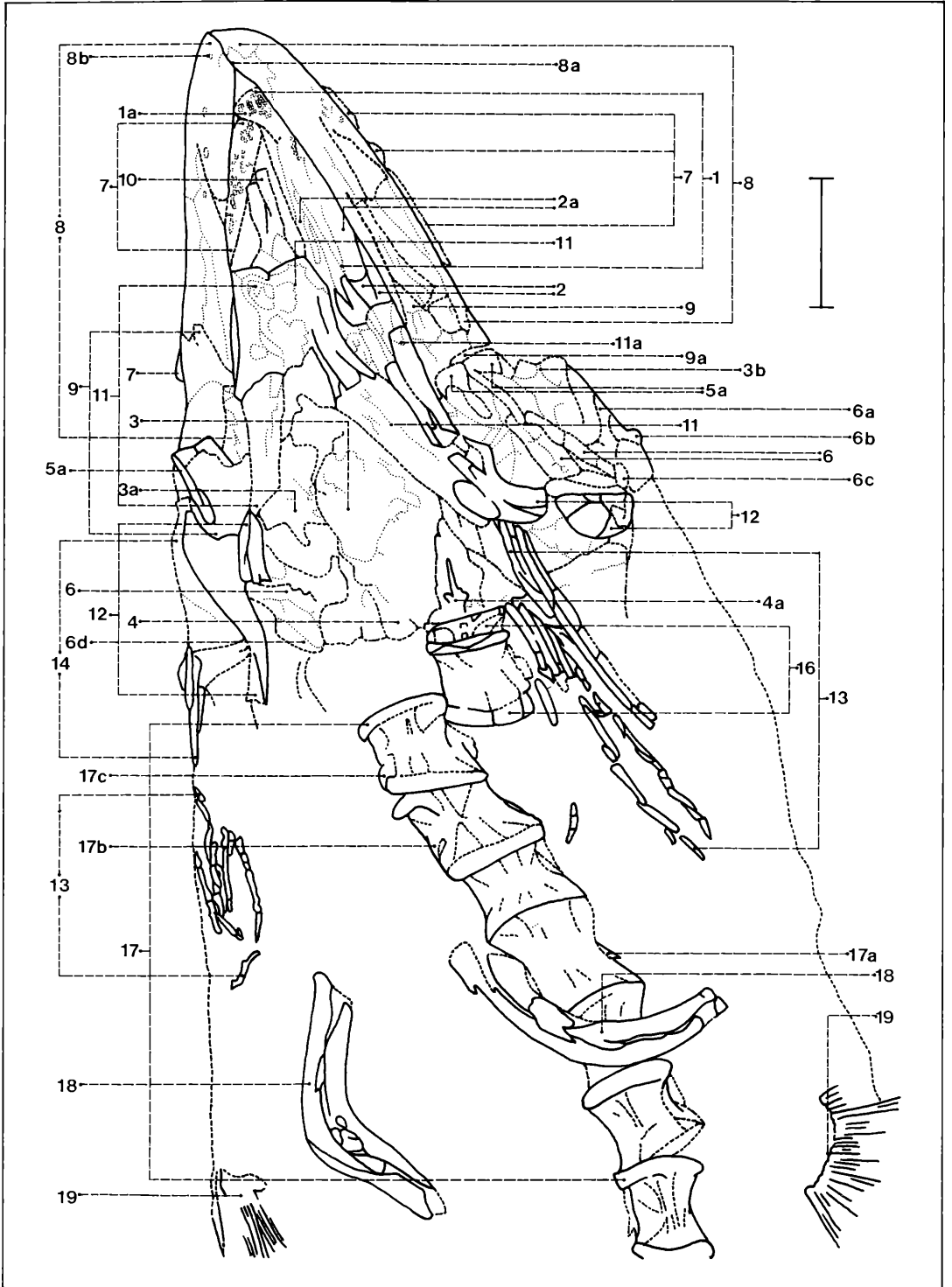
3.1.2 Schädel

Sämtliche Bestandteile vom vorderen Achsenskelett des Typus-Exemplares finden sich in leicht dextrad geneigter Dorsoventrallage. Der exponierte Bereich entspricht der Ventralseite des Tieres. Gut erhalten sind vor allem die in vivo intensiv mechanisch beanspruchten und entsprechend stark verknöcherten Teile. Eine Orientierungshilfe ist in Abb. 1. gegeben. Die Darstellung entspricht den Figuren b bzw. d auf Tafel 1.

Neurocranium

Im Pars ethmoidalis sind hauptsächlich die Einzellemente des Vorderabschnittes zu identifizieren. Gut erhalten sind besonders die rostro-medianen Komponenten des Ethmo-Vomer-Komplexes (Abb. 1: 1, Abb. 3: 1). Der linke Teil des Caput vomeris wird vom Dentale überlagert. Der Vomerkopf erscheint insgesamt recht breit, die distale Begrenzung flachkonvex. Ein abgegrenzter „Praevomer“-Bereich fehlt. Weiter hinten tritt eine rasche Verjüngung ein, so daß die Gesamtform des vorderen Pflugscharbeines „hufartig“ erscheint. Die Maxillarinsertion erfolgt nur geringfügig caudad versetzt, der Übergang vom Vomerkopf zum Oberkieferrand ist daher fast kontinuierlich. Die Bezahnung der Vomerplatte wirkt homogen, die Einzelzähne büstenartig fein (Durchmesser ca. 0,3 mm). Eine Untergliede-

Dem Institut freundlicherweise übereignet durch Herrn E. Bettag, Dudenhofen.



rung ist nicht zu beobachten. Das Zahnband reicht caudad nur wenig hinter den Vorderrand des Interorbitalfensters. Im Vergleich hierzu wirkt die Distalbegrenzung des Vomers von *A. anguilla* (LINNAEUS) flach, fast gerade, das Caput insgesamt schmaler. Auch die nachfolgende Verjüngung scheint graduierter. Maxillargelenk und Bezahnungsbild beider Formen stimmen jedoch weitgehend überein. Deutliche Abweichungen be-

Abbildung 1. *A. ignota* n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4) Schädel und vorderer Rumpfabschnitt in Ventralansicht. Eingezeichnete Meßstrecke: 1 cm. Gepunktelt: „Feinstruktur“ (Aufsplitterung etc.). Gestrichelt: Problematische Begrenzungen von Einzelelementen und Teilbereichen dieser.

Erläuterung zur Beschriftung der Abbildungen 1 und 2

Neurocranium

- 1 Praemaxillo-Ethmo-Vomer-Platte
 - a. Bezahnung
- 2 Fragmente des Pars orbito-temporalis
 - a. Reste des Schädeldaches (Frontale)
- 3 Elemente des Schädelgewölbes (Pars otica)
 - a. Sphenoticum dextrum:
 - Latero-caudad dislozierte Teilstücke
- 4 Regio basicranialis
 - a. Basioccipitale

Suspensorium

- 5 Quadratum
 - a. Pars articularis
- 6 Hyomandibulare
 - a. Lamina
 - b. Tuberculum articularis anterior
 - c. Tuberculum articularis posterior
 - d. Processus opercularis

Kieferapparat

- 7 Maxillare
- 8 Dentale
 - a. Dentalsymphysis
 - b. Sinnesporus des Lateralissystems
- 9 Articulare
 - a. Articulatio-quadrato-articulare

Hyoid- und Branchiostegalapparat

- 10 Glossohyale
- 11 Ceratohyale
 - a. seittl. disloziertes Teilstück des linken Ceratohyales
- 12 Epihyale
- 13 Radii branchiostegii
- 14 Opercularapparat

Wirbelsäule

- 16 Rumpfwirbel 1–2 (Abb. 1)
 - Rumpfwirbel 1–4, a–c Zygapophysen (Abb. 2)
- 17 Rumpfwirbel 3–9
 - a. Neurapophyse
 - b. Parapophyse
 - c. Postzygapophyse

Schultergürtel und Pectoralis

- 18 Cleithrum
- 19 Pectoralis

stehen wiederum in der Länge des Vomerzahnbandes: Der Wert von *A. ignota* n. sp. liegt klar unter dem des heutigen „Flußaals“ (vgl. Tab. 8). Vergleiche mit anderen rezenten Arten sind erschwert. In der Literatur sind zumeist Oberkieferabdrücke unversehrter Exemplare wiedergegeben (vgl. JUBB 1961: 19). Elementargrenzen sind hierbei nicht zu sehen.

Eine Abgrenzung oder Zuordnung einzelner Knochen im Pars orbitotemporalis (Abb. 1: 2) ist schwierig. Die mit „2a“ gekennzeichneten, lateral in Prinzipalachsenrichtung orientiert liegenden Fragmente stellen vermutlich Relikte der Frontalia dar. Aussagen über die Medianverbindung dieser Elemente (Sutura interfrontalis) sind am Objekt selbst nicht möglich, auch das Röntgenbild (Taf. 1, Fig. 1c) gibt keine zusätzlichen Hinweise. Auf Grund der sonstigen Übereinstimmungen der neuen Art mit den Gattungskennzeichen rechne ich mit einer paarigen, über die genannte Längssutur verbundenen Anlage.

Die Detailkenntnis bleibt auch im Bereich des Schädelgewölbes (Pars otica; Abb. 1: 3) unzureichend. Das Sphenoticum dextrum (bzw. die entsprechenden Reste) ist aus dem Verband gelöst und liegt latero-caudad disloziert in Höhe des Opercularapparates der rechten Seite (Abb. 1: 3a). Das der linken Seite (3b) hat in etwa seine natürliche Lage beibehalten. Beide Knochen heben sich – vor allem im Röntgenbild – auf Grund ihrer typischen Gestalt deutlich von anderen Resten ab. Die Bulla otica ist beiderseits zu einer einheitlichen Splittermasse komprimiert, Teile der Linken werden zudem vom Hyoid überdeckt. Ausbildungsbesonderheiten können nicht untersucht werden.

Diese Aussage gilt praktisch unverändert auch für die Basicranialregion (Abb. 1: 4). Zwar ist das Basioccipitale vor allem im Bereich des Condylus (4a) gut erhalten, doch reichen die Einzelheiten für weitere Vergleiche nicht aus. Die Occipitalbreite liegt bei einem Wert von ca. 2,3 cm deutlich über den vergleichbaren Angaben breitköpfiger Exemplare des europäischen Aales (*A. anguilla*, siehe ТИУНОВ 1958: 85). Verfälschungen wegen der starken Dorsoventralkompression sind jedoch als Ursache wahrscheinlich.

Viscerocranium

Im Bereich des Suspensoriums (Abb. 1: 5, 6) ist die partielle Abgrenzung von Derivaten des ersten Kiemenbogens („Palatopterygoid“, Abb. 3: 4; Quadratum, Abb. 1: 5a) sowie von funktionell integrierten Komponenten des zweiten Kiemenbogens (Hyomandibulare, Abb. 1: 6a–d) vertretbar. Das „Palatopterygoid“ scheint durch einige proximal der Articulatio vomero-palatinalis bzw. A. palato-ethmoidale gelegene Reste repräsentiert. Einzelheiten der Gelenkung mit dem Pars ethmoidalis sowie der Verbindung mit dem restlichen Suspensorium bleiben unklar. Als weitere Autostose des Palatopterygoidbogens ist das Quadratum in Form seines robusten Pars articularis erhalten. Dabei scheint der Gelenkkopf der rechten Seite stärker laterad tordiert als

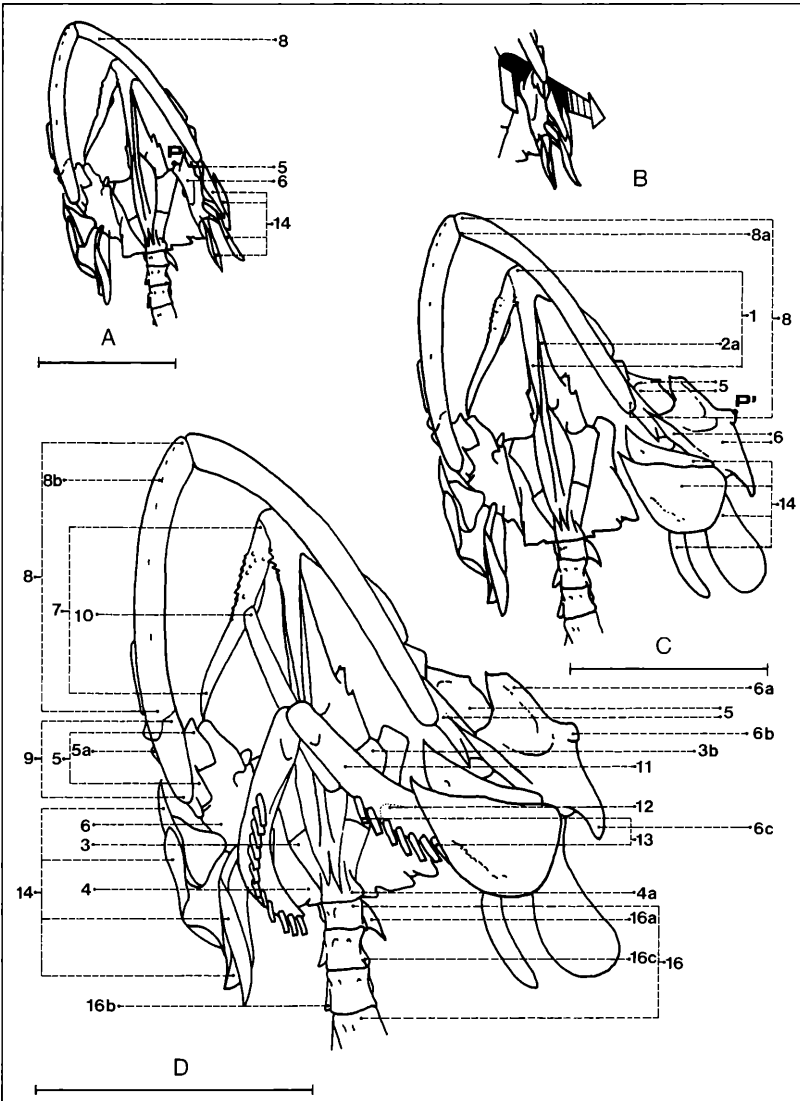


Abbildung 2. Herleitungsversuch und Erläuterung der Lagebeziehungen von Elementen des linken Kieferstieles bei *A. ignota* n. sp. am Beispiel eines Schädels von *A. anguilla* (LINNAEUS). Weitere Bemerkungen im Text. Eingezeichnete Maßstrecken: 1,5 cm. Bezeichnung der einzelnen Elemente siehe Abbildung 1.

der gegenüberliegende, vermutlich ein Einbettungsartefakt. Mittlere Artulationsbreite und Abstand beider Unterkiefergelenke bewegen sich im Streubereich der Werte des rezenten, europäischen Aales. Vollständiger sind die Reste des Hyomandibulares, einer bei den Aalen die Hauptlast der Kiefersuspension tragenden Autostose des Zungenbeinbogens. Eine Erläuterung zur etwas komplexen Lagebeziehung beim vorliegenden Exemplar von *A. ignota* n. sp. wird in Abb. 2 gegeben.

Hierzu zunächst einige Bemerkungen: Das gegebene Modell stellt – unter Ergänzung des Hyoids und des Opercularapparates der linken Seite – einen stark schematisierten Herleitungsversuch einer dem Fossilzustand ähnlichen Lagebeziehung dar. Als Beispiel wurde wiederum auf den Schädel des heutigen „europäischen“ Aales (*A. anguilla*) zurückgegriffen. Ausge-

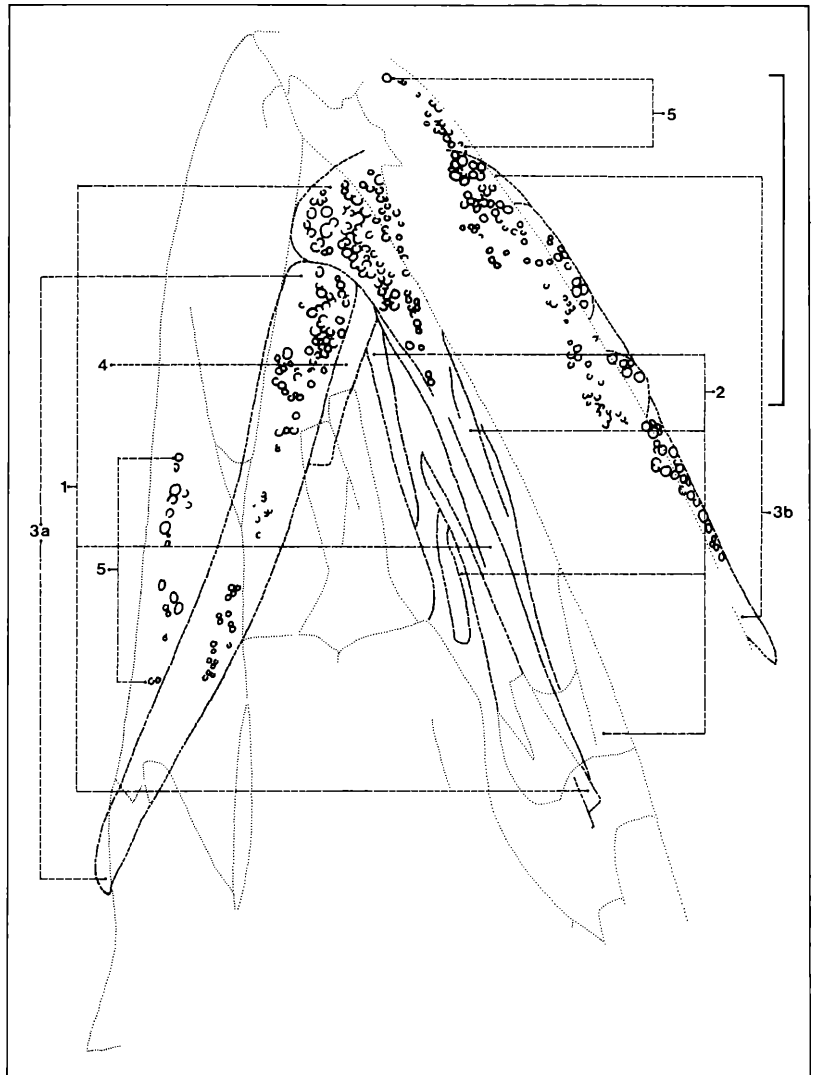
hend von einer dextrad gekippten Dorsoventrallage (Abb. 2: A) sollte man sich eine Torsion des gesamten linken Suspensoriums im Quadrato-Articulargelenk, etwa um eine der Richtung der Crista hyomandibularis genäherte Längsachse (Abb. 2: B) vorstellen. Ursprünglich medio-dorsal liegende Teile (Abb. 2 A: P) werden so latero-dorsad bzw. -caudad verlagert (Abb. 2 C: P'). Der in Abb. 2 C „exponierte“ Teil des Kieferstieles entspricht somit der Außenseite. Die Übereinstimmung von Modell und realer Ereignisfolge bei der Fossilisation ist logischerweise nicht obligatorisch. Ein Verständnis der am Fossil dokumentierten Situation allein auf Grund der beschriebenen Ausgangslage und nachfolgender (?) Kompression scheint mir problematisch. Die Stellung der Maxillaräste deutet ebenso wie der dislozierte Kieferstiel auf eine Beteiligung seitlich gerichteter Kraftkomponenten hin. Schwer verständlich scheint auch die im Herleitungsmodell dargestellte einseitige Trennung der Cranio-Hyomandibu-

larverbindung: Gerade auf Grund der bei den Anguillidae mächtig entwickelten, bis zur Mitte des Schädeldaches reichenden Adduktoren (vgl. EATON 1965: Taf. 1) sollte ein Lösen dieser Gelenkung erst in fortgeschrittenem Zerfallstadium möglich sein. Dieses wiederum dürfte kaum selektiv Einzelpartien erfaßt haben. Tatsache ist, daß beim vorliegenden fossilen Exemplar linksseitig keine Kongruenz der Gelenkstellen des Os sphenotici sinister (Abb. 1: 3b) mit dem Tuberculum articulare anterior des linken Hyomandibulares zu beobachten ist und auch die Position der Lamina dieses Knochens für eine dem Modell genäherte Lagemodifikation spricht. Als „Lösungsmöglichkeit“ ist eine (synsedimentäre) dextrad gerichtete Torsion des Gesamtschädels um die im Neurocranialbereich zu lokalisierende Längsachse denkbar: In diesem Fall würden die Sedimentmassen im und um das Cranium bei einer (Rechts-)Drehung das rechte Suspensorium an den Hirnschädel drücken. Hierbei wäre auf der Gegenseite mit einer simultan nach außen gerichteten

Krafteinwirkung zu rechnen. Die sinistro-dorsad gerichtete Verlagerung der Schädeldecke würde zudem eine Verschiebung des Maxillarwinkels bewirken.

Unter Bezugnahme auf Abb. 2 ist nunmehr die Abgrenzung von Lamina (Abb. 1: 6a), Tuberculum articulare anterior (Abb. 1: 6b) und posterior (Abb. 1: 6c) des linken Hyomandibulares am Fossil erleichtert. Mesial hierzu sind vermutlich Fragmente der Crista zu finden. Vorderer und hinterer Gelenkkopf des Os hyomandibularis sinistrum scheinen in ihrer Lagebeziehung gestört, letzterer findet sich medio-rostrad versetzt. Die Position der Quadrato-Artikularengelenkung ist gegenüber der Cranio-Hyomandibularverbindung rostrad verschoben, der Kieferstiel war daher vermutlich schräg nach vorn-unten geneigt. Dieser Charakteristik wird innerhalb der Anguil-

Abbildung 3. *A. ignota* n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4). Elemente des Kieferapparates, Ventralansicht. Detailergänzung nach Röntgenaufnahme Taf. 1: Fig. c. Eingezeichnete Maßstrecke: 1 cm. Gepunktelt: Elemente des Unterkiefers und Hyoidbogens; problematische Teile des Neurocraniums. Grob gestrichelt: Unsichere Begrenzungen, Bruchlinien der Oberkieferkomponenten.



- 1 Praemaxillo-Ethmo-Vomer-Platte
- 2 Teile des Pars orbito-temporalis
 - a. Frontale
- 3 Maxillare
 - a. M. dextrum
 - b. M. sinistrum
- 4 ? „Palatopterygoid“
- 5 Reste der Dentalbeziehung
- 6 ? Parasphenoid

loidei sowohl in taxonomischer, als auch in phylogenetischer Hinsicht von verschiedenen Autoren Bedeutung beigemessen. GREGORY (1933: 203) deutet eine derartige Ausrichtung als apomorph.

Vom rechten Hyomandibulare tritt lediglich der Processus opercularis (Abb. 1: 6d) deutlicher hervor, wesentliche Dislokationserscheinungen fehlen.

Der Dorsalabschnitt des Kieferapparates besteht bei den Anguillidae aus den in den Ethmo-Vomer-Block integrierten Praemaxillaria und den zahntragenden Maxillaria. Im Unterkiefer stehen diesen funktionell vornehmlich die beiden Dentaläste gegenüber, die Bedeutung der kleineren Articularknochen ist auf die Gelenkung begrenzt. Alle genannten Elemente liegen

beim Holotypus nahezu vollständig, wenn auch nicht unversehrt, vor (Abb. 1: 7–9). Gut erhalten ist im Bereich des Mandibularbogens vor allem das rechte Maxillare, wenn auch die teilweise Überdeckung durch den rechten Unterkieferast stört. Im Röntgenbild (Taf. 1: c) ist der Umriss jedoch deutlich zu erkennen. Hingegen ist der linke Maxillarast zerbrochen, die Teilstücke gegenüber der vermutlichen Ausgangslage geringfügig rostro-medial versetzt. Die Differenzierung des gesamten Oberkiefers wird in Abb. 3 dargestellt. Diese entspricht dem Röntgenbild (c) auf Tafel 1. Auffällig ist die Übereinstimmung im Detail wie im Gesamtbild mit heutigen Vertretern der Gattung (vgl. Tab. 7). Die Bezeichnung der Ethmo-Vomer-Platte wurde bereits beschrieben, das Ge-

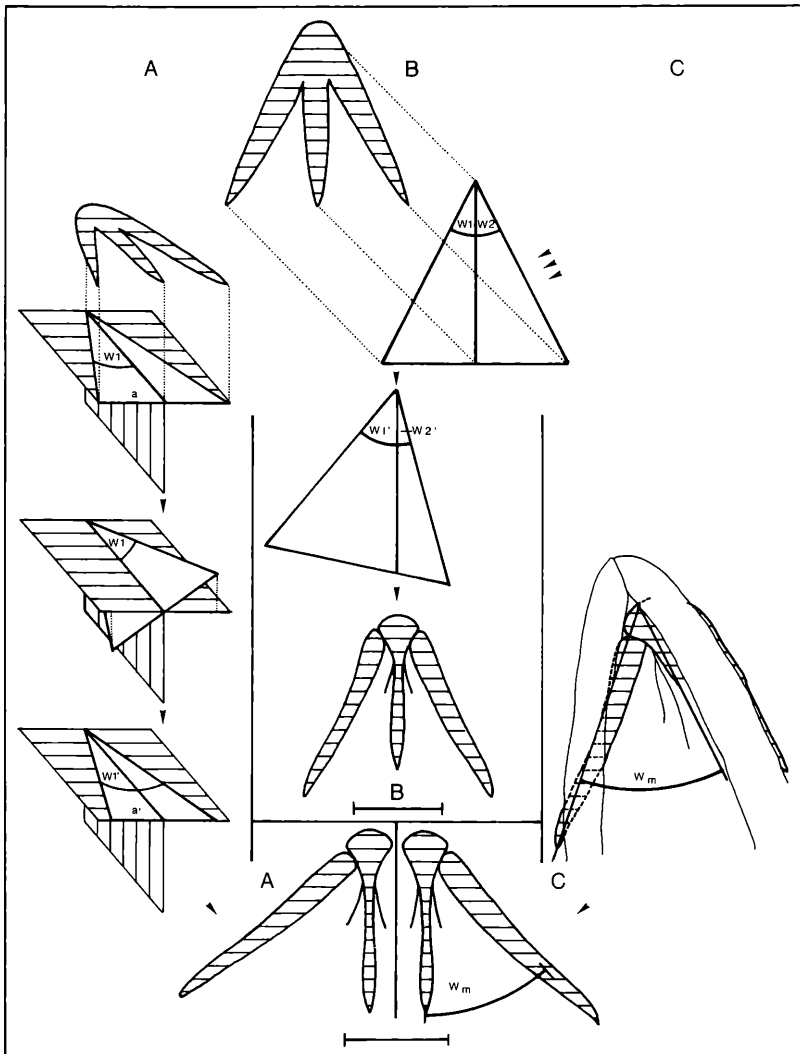


Abbildung 4. *A. ignota* n. sp. – Möglichkeiten und Resultate der Rekonstruktion des Maxillarwinkels. Die Dreieckschenkel entsprechen jeweils den Maxillaria, die Senkrechte (c) der Ethmo-Vomer-Platte. Die Winkelverkürzung (Verhältnis a'/a) beim Zusammenpressen während der Fossilisation in A wurde direkt am Objekt abgeschätzt. Als Anhaltspunkt hierzu diente die Achsverschiebung in Höhe der Ansatzstelle des Schultergürtels (Verhältnis des Abstandes von Wirbelsäulenlängsachse und Schnittpunkt der verlängerten Projektionslinien der Ventralchenkel beider Cleithra zur halben Körperschattenbreite). Eingezeichnete Maßstrecke: 1 cm. Weitere Erklärungen im Text.

sagte gilt praktisch unverändert auch für die Maxillaria: Eine zahnfreie Längsfurche fehlt, ebenso wie andere Zonierungshinweise, der Durchmesser einzelner Zähne variiert nur geringfügig. Die Maxillarlänge beträgt etwa 2 cm, d. h. beide Enden reichen nicht ganz bis zur Mitte des Neurocraniums. Die Zahnbandlänge erreicht wahrscheinlich fast den doppelten Wert der des Pflugscharbeines, die Breite ca. 60 % derselben. Beiß- und Haltefunktion waren möglicherweise vornehmlich auf die Randzonen konzentriert. Beide Maxillaria umschließen einen Winkel (α) von etwa 51° , ein Wert, der von mehreren Rezentarten erreicht wird. Das distale Maxillare war offensichtlich nur in geringem Maße – und zwar spitz – ventrad ausgezogen (Abb. 3: 3a). Eine gesondert abgesetzte Area zur Insertion des Ligamentum mandibulo-maxillare (= L. primordialis) wie sie von manchen Congridae bekannt ist, fehlt. Als Allostosen des Unterkieferbereiches sind weite Teile beider Dentaläste (einschließlich der Symphyse) erhalten. Am rechten Unterkieferast sind alle sechs Sinnesporen des Lateralissystems zumindest im Röntgenbild zu identifizieren. Weder in der Porenzahl noch in der Anordnung oder anderweitigen Details der Unterkieferausbildung sind Besonderheiten festzustellen. Die wenigen erkennbaren Be Zahnungsreste lassen ebenso nichts Bemerkenswertes erkennen. Die Articularregion, vorrangig repräsentiert durch die Gelenkpfannen (Abb. 1: 9), wurde bereits angesprochen. Die Bißlänge insgesamt stimmt am ehesten mit Werten von *A. mossambica* PETERS bzw. anderen indo-pazifischen Arten (vgl. Tab. 8) überein. Ein Vergleich der meßbaren Dentalbogenhöhe mit den Angaben von THURLOW (1958: 85) könnte auf einen „breitköpfigen“ Ernährungstyp hinweisen.

Abb. 4 und 5 stellen einen Rekonstruktionsversuch wesentlicher Kennzeichen der gesamten Oberkiefermorphologie der neuen Art dar. Schwierigkeiten entstehen hierbei vornehmlich durch die veränderte Lage des linken Maxillarastes: Je nachdem welche Abfolge von Einzelereignissen beim Fossilisationsvorgang zu Grunde gelegt wird, ergeben sich unterschiedliche Rekonstruktionen des Maxillarwinkels ($\alpha = 2 W_1$). Einige der denkbaren Ansätze sind in Abb. 4 veranschaulicht:

Hauptsächlich in Dorsoventralrichtung wirksame „Kompressions“-Kräfte führen, ausgehend von vorheriger Schräglage des Schädels, zu einer Verkürzung des von beiden Maxillaria eingeschlossenen Gesamtwinkels (α wird zu α' bzw. $2 W_1$ wird zu $2 W_1'$). Diese müßte beim Rekonstruktionsversuch rechnerisch ausgeglichen werden (A 4). Mit ihrer Resultierenden laterad orientierte Kräfte würden (4 B) – zumal eine gewisse Flexibilität der Gelenkung im Ethmo-Vomer-Block a priori anzunehmen ist (vgl. v. DOBBEN 1937, KAMPF 1961) – vermutlich beide Maxillaräste gleichmäßig erfassen. Der Gesamtwinkel α bliebe praktisch unverändert ($W_1 + W_2 = W_1' + W_2'$). Als zusätzliche Alternative besteht die Möglichkeit 4 C: Die wirksamen Kraftmomente entsprechen 4 B, „erfaßt“ wird jedoch nur das linke Maxillare. Der am Fossil gemessene Winkel (W_m) zwischen

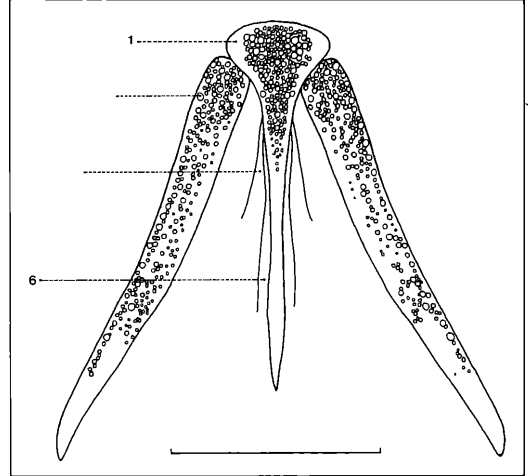


Abbildung 5. *A. ignota* n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4) Rekonstruktion des Oberkiefers in Ventralansicht, vornehmlich auf Grund der Textabbildung 3 und 4 bzw. der darauf aufbauenden Überlegungen. Eingezeichnete Meßstrecke: 1 cm. Abkürzungen siehe Abb. 3.

rechtem Maxillare und der Prinzipalachse (P) entspricht also genau dem halben Wert des ursprünglichen Maxillarwinkels. Ich bevorzuge aus folgenden Gründen eine Rekonstruktion nach B (das Resultat eines solchen Versuches ist in Abb. 5 – zusammen mit den anderen morphologischen Einzelheiten – dargestellt):

- (1) Es wurde bereits bei der Erläuterung zu Abb. 2 darauf verwiesen, daß die vom Fossil gezeigte asymmetrische Lage des Schädels allein durch dorsoventrad oder laterad gerichtete Krafteinwirkung kaum zu erklären ist.
- (2) Die gelöste Craniohyomandibularverbindung beim Typus-Exemplar deutet – wie ebenfalls bereits erläutert – auf eine fortgeschrittene Desintegration hin. In einem solchen Stadium wären auch die Maxillo-Ethmoidalgelenkungen hochflexibel. Eine gleichartige Reaktion beider Maxillaria auf äußere Krafteinwirkungen scheint mir daher wahrscheinlich.
- (3) Ein „angemessenes“ Verhältnis zwischen Körperquerschnitt und Schädelbreite wird nur vom Rekonstruktionstyp „B“ erreicht. Die unter A und C erhaltenen Varianten würden kaum mehr dem Anpassungstyp „Aal“ entsprechen: Die Bewegungsfreiheit in Höhlen und Spalten wäre durch den breiten Schädel erheblich reduziert. Extreme dieser Art sind auch unter heutigen Vertretern der Gattung nicht bekannt.

Im Viscerocranialbereich bleibt nur noch die Behandlung der Elemente des Hyoid- und Branchiostegalapparates (Reste der Branchialbögen sind nicht zu identifizieren). Das funktionell zur Kiefersuspension beitragende Hyomandibulare wurde bereits beschrie-

ben. An Bestandteilen des eigentlichen Hyoids sind somit noch Reste von Glosso- (Abb. 1: 10), Cerato- (Abb. 1: 11) und Epihyale (Abb. 1: 12) zu erwähnen. Relikte des unpaaren Glossohyale bestehen aus zwei stäbchenförmigen, etwa im Winkel zwischen rechtem Maxillarast und Schädellängsachse liegenden Teilstücken. Der hintere Teil bildet zusammen mit den proximalen Vorderenden beider Basihyalia eine einheitliche Splittermasse. Die paarigen Komponenten des Zungenbeinbogens reichen als breite, vielfach gespaltene und fragmentierte Knochenmassen in schwachem Bogen bis in Höhe der vorderen Craniohyomandibulargelenkung. Die exakte Abgrenzung zwischen Cerato- und Epihyale ist ebensowenig möglich wie die Trennung von Teilen des Urohyales. Das Gesamterscheinungsbild des Hyoids stimmt weitgehend mit dem heutiger Arten überein.

Die angegliederten, dermalen Branchiostegalia (Abb. 1: 13) sind beidseitig nur als in Längsrichtung orientierte und teilweise gereifte Bruchstücke zu erkennen. Hingegen scheinen Belege des linken Opercularapparates gänzlich zu fehlen. Rechtsseitig (Abb. 1: 14) sind über die grobe Zuordnung hinausgehende Aussagen ebenfalls nicht zu vertreten. Vermutlich stellen die dort lokalisierbaren Knochen jedoch Reste des Prae- bzw. Interoperculums dar (vgl. Abb. 2D). Erstaunlich ist die schwache Krümmung der vorhandenen Relikte des Branchiostegalapparates. Eine langgestreckte, kaum gebogene Ausprägung dieser Elemente ist unter den rezenten Anguilloidei nur von den Moringuidae bekannt. Vermutlich beruht der Befund auf einem Erhaltungsartefakt und der Eindruck der fehlenden Biegung ist durch mangelhafte Überlieferung der schlanken Distalabschnitte bedingt. Hierdurch wäre auch die scheinbar robuste Differenzierung der vorhandenen Knochenreste verständlich. Die Anzahl der Branchiostegalia beträgt schätzungsweise 9–10. Das Auftreten weniger (aber relativ kräftiger) Stützelemente im Bereich des Kiemenraumes wird verschiedentlich als Primitivmerkmal von Aalen angesehen. Ein vergleichbarer Zahlenwert findet sich rezent bei indo-pazifischen Arten, fossil bei *A. elegans* WINKLER aus dem Miozän Öhningens.

3.1.3 Wirbelsäule

Nahezu alle Wirbelkörper sind nur schemenhaft erkennbar, im mittleren Körperbereich fehlen ganze Teilstücke der Wirbelsäule. Lediglich am Atlas tritt die Feinstruktur etwas deutlicher hervor, bei anderen Wirbeln des vorderen Rumpfabschnittes (Abb. 1: 16, 17) sind nur vereinzelte Apophysen kenntlich (Abb. 1: 17 a–c). Somit ist praktisch nur ein Abschätzen der Gesamtwirbelzahl sinnvoll und möglich. Als Basis diente die Aussage von WUNDER (1968: 328) wonach „Aalwirbel“ (*A. anguilla*) über den gesamten Körperbereich relativ gleichförmig ausgebildet sind.

Durch Direktmessung (Schublehre, Röntgenbild) der Längen von 7 Wirbeln des vordersten und 19 Wirbeln des hinteren Körperabschnittes wurden die mittleren Wirbellängen dieser Regio-

nen getrennt bestimmt. Unter Berücksichtigung der Länge des ganzen Praehämal- bzw. Caudalbereiches wurde dann eine Gesamtwirbelzahl errechnet.

Der erhaltene Wert (103) liegt unter dem der meisten rezenten Arten der Gattung *Anguilla* SHAW (vgl. Tab. 8) und entspricht etwa dem WINKLER'schen Schätzwert für *A. elegans*.

3.1.4 Schultergürtel und Pectoralis (Taf. 1: Fig. 1d)

Als Schultergürtелеlemente sind die in Höhe des 6. und 7. Wirbelkörpers lateral zur Wirbelsäule bzw. ventral „darüber“ liegenden Knochenspangen anzusprechen (Abb. 1: 18). Auf Grund der charakteristischen Krümmung dürfte es sich um Reste der Cleithra handeln. Diese wirken im Vergleich zu *A. rostrata* (LESUEUR) kurz, robust und stark gekrümmt (vgl. SMITH & CASTLE 1972: Fig. 15). Der relativ deutliche Knick erinnert an *A. japonica* TEMMINK & SCHLEGEL (vgl. MATSUI & TAKAI 1959: 58). Supracleithrum, Scapula und Coracoid sind nicht nachweisbar, dürften jedoch angesichts des sonst (vorhandene Pectoralis) funktionsfähig scheinenden Gesamtkomplexes vorhanden gewesen sein. Reste der eigentlichen Brustflossen finden sich in Form der Lepidotrichia latero-caudad zum Schultergürtel versetzt beiderseits der Wirbelsäule.

Die Anzahl der feststellbaren Flossenstrahlen liegt mit etwa 12–14 deutlich unter den Vergleichswerten heutiger Anguillidae, entspricht aber wiederum *A. elegans* WINKLER.

3.1.5 Unpaare Extremitäten

Dorsalis, Caudalis und Analis rezenter Arten der Gattung bilden einen kontinuierlichen Flossensaum. Besonders der Insertion von Rücken- und Afterflosse wird vielfach taxonomische Bedeutung beigemessen. Beim vorliegenden Holotyp konnte ich erst nach intensiver Suche entsprechend interpretierbare Details feststellen: Im Bereich des dorsalen und ventralen Körperandes ist ein dünner, parallel zur Körperbegrenzung laufender, gelblichbrauner Streifen zu erkennen. Wegen der Lage und der farblichen Übereinstimmung mit dem restlichen Knochenmaterial einerseits bei andererseits relativ klarer Trennung vom Körperschatten bzw. Untergrund halte ich diesen für einen Restbestandteil des genannten Flossensaumes. Denkbar wäre beispielsweise eine partielle Erhaltung des (durch die etwa parallel zum Körperand orientierten Radialia zusätzlich verstärkten) Gelenkabschnittes zwischen Flossenstrahlen und Pterygophoren bei gleichzeitiger „Auflösung“ der letztgenannten Elemente. Eine Untergliederung des Streifens ist allerdings nicht zu beobachten.

Ein zusammenfassender Überblick sämtlicher Maße des beschriebenen Fundes wird in Tab. 4 gegeben. Eine Erläuterung der zu Grunde gelegten Meßstrecken wird in Abb. 6 gegeben.

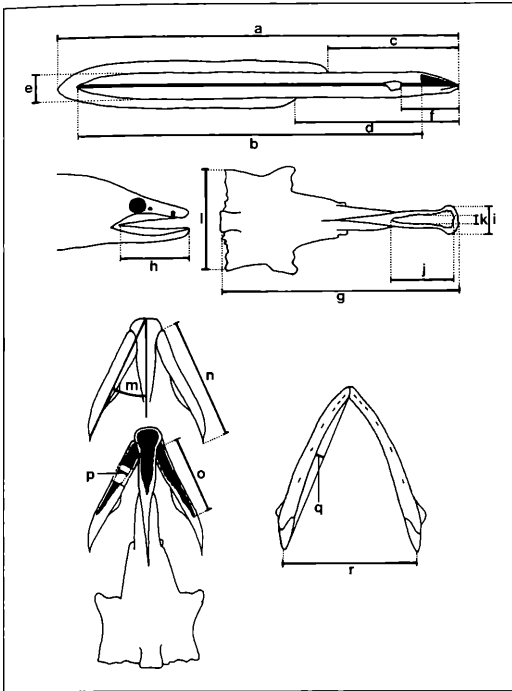


Abbildung 6. Lage der in Tab. 4 verwendeten Maßstrecken; genaue Bezeichnungen dort. Leicht abgewandelte Zusammenstellung, vornehmlich nach Angaben von EGE (1939) und THURLOW (1958); Maxillarwinkel neu eingeführt.

Tabelle 4. *A. ignota* n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4) Zusammenstellung der Zählungen und Messungen.
 † Werte in () stets auf Neurocraniallänge bezogen!

Maße (cm)

a. Gesamtlänge. Dentalspitze/Körperschattenende	62.8
b. Körperlänge. Hinterhaupt/Ende der Wirbelsäule	57.55
Prädorsale Länge. Dentalspitze/Ansatz der Dorsalis	22.8
d. Präanale Länge. Dentalspitze/Anus (Fossilmat.: Dentalspitze/Ansatz der Analis)	39
e. Körperbreite. maximal. (= Körperschattenbreite)	5.26
f. Kopflänge. Dentalspitze/Kiemenöffnung (Fossilmat.: Dentalspitze/Mittelpunkt zwischen Schultergürtelvorderrand und Insertion der Pectoralis)	8.76
g. Neurocraniallänge. Vomerspitze/Basioccipitale	4.35
h. „Bißlänge.“ Dentalspitze/Mundwinkel (Fossilmat.: Dentalspitze/Unterkiefergelenk)	
Præmaxillarbreite. Distale Breite des Vomerkopfes	0.67
j. Länge des Vomerzahnbandes	0.84–1.11
k. Breite des Vomerzahnbandes (Messung in d. Mitte)	0.34
l. Occipitalbreite	2.31

m. Maxillarwinkel α (°)	49–54
n. Maxillarlänge	2.02
o. Länge der Maxillarzahnblätter	1.71
p. Breite (max) der Maxillarzahnblätter	0.22
q. Dentalebogenhöhe (max)	0.15
Abstand der Unterkiefergelenke (Gelenkmitten)	2.10

Proportionen¹⁾

I. Präanale Länge als % der Gesamtlänge	62.10
II. (Präanale Länge – Kopflänge) als % der Gesamtlänge	48.15 (55.18)
III. Andorsalabstand als % der Gesamtlänge	25.80
IV. (Prädorsal – Kopflänge) als % der Gesamtlänge	22.36 (29.38)
V. Kopflänge (Neurocraniallänge) als % der Gesamtlänge	13.95 (6.93)
VI. „Bißlänge“ als % der Kopflänge (Neurocraniallänge)	36.42 (73.33)
VII. Occipitalbreite als % der Kopflänge	26.37 (53.10)
VIII. Occipitalbreite/Gesamtlänge	1:27
IX. Breite der Maxillarbezahnung (max) als % der Maxillarzahnbandlänge	64.71
X. Länge des Vomerzahnbandes als % der Maxillarzahnbandlänge	49.12– 64.91

Zählungen

Gesamtwirbelzahl	ca. 103
Anzahl der Branchiostegalia	9–10
Anzahl d. Pectoralflossenstrahlen	12–14

3.1.6 Hautskelett

Die Existenz rudimentärer, im Corium liegender Cycloidschuppen auch außerhalb des Bereiches der Sinneskanäle gilt als bedeutendes Abgrenzungskriterium der Anguillidae innerhalb der Anguilloidei. Gerade am Fossilmaterial ist der Nachweis oft schwierig (vgl. WINKLER 1861: 63, 64). Glücklicherweise ist am Typus-Exemplar (Gegenplatte, SMF P. 6076 d-f) zumindest an einer Stelle deutlich die charakteristische Feinstruktur von Aalschuppen konserviert (Taf. 1: Fig. 2). Ich glaube 4–5 Wachstumsschübe („Annulli“) unterscheiden zu können. Die teilweise „Beibehaltung“ der Körperbeschuppung ist wahrscheinlich als relativ plesiomorpher Aalcharakter anzusehen. Da derartige Strukturen bislang ausschließlich bei Anguillidae nachgewiesen wurden, möchte ich ihre Existenz bei *A. ignota* n. sp. dennoch als bedeutendes Indiz für eine Einordnung in diese Familie werten.

3.1.7 Systematik

Ich befürworte die gemeinsame Klassifikation rezenter und fossiler Fischartiger und Fische (vgl. NELSON 1969: 531–535, PATTERSON & ROSEN 1977: 154–167) und versuche daher den vorliegenden Fossilfund in das Rezentensystem einzuordnen.

Der einheitliche Praemaxillo-Ethmo-Vomer-Komplex zählt zu den wichtigsten, gemeinsam-abgeleiteten Merkmalen der Anguilliformes. Ferner messen REGAN (1912: 377, 378) und GOSLINE (1971: 124) folgenden Charakteren diagnostische Bedeutung bei. Langgestreckter Körper mit zahlreichen Wirbeln, seitliche Oberkieferbegrenzung durch zahntragende Maxillaria, Spezialisierungen im Bau vom Unterkiefer (lediglich Dentale und Articulare beteiligt) sowie Ausbildungsbesonderheiten und charakteristische Lage von Kiemenbein und Schultergürtel. Der Nachweis dieser Merkma-

le scheint mir für eine Zuweisung der neuen Art zur genannten Ordnung auszureichen.

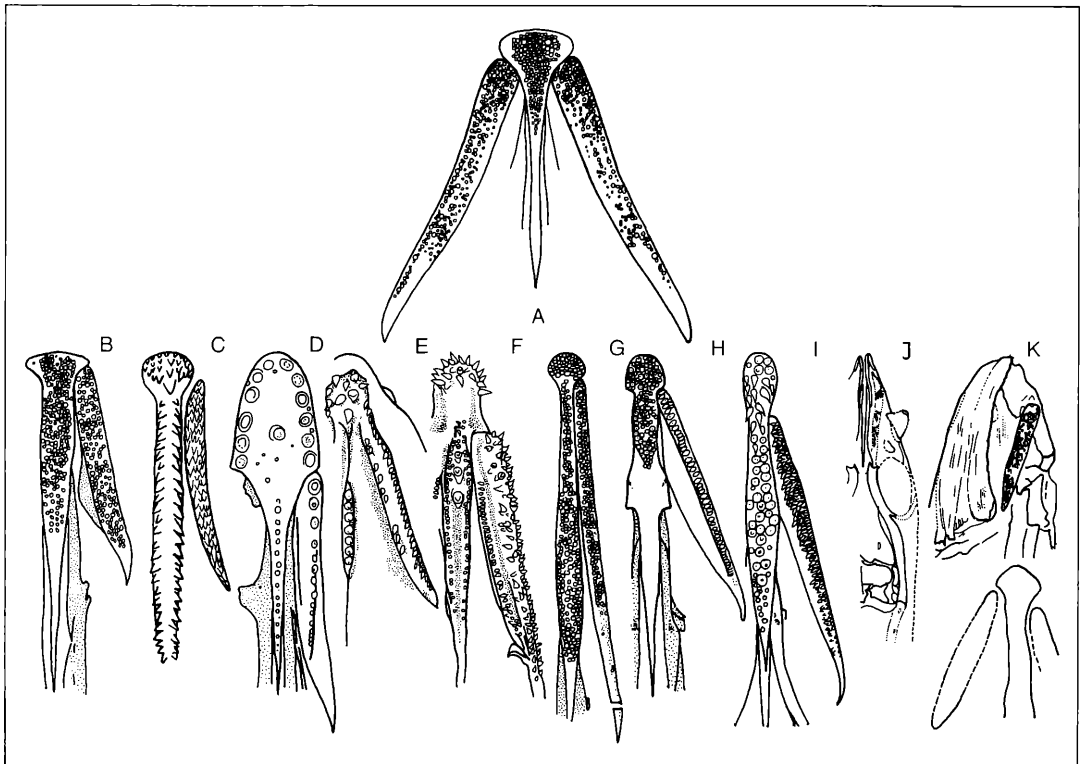
Ferner stimmt der Holotyp in folgenden Diagnosecharakteren der Unterordnung Anguilloidei (Auflistungen bei BERG 1958: 215–221; OBRUCHEV 1967: 646; NELSON 1976: 82) überein: „Normale“ (d. h. weder knorpelige noch lang ausgezogene) Kiefer, Suspensorium aus vereinigtym Hyomandibulare/Quadratum, Bauchflossen fehlend, Cycloidschuppen vorhanden. Inwieweit derartige Differenzierungen als tatsächliche Synapomorphien der Unterordnung anzusehen sind, bleibt dahingestellt.

Für die Einreihung der neuen Art bei der Familie Anguillidae sprechen neben den genannten Kennzeichen auch die Gestalt und Bezahnung des Praemaxillo-Ethmo-Vomer Komplexes. Die Familiendiagnose findet sich bei GILL (1891: 158) sowie BERTIN & ARAMBOURG

Abbildung 7. Praemaxillo-Ethmo-Vomer-Komplex. Gegenüberstellung von *A. ignota* n. sp. mit Vertretern anderer, fossil belegter Aalfamilien. Darstellungen und systematische Zuordnung nach STORMS (1896: Taf. 6), WOODWARD (1900: Taf. 1), BERTIN (1942), BÖHLKE (1956: 68), BÖHLKE & CLIFF (1956: 99) und BLACHE (1968: 715, 1507, 1548).

- A. *Anguilla ignota* n. sp.; Holotypus (NMM PW 1981/4). (Rekonstruktionsversuch, schematisiert).
B. Anguillidae: *A. anguilla* (LINNAEUS 1758);

- C. Xenocoelidae: *Kaupichthys atlanticus* BÖHLKE 1956;
D. Muraenidae: *Muraena helena* LINNAEUS 1758;
E. Heterenchelidae: *Phytonichthys microphthalmus* (REGAN 1912);
F. Muraenesocidae: *Paraxenomystax bidentatus* REID 1840;
G. Nettastomidae: *Nettastoma melanurum* RAFINESQUE 1810;
H. Congridae: *Conger vulgaris* (LINNAEUS 1758);
I. Opichthidae: *Echelus myrus* (LINNAEUS 1758);
J. Nemichthyidae: *Avocettinops* sp.
K. Urenchelidae: *Urenchelys anglicus* WOODWARD 1900.



(1958: 2315)².

Hervorzuheben ist die Existenz von Cycloidschuppen auch außerhalb der Bereiche des Lateralissystems, die homogene, feine Bezahnung sämtlicher Oberkieferelemente sowie die distal abgeflachte Form des Caput vomeris mit den proximal inserierten Maxillaria. Als „externes“ Zusatzkriterium könnte der als „limnisch“ eingestufte Charakter der Messeler Ölschiefer (nur Aale der Familie Anguillidae dringen als Adultformen in Süßwasserzonen vor) dienen.

Eine erweiterte Übersicht sowie Ergänzungen der aufgeführten Diagnosecharaktere findet sich in Tabelle 5 und Abbildung 7.

Die genealogisch/systematischen Beziehungen heutiger Aale sind weitgehend unbekannt.

Nach MCALLISTER (1968: 79) beruht ein Großteil von Unterscheidungs- und Zuordnungsmethoden rezenter Aalartiger auf rein externmorphologischen Merkmalsverteilungen. Andere Kriterien bleiben weitgehend unterrepräsentiert. Die daraus resultierende, unterschiedliche Aufgliederung der Anguilliformes in untergeordnete Taxa bzw. deren Abgrenzung voneinander, beispielsweise in den Abhandlungen von BERG (1958: 215–221), NELSON (1976: 82–90), überträgt sich auch auf die Anguillidae. Für deren bislang einzige Gattung *Anguilla* SHAW ist die weitgehend auf äußeren Merkmalen basierende Revision von EGE (1939) fast unverändert gültig. Viele dieser Kennzeichen unterliegen starken innerartlichen Schwankungen, besonders im Laufe der Individualentwicklung (Abb. 8). Ähnliches konnten ASANO (1962: 5–15) und BLACHE (1967: 202) bei anderen Anguilloidei feststellen. Als weitere Unsicherheitsfaktoren kommen Sexualdimorphismus, das Auftreten lokalitätsbedingter „geographischer“, aber auch ernährungsbiologisch bedingter Varianten hinzu (THUROW 1958, TESCH 1973).

Ist der Vergleich rezent/fossil aus Erhaltungsgründen ohnehin problematisch, wirkt im vorliegenden Fall der Mangel an Vergleichsmaterial (nicht nur in Form weiterer Messeler Exemplare, sondern auch auf Grund der relativen Seltenheit vollständiger, vorzeitlicher Anguillidae-Funde insgesamt) zusätzlich erschwerend.

Aus diesen Gründen möchte ich – trotz einiger deutlicher Proportionsunterschiede des „Neufundes“ zu anderen Formen – von der Errichtung einer neuen Gattung absehen und weise die neue Art den Anguillidae, und zwar der Gattung *Anguilla* SHAW zu

3.1.8 Vergleich, Abgrenzung von fossilen Formen

Fossile Vertreter der Gattung *Anguilla* SHAW wurden vor allem durch Otolithenfunde bekannt: STINTON (1971: 32, 33) und NOLF (1977: 14, 15) beschreiben verschiedene Arten aus dem Eozän Englands bzw. dem Oligo-Miozän Belgiens. Ersterer stellt eine Ähnlichkeit der Otolithenmorphologie von *A. annosa* STINTON mit der rezenten Art *A. rheinhardti* STEINDACHNER fest.

Der vorliegende Holotyp weist – wie bislang alle Messeler Fischfunde – keine „Gehörstein“-Erhaltung auf. Ver-

gleiche mit den genannten Formen sind daher ausgeschlossen.

AGASSIZ (1843: 133–136) unterscheidet an Hand vollständiger Skelettfunde sowie einiger Fragmente sieben Aalarten (vornehmlich aus dem Eozän von Monte Bolca): *A. latispina*, *A. ventralis*, *A. brevicula*, *A. multiradiata*, *A. branchiostegalis*, *A. interspinalis* und *A. leptoptera* (alle AGASSIZ). Hinzu kommen noch *A. elegans* WINKLER und *A. pachyura* AGASSIZ aus dem Miozän von Öhningen. Ferner sind aus jüngeren Formationen verschiedentlich *A. anguilla* (LINNAEUS) nahestehende Reste bekannt und beschrieben worden. Sie sollen daher nicht gesondert behandelt werden.

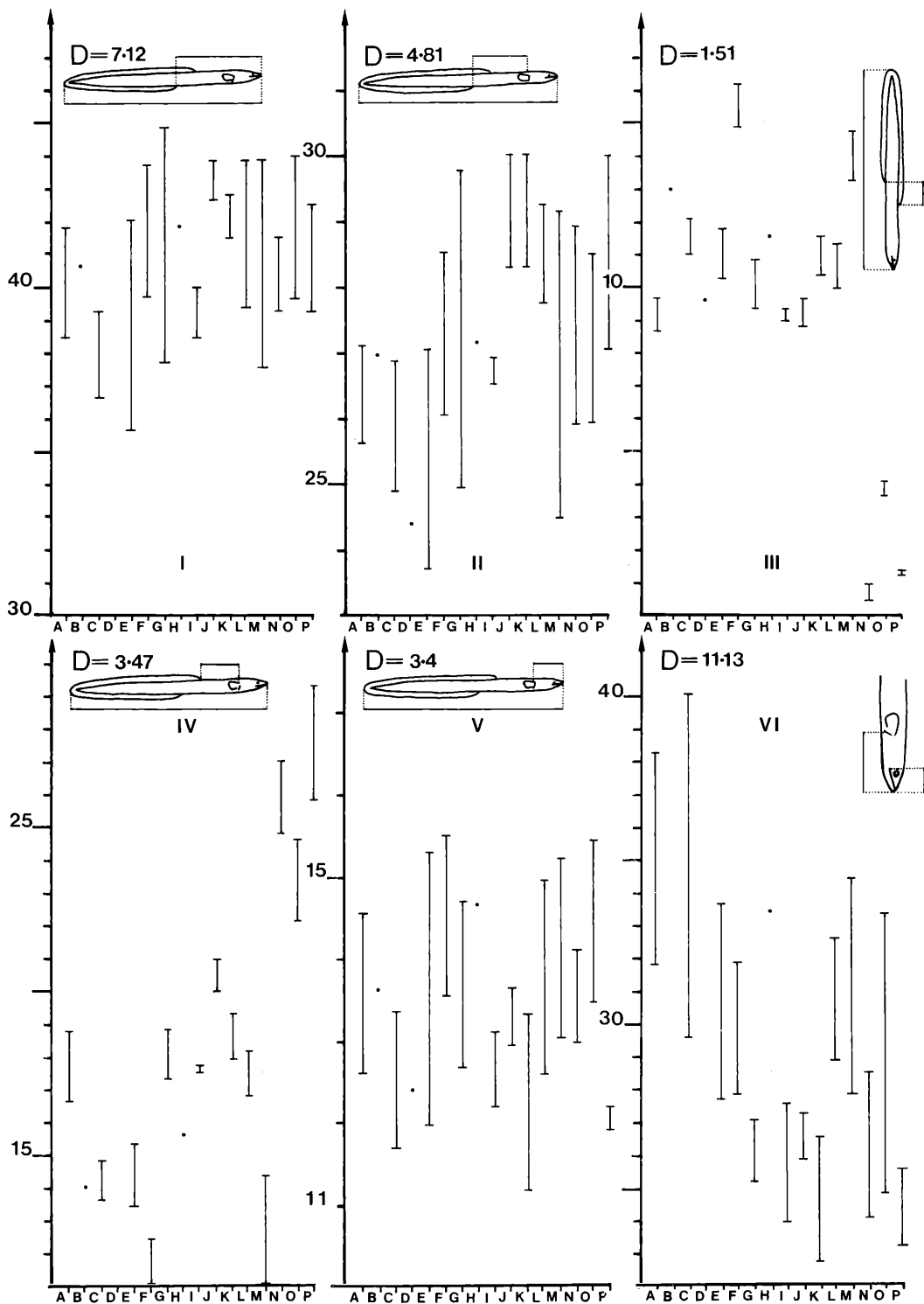
Von den genannten Arten stellt WOODWARD (1900: 340–343) *A. latispina* AGASSIZ und *A. ventralis* AGASSIZ zur Gattung *Eomyrus* STORMS. Den verbleibenden „Rest“ hält er – unter Ausnahme von *A. brevicula* AGASSIZ, *A. leptoptera* AGASSIZ und *A. elegans* WINKLER – für unbestimmbar. Dieser Ansicht möchte ich mich – abgesehen von *A. brevicula* AGASSIZ (hier halte ich, insbesondere wegen der weit cranial reichenden Dorsalis, die Zuordnung zu *Anguilla* SHAW für unangebracht) – aus folgenden Gründen anschließen:

Sowohl bei dem unter der Bezeichnung *A. pachyura*, als auch unter dem als *A. multiradiata* beschriebenen Exemplar handelt es sich um fragmentarische Einzelfunde des hinteren Körperbereichs. Lediglich *A. branchiostegalis* ist vollständiger bekannt. Bei *A. pachyura* ist wenigstens die Körperregion exakt festzustellen. Auf die Schwierigkeiten bei einer Bestimmung derartiger Fragmente – ohne feststellbarer Längenausdehnung der Flossensäume – weist AGASSIZ selbst (1843: 133) hin. Zudem sind Stützelemente wie Flossenstrahlen und deren Träger nur lose den Neuracanthen angegliedert. Anfälligkeit gegenüber Verschiebungs- und Deformationsvorgängen ist daher leicht vorstellbar. Derartige Begleiterscheinungen, gekoppelt mit chemischen Prozessen, könnten beim Einbettungsvorgang Anomalien der Lage, Neigung und Gestalt der Flossenstützelemente – ähnlich den bei *A. pachyura* beobachteten Krümmungen – bewirken. Die Variation der Schwanzform – laut ASANO (1962: 9, 10) gattungstypisch für Congridae – ist innerhalb der Anguillidae gering.

GAUDANT (1980: 1035) vereinigt sämtliche Öhninger Aalfunde unter dem Artnamen *A. pachyura* AGASSIZ. Da keine detaillierte Neubeschreibung der Exemplare vorliegt und es sich bei dem von WINKLER als *A. elegans* beschriebenen Material um die wohl vollständigsten „Aale“ dieser Lokalität handelt, behalte ich in dieser Arbeit zum besseren Verständnis dessen Artbezeichnung bei.

Die Zahl der Flossensträger (pro Neurapophyse) kann bei rezenten Arten für verschiedene Körperbereiche differieren. Ein bestimmtes Zahlenverhältnis – zumal für einen nicht klar definierten Körperabschnitt (wie bei *A. multiradiata* AGASSIZ) – kann daher nur schwer atypisch sein. Der genannten Art sehr ähnliche Relationen werden von WINKLER (1861: 61, 62) für den vorderen Schwanzabschnitt von *A. elegans* genannt. Auch bei der Beurteilung heutiger Anguilloidei spielen derartige Verhältnisse ebensowenig eine Rolle wie die Anzahl der Flossenstrahlen selbst. *A. branchiostegalis* AGASSIZ ist meiner Ansicht nach an Hand der von EASTMAN (1905: 17) gegebenen Kriterien ebenfalls nicht eindeutig zu charakterisieren: Es gibt unter den rezenten Anguilloidei mehrere Arten mit ähnlichen Merkmalskombinationen.

² MCALLISTER (1968: 79), ASANO (1962: 61–70) sowie NELSON (1966) sehen die Familie als monophyletisch an. Eine vollständige Definition ihrer Synapomorphien scheint jedoch auszustehen.



EASTMAN (1905: 16) rechnet auch *A. interspinalis* (AGASSIZ zu *Eomyrus* STORMS. LEHMAN (1966: 210) führt in seiner Auflistung der Anguilloidei Monte Bolca's nur noch die Gattungen *Eomyrus* STORMS, *Paranguilla* BLEEKER sowie verschiedene Juvenilformen. Er deutet jedoch an (1966: 21), daß neuere Untersuchungen eine größere Gattungszahl nahelegen.

Diese Aussage wird von BLOT (1975) bestätigt: Er nennt von diesem Fundpunkt mehrere neue Gattungen und verweist auf eine von ihm selbst 1978 veröffentlichte Neubearbeitung der Aalartigen dieser Lokalität. Demnach handelt es sich vor allem um Vertreter der Congridae. *A. latispina* AGASSIZ wird unter dem Gattungsnamen *Voltaconger* geführt. Als interessanteste Neuerung des ersten Teiles³ der Neubearbeitung von BLOT (1978) ist wohl die Erweiterung der Anguilloidei um zwei neue Familien zu werten: Anguilloididae nov. fam. mit den Gattungen *Anguilloides* CADRORBI 1962 und *Veronanguilla* n. gen., sowie die Milananguillidae mit der bislang einzigen Gattung *Milananguilla* n. gen. Ferner werden die bislang als *A. leptoptera* AGASSIZ 1835 bezeichneten Exemplare in der neuen Gattung *Eoanguilla* zusammengefaßt und den Anguillidae zugestellt.

Nach der Überzeugung von BLOT (1978: 54, 55, 71, 114, 115) waren sowohl *Anguilloides* wie auch *Veronanguilla* beschnitten. Verschiedene Körpermaße dieser

Abbildung 8. Variationsbreite einiger externmorphologischer Diagnosecharaktere rezenter Aalarten. Die Zusammenstellung erfolgte nach Angaben von EGE (1939). Zum Vergleich kamen die Mittelwerte artgleicher, aber größenklassenmäßig verschiedener Exemplare. Der als „D“ angegebene Wert stellt die maximale für jeweils eine Art der Gattung festgestellte Differenz dieser Mittelwerte dar. Diese besteht nicht obligatorisch zwischen Exemplaren der niedrigsten und höchsten Größenklasse und ist nicht bei jedem Merkmal an die gleiche Art gekoppelt. „D“ ist somit als Richtmaß der gesamten, gattungsinternen Streuung pro Merkmal anzusehen.

- I. Präanallänge als % der Gesamtlänge
 - II. (Präanal-Kopflänge) als % der Gesamtlänge
 - III. Andorsalabstand als % der Gesamtlänge
 - IV. Prädorsallänge als % der Gesamtlänge
 - V. Kopflänge als % der Gesamtlänge
 - VI. Bißlänge als % der Kopflänge
- A. *A. celebensis* KAUP
 - B. *A. interioris* WHITLEY
 - C. *A. megastoma* KAUP
 - D. (*A. ancestralis* EGE), – Syn. f. *A. celebensis*
 - E. *A. nebulosa* MCCLELLAND
 - F. *A. marmorata* QUOY & GAIMARD
 - G. *A. rheinhardti* STEINDACHNER
 - H. *A. borneensis* POPTA
 - I. *A. japonica* TEMMINCK & SCHLEGEL
 - J. *A. rostrata* (LESUEUR)
 - K. *A. anguilla* (LINNAEUS)
 - L. *A. dieffenbachi* GRAY
 - M. *A. mossambica* PETERS
 - N. *A. bicolor* MCCLELLAND
 - O. *A. obscura* GÜNTHER
 - P. *A. australis* RICHARDSON

Formen (z. B. Prädorsal- und Präanallänge) weichen ebenfalls nicht erheblich von *A. ignota* n. sp. ab.

Ich möchte diesen Gegebenheiten in einer Erörterung der Abgrenzungsmöglichkeiten des Messeler Fundes von den genannten Familien bzw. Gattungen Rechnung tragen.

- Die signifikanten Unterschiede zwischen *A. ignota* und den Anguilloididae gehen aus den Diagnosen hervor (BLOT 1978: 26 sowie 3.1. dieser Arbeit): Im Gegensatz zur Messeler Art sitzen die Zähne bei *Anguilloides* CADRORBI und *Veronanguilla* BLOT einreihig im Kiefer und die Pectoralinsertion ist um über 1 1/2 Wirbellängen hinter die Cleithra versetzt.
- Von den Milananguillidae ist *A. ignota* – abgesehen von der unterschiedlichen Körpergröße – vor allem durch den abweichenden Schädelbau zu trennen. Die Neurocraniallänge schwankt bei *Milananguilla* nach Angaben von BLOT (1978: Tab. IX) zwischen 4,94 % (MMV 122 ML) und 6,4 % (P 8952 BM) der Gesamtlänge, die Mandibularlänge zwischen 75 % (P 10992 P) und 90,43 % (P 8951 BM) der Neurocraniallänge. Bei *A. ignota* n. sp. ist hingegen eine größere prozentuale Neurocraniallänge bei gleichzeitig geringerer „Bißlänge“ festzustellen (vgl. Tab. 4). Derartige Unterschiede sind weder durch wachstums- noch durch ernährungsspezifisch bedingte Veränderungen bei Tieren ein- und desselben Taxons (vgl. THURLOW 1958: 85 bzw. Tab. 7 dieser Arbeit) erklärbar. Unter weiterer Berücksichtigung des vergleichsweise stark ausgeprägten Lateralisporensystems im Dentale, der schlanken, schwach gekrümmten Cleithra sowie der stark verkürzten Pectoralflossenstrahlen bei den Milananguillidae scheint mir eine Einordnung *A. ignota*'s in diese Familie unangebracht.

Demnach kommen von den eingangs genannten „Aalarten“ nur noch zwei für den direkten Vergleich mit *A. ignota* n. sp. in Frage: *Eoanguilla leptoptera* (AGASSIZ) und *A. elegans* WINKLER. Eine Übersicht der zu diskutierenden Vergleichsmerkmale wird in Tabelle 6 und Abbildung 9 gegeben.

Auf mögliche Fehlerquellen einer Gegenüberstellung von Fossilmaterial habe ich bereits hingewiesen.

Laut EGE (1939: 8, 14, 16, 18, 25) nehmen wachstumsbedingte Proportionsveränderungen bei heutigen „Aalen“ erst mit Erreichen von Größenklassen über 300 mm Gesamtlänge ab. Der Anodorsalabstand soll während des gesamten Entwicklungsablaufes ziemlich konstant bleiben.

Die in den älteren Arbeiten beschriebenen Exemplare von *Eoanguilla leptoptera* (AGASSIZ) erreichen lediglich eine Totallänge von etwa 300 mm. Proportionsvergleiche sind somit problematisch. Wie aus Abb. 9 hervorgeht, sind die Unterschiede im Anodorsalabstand zwischen dieser Art und *A. ignota* n. sp. erheblich.

Die Gesamtwirbelzahl ist wachstumsunabhängig und daher für Vergleichszwecke günstiger: Hier weicht *E. leptoptera* (AGASSIZ) ebenso deutlich von *A. ignota* n. sp. ab wie von *A. elegans* WINKLER. Selbst unter Berücksichtigung der Tatsache, daß es sich bei diesen Angaben um reine Schätzwerte handelt, möchte ich jede Übereinstimmung ausschließen. Nach Ansicht von BLOT (1978) waren auch die Vertreter der Gattung *Eoanguilla*

³ Teil 2 behandelt Vertreter der Paranguillidae, Xenocongridae, Proteomyidae, Opichthidae und Patavichthidae.

beschuppt. Zudem erscheinen durch seine Überarbeitung des Materials einige der in Abb. 9 zugrunde gelegten Daten aus älteren Veröffentlichungen korrekturbedürftig (vgl. Ergänzungen Tab. 6).

Die Überprüfung einer denkbaren generischen Übereinstimmung der Messeler Aalart mit *Eoanguilla* bleibt dennoch durch das Ausscheiden eines Bezahnungsvergleiches erschwert. Neben der auch nach den Angaben von BLOT (1978) deutlich hö-

Tabelle 5. Vergleich diagnostisch bedeutender Merkmale fossil belegter Familien der Anguilliformes. Angaben sowie systematische Zuordnung der Gattungen nach GILL (1893: 132–133), HAY (1903: 441), TREWAVAS (1932: 664), BERG (1958: 215–221), BERTIN & ARAMBOURG (1958: 2324), ROMER (1966: 335), OBRUCHEV (1967: 645–649), BLACHE (1968: 690–736, 1540–1581), ASANO (1962: 5, 6, 8, 48), ORTON (1962: 664), NELSON (1976: 82–90), STINTON (1971: 35) und MCCOSKER (1977: 75, Tab. 6). Die von BLOT (1975) angedeuteten Neuerungen wurden noch nicht berücksichtigt.

Familie	fossil vertretene Gattungen	Bemerkungen	Vorkommen	Wirbel total	Schuppen (außer Sinneslinie)	Pectoralis	Pelvis	Dorsalis/ Caudalis/ Analis	Beginn d. Dorsalis
† Anguillavidae HAY 1903	<i>Anguillavus</i> HAY 1903	teilweise (BERG 1958: 215) gesonderter Unterordnung, Anguillavoidei, zugerechnet	Oberkreide, marin	ca. 110	–	+	+	getrennt	Körpermitte
Anguillidae (RAFINESQUE 1810)	<i>Anguilla</i> SHAW 1803	nur eine Gattung bekannt (GILL 1891: 159, NELSON 1976: 83); ROMER (1966: 355) rechnet eine weitere Form „ <i>Mastigocerus</i> “ WHITLEY, hinzu ⁴	ab Eozän; trop.-temp. Gewässer außer Ostpazifik, Südatlantik; Süßwasser	103–114	+	+	–	kontin. Übergang	Körpermitte
Xenocoelidae (REGAN 1912)	<i>Eomyrophis</i> WHITLEY 1950, (<i>Eomyrus</i> EASTMAN 1905) <i>Mylomyrus</i> WOODWARD 1910, <i>Paranguilla</i> BLEEKER 1965, (<i>Enchelyopus</i> AGASSIZ 1844), <i>Rhynchorhinus</i> WOODWARD 1901	<i>Mylomyrus</i> wird in älteren Arbeiten (BERG 1958: 216) eigener Fam. † <i>Mylomyridae</i> , vorgestellt.	ab Eozän; Atlantik Ind. Ozean, Pazifik; marin	97–136	–	+/-	–	kontin. Übergang	vorderer Rumpfbereich
Muraenidae (RISSO 1826)	<i>Gymnothorax</i> BLOCH 1795, <i>Muraena</i> LINNAEUS 1758		ab Eozän; trop.-temp. Gewässer; marin	120–158	–	–	–	kontin. Übergang	teils fehlend; sonst vorderer Rumpfbereich
Moringuidae GILL 1885	<i>Moringua</i> GRAY 1831	fossil nur Otolithen bekannt	ab Eozän; Indo-Pazifik; Westatlantik; marin	112–130	–	+/-	–	kontin. Übergang	hinterer Körperabschnitt
Heterenchelidae REGAN 1912	<i>Heterenchelys</i> REGAN 1912		ab Miozän; Atlantik; marin	126–227	–	–	–	kontin. Übergang	vorderer Rumpfbereich
Muraenesocidae (COPE 1872)	<i>Muraenesox</i> McCLELLAND 1844		ab Eozän; Atlantik, Indo-Pazifik; marin	140–245	–	+	–	kontin. Übergang	vorderer Rumpfbereich
Nettastomidae JORDAN & DAVIS 1891	<i>Nettastoma</i> RAFINESQUE 1810		ab Eozän; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik; marin	ca. 100	–	–	–	kontin. Übergang	vorderer Rumpfbereich

Congridae KAUP 1856	<i>Ariosoma</i> SWAINSON 1838, (<i>Congermuraena</i> KAUP 1856), <i>Astroconger</i> JORDAN & HUBBS 1925 <i>Bathymyrus</i> ALCOCK 1889, <i>Conger</i> OKEN 1182, <i>Enchelion</i> HAY 1903, <i>Gnathophis</i> KAUP 1856, <i>Paraconger</i> ALCOCK 1890, <i>Promyllantor</i> KANAZAWA 1958, <i>Uroconger</i> KAUP 1856	<i>Enchelion</i> von HAY (1903: 441) eigener Fam., d. Encheliidae, zugestellt	ab Oberkreide; Atlantik, Pazifik; marin	117–120	–	+	–	kontin. Über- gang	vorderer Rumpf- bereich
Opichthidae (KAUP 1856) sen- su McCOSKER 1977	<i>Echelus</i> RAFI- NESQUE 1810, <i>Caecula</i> VAHL 1794, <i>Myrichthys</i> GIRARD 1859, <i>Mystriophis</i> KAUP 1856, <i>Ophichthus</i> AHL 1787	<i>Echelus</i> wird neuerdings (McCOSKER: 1977: 75) den Opichthidae zugestellt	ab Eozän; alle Meere	110–270	–	+/-	–	kontin. Über- gang	variabel
Nemichthyidae (GILL 1782) sensu BÖHLKE & CLIFF 1956	<i>Nemichthys</i> RICHARDSON 1948	teilweise (BERG 1958: 219) in ge- sondeter Unter- ordnung, den Nemichthyoidei, zusammengefaßt	ab Eozän; Tief- see, Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik; marin	259–500 (teils darüber)	–	+	–	kontin. Über- gang	vorderer Rumpf- bereich
† Urenchelidae REGAN 1912	<i>Urenchelys</i> WOODWARD 1900		Oberkreide, marin	ca. 100	+	+	–	von Cau- dalis durch Spalt ge- trennt	vorderer Rumpf- bereich

heren Gesamtwirbelzahl (112–?122 gegenüber ca. 103 von *A. ignota*) halte ich die unterschiedlichen Neurocranial- und Unterkieferlängen beider Formen für hinreichend verlässlich um zumindest eine Artgleichheit auszuschließen (vgl. BLOT 1978: Tab. XI; Tab. 4, 7 dieser Arbeit): Die vergleichsweise geringe Hirnschädel- bzw. große Dentallänge (bei gleichzeitig größerer Gesamtlänge) *A. ignota*'s kann kaum auf wachstums- oder ernährungsbedingter Variabilität sonst identischer Formen beruhen.

Eine Artgleichheit der neuen Form mit *E. leptoptera* (AGASSIZ) liegt nach meiner Ansicht daher nicht vor. Ich halte die bisherigen morphologischen Kenntnisse dieser Art für ebensowenig ausreichend um eine Trennung von *Anguilla* SHAW zu begründen, wie um die Angliederung an *Euanguilla* BLOT zu rechtfertigen. Auf Grund der übereinstimmenden Bezahnungscharakteristik erscheint mir jedoch die Zuordnung zu *Anguilla* SHAW für sinnvoller.

⁴ Nach der Originalbeschreibung (DE BEAUFORT 1926: 130, 131) handelt es sich hierbei jedoch um Wirbelsäulenreste, die, wenn überhaupt einzuordnen, den Nemichthyidae nahestellen wären.

Schwierigkeiten bereitet hingegen die Abgrenzung *A. ignota*'s von *A. elegans* WINKLER: Numerische Charaktere wie beispielsweise die Wirbelzahl unterscheiden sich nur wenig. Angesichts der schlechten Erhaltung sehe ich daher von der Berücksichtigung solcher Kriterien ab. Für ebenso überlieferungsbedingt halte ich das Fehlen von Schuppen bei *A. elegans* WINKLER. Beide Holotypen sind über 300 mm lang. Proportionsvergleiche sollten somit grundsätzlich möglich sein. Die entsprechenden Meßwerte (Abb. 9, Tab. 6: I–IV) unterscheiden sich teilweise hochsignifikant. Da eine hinreichend sichere Lokalisation „bedeutender“ Punkte – beispielsweise dem Ansatz der Dorsalis – bei *A. ignota* n. sp. nicht möglich ist, möchte ich wiederum auf eine Bewer-

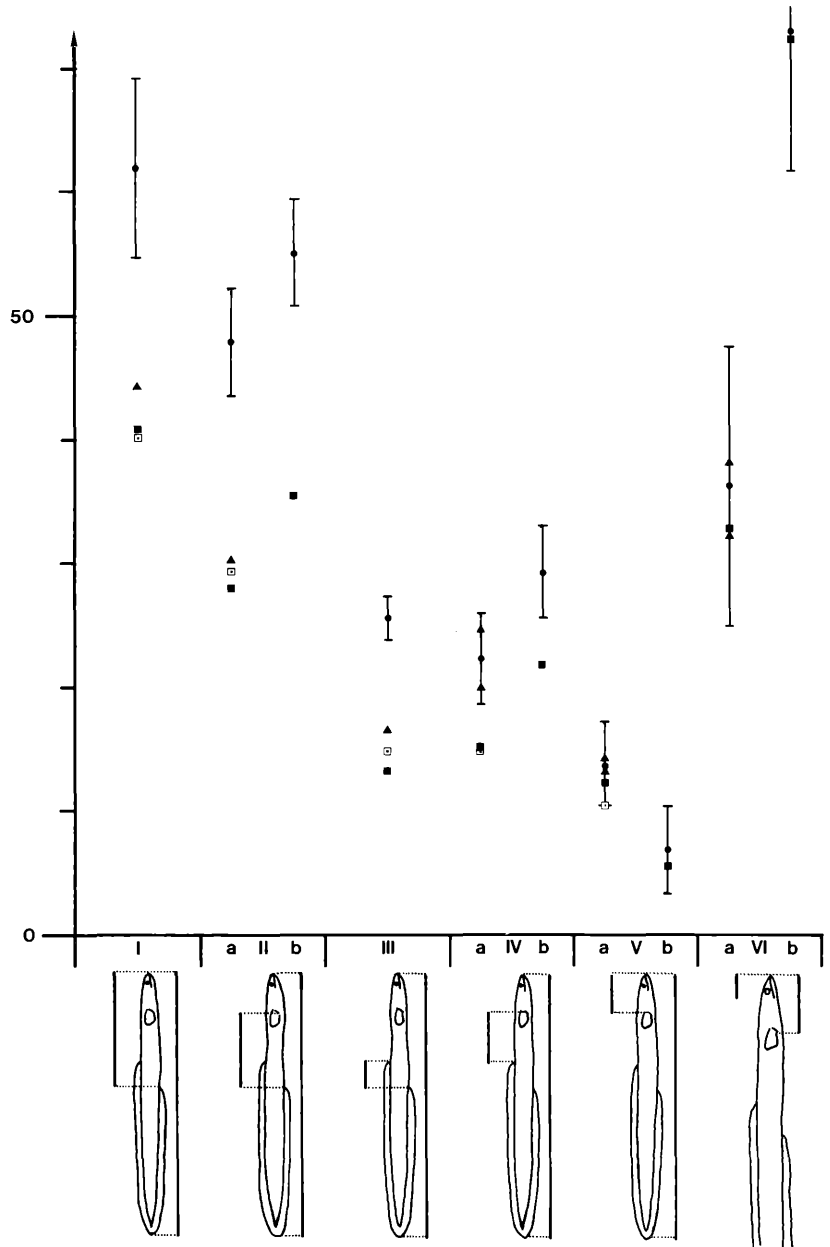


Abbildung 9. Vergleich von Diagnosecharakteren rezenter und fossiler Arten der Gattung *Anguilla* SHAW. Der eingetragene Streubereich entspricht dem doppelten D-Wert in Abb. 8. Quellenangaben für die fossilen Arten: Tab. 6. Rezente Vergleichsangaben nach EGE (1939). Lage der Meßstrecken wie in Abb. 8.

Als repräsentativ für die heutigen Formen wurde jeweils die *A. ignota* n. sp. am stärksten genäherte Art angesehen.

Punkte: *A. ignota* n. sp.
Quadrate, schwarz: *A. elegans* WINKLER

Quadrate, hell: *Eoanguilla leptoptera* (AGASSIZ)

Dreiecke, schwarz: Rezentart
Die unter „b“ angegebenen Werte beziehen sich stets auf die Neurocraniallänge (statt der Kopflänge).

tung verzichten.

Verlässlicher scheinen auch hier die deutlichen Unterschiede der Schädelmaße. Morphologische Detailvergleiche sind allerdings durch die ungleiche Einbettung beider Typusexemplare beeinträchtigt. Zusatzinformationen, insbesondere über die Oberkieferbezahnung, waren nicht verfügbar⁵. Es bleibt somit erneut der reine Proportionsvergleich.

⁵ Ein im Original untersuchtes Exemplar von *A. elegans* WINKLER (Dorsoventraleinbettung; Leihgabe der Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe) war im entscheidenden Bereich zu stark beschädigt. Bei dem in gleicher Lage überlieferten, am Detailfoto studierten Exemplar (42770) des Britischen Museums stand die ungenügende Erhaltung von Vomerkopf/Maxillaria den Bemühungen entgegen.

Tabelle 6. Vergleich einiger Charakteristika fossiler Arten der Gattung *Anguilla* SHAW. Die römischen Ziffern entsprechen der Merkmalskennzeichnung in Abb. 8. Die Bißlänge selbst wurde direkt gemessen, die Dentallänge nach Messungen an 3 Exemplaren von *A. anguilla* (versch. Größenklassen) abgeschätzt. Werte in Klammern: Neurocraniallänge statt Kopflänge berücksichtigt.

Art	<i>A. ignota</i> n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4)	<i>A. elegans</i> WINKLER 1861	<i>Eoanguilla leptoptera</i> (AGASSIZ 1835)
Vorkommen	Messeler Ölschiefer, Mittel-Eozän (Lutetium), Messel	(Mittel-)Miozän, Öhningen	(Unter-)Eozän, Monte Bolca
Quelle	Tab. 1 dieser Arbeit	WINKLER 1861 (Originalbeschreibung); sowie Detailfotos d. Originale	EASTMAN 1905: 17, WOODWARD 1900: 344, 345 (Werte nach den Angaben des Autors errechnet); BLOT 1978: 99–117 (zumeist Mittelwerte aus Tab. XI)
Wirbel, insgesamt	ca. 103	ca. 100	ca. 130; BLOT: 112–114
Branchiostegalia	9–10	12	BLOT: ca. 14
Pectoralflossenstrahlen	12–14	12–13 (16?)	BLOT: ca. 16
Schuppen	vorhanden	bislang nicht nachgewiesen	nicht feststellbar
I. Präanallänge als % d. Gesamtlänge	62.10	41.07	39.83–40.83; BLOT: 38.9
II. (Präanallänge – Kopflänge) als % der Gesamtlänge	48.15 (55.18)	28.36 (35.32)	29.83; BLOT: 25.75 (30.85)
III. Anodorsalabstand als % d. Gesamtlänge	25.80	13.35	14.90; BLOT: 6.63
IV. (Präadorsal-Kopflänge) als % d. Gesamtlänge	22.36 (29.38)	15.01 (21.97)	14.93; BLOT: 19.11 (24.22)
V. Kopflänge als % d. Gesamtlänge	13.95 (6.93)	12.71 (5.75)	ca. 10–11; BLOT: 13.38 (8.09)
VI. Bißlänge als % der Kopflänge	36.42 (73.33)	32.96 (72.86)	BLOT: 27.72 (53.53)
Dentallänge als % d. Neurocraniallänge	83.96	83.21	BLOT: 79.17

Tabelle 7. Schädelproportionen von *A. ignota* n. sp., *A. elegans* WINKLER sowie spitz- und breitköpfigen Varianten des Flußaales (*A. anguilla*). Angaben nach WINKLER (1861), THUROW (1958: 85) sowie Tab. 4. Ermittlung der Dentallänge von *A. elegans* nach Detailfoto des Typusexemplares (British Museum of Natural History, 42769).

Variante/Art	Gesamtlänge (cm)	Neurocraniallänge als % d. Gesamtlänge	Dentallänge (Dentalspitze/Ende Articulare)
a. <i>A. ignota</i> n. sp. – Holotypus (NMM PW. 1981/4), Messeler Ölschiefer, Mittel-Eozän (Lutetium).	62.8	6.93	83.96
b. <i>A. elegans</i> WINKLER 1861	48.7	5.75	83.21
c. <i>A. anguilla</i> (LINNAEUS 1758), Spitzkopf, Größenklasse II.	64.7	5.69	77.99
d. <i>A. anguilla</i> , Spitzkopf, Größenklasse I.	48.3	5.71	75.72
e. <i>A. anguilla</i> , Breitkopf, Größenklasse II.	64.9	6.93	80.96
f. <i>A. anguilla</i> , Breitkopf, Größenklasse I.	49.2	5.67	80.29
g. (a–b), Absolutwert	14.1	1.18	0.75
h. (c–f), Absolutwert	15.5	0.02	2.3
i. (e–f), Absolutwert	15.7	1.26	0.67
j. (c–d), Absolutwert	16.4	0.02	2.27

Sowohl die relativen Neurcranial- wie auch die entsprechenden Dentallängen beider Holotypen zeigen Abweichungen (Abb. 9, Tab. 6: V b, VI b). Die Differenzen liegen jedoch innerhalb des in Abb. 9 eingetragenen (Schätz-)Streubereichs der Gattung insgesamt. Dieser verringert sich zwar im fortgeschrittenen Entwicklungszustand, eine Artgleichheit ist dennoch – ebenfalls in Anlehnung an die Kenntnis heutiger Aale – nicht auszuschließen. Zum einen sind ernährungsbiologisch bedingte Variationen der Cranialmorphologie zu erwägen⁶: Hier wäre eine breitköpfige, vornehmlich piscivore, einer spitzköpfigen, omnivoren Variante gegenüberzustellen. Zum anderen können bei Schädelmaßen heutiger „Flußaale“ aufeinanderfolgender Größenklassen beachtliche Unterschiede vorkommen. Eine Übersicht der zu diskutierenden Parameter gibt Tab. 7.

Beim „WINKLERSchen“ Typusexemplar handelt es sich vermutlich um einen „Breitkopf“: Sowohl die Fischreste im Magen als auch das relativ lange Dentale sprechen für eine derartige Annahme. Hinweise dieser Art fehlen bei *A. ignota* n. sp. Die Proportionen legen allerdings auch hier einen „Breitkopf“ nahe. Beide Vermutungen werden bei Betrachtung der Absolutwertdifferenzen heutiger „Breit“- und „Spitzköpfe“ (vergleichbarer Größenklassen) zusätzlich gestützt (Tab. 7: g–j): Die Proportionsabweichungen der fossilen Arten entsprechen am ehesten denen rezenter, breitköpfiger „Flußaale“.

Da der Gesamtlängenunterschied beim Vergleich der fossilen Arten unter dem der heutigen Bezugsformen liegt, erscheint die beobachtete, gleichfalls geringere, Neurocraniallängendifferenz „folgerichtig.“ Dagegen entspricht die stärkere Dentallängenabweichung bei den fossilen Arten nicht den Erwartungen.

Die unterschiedlichen Schädelmaße sind somit weder durch ernährungsbiologisch orientierte Spekulationen, noch durch mögliche Veränderungen während der Individualentwicklung der Tiere vollständig zu klären. Die proportionsbezogenen Vergleichscharaktere zeigen für beide fossilen Arten signifikante Abweichungen. Als weiterer morphologischer Unterschied ist das stärker gewinkelte Cleithrum der neuen Art zu nennen. Die als Maxillarreste zu deutenden Strukturen des „Londoner“ Exemplars (42770) von *A. elegans* WINKLER lassen eine gegenüber *A. ignota* n. sp. stumpfe „Schnauzenform“ vermuten.

Ich halte daher die „Nullhypothese“ einer Übereinstimmung beider Formen für widerlegt und schließe eine Artgleichheit im Sinne der Morphospecies aus. Zudem ist der Fortbestand ein und derselben Art über Zeiträume von mehr als 30 Millionen Jahren unwahrscheinlich.

⁶ Der Habitus fossiler „Aale“ unterscheidet sich kaum von dem heutiger Formen. Sämtliche rezent in Frage kommenden Beutetiergruppen sind bereits aus eozänen Ablagerungen belegt. Ich sehe daher keine Veranlassung, wesentliche Veränderungen des Anpassungstyps „Aal“ – auch in ernährungsbiologischer Hinsicht – seit dieser Zeit anzunehmen. Demnach wäre auch bei fossilen Anguillidae, wie bei heutigen (vgl. RAHN 1955, THURLOW 1958), mit dem Auftreten „breit“- und „spitz“köpfiger Varianten zu rechnen.

3.1.9 Vergleich, Abgrenzung von rezenten Formen

EGE (1939) unterscheidet in seiner Revision der Gattung *Anguilla* SHAW 16 rezente Aalarten. CASTLE & WILLIAMSON (1974: 569–570) betrachten *A. ancestralis* EGE als Synonym von *A. celebensis* KAUP.

In Tabelle 5 wird eine Gegenüberstellung „EGEscher Diagnosecharaktere“ rezenter Anguillidae mit Merkmalen von *A. ignota* n. sp. gegeben.

Besonders auffällig sind auch hier die abweichenden Körperproportionen (Tab. 8: I–IV), aber auch einige numerische und Bezahnungsmerkmale differieren deutlich.

Die Eignung der verschiedenen Messungen zu derartigen Vergleichen wurde bereits diskutiert. Als Bezugspunkte kommen vor allem Kopf- und Bißlänge, – in Anbetracht der erheblichen Unterschiede – die Gesamtwirbelzahl, sowie die Differenzierung der Oberkieferbe-zahnung in Frage.

Selbst unter Ausklammerung sämtlicher anderer Meßwerte sind auch hier die Abweichungen des vorliegenden Typusexemplars von allen Rezentarten markant genug, um eine Artidentität auszuschließen. Zusätzlich wäre der bereits genannte Zeitfaktor anzuführen. Ein derartiger Mangel an vor allem morphologischer Übereinstimmung des „Messeler“ Aales mit bekannten Rezent- und Fossilformen veranlaßt mich daher zur Annahme einer neuen Art, *A. ignota* n. sp.

Die von EGE gegebene Merkmalshierarchie und Aufgliederung der Gattung wird auch von späteren Autoren übernommen (JUBB: 1961, TESCH: 1973). Eine Einordnung des Neufundes scheint mir nicht nur wegen der überlieferungsbedingten Unsicherheiten problematisch (siehe 3.1.10.). Bei einem derartigen Versuch wären ehestens Beziehungen zu Arten der Gruppe II B (EGE, 1939: 249) zu konstruieren: Vorrangigkeit von Bißlänge und Bezahnung vorausgesetzt, bestehen die größten Übereinstimmungstendenzen zu *A. borneensis* POPTA, *A. mossambica* PETERS und *A. dieffenbachi* GRAY. Die Abweichungen anderer Kennzeichen (Prä dorsallänge) sind dagegen signifikant.

3.1.10 Beziehungen zu anderen Arten

Einige Diskussionsansätze zu diesem Thema wurden bereits gegeben, hier soll eine erweiterte Darstellung folgen. Das Typusexemplar von *A. ignota* n. sp. stellt den wohl stratigraphisch ältesten, kompletten Skelettfund eines Aales der Gattung *Anguilla* SHAW dar. Allein auf Grund dieser Tatsache muß es sich weder um den „Vorfahren“ heutiger Anguillidae handeln, noch sind die gezeigten Merkmale obligatorisch „primitiv“ (vgl. SCHAEFFER, HECHT & ELDREDGE 1972: 33). Vielmehr ist gerade bei der Erörterung genealogischer Zusammenhänge und der damit verbundenen Festlegung von Charakterpolaritäten der eingangs („Vergleichsmaterial“) genannte Leitsatz zu beachten: Fossilien sollten im Rahmen des Verständnisses für existierende Formen interpretiert werden. Spekulationen über entstehungsgeschichtliche Beziehungen der neuen Art sind daher einer Phylogenese-rekonstruktion heutiger Arten der Gattung *Anguilla* SHAW nach- bzw. einzuordnen. Das

von EGE (1939: 219–248) dargestellte und diskutierte diesbezügliche Schema – bislang das einzig umfassende – scheint mir jedoch aus folgenden Gründen als Bezug ungeeignet:

(1) Die als Rekonstruktionsbeleg gegebenen Merkmale wirken unzureichend.

(a) Eine phylogenetische Hypothese sollte, wenn möglich, nicht allein auf morphologischen Beobachtungen basieren (vgl. „Methodik“).

(b) Synapomorphien als „Hypothesen über Charakterzustände“ (vgl. CRACRAFT 1978: 215) stellen die entscheidenden Gruppierungskriterien des „phylogenetischen Analyseverfahrens“ dar. Konvergenz- und Synapomorphie-Annahmen schließen einander aus. Folgend dem von SCHLEE (1971: 17–19) und GAFFNEY (1979: 92–94) empfohlenen „outgroup“ Vergleichsverfahren sind Merkmale, die außer beim diskutierenden Taxon auch bei anderen, möglichst „nahverwandten“ Gruppen in weitgehend identischer Differenzierung auftreten, als synapomorphe Entwicklungen des ersteren unwahrscheinlich. Gerade dieser Sachverhalt ist aber für einige v. EGE verwendeter Kennzeichen gegeben:

Nach NELSON (1966: 392) sind unter anderem die Muraenidae als den Anguillidae nächstehend anzusehen. Die Differenzierungstypen, vor allem der Oberkieferbeziehung, bei „Muränen“ entsprechen stark denen der „Aale“. Ferner bestehen Übereinstimmungen in der Variabilität von Rückenflossenlänge und Färbung beider Gruppen. Diese Beobachtungen können weder einen „Erwerb“ der genannten Kennzeichen als Synapomorphie, noch eine konvergente Entstehung beider Familien ausschließen oder belegen. Eine Synapomorphie-Hypothese ist jedoch hier aus Parsimonitätsgründen vorerst abzulehnen.

(c) Populationen mit relativ großem gemeinsamem Genpool neigen auf Grund ihrer weitgehend gleichartigen Entwicklungsmöglichkeiten bei ähnlichem Selektionsdruck zur Ausbildung übereinstimmender Phänotypen (vgl. HECHT & EDWARDS 1977: 12). Derartige Voraussetzungen sind besonders bei Angehörigen einer zudem ökologisch hochspezialisierten Gattung – wie im vorliegenden Fall – gegeben. Eine mehrfach unabhängige Entstehung selbst „phylogenetisch wichtiger“ Kennzeichen ist daher nicht auszuschließen.

Die „Tendenz“ von Aalcharakteren auf umweltbedingte Abwandlung der funktionellen Beanspruchung bestimmter Körperpartien konvergent-plastisch zu „reagieren“, zeigt sich im Auftreten von Spitz- und Breitkopftypen sowohl japanischer als auch europäischer Aale. Beide sind im Jugendstadium noch „undifferenziert“. Ebenso ist die von BOETIUS & BOETIUS (1967: 71) beschriebene Bildung hybridisierender Gesamtwirbelzahlen des europäischen und nordamerikanischen Aales auf Bermuda als umweltbedingte Konvergenzbildung anzusprechen: Sie beruht wahrscheinlich auf einer Laichplatzüberlappung. Die Hauptlaichgebiete beider Arten sind normalerweise durch die 16° bzw. 17°-Isotherme begrenzt (Werte nach BERTIN 1951: 126, 127).

(d) Die Gruppierungen von EGE sind durch die gegebenen Charaktere nicht eindeutig festzulegen. Er wertet z. B. das Fehlen der zahrfreien Längsfurche und des „Verbindungswinkels“ zum Lingualteil der Maxillarzahnblätter als „späte“, also abgeleitete Entwicklungen (1939: 220, 221). Die Alternativen repräsentieren somit den „Primitivzustand“ und sind zur eindeutigen Festlegung der Genealogie ungeeignet. Die von EGE angegebene gemeinsame Ausbildung des genannten maxillaren Verbindungswinkels bei *A. mossambica* PETERS, *A. dieffenbachii* GRAY und *A. borneensis* POPTA bei gleichzeitigem Fehlen bei *A. japonica* TEMMINK & SCHLEGEL ist damit als Argument für eine

engere genealogische Beziehung zwischen den ersten drei Arten nicht stichhaltig. Ebenso wäre beispielsweise sonst die gemeinsam bei *A. japonica* und *A. borneensis* POPTA vorhandene zahrfreie Längsfurche, die den anderen beiden Arten fehlt, ein Gruppierungsanlaß.

(2) Die vorgeschlagene Genealogiehypothese entspricht nicht in allen Punkten dem Parsimonitätsprinzip. Hier nur ein Beispiel: Unter anderem werden *A. japonica* TEMMINK & SCHLEGEL und *A. reinhardtii* STEINDACHNER getrennten Entwicklungslinien zugeteilt. Den EGE'schen Darstellungen zufolge müßte letzte Art *A. marmorata* QUOY & GAIMARD nahe stehen. Sowohl bei Berücksichtigung sämtlicher Merkmale, jedoch besonders der „wichtigen“, zeigt sich eine größere Übereinstimmung mit *A. japonica* TEMMINK & SCHLEGEL. Die gegebene Genealogie-Annahme entspricht also nicht der einfachsten Erklärung.

EGE selbst trägt diesen Unsicherheiten indirekt Rechnung: Seine Darstellung enthält an verschiedenen Stellen multiple Verzweigungen. Diese sind nach Ansicht von PETERS (1976: 335) bzw. RIEPPEL (1980: 88) im Phylogenseablauf weder zu erwarten noch sachlich begründet.

Die Aufgabe dieser Arbeit besteht nicht im Erstellen von Alternativvorschlägen zur Entstehungsgeschichte der Gattung *Anguilla* SHAW. Da heutige, indo-pazifische Arten sowohl in ökologischer, als auch intern-morphologischer Hinsicht kaum bekannt sind (vgl. TESCH 1973: 6), dürfte eine umfassende Neubearbeitung dieser Fragen noch auf sich warten lassen. Eine phylogenetisch ausgerichtete Bewertung osteologischer Details, wie sie u. a. ASANO (1962), NELSON (1966), BLOT (1975) oder McCOSKER (1977) für andere rezente Anguilloidei erarbeitet haben, ist angesichts der schlechten Erhaltung beim vorliegenden Typusexemplar nicht möglich. In Ermangelung anderer Anhaltspunkte zur genealogischen Einstufung der neuen Art beschränke ich mich daher auf den Versuch einer Neuorientierung bereits von EGE verwendeter „Trivialcharaktere“

Sämtliche Überlegungen basieren auf drei Annahmen:

- Die Aalentwicklung geht von marinen Formen aus. Möglicherweise waren relativ hohe Schwimaktivität sowie eine Präferenz für brackisch-limnische Zonen vorhanden (vgl. FOREY 1973, NELSON 1976).
- Es bestehen spezielle Ansprüche hinsichtlich der Laichplatzqualitäten. Diese sind hierdurch auf bestimmte Zonen begrenzt.
- Es findet eine zunehmende Anpassung an bodennahe Lebensweise statt.

Als entscheidende, synapomorphe Entwicklung innerhalb der Gattung *Anguilla* SHAW ist der Übergang zur katadromen Lebensweise mit ausgedehntem Vordringen in limnische Bereiche anzusehen (siehe auch SMITH & CASTLE 1972: 224).

Auf diesem Grundkonzept baut folgendes Bewertungsschema auf:

(1) Gesamtwirbelzahl

Ein weites Vordringen der adulten Aale im Bereich der Binnengewässer stellt besondere Anforderungen an die Schwimmdauer. Diese werden u. a. von einem sich schlängelnd fortbewegenden Organismus in geeigneter Weise erfüllt (vgl. KRAMER 1960, GOSLINE 1971). Bodennahes Leben in hindernisreichen Wasserzonen kommt dann der verminderten phasischen Leistungsfähigkeit dieser Tiere entgegen. Gleichzeitig ist hierbei ein verringerter, rundlicher Körperquerschnitt besonders günstig. Relativ hohe Gesamtwirbelzahlen stellen daher ein vermutlich fortschrittliches Merkmal bei Süßwasseraalen dar.

(2) Ausdehnung der Dorsalis

Ähnlich den Larvenstadien anderer Tiergruppen überbrücken Süßwasseraale in der Leptocephalus-Form unter einem Minimalaufwand an Bewegungsenergie die beträchtlichen Entfernungen zwischen Laichgebiet und Habitat der Adultes. Die funktionell-morphologischen Erfordernisse hinsichtlich der Ausbildung eines langausgedehnten, kontinuierlichen Rückenflüssensaumes sind für Larve und Adult verschieden: Ist bei ersterer eine Effizienzsteigerung des breiten, flächenstabilen, zum „Driften“ ausgelegten Körperbaus durch derartige Strukturen

kaum denkbar, erscheinen sie bei letzterem – angesichts des schmalen, abgerundeten Körpers – durchaus sinnvoll. Dies wird von Beobachtungen an rezenten Anguilloidei unterstützt: Bei larvalen Stadien (auch im ausgewachsenen Zustand „langflüssiger“ Arten) ist die Dorsalis auf den hintersten Körperabschnitt begrenzt.

Nach Angaben von KRAMER (1960) erhöht eine zunehmende Ausdehnung der Flossensaume die Vorschubeffektivität schlängelnd fortbewegter Fischkonstruktionen.

Die Ausbildung langer Rückenflüssen während der Metamorphose dürfte die Schwimmaktivität des Adultes begünstigen. Eine langgezogene Dorsalis bei Süßwasseraalen ist somit wahrscheinlich relativ apomorph.

Kurzflüssige Arten der Gattung *Anguilla* SHAW bevorzugen laut TESCH (1973: 94–104) küstennahe Gewässer.

(3) Ausdehnung der Analis, Prähämalwirbelzahl

Bei beiden Parametern ist eine enge Verknüpfung mit der Längenausdehnung des Visceralbereiches anzunehmen. So gelten für die Analis grundsätzlich zwar die bereits bei der Dorsalis erörterten Randbedingungen, jedoch ist die Lage der Afteröffnung und somit die Länge des Magen/Darm-Traktes verstärkt

Tabelle 8. Gegenüberstellung von Diagnosecharakteren der neuen Art mit ebensolchen heutiger „Aale“. Vergleichsangaben nach EGE (1939).

Merkmal	Ausbildung bei <i>A. ignota</i> n. sp. (Holotypus, NMM PW. 1981/4)	Abweichende Ausbildung bei:	nächstliegender Vergleichswert (Exemplare ähnlicher Größenklassen)
Körperproportionen			
I. Präanallänge als % d. Gesamtlänge	62.1	sämtlichen Rezentarten der Gattung <i>Anguilla</i> SHAW. Vergleichswerte meist unter 45	44.04; <i>A. obscura</i> GÜNTHER, weibl. Tiere
II. (Präanallänge – Kopflänge) als % d. Gesamtlänge	48.1	sämtlichen Rezentarten der Gattung <i>Anguilla</i> SHAW. Vergleichswerte meist unter 31	30.4; <i>A. anguilla</i> (LINNAEUS), weibl. Tiere
III. Andorsalabstand als % d. Gesamtlänge	25.8	sämtlichen Rezentarten der Gattung <i>Anguilla</i> SHAW. Vergleichswerte meist unter 15	16.63; <i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD, Tahiti
IV. (Präadorsallänge – Kopflänge) als % d. Gesamtlänge	22.4	<i>A. anguilla</i> (LINNAEUS) <i>A. australis</i> (RICHARDSON) <i>A. bicolor</i> McCLELLAND <i>A. borneensis</i> POPTA <i>A. celebensis</i> KAUP <i>A. dieffenbachi</i> GRAY	<i>A. interioris</i> WHITLEY <i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD <i>A. megastoma</i> KAUP <i>A. mossambica</i> PETERS <i>A. nebulosa</i> McCLELLAND <i>A. rheinhardti</i> STEINDACHNER
V. Kopflänge als % d. Gesamtlänge	13.9	<i>A. anguilla</i> (LINNAEUS) <i>A. australis</i> RICHARDSON <i>A. borneensis</i> POPTA <i>A. celebensis</i> KAUP <i>A. japonica</i> TEMMINCK & SCHLEGEL	<i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD <i>A. mossambica</i> PETERS <i>A. nebulosa</i> McCLELLAND <i>A. obscura</i> GÜNTHER <i>A. rheinhardti</i> STEINDACHNER
VI. „Bißlänge“ als % d. Kopflänge	36.4	<i>A. anguilla</i> (LINNAEUS) <i>A. australis</i> RICHARDSON <i>A. borneensis</i> POPTA <i>A. bicolor</i> McCLELLAND <i>A. dieffenbachi</i> GRAY <i>A. japonica</i> TEMMINCK & SCHLEGEL	<i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD <i>A. megastoma</i> <i>A. rheinhardti</i> STEINDACHNER <i>A. rostrata</i> (LE SUEUR)

Numerische Charaktere

Gesamtwirbelanzahl	ca. 103	<i>A. anguilla</i> (LINNAEUS) <i>A. australis</i> RICHARDSON <i>A. bicolor</i> McCLELLAND <i>A. dieffenbachi</i> GRAY	<i>A. japonica</i> TEMMINCK & SCHLEGEL <i>A. megastoma</i> KAUP <i>A. nebulosa</i> McCLELLAND	103.44; <i>A. celebensis</i> KAUP
Anzahl der Branchiostegalia	9–10	<i>A. anguilla</i> (LINNAEUS) <i>A. australis</i> RICHARDSON <i>A. bicolor</i> McCLELLAND <i>A. dieffenbachi</i> GRAY <i>A. interioris</i> WHITLEY <i>A. japonica</i> TEMMINCK & SCHLEGEL	<i>A. megastoma</i> KAUP <i>A. mossambica</i> PETERS <i>A. obscura</i> GÜNTHER <i>A. rheinhardti</i> STEINDACHNER <i>A. rostrata</i> (LE SUEUR)	9.83; <i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD
Anzahl d. Pectoralflossenstrahlen	12–14	allen adulten Rezentformen. Vergleichswerte über 16		16.73; <i>A. rostrata</i> (LE SUEUR)

Bezahnung

Maxillarzahnblätter	deutliche Unterteilung in drei Reihen fehlt ebenso wie zahnfreie Längsfurche; keine klare Trennung Maxillar/Vomerzahnblätter	<i>A. borneensis</i> POPTA <i>A. japonica</i> TEMMINCK & SCHLEGEL <i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD	<i>A. nebulosa</i> McCLELLAND <i>A. rheinhardti</i> STEINDACHNER	(?) <i>A. australis</i> RICHARDSON (?) <i>A. rostrata</i> (LE SUEUR)
Länge d. Vomerzahnbandes als % d. Maxillarzahnbandlänge	49.1–64.9	sämtlichen adulten Rezentarten der Gattung <i>Anguilla</i> SHAW. Vergleichswerte über 69		<i>A. australis</i> RICHARDSON, 69–70; <i>A. marmorata</i> QUOY & GAIMARD <i>A. rostrata</i> (LE SUEUR), weibl. Tiere
Breite d. Vomerzahnbandes im Vergleich zur Maxillarbezahnung	Vomerzahnblätter deutlich breiter	<i>A. celebensis</i> KAUP <i>A. interioris</i> WHITLEY	<i>A. megastoma</i> KAUP	sämtliche sonstigen Rezentarten ähnlich

zu beachten: Im Überschneidungsbereich Analis/Gastro-Intestinalraum wären Konstruktionsschwierigkeiten für das endoskeletale Stützsystem der Afterflosse zu erwarten.

Ähnliche Überlegungen gelten der relativen Länge des Prähämalabschnittes (= Visceralbereichs) und damit der Prähämalwirbelzahl (beide sind, um den Aalkörper beweglich zu halten, miteinander korreliert). Die morphologische Grenze wird durch den Eintritt von Aorta bzw. Vena caudalis in den Hämalkanal definiert. Die Anlage einer derart geschlossenen Schutzkonstruktion (z. B. gegen bewegungsinduzierte Scherkräfte) für das Gefäßsystem erscheint erst in einem funktionell einseitig ausgerichteten, geringerer Versorgung bedürftigen Körperabschnitt wie dem caudalen möglich und notwendig.

Ein langausgedehnter verdauungsaktiver Bereich, wie er beispielsweise von McCOSKER (1977: 45) für detritusfressende Anguilloidei beschrieben wird, kann daher eine kurze Analis oder hohe Prähämalwirbelzahl bedingen und damit die Möglichkeiten zur Verbesserung (in diesem Fall Streckung) des „vorschubaktiven“ (hinteren) Körperabschnitts beeinträchtigen. Möglicherweise ist omnivores Kleinstbrockenschlingen (Detritusaufnahme), d. h. ein relativ langer Visceralabschnitt mit dementsprechend kurzer Analis/niedriger Prähämalwirbelzahl, für Anguilloidei „primitiv“

(4) Bezahnung

Der direkte Zusammenhang zwischen Kieferbezahnung und Ernährungsweise liegt ebenso klar auf der Hand wie die damit verbundenen Schwierigkeiten bei einer phylogenetisch orientierten Deutung der verschiedenen Ausbildungsunterschiede.

Sieht man die Primäraufgabe der Aalkiefer im Fassen und Halten der Beute, so wird ein einheitliches Bezahnungsmuster die-

sen Anforderungen scheinbar hinreichend gerecht. Eine Ausdehnung der hierbei wirksamen Fläche über die Kiefernrandknochen hinaus würde eine mechanische Gefährdung wichtiger Kopfsinnesorgane und Gefäße bedeuten und bedürfte zusätzlicher Schutzvorrichtungen. Sie scheint zunächst nicht erforderlich. Jedwede Vergrößerung der zum Fassen der Beute beitragenden Zahnfläche sowie andere Differenzierungen sind als Effizienzsteigerungen oder funktionelle Abwandlungen/Erweiterungen („Formatisieren“ der Beute u. ä.) des genannten Grundschemas zu deuten. Sie stellen demnach möglicherweise einen relativ apomorphen Typ der Kieferbezahnung von Süßwasser-aalen dar.

Holophag-omnivore (planktonische) Ernährung mit einseitiger Kieferspezialisierung entspricht zumindest der ontogenetischen „Primärentwicklung“ verschiedener Anguilloidei (BLACHE 1968: 705, 706, 718; TESCH 1973: 26). (Piscivore) Spezialisierungen sind bei einigen Arten auf ausgesprochene Spätstadien beschränkt.

Ausgewachsene Anguilloidei behalten meist die Neigung zum Schlingen unzerkleinerter Beuteobjekte bei (siehe Abb. von WINKLER 1861: Taf. 6; BOETIUS & BOETIUS 1967: 69).

Insgesamt bleibt die Interpretation der mitunter beträchtlichen Umbildungsvorgänge vom ziemlich einheitlichen, larvalen Bezahnungsmuster zum stark differenzierten der Adultes ebenso problematisch wie die Deutungsversuche aus phylogenetischer Sicht. –

(5) Branchiostegalia

Der Anpassungsvorteil eines möglichst geringen Körperquerschnitts bei erwachsenen Aalen wurde bereits erwähnt. Ich schließe mich bei der stammesgeschichtlichen Deutung daher

der darauf begründeten Ansicht von NELSON (1966: 403, 404) und MCCOSKER (1977: 307) an: Ein zunehmend postcraniad verlagertes, von zahlreichen Branchiostegalia geschützter Kiemerkorb stellt ein relativ fortschrittliches Aalmerkmal dar.

Eine in dieser Form angelegte Polaritätsbeurteilung „triviale“ Merkmale heutiger Süßwasseraale läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

Beim ancestralen „Morphotyp“ der Gattung *Anguilla* SHAW sollten niedrige Gesamtwirbelzahl, relativ kurzer Dorsalflossensaum und niedrige Anzahl der Branchiostegalia den relativ plesiomorphen Charakterzustand verkörpern. Möglicherweise sind weitere Merkmale, beispielsweise eine „verkürzte“ Anals und ein ebensolches Vomerzahnband, hinzuzufügen.

Bei „Anwendung“ auf den Messeler Aalfund würde dies – schließt man doch dessen Einmaligkeit bzw. seine schlechte Erhaltung bedingte Fehlinterpretationen aus – bedeuten: Die beobachtete Merkmalskombination entspricht weitgehend dem mutmaßlich plesiomorphen Typ eines Süßwasseraales.

„Stammarten“ zeichnen sich zwar beim Versuch einer phylogenetisch ausgerichteten Merkmalsbewertung durch das Fehlen von Autapomorphien aus (siehe SCHLEE 1971: 34). Nach SCHAEFFER, HECHT und ELDREDGE (1972) ist sogar eine Identität zwischen der konstruierten „Stamm-“ und einer zu diskutierenden fossilen Form bei hinreichender Übereinstimmung mit den hypothetisch geforderten Charakterzuständen und entsprechendem stratigraphischen Alter nicht auszuschließen. Ebensowenig sind jedoch Positivaussagen („Beweise“) hierfür möglich (vgl. NELSON 1970; ENGELMANN & WILEY 1977).

Diesen Ansichten ist auch hier wenig hinzufüßbar: Für den momentan überschaubaren Merkmalsbereich kann eine der Gattungsbasis genäherte Stellung der neuen Art vermutet, aber nicht „bewiesen“ werden.

3.1.11 Bemerkungen zur Biogeographie

Die Interpretationen des Verbreitungsmusters von Aalen der Gattung *Anguilla* SHAW reichen von der Annahme eines Ursprungszentrums im indo-malaiischen Bereich (EGE 1939: 248) über die Vermutung eines weitläufigen, tethyschen Vorkommens des „gemeinsamen Aalvorfahren“ (BERTIN 1951: 176) zu Deutungsversuchen mit Hilfe der Kontinentalverschiebungstheorie. Die momentan vertretene Auffassung ähnelt der zweitgenannten und stützt sich auf verschiedene (und im Vergleich zu BERTIN weniger bedenkliche) Beobachtungen (Zusammenfassung siehe TESCH, 1973: 107, 108). Dennoch bleiben zu viele Fragen offen, um die Diskussion für abgeschlossen zu erklären.

Der Fundpunkt der neuen Messeler Art fällt in das bislang belegte Verbreitungsgebiet der Gattung. Somit ist nur ein bescheidener Beitrag zum angeschnittenen Themenkreis möglich: Der Fund belegt die Existenz einer Aalart mit Merkmalen, die heute von indo-malaiischen Arten bekannt sind, im Mitteleozän Mitteleuropas.

Übereinstimmung im Artenspektrum der alttertiären und eozänen Fischfauna des Mainzer Beckens, des Mittelmeerraumes und seiner nördlichen Randgebiete mit Faunenelementen des Indo-Pazifiks veranlaßten WEI-

LER (1928: 54, 55) zur Annahme einer Direktbeziehung beider Lebensräume zur damaligen Zeit.

3.1.12 Ökologie

Der Fund eines Aales in den mitteleozänen Messeler Ölschiefern bietet auch hier den Anreiz zu vielseitigen Überlegungen. Bestand schon ein Großteil des vorher Gesagten aus reinen Annahmekonstruktionen, so sind hier weitere anzuschließen. Grundlegend sind folgende Thesen:

- (1) Unter Ausschluß außergewöhnlicher Erklärungen („Verschleppung“ durch Räuber etc.) ist als gesichert anzusehen, daß beim vorliegenden fossilen Aal Fundpunkt und Habitat im weitesten Sinn identisch sind bzw. waren. Das Vorkommen der Art wäre damit nach bisherigen Erkenntnissen als „limnisch“ zu bezeichnen (Charakteristik der Messeler Ölschieferablagerungen siehe MATTHES 1966: 49–51; FRANZEN 1978: 20–26).
- (2) Süßwasseraale sind ökologisch hochspezialisiert. Ihre Ansprüche dürften sich seit dem Eozän nicht wesentlich verändert haben.
- (3) Die Anforderungen der fossilen Art an die Umwelt werden durch heutige Arten⁷ hinreichend repräsentiert.

Alle rezenten Arten der Gattung *Anguilla* SHAW sind adult süßwasserbewohnend mit einem katadromen Lebenszyklus. Die Wachstumscharakteristik der heutigen Süßwasseraale ist bis auf wenige Ausnahmen recht ähnlich. Exemplare des europäischen Aales gelten bei einer Gesamtlänge von über 60 cm als voll ausgewachsen („Gelbaal“ bzw. „Blankaal“, Altersgruppe VIII–IX). Derartige Größenklassen werden fast ausschließlich von weiblichen Tieren erreicht, diese sind dann zumeist Einzelgänger. Sie bevorzugen in Binnengewässern den Rand von Krautbetten in 1–3 m Wassertiefe. Mechanischer Kontakt zur Umwelt wird angestrebt, eine erhebliche Standorttreue ist gegeben. Breitköpfige Formen erbeuten verstärkt Fische (u. a. Kaulbarsche, Lachsartige).

Bei Zulässigkeit von Analogieschlüssen sind folgende Aussagen möglich:

- (1) Die „Erfindung Süßwasseraal“ mit katadromem Lebenszyklus ist in die Zeiträume vor dem Mitteleozän zu datieren.
- (2) Das Vorkommen eines derartigen Tieres in Messel legt eine zumindest vorübergehende Verbindung des Messeler „Sees“ mit marinen Bereichen nahe.
- (3) Bei dem beschriebenen Aal handelt es sich auf Grund seiner Gesamtlänge (ca. 63 cm) möglicherweise um ein ausgewachsenes, weibliches Tier.

⁷ Wie bereits erwähnt, liegen nur unzureichende Kenntnisse über die Ökologie der indo-pazifischen und tropischen Aalarten vor (vgl. CASTLE & WILLIAMSON 1974: 569). Ich beziehe mich daher in diesem und dem folgenden Abschnitt – sofern keine anderen Quellen angegeben – auf die Angaben von TESCH (1973), basierend auf Untersuchungen am europäischen und nordamerikanischen Aal.

- (4) Das Typus-Exemplar läßt wegen dem relativ breiten Schädel Fische als wichtigen Nahrungsbestandteil vermuten.
- (5) Im Biotop waren wahrscheinlich lokal dichte Pflanzenbestände oder eine anderweitig „hindernisreiche“ Umgebung vorhanden.

3.1.13 Bemerkungen zur Fundhäufigkeit

Heutige Binnenseen erbringen – bei mittleren bis guten Bedingungen – 9 kg/ha Aalertrag, tropische Gewässer weitaus mehr. Umgerechnet auf die Fläche des heutigen Ölschiefervorkommens in Messel (das in etwa der Ausdehnung des eozänen „Sees“ entsprechen soll) wäre daher – insbesondere in Anbetracht des doch beträchtlichen Ablagerungszeitraumes – selbst bei ungünstigen Bedingungen eine höhere Fundquote fossiler Aale zu erwarten. Als Erklärung ihrer außerordentlichen Seltenheit (bislang 1 Exemplar bekannt) stelle ich zwei der verschiedenen Möglichkeiten zur Diskussion:

(1) Mangel an Ausgangsmaterial für den Fossilisationsprozeß. Der natürliche Tod von Aalen ist im Bereich der Laichgebiete zu erwarten. Die Toleranzgrenzen der Tiere sind im Vergleich zu anderen Arten wesentlich erweitert. Besondere Mechanismen („Ionenpumpen“ im respiratorischen System, O₂-Aufnahmeaktivität der gesamten Körperoberfläche an der Luft) zusammen mit entsprechenden Verhaltensweisen („Eingraben“ im Untergrund, ausgeprägte Fluchtreaktion) senken die Anfälligkeit gegen Außenstörungen. Das extrem gute olfaktorische Wahrnehmungsvermögen garantiert eine frühzeitige Reaktion auf Negativbedingungen. Eine erhöhte Sterblichkeit (im Vergleich zu anderen Fischarten) ist beim europäischen Aal nur bei niedrigen (aktivitätshemmenden) Wassertemperaturen in Verbindung mit Sauerstoffmangel bekannt.

(2) Erhöhte Anfälligkeit für Zerfallsvorgänge. Aale sind im Vergleich zu anderen Fischarten sehr fetthaltig. Aalfett besteht nach Angaben von WIEHR (1932: 104) vornehmlich aus Ölsäureglyceriden. Diese werden nach KREJCI-GRAF (1978: 30, 31) sowohl leicht hydriert als auch bereits bei geringem O₂-Zutritt rasch zu CO₂ abgebaut. Außerdem fehlt Aalen durch das reduzierte Schuppenkleid bereits rein äußerlich ein gewisser Zerfallsschutz.

Unterdivision Teleostei (MÜLLER 1846) [sensu PATTERSON & ROSEN 1977]

Kohorte Clupeocephala PATTERSON & ROSEN 1977

Unterkohorte Euteleostei GREENWOOD et al. 1966

Überordnung Acanthopterygii (CUVIER 1817) [sensu GREENWOOD et al. 1966]

Ordnung Perciformes (GÜNTHER 1859), BOULENGER 1895

Unterordnung Percoidae (REGAN 1913) [sensu GREENWOOD et al. 1966]

3.2 Familie Percichthyidae (JORDAN 1923) [sensu GOSLINE 1966]

Gattung *Palaeoperca* MICKLICH 1978

1978 *Palaeoperca* n. gen. – MICKLICH, ein Knochenfisch aus Messel.

Typus-Art: *P. proxima* MICKLICH 1978.

Berichtigte Diagnose

Percoidae mit spindelförmig gestrecktem Körper; Schuppen mittelgroß, ctenoid, den gesamten Schädel einschließlich der exponierten Teile der Kieferelemente bedeckend (dort zunehmend cycloid). Maximale Körperlänge etwas über $\frac{1}{3}$ der Standardlänge. Frontalia robust, mit unregelmäßig-grubiger Oberfläche; Kiefer mehrreihig fein bezahnt. Maxillare kurz, lediglich den Orbitavorderrand erreichend; kein Supramaxillare. Lacrimale ganzrandig, Praeoperculum mit fein gezähneltem Hinterrand und glattem Unterrand. Operculum hinten mit zwei abgeflachten Stachelfortsätzen; 6 (?) Branchiostegalia. Zwei deutlich getrennte Rückenflossen mit VIII, I+8–9 Strahlen. Stacheln I und II mit gemeinsamen Flossenträger, Hartstrahlen IV–V am längsten. Schwanzflosse gabelig eingeschnitten, mit 17 Hauptstrahlen (9/8, davon 15 verzweigt); oberster Randstrahl im unteren Caudallobus an der Basis mit sog. „procurrent spur“ Caudalstützskelett azentrisch mit 3 Epuralia und einem Urodermale. Analis mit III+6–8 Strahlen; Stacheln I bis III graduiert an Länge zunehmend, wobei I und II zusammen mit dem vordersten Weichstrahl einen gemeinsamen Flossenträger teilen. Brustflossen gegenüber den Pectoralflossen leicht caudad versetzt, mit 15 Weichstrahlen auf 4 Radialelementen. Posttemporale und Winkel des Cleithrums am Hinterrand gezähnt. Bauchflossen mit einem Hart- und 5 gegliederten Weichstrahlen; caudolateraler Rand der Pelvisknochen nahe der Stachelinsertion wulstig verstärkt, Processus medialis posterior kurz. Fast immer 23 (10+13) Wirbel; Epipleuralia vorhanden. Mutmaßliche zusätzliche Abgrenzungsmerkmale: Fehlen von Praedorsalia; auf die Scapula begrenzte Gelenkung der Radialia am Schultergürtel.

Vorkommen

Nur aus dem Mittel-Eozän (Lutetium) von Messel bei Darmstadt, Hessen, Bundesrepublik Deutschland, bekannt. Außer der Typus-Art können keine weiteren Formen der Gattung sicher angegliedert werden.

Palaeoperca proxima MICKLICH 1978

(Taf. 2–8, 16; Abb. 10–28)

1978 *Palaeoperca proxima* n. sp. – MICKLICH, ein Knochenfisch aus Messel: 484, 485.

Berichtigte Diagnose

Siehe Gattung. Die Typus-Art erreicht eine Länge von ca. 20 cm.

Vergleichsmaterial

Fossil: *Palaeoperca proxima*. Neben dem Typusmaterial standen zahlreiche vollständige und fragmentarische Gießharzpräparate zur Verfügung (Aufbewahrung im Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt/Main: SMF Me.: 179, 555, 618, 620, 622–628, 631a, b, 637, 639, 655, 656, 658, 664, 737 SMF P.: 4297, 5428, 7072, 7074–7078. Zudem konnte auf etliche Privatsammlungsexemplare zurückgegriffen werden.

Ferner wurde Originalmaterial folgender weiterer Percoidei in die Vergleiche einbezogen: *Acanus* sp. Glarus/Schweiz; *Bilinia uraschista* (REUSS), Kučlin, ČSSR; *Dapalis macrurus* (AGASSIZ), Reillane/Südfrankreich; *Lates* sp., diverse Lokalitäten; *Mioplodus* sp., Wyoming/USA; *Morone* cf. *moguntina* (KOKEN), Mainzer Becken; *Nippon* cf. *trispinosus* (WEILER), Mainzer Becken; „*Perca*“ sp., Sieblos/Rhön; *Percichthys antiquus* WOODWARD, Taubaté/Brasilien (einschließlich Holotyp); *Priscacara* sp., Wyoming/USA; „*Properca*“ sp. Sieblos/Rhön. Sämtliche Exemplare stammen aus der Sammlung des Forsch.-Inst. Senckenberg (Sektion Paläozoologie II). Sofern Direktvergleiche nicht möglich waren, basieren die Überlegungen auf Literaturangaben.

Rezente: Es standen komplette Skelette, Trocken- oder Alkohol-exemplare verschiedener Percoidei zur Verfügung, unter anderem *Cephalopholis rogae* (FORSKAL), *Lates niloticus* CUVIER & VALENCIENNES, *Plectropomus maculatus* (BLOCH) = Syn. f. *Plectropoma maculata*; *Roccus (Dicentrachus) labrax* (LINNAEUS), *Roccus (Dicentrachus) punctatus* (BLOCH).

Des weiteren Alizarin – bzw. Mazerationspräparate folgender Arten: *Acerina cernua* (LINNAEUS), *Herotilapia multispinosa*, *Perca fluviatilis* LINNAEUS, *Lucioperca lucioperca* (LINNAEUS), *Perca fluviatilis* LINNAEUS. Von *Herotilapia*, *Perca* und *Tilapia esculenta* (GRAHAM) lag je eine Serie von Exemplaren unterschiedlicher Altersstufen vor.

Die Stücke der erstgenannten Serie stammen aus den Beständen der Sektion Ichthyologie I des Forsch.-Inst. Senckenberg, die letztgenannten aus eigener Vergleichssammlung.

3.2.1 Vorbemerkung

Das gegenüber der Erstbearbeitung reichhaltigere und in der Detailerhaltung überlegene Material ermöglicht eine weitaus eingehendere Untersuchung der Gattung bzw. Art. Diese bringt – wie schon an der Diagnose ersichtlich – einige Korrekturen/Ergänzungen der bisherigen Befunde mit sich. Aus diesem Grunde werden im folgenden auch bereits früher behandelte Körperabschnitte und Elementgruppen nochmals besprochen.

3.2.2 Schädel

Die Mehrzahl der mir bekannten Exemplare befindet sich in Seitlage. Körper und insbesondere auch der Schädel sollten daher nicht sonderlich verbreitert gewesen sein. Positionsanomalien einzelner Knochen bleiben im wesentlichen aus dem Neurocranium beschränkt. Dieses ist häufig gegenüber einer „idealen“ Seitlage ventro-laterad gekippt. Dadurch überlagern die Frontalia ursprünglich ventro-medial gelegene Schädelteile (Lateroethmoidea, Parasphenoid). Zumeist sind die Reste beider Frontalia auf einer Platte zusammen erhalten. Dies spricht für die Stabilität der Sutura interfrontalis bzw. der Knochen insgesamt.

Der frei sichtbare Teil des Schädeldgewölbes ist als ursprünglich mehrdimensionales, dünnwandiges Gebilde postmortal zersplittert. Insgesamt entsprechen die beobachteten Verlagerungen jedoch den oben beschriebenen. Die Veränderungen im Viscerocranium sind weniger gravierend, nahezu sämtliche Knochen bleiben in der „Ideallage“. Lediglich der weniger robuste Wangenbereich weist Störungen auf, vermutlich in direktem Zusammenhang mit dem bereits beschriebenen Verlagerungstrend. Die noch erkennbaren Reste liegen (bzw. lagen) meist parallel zur mutmaßlichen Sedimentoberfläche. Die flexiblen Gelenkungen am Cranium bieten zusätzliche Ausgleichsmöglichkeiten für fossildiagenetische Krafteinflüsse, insbesondere lateraler Richtung (vgl. 3.1.2). Verfälschungen der Form einzelner Knochen (z. B. des Operculums, vgl. Abb. 27) durch postmortale Aufpressen ursprünglich lateral gelegener Teile sind jedoch zu bedenken.

Einige typische Schädellagen sind in Abbildung 10 wiedergegeben. Die Darstellungen entsprechen den Übersichtsaufnahmen auf den Tafeln 3 und 4. Detailvergrößerungen der zugehörigen Einzelelemente sind auf den Tafeln 5 und 6 abgebildet.

Neurocranium

Der Hirnschädel ist langgestreckt, der Supraoccipitalkamm flach, die Orbita mittelgroß. Detailstudien bleiben auf den Vorderabschnitt beschränkt, Schädeldgewölbe ist meist stark zerdrückt und wird zudem von den flächigen Komponenten des Viscerocraniums überlagert (vgl. Bemerkungen zur Gesamtübersicht).

Pars ethmoidalis

Mutmaßliche Reste des Nasales (Abb. 10 C: 1; Taf. 5, Fig. 1) sind nur in einem Fall zu beobachten. Bei dem am Exemplar SMF ME. 618 vorliegenden (problematischen) Teilstück handelt es sich vermutlich um den unmittelbar den Canalis supraorbitalis pars nasalis umschließenden Abschnitt dieses Knochens. Auf Grund der außerordentlichen Seltenheit derartiger Reste nehme ich an, daß das Nasale nicht nur sehr zerbrechlich, sondern auch dem Schädel (Ethmoidale) nur relativ lose (ligamentös) verbunden war.

Ethmo-Vomer-Block. Einzelelemente, besonders Teile des Mesethmoids (Abb. 10, 11: 2), sind bei fast allen Exemplaren zu identifizieren. Es scheint vollstän-

dig verknöchert gewesen zu sein. Besonders charakteristisch ist die Gestaltung des medio-dorsalen Abschnitts. Dieser schiebt sich mit seinem spitz zulaufenden Hinterrand zwischen die Frontalia und ist vom restlichen Knochen recht deutlich abgesetzt. Der verbreiterte vordere Teil endet rostral mit einer Einkerbung, deren beiderseitig vorspringende Begrenzungen vermutlich dem Insertionspunkt von Ligamentum praemaxillo-ethmoidale bzw. -maxillo-ethmoidale entsprechen (vgl. VAN DOBBEN 1937: 10). Bei einem Exemplar meine ich sogar zwei etwas voneinander abgesetzte Tubera unterscheiden zu können, wobei der außenliegende dem Ligamentum maxillo-ethmoidale zuzuordnen wäre. Die Dorsomedianlinie des Knochens bildet rostral der genannten Einkerbung einen schmalen, schräg nach vorn/unten geneigten und von den Seitflächen klar zu unterscheidenden Kiel. Dieser dürfte in vivo die Gleitfläche des Rostralknorpels bzw. der neurocraniaden Processus der Oberkieferelemente dargestellt haben.

Der Vomer ist bei Exemplaren in Seitlage verdeckt. Die Anzahl der Funde in Dorsoventraleinbettung ist gering. Lediglich das Röntgenbild des in Fig. 5 der Taf. 4 abgebildeten Tieres läßt Interpretationen zu. Demnach dürften die Zähne der Vomerkopffunterseite fein, und in abgerundet V-förmig nach vorne zulaufenden Bändern angeordnet gewesen sein.

Lateroethmoid (Abb. 10, 11: 3). Die Anlage ist im Gegensatz zu den bislang besprochenen Elementen paarig. Die Verknöcherung scheint – mit Ausnahme der Gelenkfacetten – dem Mesethmoid zu entsprechen, ist also vollständig. Markantestes Merkmal ist der ventrolaterale bzw. rostro-ventrale orientierte Knochengrat des Praeorbitalfortsatzes (3a). In einigen Fällen ist das Lacrimale gegenüber seiner vermutlichen Originalanlage ventrad versetzt und der Processus praeorbitalis liegt auch distal frei. Das Ende läßt dann eine kleine, rundliche Ausparung, wahrscheinlich Reste der knorpelige angelegten Ethmoideo-Lacrimalgelenkverbindung, erkennen. Eine weitere, gegenüber dem dorsalen Beginn des Praeorbitalfortsatzes rostral vorgeschobene Öffnung halte ich für das Olfactoriusforamen (3b). Aussagen über die auch taxonomisch wichtige Differenzierung der suspensoriaden Gelenkzonen sind auch an dorsoventral liegenden Stücken nicht möglich. Die Röntgenaufnahmen lassen ebenfalls keine klaren Befunde zu.

Pars orbito-temporalis

Frontale (Abb. 10, 11: 4). Die Frontalia erscheinen robust und glattrandig. Lediglich in Einzelfällen sind Ansätze einer kerbigen, peripheren Verzierung (oberhalb der letzten Circumorbitalia) zu erkennen. Das Längen/Breitenverhältnis beträgt etwa 2.2. Die Margo supraorbitalis (4h) verläuft über der Orbita weitgehend gradlinig, fast parallel zur Mittellinie des Knochens. Eine dorsale Aufkrümmung ist nicht zu beobachten. Erst unmittelbar vor dem Ethmo-Vomer-Block setzt eine rostral fortschreitende Verschmälerung ein. Der Hinterabschnitt ist gegen die Parietalia ausgebuchtet und an der Bil-

dung der Fossa temporalis beteiligt. Die Sutura interfrontalis (4g) zeigt einen schwach gewellten Verlauf. Die Oberfläche der Frontalia wird von zwei Charakteren geprägt:

(1) Zum einen ist bei fast allen Exemplaren – besonders im Hinterabschnitt – eine unregelmäßig-grubige Verzierung (4f) ausgebildet. Hierbei kann es sich kaum um bloße Präparationsartefakte handeln, da auch andere generalisierte Percoidei (z. B. *Eoserranus*, *Phosphichthys*) sowie Beryciformes ähnliche Strukturen aufweisen. Die entsprechenden deckknöchernen Schädeldachbereiche heutiger Barschartiger sind hingegen häufig glatt. Für eine natürliche Anlage der genannten Verzierung spricht auch, daß offenbar eine Korrelation zwischen Ausbildungsintensität und Körperlänge („Alter“) vorliegt: Bei einem kleineren Exemplar mit gut erhaltenem Vorderschädel ist das Frontale relativ glatt.

Auf einen Artefakt deutet wiederum die Zunahme der grubig/tubulären Aushöhlungen bei Stücken mit stark beschädigter Knochenoberfläche. Ebenso ist bei künstlicher Abtragung der äußeren Schichten eine Fortsetzung – wenn auch im abgeschwächten Maße – der Außenstrukturen (in Form zunehmend verjüngter, dorso-ventral abgeflachter, caudaler Tubuli) im Knocheninneren festzustellen.

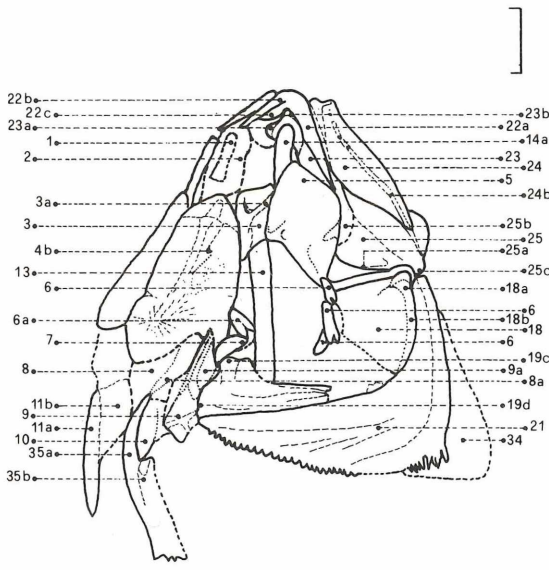
Ich halte einen Zusammenhang mit dem starken Dickenwachstum der Frontalia am wahrscheinlichsten. Die tubuläre Auflockerung sollte eine Gewichts- und Materialersparnis bewirken, die grubige Außenfläche eine Sekundärerscheinung darstellen. Funktionell könnte sie jedoch mit einer stark rostral erweiterten Insertionsfläche der Epaxonalmuskulatur in Verbindung stehen. Es fehlen allerdings die sonst hierfür typischen Gratbildungen. Andere Interpretationen, beispielsweise als innerartliches Signal etc. scheiden angesichts der äußeren Schuppenbedeckung des Schädeldaches meiner Ansicht nach aus.

(2) Als zweites Charakteristikum ist der typische Sinneskanalverlauf zu nennen: Beide Frontalia werden in diagonalen Längsrichtung vom Hauptstamm des Supraorbitalkanals durchzogen. Dieser ist größtenteils völlig vom Knochenmaterial umschlossen und tritt erst im Röntgenbild klar hervor. Rein äußerlich ist lediglich eine schwache Oberflächenaufwölbung zu bemerken. Die Anordnung der Sinnesporen (4a–d) entspricht dem Bild heutiger Acanthopterygier (vgl. ALLIS 1905; BRANSON & MOORE 1962). Die Supraorbitalkommissur liegt unmittelbar hinter der Orbita, kurz vor Beginn des Supraoccipitales. Sie besteht aus den vergrößerten, median genäherten (aber deutlich getrennten) Poren der beidseitigen Frontalia.

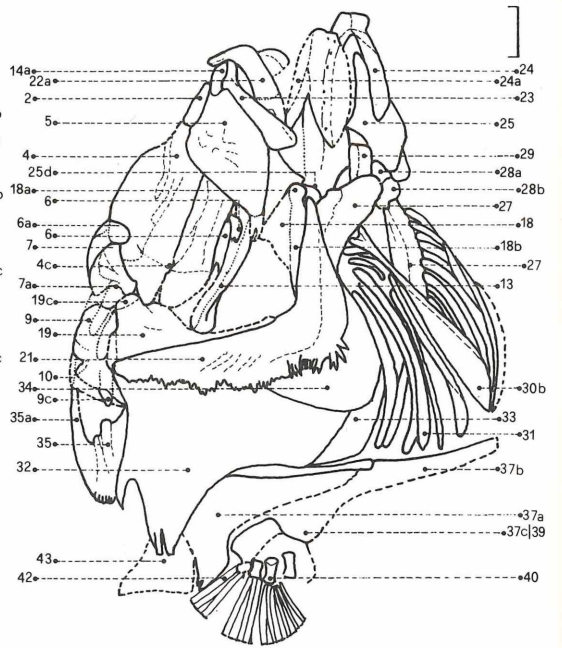
Interorbitalbrücke. Eine eindeutige Zuordnung von Elementresten ist nicht möglich.

Circumorbitalia: Das Lacrimale (Circumorbitale 1; Abb. 10, 11: 5; Fig. 2, Taf. 5) ist relativ groß und breit. Die Maximallänge beträgt etwa den 3,5. Teil der Neurocraniallänge. Der Umriss ist rhombisch, die Kanten abgerundet, der Rand glatt. Neben der Ein- und Austrittsöffnung waren vermutlich zwei weitere Sinnesporen vorhanden. Verstärkungen für den Ansatz des Ligamentum palato-palatinalis sind äußerlich nicht zu erkennen.

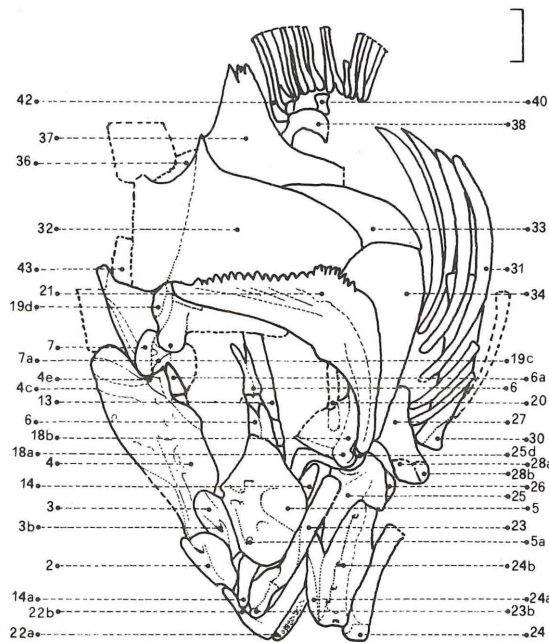
Circumorbitalia 2–5 (= Suborbitalia; Abb. 10, 11: 6). Es sind fast ausschließlich die verstärkten, direkt den Sinneskanal umschließenden Axialabschnitte erhalten. Diese wurden in der Erstbearbeitung irrtümlich als Zähnung gedeutet. Ebenso fälschlicherweise wurden die entsprechenden Abschnitte des obersten Suborbitales



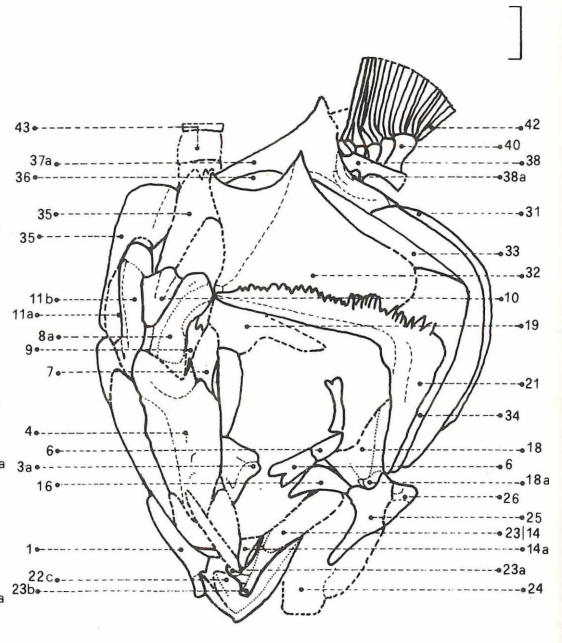
B



D



A



C

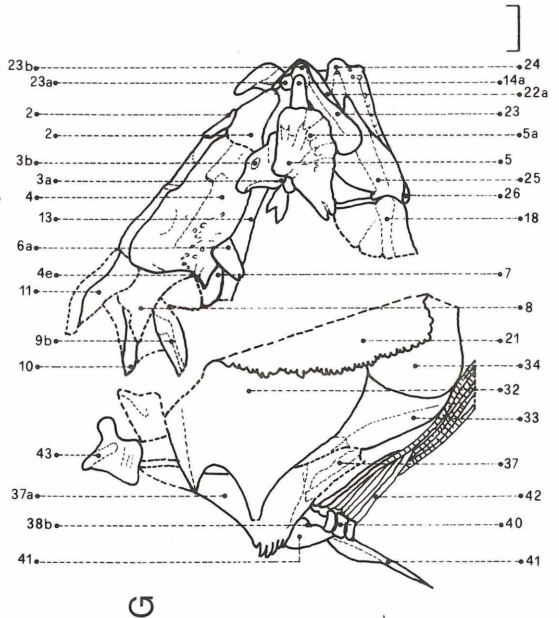
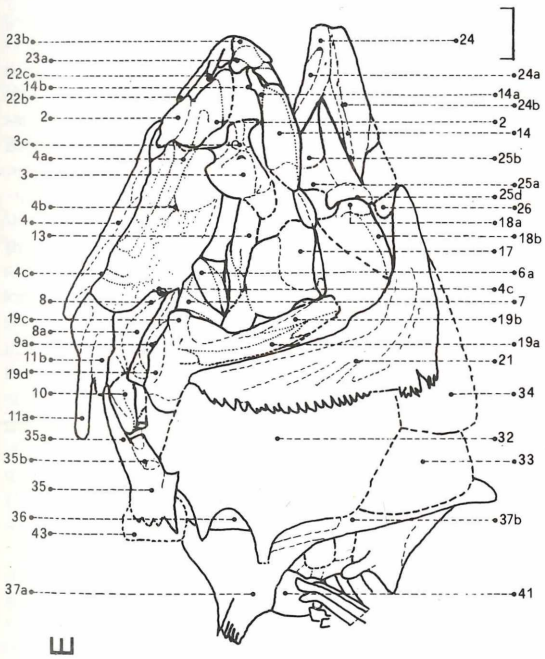
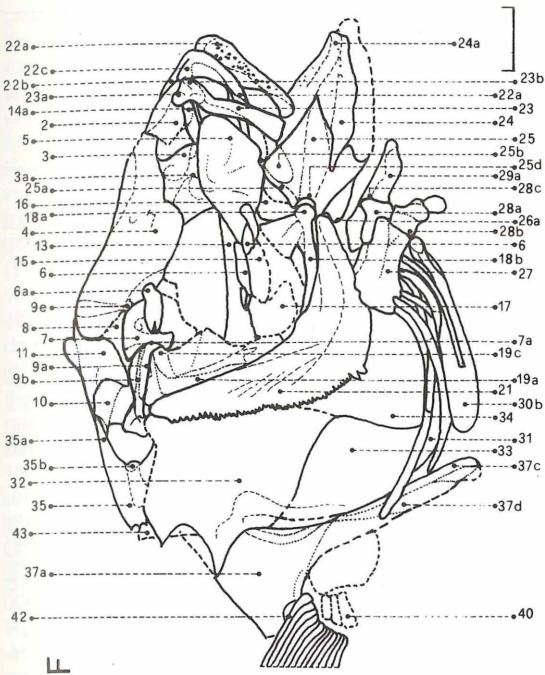


Abbildung 10. *Palaeoperca proxima*. Kopf, Schultergürtel und Pectoralis in Seitlage; verschiedene Exemplare. Eingezzeichnete Maßstrecke jeweils 5 mm. Die mit „W“ gekennzeichneten Elemente stellen Reste vorderer Pumpwirbel dar. Fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen, Aufsplittungen; grob gestrichelt = problematische Elementabgrenzungen, Hauptbruchlinien; durchgezogen = gesicherte Knochengrenzen. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1–4 bzw. 1–3 auf den Tafeln 3 und 4; Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text.

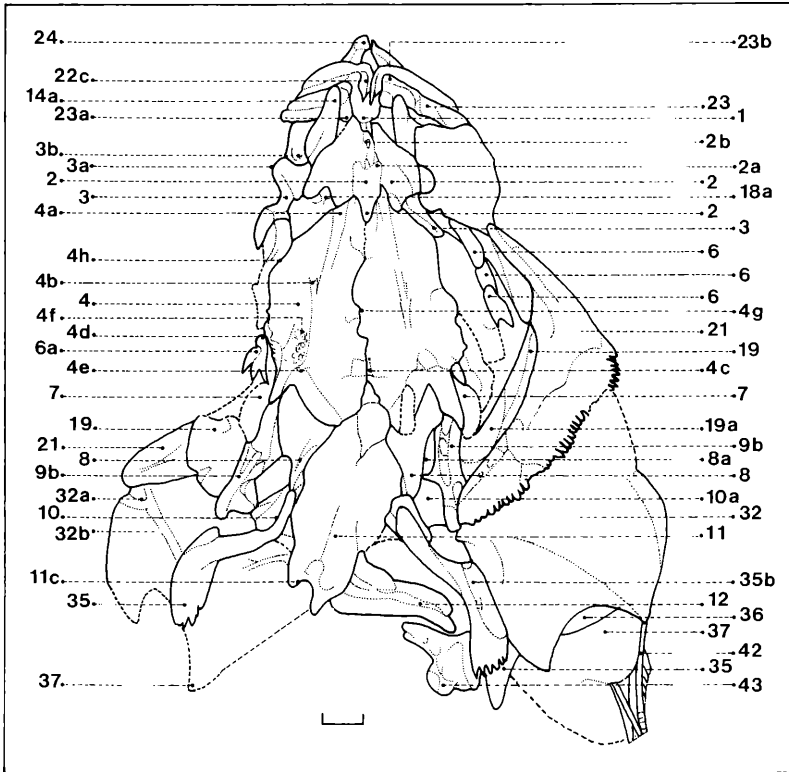


Abbildung 11. *Palaeoperca proxima*. Kopf und Teile des Schultergürtels in Aufsicht. Die Darstellung entspricht Fig. 4 auf Taf. 4 Maßstab, Bemerkungen siehe Abb. 10. Vom allgemeinen Bezeichnungsschema (3.2.14) abweichende oder zusätzliche Kennziffern: 1 = Vomer (?); 2 = Mesethmoid; 2a = Proc. latero-rostralis (ad Ligamentum praemaxillo- und maxillo-ethmoidale); 2b = Crista media; 4g = Sutura interfrontalis; 4h = Margo supraorbitalis; 11c = Condylus occipitalis; 12 = Exoccipitale.

(„Postfrontale“, 6a; Taf. 5, Fig. 3,5) dem Frontale zugeordnet. Letzteres behält, im Gegensatz zu den davorliegenden, meist im Wangenbereich verstreuten Circumorbitalia, häufig die natürliche Lage bei. Ein „subocular shelf“ (sensu SMITH & BAILEY 1962: 1) ist nicht nachzuweisen.

Regio otica, Regio basicranialis

Auf die Schwierigkeiten bei der Identifikation einzelner Elemente wurde bereits hingewiesen.

Sphenoticum (Abb. 10, 11: 7; Taf. 5, Fig. 5,6). Die „in vivo“ Position bleibt infolge der Schädeldachdislokationen kaum erhalten. Im Fossilzustand ist sogar teilweise die Latero-Ventralseite exponiert. In derartigen Fällen tritt die vordere hyomandibuläre Gelenkfacette (7a) deutlich hervor.

Parietale (Abb. 10, 11: 8). Erwartungsgemäß ist die Gefährdung dieses Knochens beim Fossilisationsprozeß besonders groß. Die ursprünglich medial bzw. lateral davon liegenden Supratemporal- bzw. Temporalforesae sind für postmortale Deformationen der gesamten Region geradezu prädestiniert. Die im Parietalbereich häufigen Störungen können daher auch umgekehrt als Hinweis auf eine deutliche Ausdifferenzierung solcher Gruben bei *Palaeoperca* angesehen werden.

Reste eines Extrascapulares sind nicht festzustellen.

Pteroticum (Abb. 10, 11: 9). Durch die vorwiegend

seitliche Kompression bleiben die dorso-lateralen und latero-ventralen Teile meist zur Untersuchung frei. Der den Canalis cephalicus umfassende Abschnitt (Dermopteroticum) reicht rostral bis zum Frontale und tritt als seitliche Begrenzung der Temporalgrube (9b) hervor. Der Sinneskanal selbst scheint als oberflächliche Furche ausgebildet. Bei anderen Exemplaren ist jedoch eine in Höhe der hinteren Hyomandibularartikulation (9d) liegende „mittlere“, und eine dem Posttemporale genäherte, hintere Sinnespore (9c) zu unterscheiden. Vermutlich liegt daher im zuerst genannten Fall lediglich eine Zerstörung der Kanalaußenwand vor.

Parallel zum Dermopteroticum, jedoch ventro-medial versetzt, ist häufig ein Teil der sogenannten „Dilatatorgrube“ sichtbar (9a). Diese dürfte auch bei *Palaeoperca* der Insertion des Dilator operculi sowie des Levator arcus palatini gedient haben. Sie liegt interessanterweise bei dem überwiegenden Teil der Funde in etwa gleicher Höhe mit der Gelenkung des Operculums am Hyomandibulare.

Eine Verbindungslinie beider hyomandibulären Gelenkgruben bildet mit der Längsachse des Neurocraniums einen Winkel von ungefähr 19°. Die Neigung zur Medianebene ist nicht feststellbar.

Epioticum (Abb. 10, 11: 10). Die Epiotica setzen in leicht lateraler Richtung die mit den Parietalia begonnene Bildung des Hinterhauptskammes fort. Sie be-

grenzen seitlich die Supratemporal- und medial die Temporalgrube. Auch hier bleibt auf Grund postmortaler Kompression nur der eigentliche laterale Cristateil, besonders die direkte Auflagefläche des Posttemporales, erhalten. Diese stellt auch bei Dorsoventrallage den offenbar widerstandsfähigsten Abschnitt dar.

Supraoccipitale (Abb. 10, 11: 11; Taf. 4, Fig. 1). Die Parietalia werden in der Schädelmitte vollständig getrennt, das Supraoccipitale reicht also rostrad bis zwischen die Frontalenden. Die Crista supraoccipitalis (11a) selbst beginnt etwas caudad von diesem Punkt versetzt. Der Anstiegswinkel ist nicht eindeutig zu bestimmen, da auch der Hinterhauptskamm leicht dorsoventrad zusammengepreßt und zudem entsprechend den Frontalia seitlich abgekippt liegt. Auf Grund der beobachteten Reste und der in der Regel guten Korrelation zwischen der Gestaltung des Hinterhauptkammes und dem Anstieg der Rückenlinie (vgl. GREGORY 1933: 453) rechne ich mit höchstens 30°

Exoccipitale (Abb. 11: 12). Mutmaßliche Reste konnten bislang nur bei einem Exemplar abgegrenzt werden. Über die taxonomisch interessante Frage der Differenzierung des Hinterhauptgelenkes sind daher derzeit noch keine hinreichend gesicherten Aussagen möglich. Sämtliche übrigen Komponenten der Oticalregion werden ebenso wie die nicht erwähnten Abschnitte der bereits angesprochenen Teile von Derivaten des Hyoidbogens bzw. des Opercularapparates verdeckt. Auf Grund der zahlreichen Überlagerungen kann auch das Röntgenbild keine endgültige Klarheit verschaffen.

Gleiches gilt für den Schädelkiel. Lediglich das Parasphenoid (Abb. 10: 13) ist zumeist im Orbitabereich als einfacher Steg zu erkennen. Im Vorderschädel stören vornehmlich die lateralen Teile des Ethmo-Vomer-Blocks sowie die Circumorbitalia (Lacrimale).

Viscerocranium, Suspensorium

Vom Palatinum (Abb. 10, 11: 14; Taf. 5, Fig. 7, 9) ist ausschließlich der dem Maxillare aufliegende Rostralfortsatz (Processus maxillaris, 14a) zu sehen. Bei einigen Stücken zeigt das Distalende eine Höhlung, die Knorpel vermuten läßt. Eine Knorpelschicht wäre gerade im Kontaktbereich zum Maxillarkopf nicht auszuschießen. Bei anderen Exemplaren scheint es hingegen vollständig, was ich für wahrscheinlicher halte. Seitliche Tubera zur Ligamentinsertion sind in der Regel nicht zu unterscheiden. An zwei Exemplaren (SMF. Me 655, SMF. Me 658a) sitzt allerdings am hinteren Teil des Proc. maxillaris ein kleiner, mediodorsaler Höcker (14b). Dieser stellt vermutlich den äußeren Anteil der auf der neurocraniaden Knocheninnenseite gelegenen Articulatio rostro-palatinalis von HOFER (1945: 345) dar. Denkbar ist jedoch auch eine Funktion als Ansatzpunkt des Ligamentum cruciforme (= L. palato-palatini; Interpalatinalligament von LIEM 1970: 74).

Der eigentliche Palatinalkörper liegt entweder verdeckt oder ist unzulänglich erhalten. Aus diesem Grunde

bleibt die Ausbildung einer eventuellen Bezahnung fraglich.

Pterygoidea (Abb. 10: 15–17). Von den dünnwandig-flächigen Elementen der Wangenregion sind fast ausschließlich problematische Fragmente überliefert. Lediglich die robusteren Ectopterygoide (17) sind eindeutig zu identifizieren, ohne daß eine Bezahnung zu erkennen wäre.

Quadratum (Abb. 10: 18; Taf. 5, Fig. 10). Bei allen Exemplaren ist zumindest der widerstandsfähige articulare Gelenkabschnitt (18a) überliefert. Die Gelenkung selbst liegt unter dem vorderen Teil der Orbita.

Hyomandibulare (Abb. 10, 11: 19; Taf. 5, Fig. 8). Die Knochenlängsachse bildet mit der Prinzipalachse des Neurocraniums einen Winkel von ca. 73°, weist somit rostro-ventrad. Die Gesamtlänge beträgt ungefähr 38 % der des Neurocraniums, der Abstand zwischen beiden neurocraniaden Condylis (19c, d) ist darin etwas über 2 x enthalten. Die Crista praeopercularis (19a) ist nach hinten abgebogen und bildet einen spitzen Winkel mit der restlichen Knochenoberfläche. Bei einigen Stücken liegt im unteren Bereich des Ventralastes das Kanallumen für den mandibularen Zweig des Facialis (19b) frei.

Symplecticum (Abb. 10: 20; Taf. 5, Fig. 11). Der Knochen ist stabartig, caudad etwas verbreitert und einer entsprechenden Furche oberhalb des Proc. posterioris dem Quadratum eingepaßt.

Praeoperculum (Abb. 10, 11: 21; Taf. 2, 3, 6, Fig. 1–4 bzw. 5, 6). Das Praeoperculum ist als wesentlicher Stabilisierungsfaktor funktionell dem Kiefersuspensorium anzugliedern. Die Oberfläche – insbesondere des laminaösen Teils – ist bei einigen Exemplaren aufgeraut (Längsriefelung). Die Anzahl der Sinnesporen des praeoperculo-mandibularen Zweiges des Lateralissystems kann nicht genau bestimmt werden. Offenbar werden sie durch die laterale Außenrista des Knochens überdeckt. Im konkaven Teil des Praeopercularwinkels überlagert eine Aufwölbung der Lamina den Kontaktbereich von Symplecticum, Interhyale und Hyomandibulare. Der Hinterrand des Vertikalastes trägt dichtstehende, spitze, caudad gerichtete Zähne. Ihre Länge nimmt zum Winkel hin zu. Teilweise sind durch tiefere Zwischeneinschnitte Untergruppen gegeneinander abgesetzt. Mit Übergang zum Horizontalast wird der Rand zunehmend glatt. Die Ausbildung der Zähnung unterliegt bei verschiedenen Tieren offenbar einer gewissen Variabilität (vgl. 3.2.12). Der Knochenvorderabschnitt (Horizontalast) liegt ventral dem Unterkiefergelenk an.

Kieferapparat

Die Dokumentation der funktionellen Untereinheiten ist nahezu vollständig. Der Alveolarfortsatz (22a) des Praemaxillares (Abb. 10, 11: 22; Taf. 5, Fig. 1, 7) trägt büstenartig feine Zähne. Der Processus ascendens (22b) ist gestreckt, seine Maximallänge erreicht – entgegen meiner ursprünglichen Annahme (Erstbeschreibung) – 85–90 % der des zahntragenden Ab-

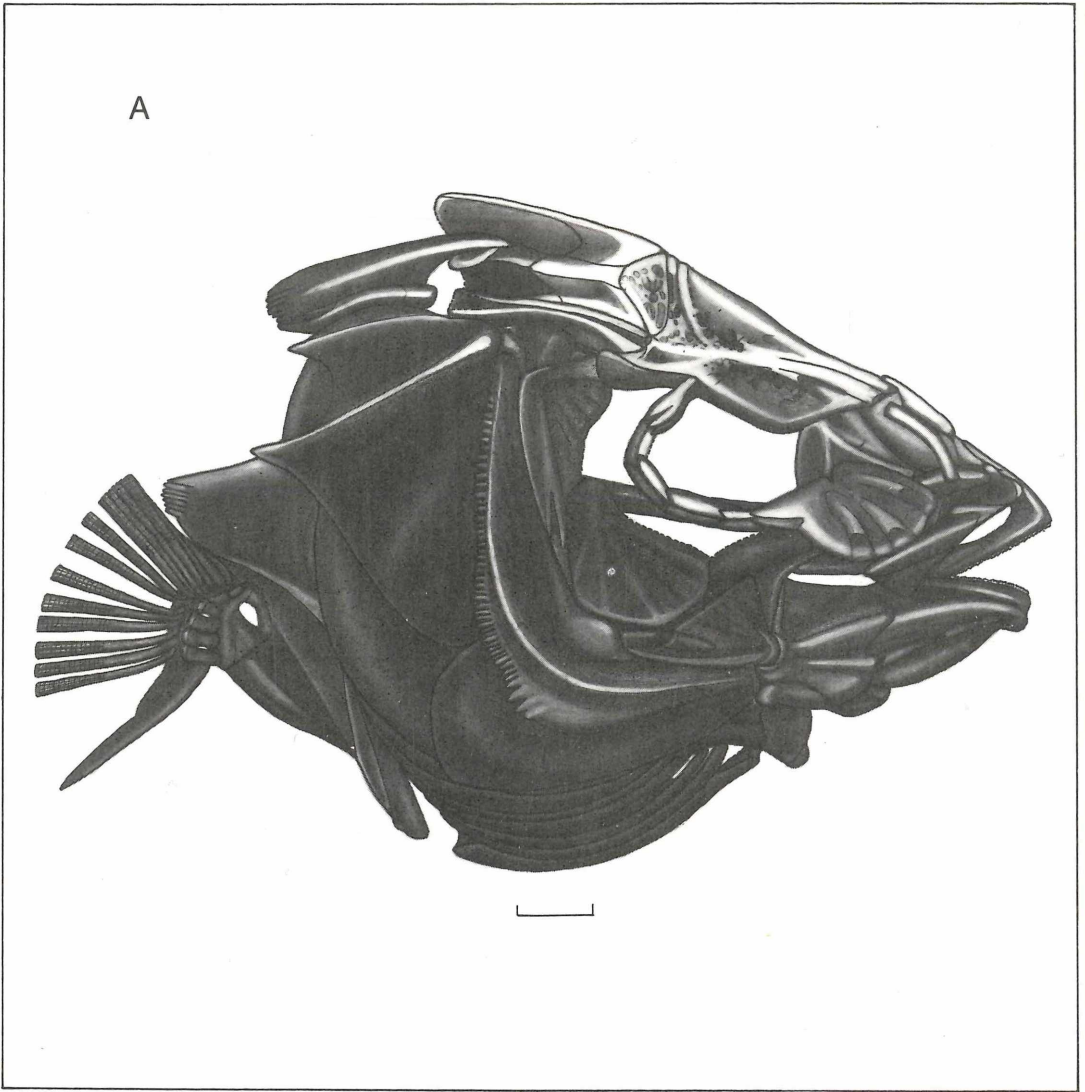
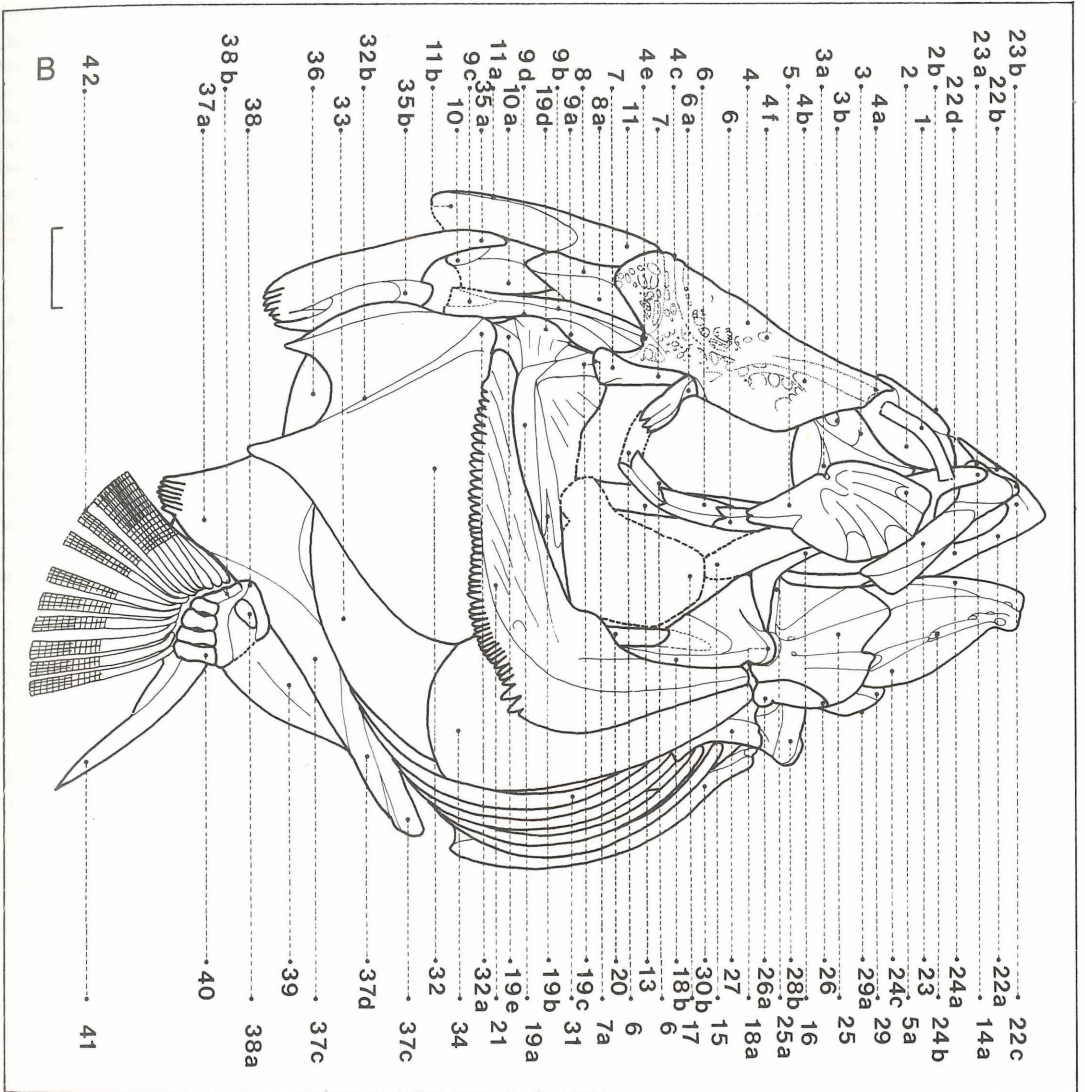


Abbildung 12. *Palaeoperca proxima*. Zusammenfassende Darstellung von Kopf, Schultergürtel und Pectoralis. A. Gesamtbild, B. Legende. Durchgezogene Linien = gesicherte Elementgrenzen, grob gestrichelt = Problematika, dünne Linien = Oberflächenstrukturen. Frontale und Maxillare zur Verdeutlichung wichtiger Details gegenüber der „idealen“ Seitansicht verschoben dargestellt. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterungen siehe 3.2.14, weitere Erläuterungen im Text.

schnittes; die Hauptknochenfläche weist mediad und steht somit fast senkrecht zur vorherrschenden Orientierung der sonstigen Knochenaußenseite. Die Längsachsen von Proc. alveolaris und Proc. ascendens umschließen einen Winkel von ca. 75°. Der neurocraniade bzw. maxillade Gelenkabschnitt (Proc. articularis, 22c) ist ziemlich schmal und etwas kürzer als der aufsteigende Fortsatz. Vermutlich (SMF Me 618) liegt er nicht völlig parallel zum Proc. alveolaris, sondern der Hinterrand ist schräg mediad geneigt. Der Maxillarfortsatz (Proces-

sus maxillaris, 22d) ist – soweit ersichtlich (er wird naturgemäß größtenteils vom Maxillare überdeckt) – nicht sonderlich verbreitert.

Maxillare (Abb. 10, 11: 23; Taf. 5, Fig. 9, 10). Das Element wirkt kurz, aber massiv. Das Verhältnis von Maxillarlänge zu -breite erreicht – in Berichtigung der Angaben der Erstbeschreibung – Werte von 3–4: 1. Der Hinterrand des Praemaxillares wird somit kaum überragt. Ein Supramaxillare ist nicht nachzuweisen und dürfte fehlen. Der hintere eigentliche „Corpus“ des Knochens



ist bei zahlreichen Exemplaren mediad unter das Lacrimale eingeschwenkt (er wurde in der Schädelrekonstruktion – Abb. 12 – zur besseren Veranschaulichung etwas stärker außenliegend dargestellt). Die deutliche caudale Verbreiterung des Corpus ist daher nur bei Exemplaren mit annähernd maximaler Kieferöffnung ersichtlich. Der gut differenzierte rostrale Gelenkabschnitt des Knochens scheint leicht dorsad gekrümmt (SMF ME 655). Es sind zumindest zwei der drei normalerweise vorhandenen Artikulationsfortsätze zu unterscheiden. Der mediade Processus praemaxillaris liegt in Seitenansicht verdeckt. Die Längsachse des Dorsalfortsatzes (Proc. ascendens, 23a) steht spitzwinklig auf der Hauptachse des restlichen Maxillarkörpers. Die caudo-dorsale

oder dorso-mediade Begrenzung wird von einem kräftigen Gelenkhöcker geprägt (vgl. Taf. 5, Fig. 9). Ebenso auffällig ist die Abgrenzung des Rostralfortsatzes (= Proc. articularis nach GOEDEL 1974: 255) vom eigentlichen Maxillarkörper: Sie ist durch einen äußeren, das Element von dorsal in rostroventraler Richtung querenden Knochengrat, der „Linea anterioris“ (vgl. 3.3.2: 27a), gekennzeichnet. Diese markiert die Grenze der Auflagefläche des Proc. maxillaris ossis palatini. Als Sonderdifferenzierungen gegenüber anderen Percoidei fallen tuberkelartige Verdickungen sowohl am Ober- (= Hinter)rand wie auch am vorderen (unteren) Ende auf. Unterkiefer: Dentale (Abb. 10, 11: 24; Taf. 5, Fig. 10, 12). Der Processus coronoideus (24a) steigt

schwach dorso-caudad an, der Winkel zum unteren „Horizontalast“ beträgt etwa 30°. In Symphysennähe knicken die Dentaläste leicht ventrad ab, so daß es zu einer typischen „Kinnbildung“ (vgl. BAREL et al. 1976: 205) kommt. Die Bezahnung der Coronoidfortsätze ist einheitlich, die Einzelzähne dichtstehend, büstenartig fein und nach hinten gekrümmt. Die Crista ventralis (24c) wird zum Articulare hin breiter und wölbt sich ventrad vor. Am Dentale selbst zähle ich 7 Sinnesporen (24b). Davon sind 5 unmittelbar dem Horizontalast zuzuordnen, während eine mit dem Articulare „geteilt“ wird. Sämtliche Poren scheinen klein, wie auch der Kanal selbst englumig wirkt (Röntgenaufnahmen). Articulare (Abb. 10: 25; Taf. 5, Fig. 10). Der Anstieg des Primordialfortsatzes (25a) erreicht fast den doppelten Wert der Neigung des dentalen Proc. coronoideus. Die Unterkiefergelenkfacette im hinteren Knochenabschnitt wird durch Ausbildung eines sie peripher umgebenden, oberflächlichen Knochenwulstes verstärkt. Ferner wirkt die Knochenfläche besonders in Gelenknähe mitunter feinporig durchbrochen (superfizielle Neumasten?, „ectopic openings“?). Angulare (Abb. 10: 26; Taf. 5, Fig. 10). Das Element liegt der allgemeinen Unterkieferhauptachse eingepaßt. Der interoperculade Abschnitt ist verstärkt (26a).

Hyoid- und Branchiostegalapparat

Die funktionellen Komponenten des Hyoidbogens werden vom zweiten Visceralbogen abgeleitet. Ein Großteil der zuzuordnenden Elemente wird bei Schädelseitlage von angegliederten Dermalknochen (Opercularia) überlagert. Die Aussagen sind somit größtenteils auf die freiliegenden, ventralen Abschnitte beschränkt. Hyomandibulare und Symplecticum sind direkt an der Kiefersuspension beteiligt und wurden bereits besprochen. Ceratohyale (Abb. 10: 27; Taf. 6, Fig. 1). Der Knochen scheint insgesamt mäßig breit, der Oberrand leicht konkav, ohne sog. „berycoid foramen“, entspricht also dem Percichthyiden-Typ von GOSLINE (1966: 101). Hypohyalia (Abb. 10: 28; Taf. 6, Fig. 1–3). Besonders das untere Hypohyale (28b) ist stark entwickelt, sein caudales Ende kugelig abgerundet. Glossohyale (Abb. 10: 29; Taf. 6, Fig. 1–3). Aussagen über eine Bezahnung sind nicht möglich. Das Element scheint jedoch in zweierlei Hinsicht verstärkt: Zum einen dient ein in Längsachsenrichtung orientierter, seitlicher Knochenwulst vermutlich der Stabilisation. Zum anderen ist eine regelrechte Eingelenkung (28c) zwischen den oberen Hypohyalia beider Seiten (28a) zu beobachten. Der Medianabschnitt bildet hingegen eine mehr lamellöse, ventrale Crista (29a). Das Urohyale (Abb. 10: 30; Taf. 6, Fig. 1, 3) wirkt bei den meisten Exemplaren langgestreckt (Länge/Breite ca. 4,57). Dies dürfte jedoch darauf zurückzuführen sein, daß nur der in die Sagittalebene gepreßte Horizontalabschnitt (30b; Ala horizontalis von OBRHELOVÁ 1976, „wing“ von BAREL et al. 1976: 236, 237) im Regelfall überliefert ist. Im Röntgenbild auf Taf. 6 ist hingegen

deutlich auch die erhöhte Vertikalfläche (30a; Ala verticalis von OBRHELOVÁ 1976, „Lamella“ v. BAREL et al. 1976: 236, 237) zu erkennen. Das tatsächliche Längen/Breitenverhältnis sollte daher bei 2,5:1 liegen. Branchiostegalia (Abb. 10: 31). Es können lediglich 6 Branchiostegalradii sicher ausgemacht werden (möglicherweise fehlt der oberste, 7., gänzlich). Hiervon stehen 4(5) in direktem Kontakt zum Ceratohyale. Die Krümmung der Einzelelemente folgt dem Unterrand der Opercularia.

Opercularapparat

Der Hinterrand des Operculums (Abb. 10, 11: 32; Taf. 3, 4, 6, Fig. 1–4 bzw. 5, 6) trägt zwei abgeflachte Stacheln, deren unterster länger und kräftiger wirkt. Beide sind durch eine rundliche Einbuchtung getrennt. Variabilitätserscheinungen sind sowohl bei der Ausbildung der Stacheln selbst, wie auch in der Differenzierung der Zwischenbucht zu beobachten (3.2.12). Der auf der Innenseite des Elements vom Processus articularis (32a; Dilatorfortsatz von BAREL et al.) zur Hauptstachelspitze ziehende Knochengrat dürfte der Crista muscularis entsprechen. Er ist äußerlich an einer gleichorientierten, kielartigen Oberflächenaufwölbung (32b) zu verfolgen. Auch der Vorderrand des Operculums ist leistenartig verstärkt.

Sub- und Interoperculum (Abb. 10: 33, 34) sind glattrandig. Das Praeoperculum wurde bereits beim Suspensorium besprochen.

Reste des Kiemenskelettes (Taf. 6, Fig. 4) sind nur in einem Fall (SMF Me 628) erhalten. Vermutlich handelt es sich dabei um Teile der Hypo- und Ceratobranchialia I–IV samt anhaftender Kiemenblattrelikte. Zähnchen sind an diesen Abschnitten nicht zu erkennen, doch mag dies auf die insgesamt schlechte Erhaltung zurückzuführen sein.

Lagebeziehungen, Umriß und Ausbildungsbesonderheiten der einzelnen Schädelabschnitte und ihrer Einzelelemente sind in Abb. 12 nochmals zusammenfassend dargestellt. Zur Verdeutlichung sämtlicher Charakteristika wurden die beschriebenen Verschiebungen im Bereich des Schädeldaches nicht vollständig korrigiert. So ist beispielsweise mehr von der Frontaloberfläche zu sehen als dies bei einer idealen Seitlage des Schädels zu erwarten wäre. Wie bereits angesprochen, wurde auch der zumeist unter dem Lacrimale verborgene hintere Teil des Maxillarcampus geringfügig aus der mutmaßlichen Normallage herausgedreht gezeichnet.

3.2.3 Wirbelsäule

Zumeist ist eine in Prinzipalachsenrichtung schwach S-förmige Krümmung zu beobachten. Hierbei überwiegt der dorsale, konvexe Anteil des Prae-caudalabschnitts. Bei einigen Tieren scheint jedoch ein nahezu gradliniger Wirbelsäulenverlauf vorzuliegen.

Die Wirbellängenkurve (Abb. 13) ist bimodal, allerdings bei starker Betonung des praehämalen Maximums (Kennzeichnung/Typisierung nach YAMADA 1961: 511, 513). Die hohen Standardabweichungen der Einzelwirbellängen sind vornehmlich methodisch bedingt. So ist beispielsweise allein das Abzählen durch Verschiebungen und Torsionen in Hämoxanalkomplexnähe als auch im Vorderrumpf mitunter erheblich erschwert. Beide Phänomene resultieren vermutlich aus postmortalen Veränderungen. So resultieren nach Beobachtungen von WEIGELT (1927: 136, 143, 180–185) z. B. die Lagegesetzmäßigkeiten rezenter Knochen- und Knochenganoidfischleichen aus Spannungen zwischen Abdomen und Schwanzbereich beim Ablagerungs- und Verwesungsprozeß. Im Vorderrumpf werden Wirbeldislokationen zudem durch die seitlich abstehenden Parapophysen und Rippen begünstigt. Bei fast allen Exem-

plaren zähle ich 23 Wirbel, davon 13 caudale. In einigen Fällen sind jedoch die ventraden Komponenten der letzten praecaudalen Zentren „echten“ Hämialbögen derart ähnlich, daß 14 Schwanzwirbel gezählt werden. Grundsätzlich scheinen Variabilitätserscheinungen – sofern überhaupt vorhanden – auf den Abdominalbereich beschränkt. Im Röntgenbild sind meist 10 praecaudale Zentren zu unterscheiden, in (seltenen) Ausnahmefällen (SMF Me 627 ?) möglicherweise 9. Ebenso kann bei anderen Exemplaren eine Gesamtzahl von 24 Wirbeln nicht sicher ausgeschlossen werden. Besonders die Identifikation der vordersten Wirbel wird jedoch durch aufliegende Schädel- und/oder Schultergürtelelemente häufig stark beeinträchtigt. Möglicherweise sind die wenigen abweichenden Zählwerte auf Fehleinschätzungen infolge derartiger Störungen zurückzuführen.

Die vordersten Rumpfwirbel (Abb. 14: A) haben nahezu quadratischen Umriss, die folgenden (Abb. 14: B) sind entsprechend der Wirbellängenkurve zunehmend gestreckt. In Nähe des Hämoxanalkomplexes (Abb. 15) erfolgt wiederum eine Verkürzung.

Die mittleren Schwanzwirbel (Abb. 15) sind demgegenüber nochmals geringfügig verlängert, ohne je-

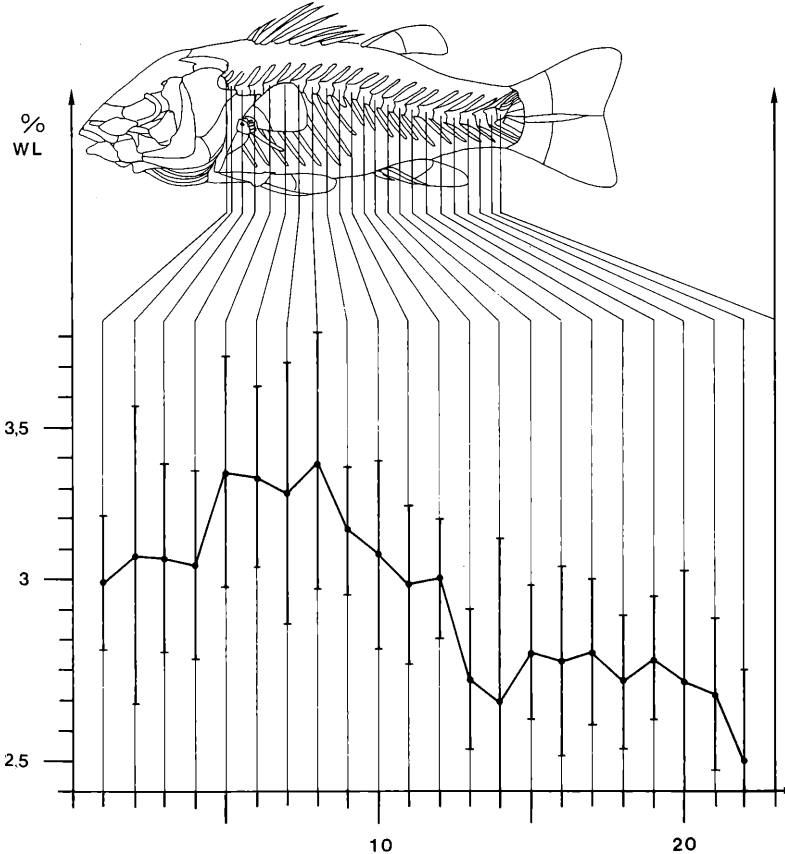


Abbildung 13. *Palaeoperca proxima*. Wirbellängenkurve. Mittelwerte und Standardabweichungen der Einzelwirbellängen von 17 verschiedenen Tieren (Direktmessungen; Röntgenbilder, Schublehre). Abszisse = Wirbelnummern (Zählung beginnt mit dem vordersten Zentrum); Ordinate = Wirbellängenwert als % der Standardlänge.

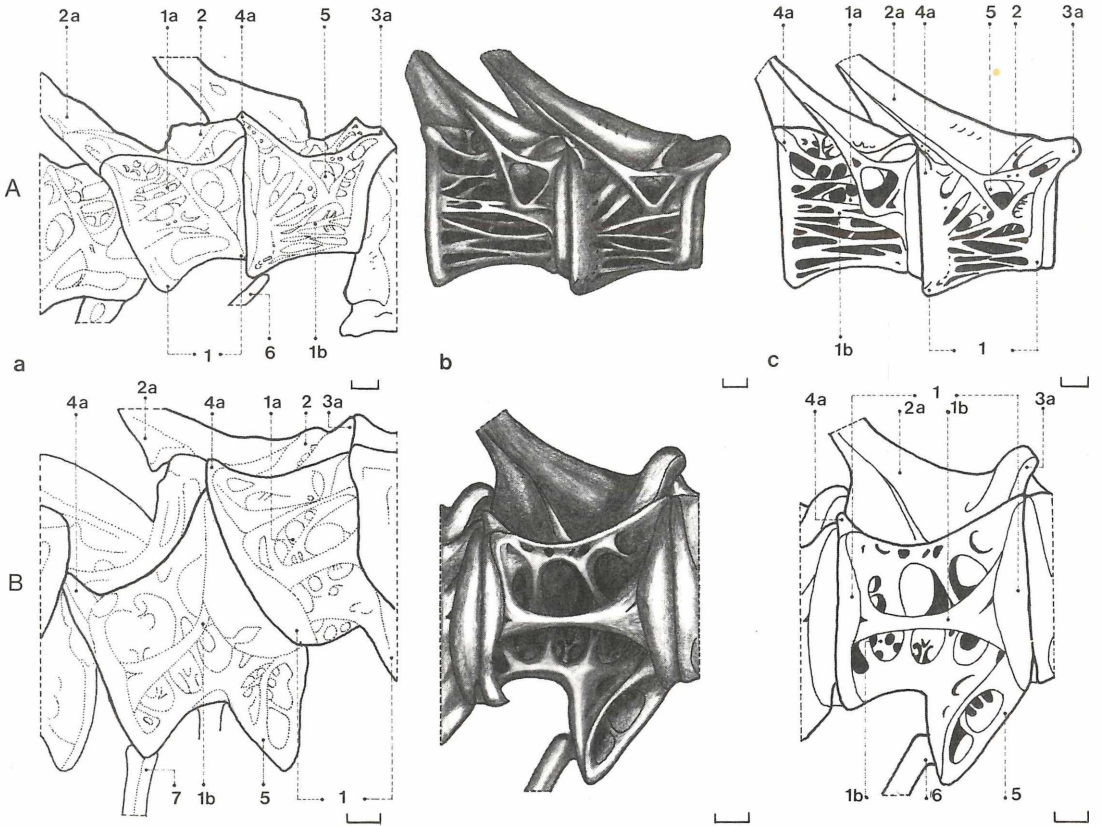


Abbildung 14. *Palaeoperca proxima*. Wirbel des vordersten (A) und mittleren (B) Praecaudalbereichs, vorwiegend lateral. Detail (a), Gesamtbild (b), Legende (c). Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1–4 auf Taf. 7. Durchgezogene Linien = Element/Fragmentgrenzen, fein gepunktete Linien = Oberflächenstruktur, dunkel = Vertiefungen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 1 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text.

doch die Werte der praehämalen nochmals zu erreichen. Der Umriss wird somit caudad näherungsweise quadratisch.

Die bereits dem Schwanzflossenstützsystem zuzuordnenden letzten Zentren sind verkürzt (Abb. 14, 15: 19–21: 1).

Parallel zu den Proportionen erfolgt die Abwandlung der Wirbeloberflächenstrukturen. Das Grundmuster entspricht dem für zahlreiche Fischskelette typischen Doppelkonus. Seitlich aufgelagertes, spongiöses Material sowie äußere Längsleisten schaffen jedoch ein äußerst charakteristisches Erscheinungsbild. Die achsenparallelen Verstrebungen sind am Unterrand und auf den Seitflächen der beiden ersten Zentren besonders intensiv ausgeprägt. Caudad treten sie mit Annäherung an den eigentlichen Schwanzabschnitt zurück. Es verbleibt zunächst ein seitlicher Hauptsteg sowie eine parallel zum Wirbelunterrand orientierte Verdickung. Beide vervielfachen sich erneut im Terminalabschnitt des Achsenskelettes, wodurch die Oberflächenstruktur hier

nochmals ähnlich intensiv wie im Vorderrumpf wird.

Die oberen Dornfortsätze (Abb. 14, 15, 19–21: 2a) sämtlicher – unter Ausnahme der beiden letzten – Zentren stehen schräg nach hinten geneigt. Diese Tendenz nimmt caudad zu.

Der Zwischenwirbelkontakt wird vor allem im Vorderrumpf hauptsächlich von den oberen Bögen übernommen. Hier sind besonders die Praezygapophysen (Abb. 14, 15, 19–21: 3a) die als direkter, rostraler Fortsatz der Neuralbögen den Caudalabschnitt des jeweils voranstehenden Wirbels überlappen, zu nennen.

Die als Gegenlager fungierenden dorsalen Postzygapophysen (Abb. 14, 15, 19–21: 4a) sind wesentlich schwächer ausgebildet. Der Überlappungsgrad nimmt – wie bei den Praezygapophysen – in Achsenrichtung (caudad) ab.

Das ventrale Zygapophysensystem (Abb. 19–21: 3b) wirkt ähnlich schwach differenziert wie das letztgenannte, dorsale.

Parapophysen (Basapophysen; Abb. 14, 15: 5) sind

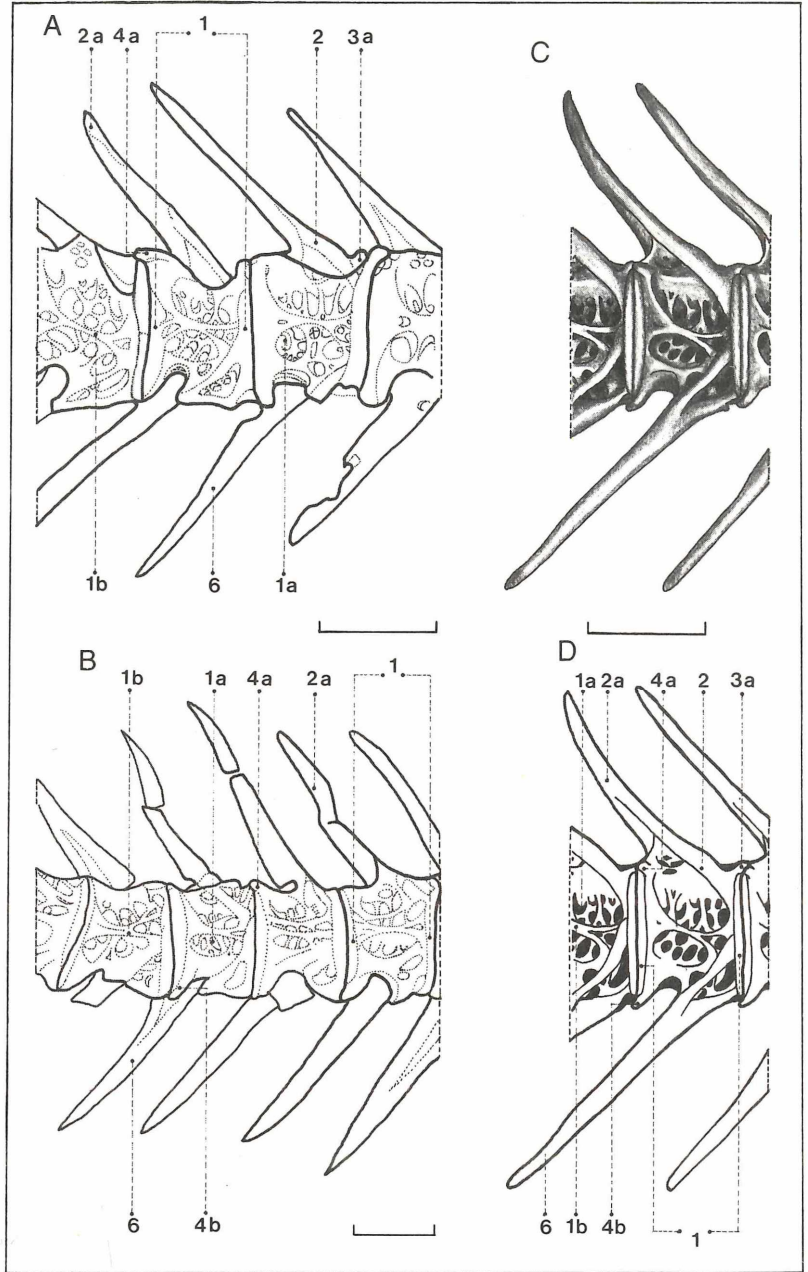


Abbildung 15. *Palaeoperca proxima*. Wirbel des mittleren Caudalabschnittes, vorwiegend lateral. Detail (A, B), Gesamtbild (C, D). Die Darstellungen entsprechen den Fig. 5–7 auf Taf. 7. Um einen einheitlichen Gesamteindruck zu wahren, wurde Detail B seitenverkehrt wiedergegeben. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm, sonst wie Abb. 14.

wahrscheinlich bei allen Abdominalwirbeln vorhanden. Die der beiden vordersten sind bis auf die umwallten Insertionsfacetten der Ventralrippen reduziert und wurden daher bei der Erstbearbeitung übersehen. Sie sitzen hoch auf den Wirbelkörperflanken. Der periphere Begrenzungswall steht über Knochengräte mit oberem Bogen und dem jeweiligen Wirbelkörper in Verbindung.

Die Basapophyse des dritten Zentrums scheint grundsätzlich recht ähnlich, allerdings stärker der Wirbelunterseite genähert. Die Anschließenden zeigen hingegen die typische Gestalt ventro-lateraler Stege. Die Neigung der unteren Dornfortsätze (Abb. 19–21: 6) entspricht den dorsaden. Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit war der Hämalkanal des 11. Wirbels

(Zählung ab Occipitalgelenk) geschlossen. Die Ausbildung der Basapophysen des 9. Zentrums ähnelt jedoch bei einigen Exemplaren stark einer verkürzten caudalen Hämapophyse. Möglicherweise waren sie weniger laterad gerichtet und der ventrale Gefäßstrang wurde bereits nahezu vollständig umschlossen. Hierin dürfte auch die Hauptursache der bereits erwähnten Zählschwierigkeiten der Wirbel des Schwanzabschnittes liegen.

Mit einiger Sicherheit glaube ich 8–9 Paar Ventralrippen (Abb. 14, 15: 7) unterscheiden zu können (SMF Me 737). Der Parapophyse des 10. Abdominalzentrums scheint in einigen Fällen ein weiteres (reduziertes), 10. Paar anzusetzen. Bei anderen Stücken fehlt es offenbar. Der Kontakt zum jeweiligen Zentrum wird in der bereits beschriebenen Weise entweder direkt oder über das ventrale Parapophysensystem hergestellt.

Epipleuralia (Abb. 14, 15: 6) saßen offenbar bereits den vordersten Rippen an. Insgesamt dürfte ihre Zahl beidseitig 4–5 (1 Paar/Wirbel) betragen.

3.2.4 Paarige Extremitäten

Schultergürtel und Pectoralis

Posttemporale, Cleithrum und die Radialia sind im Regelfall nahezu vollständig erhalten. Die Reste der Lepidotrichia bleiben zumeist auf die proximalen Teile beschränkt.

Das Posttemporale (Abb. 10, 11: 35) ist gegabelt. Der langgestreckte Dorsalast (35a) liegt vorne dem Epioticum auf. Seine Neigung gegen die Schädelhauptachse beträgt bei den meisten Exemplaren zwischen 20 und 30°. Der hintere Abschnitt ist flächig verbreitert und in etwa elliptisch. Der Caudalrand ist gezähnt, wobei die Zähnung etwas gröber als die des Praeoperculum wirkt. Der Temporalkanal liegt, von einer dünnen Knochenlamelle umschlossen, parallel zum Unterrand des Processus dorsalis.

Medialer Abschnitt, sowie ein Großteil des Supracleithrums einschließlich dem Dorsalramus des Cleithrums werden vom Operculum überdeckt.

Der freiliegende Teil des Supracleithrums (Abb. 10, 11: 36) ist – entgegen meiner früheren Annahme – ungezähnt. Ich glaube jedoch nicht, daß der Knochen völlig glattrandig war.

Cleithrum (Abb. 10, 11: 37). Als markantester Rest ist die breite, vornehmlich caudad orientierte Außenlamina (37a; = Lamina lateralis von OBRHELOVÁ 1971: 375) bei den meisten Stücken kaum zu übersehen. Auch hier ist der Hinterrand – und zwar im Bereich des Winkels – gezähnt. Der Ventralast (37b) wird vorne durch Sub- und Interoperculum bedeckt und ist erst im Röntgenbild vollständig zu erkennen. Er entspricht der von STARK (1930: 199) gegebenen Charakterisierung heutiger generalisierter Percoidei. Scapula und Coracoid liegen in unmittelbarem Kontakt zur Lamina interna (37c) des cleithralen Ventralastes (unterhalb des Winkels).

Die Scapula (Abb. 10, 11: 38) selbst ist peripher schwach wulstig verstärkt. Am vorderen Oberrand ist

ein gesondertes Sattelgelenk zur Insertion des (oder der; das erwähnte Gelenk scheint doppelt angelegt) obersten Pectoralflossenstrahls abgesetzt.

Coracoid (Abb. 10, 11: 39). Die Knochengrenzen sind nicht endgültig abzuklären. Der sonst typische, schmale Rostro-Ventralfortsatz sowie das Fenster zwischen diesem und der hinteren Innenlamina des Cleithrums sind – erhaltungsbedingt – nicht zu erkennen.

Es sind 4 Radialia (Abb. 10, 11: 40) zu unterscheiden. Sie wirken robust, die untersten am längsten. Sie stehen m. E. alle im ausschließlichen Kontakt zur Scapula.

Am Postcleithrum (Abb. 10, 11: 41; = Postclavicula anderer Autoren) ist deutlich ein oberer, verbreitert laminaöser und ein unterer, stabförmiger Abschnitt zu unterscheiden.

Der Ansatz der Pectoralflossenstrahlen (Abb. 10, 11: 42) ist etwa auf die halbe Distanz zwischen Achsen skelett und unterem Körperend festzulegen. Ihre Zahl dürfte bei 15 liegen. Bis auf die 2 (3) obersten, sind alle im distalen Bereich gegliedert und mehrfach verzweigt. Die Länge beträgt ca. 5 Wirbelzentren, sie reichen somit nicht über die Pelvis hinaus. Soweit erkennbar sind die mittleren Lepidotrichia am längsten. Die Flosse insgesamt wäre demnach näherungsweise abgerundet. Angesichts der hohen Zerbrechlichkeit und der daraus resultierenden entsprechenden Verlustgefahr gerade der Distalenden sind jedoch andere Längenverhältnisse nicht sicher auszuschließen. Die proximal der Radialia gelegenen Gelenkabschnitte sind verbreitert und tragen kleine, häkchenartige Processus zur Muskelinsertion.

Beckenknochen und Pelvis (Abb. 16)

Das Becken von *Palaeoperca* entspricht im wesentlichen dem anderer Barschartiger (vgl. DINEEN & STOKELY 1956: 222; BLAIR & BROWN 1961: 32).

Die Basipterygien (1) sind langgestreckt-dreieckig, median über eine Symphyse (1a) verbunden und mit dem spitzen Vorderteil direkt den Cleithra angeheftet. Rachis (1b) und Processus medialis anterior (1c) sind deutlich differenziert, der Processus medialis posterior (1e; = „postpelvic process“ v. GOSLINE 1966: 104; „ischiac process“ v. WEITZMAN 1962: 42) ist kurz und endet stumpf. Auffällig ist der für Percoidei außerordentlich kräftige, rostrad vorgebogene Processus lateralis (1f). Besonders bei den Exemplaren SMF Me 637 (Taf. 8, Fig. 7) tritt er derart deutlich hervor, daß eine Täuschung auszuschließen sein dürfte.

Die Flossenstrahlen (2, 3) gelenken – gegenüber der Pectoralis geringfügig caudad versetzt – am wulstig verbreiterten Hinterrand des Basipterygiums. Ihre Basen tragen dorso-mediade, hakenartige Fortsätze (3b) zur Muskelinsertion. Neben dem recht massiven Stachel (2) sind 5 gegliederte und distal gabelig unterteilte Weichstrahlen (3) zu unterscheiden. Die Verzweigungen beginnen kurz vor dem Ende des Hartstrahls, sämtliche Lepidotrichia sind deutlich länger wie dieser und reichen caudad bis etwa unter den 9. Abdominalwirbel.

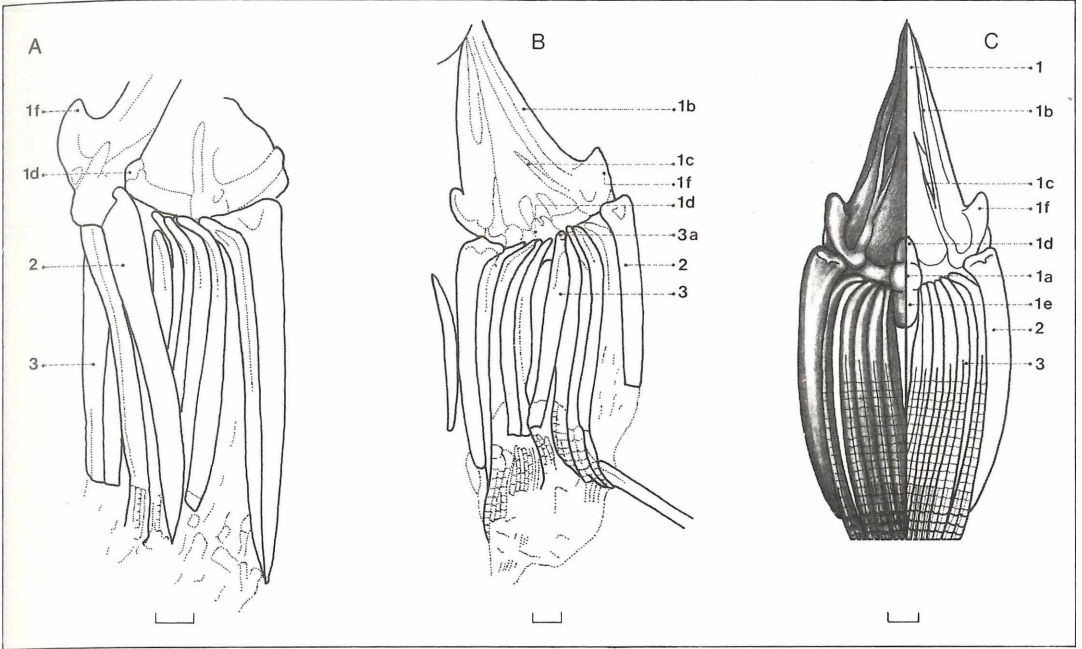


Abbildung 16. *Palaeoperca proxima*. Pelvis, dorsal. A, B = Detail, C = Gesamtbild und Legende. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 6–8 auf Taf. 8. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Fragmente, Bruchkanten; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 2 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text.

3.2.5 Unpaare Extremitäten

Dorsalis (Abb. 17, 18)

Es sind zwei klar voneinander getrennte Rückenflossen vorhanden. Die vordere beginnt etwa über der Pelvis und wird von 8 schlanken, glatten, schwach gekrümmten Stacheln (1) gestützt⁸.

Ungefähr über dem Hämoxanalkomplex folgt die D2 mit einem (vorderen) Stachel und 8–9 verlängerten, gegliedert und verzweigten Lepidotrichia (2). Die Stacheln in der D1 steigt zunächst caudad rasch an und erreicht den Maximalwert meist mit dem 4. Hartstrahl. Es folgt ein allmählicher Abfall zum 8., der immer noch den 1. deutlich an Länge übertrifft. Der anschließende Vorderstachel der zweiten Rückenflosse ist nur unwesentlich kürzer und wird durch die nachfolgenden Weichstrahlen fast um die doppelte Eigenlänge überragt. Die Gliederung und Verzweigung setzt bei den ersten Lepidotrichia ungefähr in Höhe der Stachelstrahlspitze ein und verschiebt sich bei den anschließenden zunehmend basad. Die Gelenkabschnitte sämtlicher Strahlen tragen unterschiedlich stark ausgebildete Processus zur Interaktion mit den distalen Radialia (4). Letztere folgt in der D1 ausschließlich einem kombinierten „Zangen/Scharnierprinzip“ (FRANÇOIS 1959: 84, 85), bei dem die verbreiterten hinteren Teile der distalen Radialia ein zu starkes Vorklappen der Stacheln verhindern. Derartige Arretierungsmöglichkeiten fehlen im weichstrahligen

Flossenabschnitt infolge der simultanen Reduktion entsprechender Fortsätze an Strahlenbasen und Radialelementen.

Die Flossenträger (3) sind leider fast ausschließlich durch ihre distalen Abschnitte vertreten. Proximale und mediale Radialia scheinen stets zu einem einheitlichen Basalelement vereint.

Die Kontaktzone zum Axialskelett ist, wie bereits angedeutet, häufig zusammen mit den Processus spinosi der Neurapophysen stark angelöst. Dies mag zum Teil durch die relative Dünnwandigkeit der Basalia bedingt sein, dürfte aber eher in Verbindung zum eigentlichen Fossilisationsvorgang stehen. Auffälligerweise sind die – allerdings auch besonders massiven – axialen Bereiche der vordersten Pterygophoren ebenso vermindert betroffen wie die (schwächeren!) der D2. Möglicherweise sind die in den genannten Zonen in unterschiedlichem Maße „anfälligen“ Zerfallsprodukte des Magen-Darmtraktes für die Gradationen verantwortlich. Infolge der Unsicherheiten bleibt die Verteilung der Flossenträger auf die verschiedenen Zwischenwirbel-(Interspinal-)räume im Rekonstruktionsversuch problematisch.

Ebenso schwierig bleibt die Frage nach der Ausbildung stachelloser Pterygophoren (Praedorsalia; 6) vor

⁸ Bei einigen Exemplaren scheinen 7 vorhanden. Derartig abweichende Zählungen sind meines Erachtens auf eine Verdeckung oder mangelhafte Erhaltung des kleinen Vorderstachels zurückzuführen. Eine Variabilität der Stachelzahl um +/–1 ist jedoch durchaus denkbar und gehört auch bei rezenten Percoiden nicht zu den Seltenheiten.

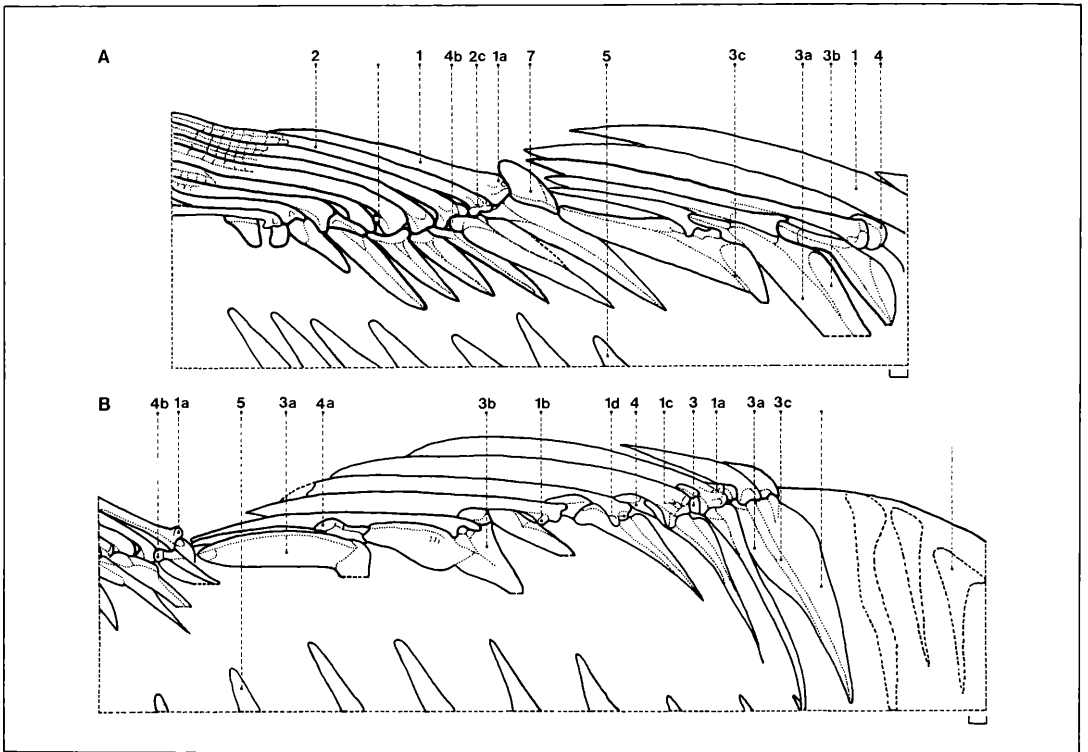


Abbildung 17. *Palaeoperca proxima*. Dorsalis; Detail, lateral. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Problematika, Fehlstellen; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1 und 2 auf Taf. 8. B = seitenverkehrt. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 1 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14. Weitere Erklärungen im Text.

der D1. Diese müßten – falls überhaupt vorhanden – meines Erachtens vor dem Processus spinosus des 2. Rumpfwirbels liegen. Bei einigen Exemplaren ist dieser, zusammen mit den eingeschalteten „echten“ Flossenträgern, jedoch noch deutlich zu erkennen (SMF Me 631, SMF Me 624), ohne daß derartige Elemente nachzuweisen wären. Lediglich 3 beim Tier SMF Me 624 vor der 2. Neurapophyse in Dorsoventralrichtung orientierte Strukturen könnten als Reste extrem zarter Praedorsalia interpretiert werden. Ebenso denkbar sind jedoch reine Integumentauffaltungen. Eine hinreichende Klärung der Problematik ist derzeit auch über Röntgenaufnahmen nicht zu erreichen. Unter der Annahme einer tatsächlichen Übereinstimmung der fraglichen Strukturen mit „echten“ Praedorsalia bliebe ihre Lage (zumindest für Percoidae) ebenso ungewöhnlich wie gänzlich Fehlen.

Die dorsalen Hinterabschnitte der Flossenträger sind zusammen mit den distalen Radialia in Schwanzrichtung zunehmend verlängert, ihre basalen Teile verkürzt. Die Radialia werden simultan hierzu stärker seitlich ausladend und umfassen die Basen der jeweiligen Folgestacheln. Die Entwicklung erreicht ihren Höhepunkt mit dem fast horizontal liegenden 7. Pterygophor. Dieser ähnelt hierdurch – vor allem bei schlecht erhaltener La-

mina – stark einem zusätzlichen Stachelstrahl und wurde früher irrtümlich als solcher gezählt.

Die Ausbildung der Gelenkungen im weichstrahligen Abschnitt der D2 weist im Vergleich zu anderen Percoidae keine Besonderheiten auf.

Auffällig sind hingegen bei einigen Exemplaren vor der D2 (undeutlicher vor der D1) aus dem Integument ragende Strukturen (Abb. 17, 18: 7, 8), die an Fulcra erinnern. Möglicherweise handelt es sich tatsächlich um etwas vergrößerte Schuppen. Vor allem vor der D2 kommt jedoch auch eine Deutung als distales Radiale des 7. Pterygophors oder als Rest eines verkümmerten, ursprünglich zwischen der 7. und 8. Neurapophyse gelegenen 8. Flossenträgers (und somit als Hinweis auf eine primär zusammenhängende Dorsalis) in Frage.

Das Verhältnis von Strahlen und endoskeletalen Stützelementen beträgt in beiden Rückenflossen – jeweils unter Ausnahme der beiden ersten – 1:1. In der D1 ist jedoch meist 1 Pterygophor pro Zwischenwirbelraum vorhanden, während in der D2 in der Regel 2 zusammenliegen.

Die wahrscheinlichste Verteilung und Lage von Flossenstrahlen, -trägern auf die axialen Skelettabschnitte bei *Palaeoperca proxima* ist in Tabelle 9 nochmals schematisch dargestellt.

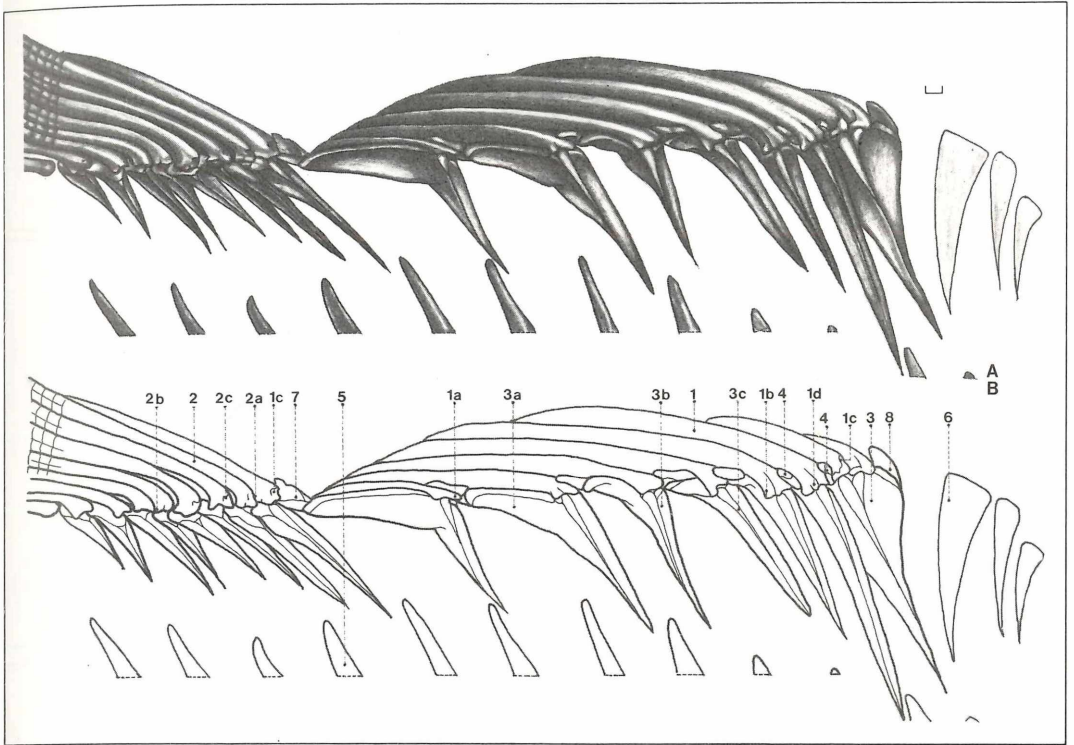


Abbildung 18. *Palaeoperca proxima*. Dorsalis; zusammenfassende Darstellung, lateral; D1 anliegend. A = Gesamtbild, B = Legende. Sonst wie Abb. 17.

Uropterygophorkomplex, Caudalis (Abb. 19–22)

Der Uropterygophorkomplex von *Palaeoperca* entspricht ziemlich exakt dem „Sciaeno-Sparidoiden“-Typ von MONOD (1968: 25–27, 190): Urale Zentren fehlen, ein Stegurale (8), 1 Paar Urodermalia (9) sowie 5 Hypuralia (10–14) sind vorhanden. Die 3 letzten praeuralen Zentren (1) sind direkt an der Schwanzflossensuspension beteiligt, ihre Oberfläche ist wie die der ersten Abdominalwirbel stark skulpturiert (vgl. 3.2.3). Die Neurapophyse des vorletzten Zentrums (5) ist zu einem einfachen, dorsalen Knochenkamm umgebildet. Dieser steht caudad in engem Kontakt zum vordersten Epurale (7). Insgesamt sind 3 Epuralia vorhanden, ebenso wie ein kurzes Pseudourostyl (1c).

Sämtliche Hypuralia einschließlich des Parhypurales (15) scheinen sowohl vom Zentrum als auch untereinander frei zu sein. Lediglich die Basalabschnitte der Hypuralia II und III liegen einander an, so daß das Hypuraldiastem (20) rostrad geschlossen ist. Das Hypurale I weist am Vorderrand zumindest bei einem Exemplar (Präparationsschwierigkeiten und Überlagerungen behindern die Untersuchungen gerade in diesem Bereich mitunter beträchtlich) eine rundliche Vertiefung (14a) auf, die möglicherweise dem Foramen hypurale niederer Teleostei (z. B. *Salmo*) gleichkommt. Eine Bestätigung an weiteren Funden bleibt abzuwarten, eine sichere Zuordnung ist derzeit nicht möglich.

Das Parhypuralforamen (15b) ist hingegen im Regelfall

Tabelle 9. *Palaeoperca proxima*. Verteilung und Lage von Flossenstrahlen und Pterygophoren im Vergleich zum Achsenskelett. N = Proc. spinosi der Neurapophysen; P = Pterygophoren-Nr. (Praedorsalia bleiben unberücksichtigt); F = Flossenstrahl-Nr. Die Kästchen symbolisieren die Zwischenwirbelräume (Strecke zwischen 2 aufeinanderfolgenden Proc. spinosi). Zwei Zahlen pro Feld bedeutet gleiche Lage der betreffenden Elemente. Zählrichtung jeweils cranial-caudad. Römische Zahlen = Stachelstrahlen, arabisch = Weichstrahlen. Angaben in (): Unsicherheiten.

	I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII		IX, 1, 2	3, 4	5, 6	7, 8	(9)	F
	1	2, 3	4	5	6	7		8, 9	10, 11	12, 13	14, 15	(16)	P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	N

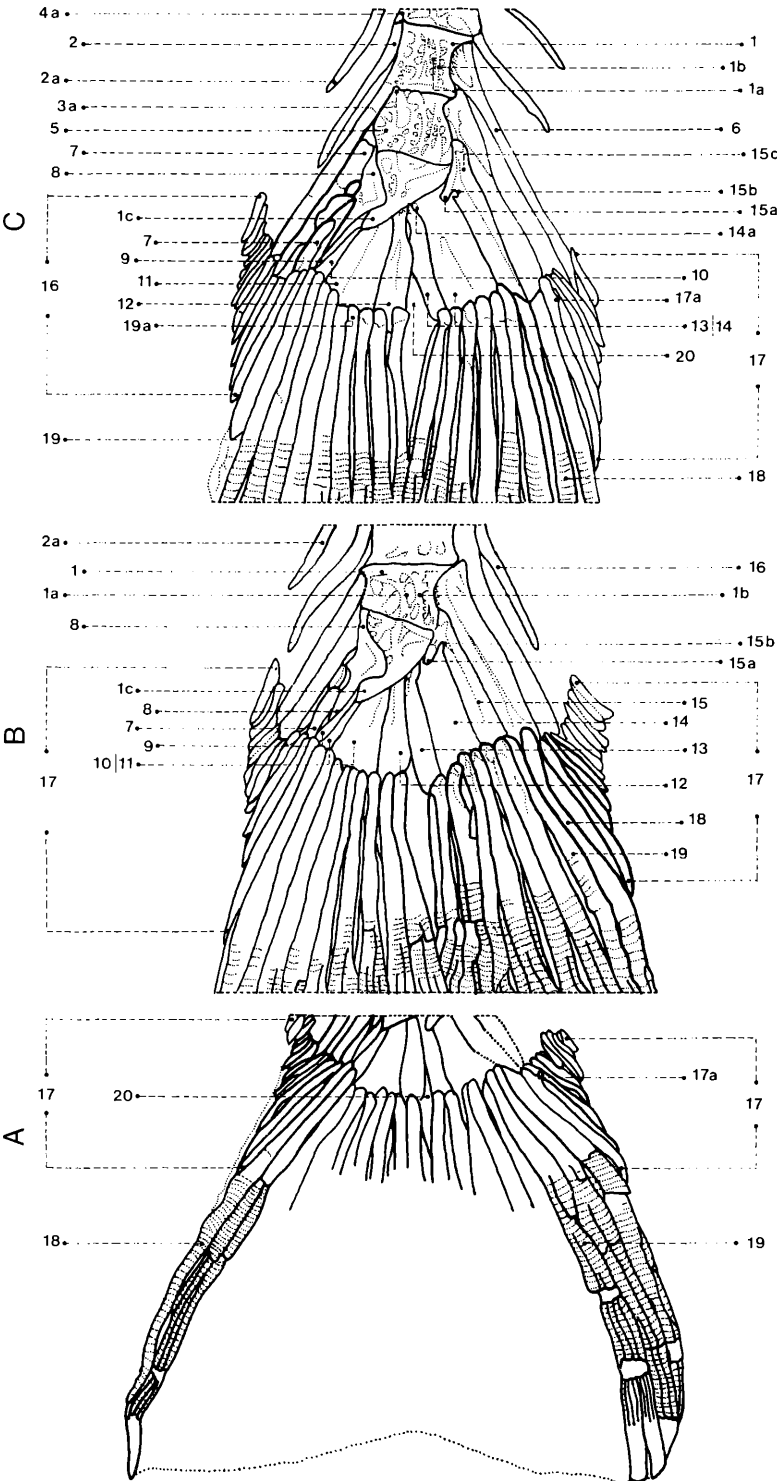


Abbildung 19. *Palaeoperca proxima*. Uropterygophorkomplex und Caudalis, lateral. Abb. A zur Wahrung eines einheitlichen Gesamteindrucks gegenüber dem Original seitenerkehrt. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 8–10 auf Taf. 7. Eingezogene Vergleichsstrecken: A = 4 mm; B, C = 5 mm. Durchgezogene Linien = Element- bzw. Fragmentgrenzen, Weichstrahluntergliederungen; gepunktelt = Oberflächenstrukturen, Bruchlinien. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text.

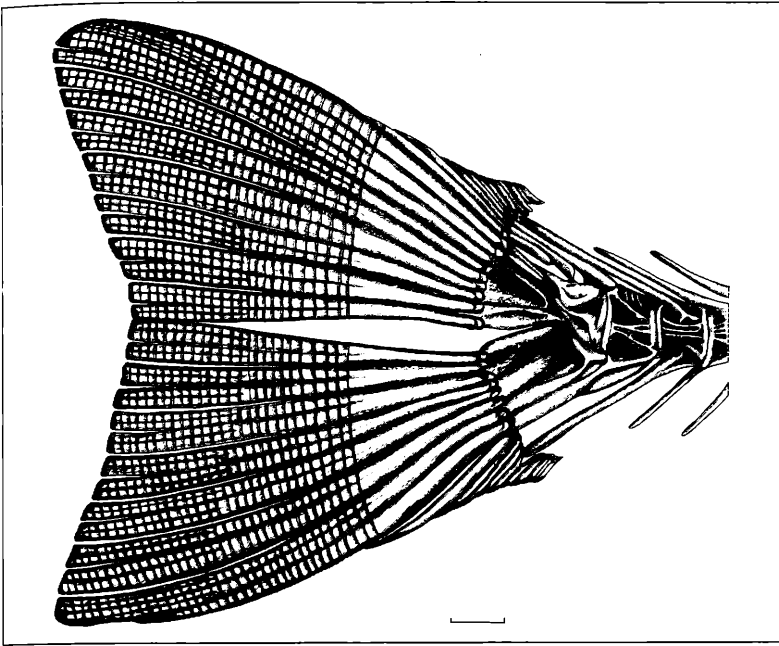


Abbildung 20. *Palaeoperca proxima*. Uropterygophorkomplex und Caudalis, lateral. Zusammenfassende Gesamtdarstellung. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm.

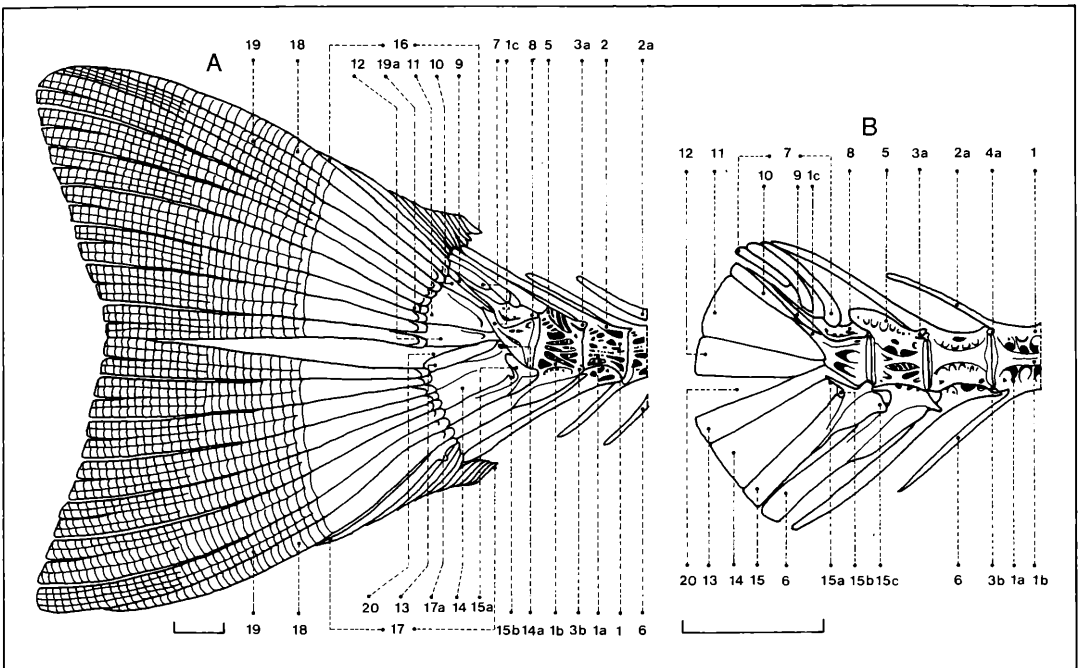


Abbildung 21. A: *Palaeoperca proxima*. Uropterygophorkomplex und Caudalis, lateral. Legende zu Abb. 20. Durchgezogene, dicke Linien = Elementgrenzen; dünnere, durchgezogene Linien = Oberflächenstrukturen, Strahlenuntergliederungen; dunkel = Vertiefungen der Wirbelkörperoberfläche. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm.

B: *Roccus [Dicentrarchus] punctatus* (BLOCH 1792), rezent. Uropterygophorkomplex, lateral. Darstellung leicht verändert nach MONOD (1968: 606). Sonst siehe A.

recht klar zu erkennen. Der *Processus parhypuralis* (15a) scheint distal ebenso wie der rostrale, laminöse Abschnitt des Knochens (15c) abgerundet.

Die Anzahl der dorsalen und ventralen Randstrahlen (16, 17) der Schwanzflosse ist schwer zu ermitteln. Besonders die vordersten sind klein und auch im Röntgenbild kaum von Integumentaufwülbungen zu unterscheiden. Sie scheinen sämtlich ungegliedert.

Der oberste Randstrahl im Ventrallobus trägt in Basisnähe einen rostro-ventralen Fortsatz (17a) der dem „procurent spur“ von (JOHNSON 1975) entsprechen dürfte.

Die *Pinna caudalis* selbst ist medial gabelig eingeschnitten. Dorsal sind 9, ventral 8 Hauptstrahlen (18, 19) zu zählen. Alle sind gegliedert und im basalen Bereich mit kleinen, seitlichen *Processus* zur Muskelinsertion versehen. Die Unterteilungen beginnen jeweils kurz vor dem Distalende des letzten Randstrahles. Die Verteilung der *Lepidotrichia* auf die hypuralen Trägerplatten variiert geringfügig, vermutlich auf Grund postmortaler Verschiebungen. Ich halte folgende Anordnung für wahrscheinlich (Zählung der Hypuralia = röm. Ziffern ventral beginnend: 0 = Parhypurale; 1 = *Proc. spinosus* ventralis):

Nr. d. endoskeletalen Stützelementes:

1 0 I II III IV V

zuzuordnende Hauptstrahlen:

1 2 4 1 2 5 1

Analys (Abb. 23, 24)

Die Afterflosse setzt ungefähr unter dem 12. Rumpfwirbel an und wird von drei vorderen Stacheln (5) und mindestens 6 gegliederten und verzweigten Weichstrahlen (6) gebildet. Die Länge der Hartstrahlen nimmt kontinuierlich vom ersten zum dritten zu, wobei die beiden letzten den voranstehenden deutlich überragen. Der zweite Flossenstachel ist mehr als doppelt so lang wie der erste, der dritte mißt fast das Dreifache. Beide werden nochmals von den anschließenden Weichstrahlen um ca. $\frac{1}{4}$ der Länge des dritten Stachels übertroffen. Die Verzweigung und Gliederung der *Lepidotrichia* setzt ungefähr mit dem Distalende des zweiten Hartstrahls ein und rückt bei den hinteren zunehmend basad vor. Die Differenzierung sämtlicher Gelenkzonen entspricht den vergleichbaren Abschnitten der D2. Proximale und mediale *Radialia* sind wiederum stets zu einem einheitlichen Basalelement (4) verschmolzen. Entsprechend der Rückenflosse verbleiben auch bei der *Analys* gewisse Unsicherheiten im Lageverhältnis der *Pterygophoren* zum Achsenskelett. In der Regel scheint pro Flossenstrahl ein endoskeletales Träger-element vorhanden, wobei letztere jeweils paarweise in einem Zwischenwirbelraum zusammenliegen. Die beiden vordersten Stacheln teilen jedoch einen gemeinsamen Träger (3) der im Normalfall zusammen mit dem weniger stark verlängerten Folgepterygophor der Hämapophyse des 1. Schwanzwirbels (= 13. praeurales Zentrum) vorne anliegt.

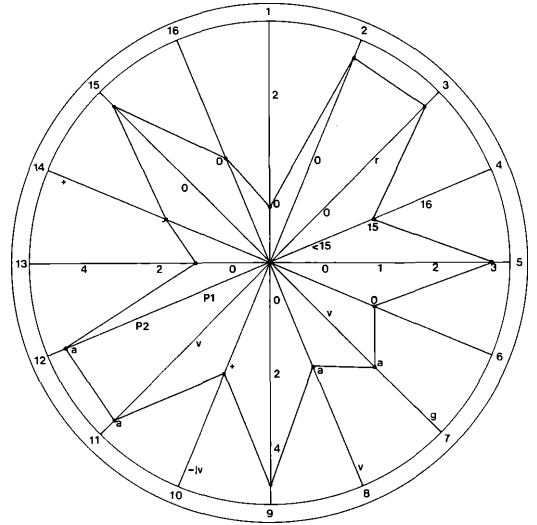


Abbildung 22. *Palaeoperca proxima*. Uropterygophorkomplex; schematische Übersicht der Ausbildung wesentlicher Komponenten (Darstellungsweise nach MONOD 1968).

1. Anzahl der uralen Zentren.
2. Pseudourostyl: Fehlend (O) oder vorhanden.
3. *Proc. parhypuralis*: Fehlend (O), reduziert (r) oder normal.
4. Anzahl der verzweigten Schwanzflossenhauptstrahlen.
5. Anzahl der Epuralia.
6. Opisthurale: Fehlend (O) oder vorhanden (> O).
7. Relation des Parhypurale zum praeuralen Zentrum I: Angegliedert, verbunden (v), autonom (a) oder gelöst (g).
8. Relation zwischen Hypurale I und Parhypurale: Autonom (a), verbunden (v).
9. Anzahl der Hypuralia.
10. Hypurale V: Vorhanden (+), fehlend (-) oder mit H. IV verbunden (v).

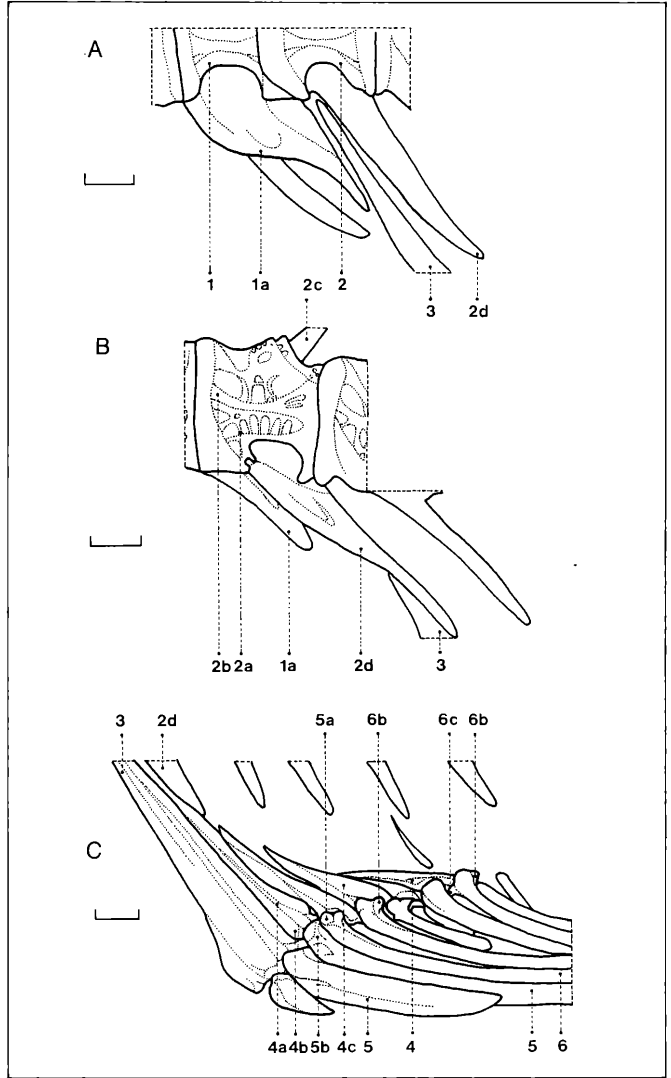
3.2.6 Hautskelett

Wie bereits erwähnt, ist der gesamte Körper bei *Palaeoperca* – einschließlich des Schädels – von relativ großen Schuppen bedeckt. Einige behalten ihren ctenoiden Charakter bis in die Opercularregion sowie auf das Frontale bei, jedoch steigt rostrad die Tendenz zu cycloider Ausbildung⁹. Einen Überblick einiger der vorkommenden Schuppentypen geben die Fig. 1–7 auf Taf. 16.

⁹ Wie CREASER (1926) bei *Eupomotis* beobachten konnte, fehlen Ctenii nur bei sehr jungen Tieren. Generell werden sie nur auf den frei in die Epidermis ragenden Abschnitten, die den Vorderrand der jeweils nachfolgenden Schuppe überdecken, gebildet. Der Kopf zählt zu den Körperregionen auf dem die cycloide Charakteristik am längsten (manchmal sogar ständig) beibehalten wird. Ctenii wären daher gerade in diesem Bereich vornehmlich bei älteren Tieren zu erwarten. Sollten diese Beobachtungen auf die Verhältnisse bei *Palaeoperca proxima* übertragen werden können, liegt die Vermutung nahe, daß Tiere mit einer Standardlänge von ca. 19 cm (diese haben bereits deutliche Ctenii auf Schuppen des Schädelbereiches) bereits nahezu ausgewachsen waren.

11. Relation der Hypuralia zum praehämalem Zentrum I: Verbunden, angegliedert (v) oder autonom (a).
12. Interhypuralbeziehung: Alle zu einheitlich-rhombischer Platte vereint (P1), zwei getrennte Platten (P2) oder sämtliche autogen (a).
13. Anzahl der Urodermalia.
14. Ausbildung des Dornfortsatzes am praeauralen Zentrum 1: Normal (zwischen + und -), verlängert (+) oder reduziert (-); Gradationen möglich.
15. Stegurale: Vorhanden (> 0)
16. Pleurostyl: Vorhanden (> 0) oder fehlend (0).

Abbildung 23. *Palaeoperca proxima*. Hämamaxanalkomplex und Analis, lateral; Detailstudien. A, B = Basalabschnitte des vordersten Caudal- und letzten Abdominalwirbels; Insertion des Hämamaxanalkomplexes; C = Processus spinosus ventrales, Pterygophoren und Flossenstrahlen. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 3–5 auf Taf. 8. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen, Flossenstrahlunterteilungen; unterbrochene Linien = Darstellungsabgrenzung; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecken: A = 2 mm; B, C = 3 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.2.14, weitere Erklärungen im Text.



In Anlehnung an das von McCULLY (1961: 198–209) für rezente „Serraniden“-Schuppen vorgeschlagene Bestimmungssystem wären *Palaeoperca*-Schuppen folgendermaßen zu kennzeichnen:

Monodonten vorhanden, zumeist in radialen Reihen angeordnet. kein regulärer Wechsel zwischen Primären und Sekundären; Nuclei nicht mehr als doppelt so lang wie breit; keine sekundären transversalen Knochensubstanzauflagerungen im Schuppenzentrum. Monodontenstümpfe länger als breit, jedoch nicht nadelartig zugespitzt, am äußersten Ende reduziert; ihre Basen gegenseitig nicht überlappend.

Sie entsprechen somit ziemlich genau den „Roccinæ“ innerhalb der Gruppe I von McCULLY (1961: 212), unter-

scheiden sich jedoch von diesen durch das Fehlen des scharfen Knicks der Oberflächenskulptur kurz vor dem Übergang des lateralen in den caudalen Sektor. Ähnliche Bildungen sind nur in Einzelfällen im Opercularfeld zu erkennen. Die Grenzlinie der beiden Seitfelder zum aboralen Sektor eignet sich recht gut als Abgrenzungskriterium gegenüber *Amphiperca*-Funden: Sie verläuft bei *Palaeoperca* in der Regel nahezu gerade oder stumpfwinklig auf den Nucleus zu. Der Konvergenzwinkel beträgt im hinteren Körperflankenbereich – oberhalb der Seitenlinie – (im Mittel) ca. 150°, unterhalb 180° (*Amphiperca*: ca. 54/42°, in Ausnahmefällen auch höher).

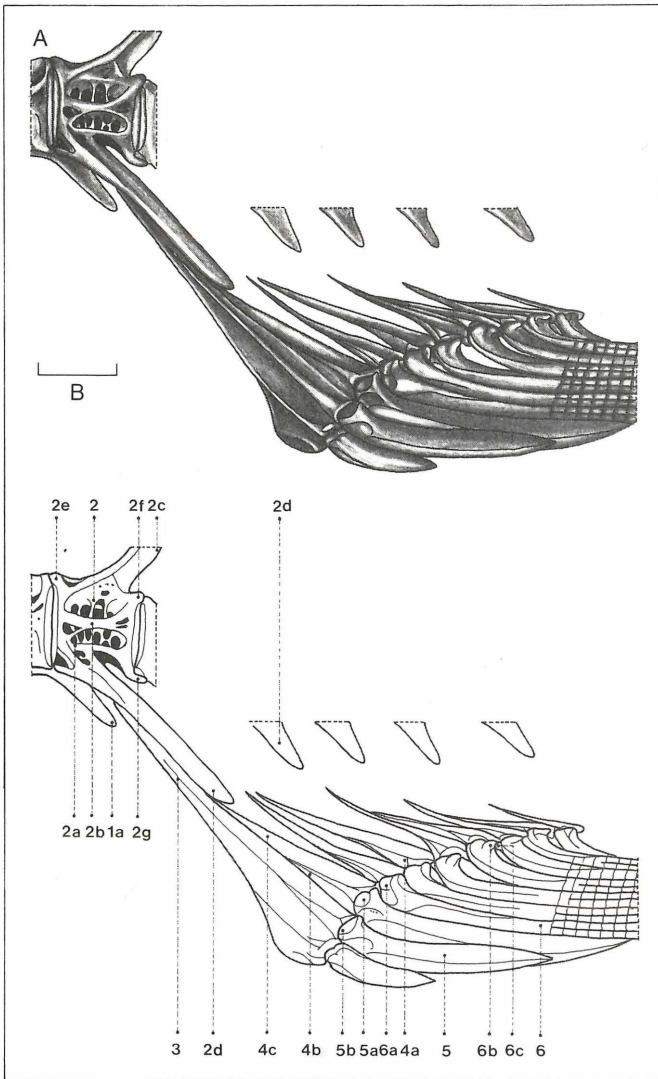


Abbildung 24. *Palaeoperca proxima*. Hämamaxillarkomplex und Anals, lateral; Zusammenfassende Darstellung. A = Gesamtbild; B = Legende. Durchgezogene Linien = Elementbegrenzungen; feine Linien = Oberflächenstrukturen; dunkel = Vertiefungen der Wirbelkörperaußenflächen. Sonst siehe Abb. 23.

Eine zusammenfassende Darstellung aller wesentlichen morphologischen Kennzeichen *Palaeoperca proximas* wird in Tab. 10 sowie Abb. 26 gegeben. Eine Übersicht einiger der angesprochenen Meßstrecken und Proportionen ist in Abb. 25 zu finden.

3.2.7 Systematik

Palaeoperca besitzt Stachelstrahlen in Rücken- und Afterflosse, die Bauchflossen sind sechsstrahlig und direkt den Cleithra angeheftet, das Posttemporale ist gegabelt. Somit liegen entscheidende morphologische Kriterien für eine Zuweisung zur Ordnung Perciformes gemäß den Definitionen von BOULENGER (1895: 2) REGAN (1913: 11), BERG (1958: 248), BERTIN & ARAM-

BOURG (1958: 2386, 2387), OBRUCHEV (1967: 675) oder GOSLINE (1971: 158; übereinstimmend mit der von REGAN gegebenen Diagnose¹⁰) vor.

Ähnlich den Anguilliformes führt auch bei den Barschartigen die nicht abgeschlossene Diskussion phylogenetisch/taxonomischer Fragen zu einer unterschiedlichen Aufteilung der Ordnung. Bereits Anzahl und Umfang der Unterordnungen kann beträchtlichen Schwankungen unterliegen (GOSLINE 1971, NELSON 1976).

¹⁰ An dieser Stelle möchte ich die Diagnosen von BERG, BERTIN & ARAMBOURG bzw. OBRUCHEV in einem Punkt korrigieren: Intermuskuläre Knochen können bei Vertretern der Perciformes ebenso vorhanden sein wie ein Supramaxillare!

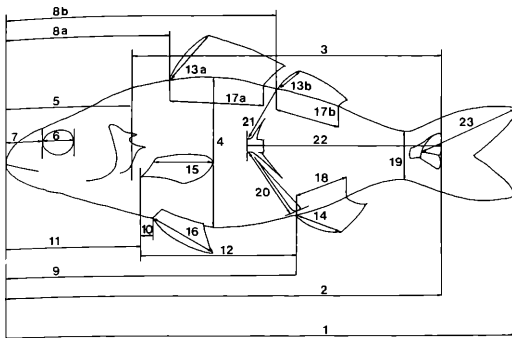


Abbildung 25. Wichtige Körpermaße/-proportionen zur Charakterisierung barschartiger Fische. Darstellung modifiziert nach BLOT (1969: 40–42); dort auch ausführliche Erläuterungen.

Tabelle 10. *Palaeoperca proxima*. Zusammenstellung von Messungen und Zählungen. Die Lage der Meßstrecken entspricht den in () angegebenen Zahlen in Abb. 25. Aufgeführt wurden Mittelwerte und Standardabweichungen. Die Anzahl der jeweils herangezogenen Exemplare findet sich zwischen den Trennlinien (—) unterhalb der Meßwerte.

Maße (cm)		Proportionen		Zählungen	
A. Standardlänge (2)	15.71 ± 1.87 — 20 —	—	—	Gesamtwirbel	23 (10 + 13)
B. Maximale Körperbreite (ohne Kopf) (4)	5.42 ± 0.87 — 20 —	B als % A.	34.64 ± 3.85 — 20 —	Branchiostegalia	6 (7)
C. Praedorsallänge, D1 (8a)	5.95 ± 0.79 — 20 —	C als % A.	37.83 ± 1.46 — 20 —	Flossenstrahlen, Pectoralis	ca. 15
D. Praedorsallänge D2 (8b)	9.83 ± 1.62 — 20 —	D als % A.	63.38 ± 5.29 — 20 —	Flossenstrahlen, Pelvis	I + 5
E. Praeanallänge (9)	10.75 ± 1.42 — 20 —	E als % A.	68.05 ± 2.78 — 18 —	Flossenstrahlen, D1	VIII
F. Praepelvislänge (10 + 11)	6.14 ± 1.89 — 17 —	F als % A.	40.79 ± 7.45 — 17 —	Flossenstrahlen, D2	I + (8–9)
G. Praepectorallänge (11)	5.44 ± 0.81 — 17 —	G als % A.	34.92 ± 1.77 — 17 —	Flossenstrahlen, Caudalis	11–I–8/7–I–10
H. Kopflänge (5)	4.91 ± 0.87 — 19 —	H als % A.	31.07 ± 2.19 — 19 —	Flossenstrahlen, Analis	III + (6–8)
I. Neurocraniallänge (= Schnauzenspitze/Occipitalgelenk)	4.44 ± 0.69 — 20 —	I als % A.	28.17 ± 1.70 — 20 —		
J. Maxillarlänge (= max. Längenausdehnung d. Knochens)	1.22 ± 0.23 — 17 —	J als % H. J als % I.	24.58 ± 2.89 — 16 — 26.64 ± 2.88 — 17 —		
K. Längster Stachel, D1 (13a)	2.76 ± 0.38 — 17 —	K als % A.	17.30 ± 1.10 — 17 —		
L. Längster Stachel, D2 (13b)	1.73 ± 0.29 — 15 —	L als % A.	11.06 ± 1.51 — 15 —		
M. Stachellänge, Analis (14) I	0.67 ± 0.13 — 11 —	M (III) als % A.	12.39 ± 1.12 — 12 —		
II	1.50 ± 0.20 — 13 —	I:II:III	1:2.22 ± 0.19		
III	1.91 ± 0.25 — 12 —		:2.9 ± 0.32		
N. Stachellänge, Pelvis (16)	1.98 ± 0.25 — 15 —	N als % A.	12.68 ± 1.13 — 15 —		
O. Axialausdehnung der Schwanzwirbelsäule (19)	6.42 ± 0.87 — 8 —	O als % A.	41.39 ± 4.16 — 8 —		

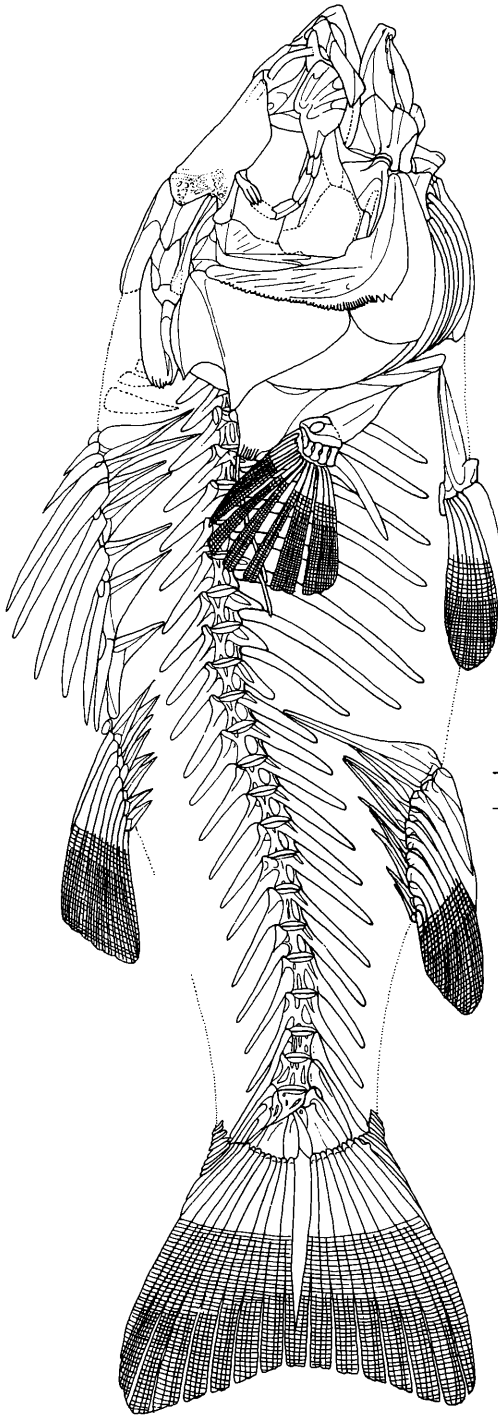


Abbildung 26. *Palaeoperca proxima*. Habitus; Übersicht, lateral. Eingzeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Dies entspricht einem Exemplar mittlerer Größenordnung (Standardlänge ca. 16 cm). Ausführliche Erläuterungen bei der Besprechung der jeweiligen Körperabschnitte im Text.

Die deutliche Trennung Praemaxillaria/Maxillaria bzw. Nasalia/Frontalia, die nicht mit dem Supraoccipitale verbundenen Epitocia, der fehlende Kontakt von Interorbitalia und Praeoperculum, das von vier uhrglasförmigen Radialia gestützte Pectoralflossenskelett, die thorakale Stellung der Bauchflossen und die von den Caudalstrahlenbasen freien Hypuralplatten verbinden *Palaeoperca* mit den restlichen stark generalisierten Barschartigen der Unterordnung Percoidei (Diagnosen s. BERG 1958: 248; BERTIN & ARAMBOURG 1958: 2387).

NELSON (1976: 219), der sich an der von GREENWOOD et al. (1966: 399–401) vorgeschlagenen Systematik orientiert, rechnet zu dieser Unterordnung 72 Familien mit insgesamt ca. 3935 Arten. Diese sind in osteologischen wie äußeren Charakteren einander oft derart ähnlich, daß sie sich praktisch nur durch Trivialmerkmale unterscheiden (vgl. GOSLINE 1971: 162).

Innerhalb der Percoidei teilt *Palaeoperca* einen Großteil der erkennbaren Diagnosecharaktere mit den Serranidae (sensu lato; vgl. JORDAN & EIGENMANN 1890: 331; BOULENGER 1895: 113).

Tabelle 11. *Palaeoperca*. Abgrenzung von fossil belegten Familien der Percoidei auf Grund einfacher, meist äußerlicher Merkmale. Zusammenstellung nach Angaben von BERG (1958: 248–275), GOSLINE (1966: 102), ROMER (1966: 359–361), OBRUCHEV (1967: 675), JOHNSON (1975: 10–21) und NELSON (1976: 217–295).

Die Zusatzangaben in () informieren über Erstbeleg, Vorkommen und geographische Verbreitung der jeweiligen Taxa. Die von OBRUCHEV genannten Labridae, Scaridae, Champosodontidae, Chiasmodontidae, Trachinidae, Uranoscopidae, Leptoscopidae zählen nach neuerer Auffassung nicht zu den Percoidei und bleiben unberücksichtigt. Die Merkmalsfolge ist hierarchisch, für jedes neu hinzukommende gelten auch die vorgenannten. Familienbezeichnungen nach NELSON.

Merkmal <i>Palaeoperca</i>	Familien der Percoidei mit abweichender Charakteristik
A. 2 getrennte Rückenflossen	Centrarchidae (ab Eozän; Süßwasser; Nordamerika), Kuhlidae (von OBRUCHEV – ohne weitere Angaben – Duleidae als foss. belegte Percoidei geführt. <i>Dules</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829 laut NELSON 1976: 226 Syn. f. <i>Kuhlia</i> GILL 1861. Kuhlidae selbst nach ROMER ohne Fossilbeleg, rezent: Marine Küsten, einige Süßwasser; Indo-Pazifik), Priacanthidae (ab Eozän; marin; trop./subtrop. Gebiete, Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Branchiostegidae (ab Pliozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Echeeneidae (ab Oligozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Menidae (ab Paleozän; marin; Indo-Pazifik), Leioognathidae (ab Oligozän; marin, brackisch; Indo-Pazifik), Bramidae (laut OBRUCHEV mit Fossilbeleg, nach ROMER nicht fossil vertreten; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Lutjanidae (ab Eozän; marin, selten Ästuar; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik, Lobotidae (ab Oligozän; marin, brackisch, Süßwasser; fast alle warmen Gewässer), Pomadasysidae (ab Eozän; marin, vereinzelt brackisch, selten Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Sparidae (ab Paleozän; marin, sehr selten brackisch; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Monodactylidae (laut ROMER 1966: 360 Syn. f. Psettidae, diese ohne Fossilbeleg, OBRUCHEV 1967: 665 Psettidae = fossil belegte Percoidei. Monodactylidae, rezent: Marin, brackisch, teils Süßwasser, Westafrika, Indo-Pazifik), Toxotidae (ab Tertiär; Meeresküsten, brackisch, Süßwasser; Indien bis Philippinen, Australien, Polynesien), Ephippidae (ab Eozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Scatophagidae (ab Eozän; marin, brackisch; Indo-Pazifik), Chaetodontidae (ab Eozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Indo-Pazifik), Oplegnathidae (ab Pliozän; marin; Japan, West-Australien, Tasmanien, Hawaii, Galapagos, Südafrika), Embiotocidae (ab Eozän; marine Küsten, selten Süßwasser; Nordpazifik), Cichlidae (ab Eozän; Süß- und Brackwasser; Zentral- und Südamerika, Westindien, Westafrika, Madagaskar, Syrien), Pomacentridae (ab Eozän; marin, selten brackisch; alle trop. Meere), Owstoniidae (ab Pliozän; marin, Tiefsee; Indo-Pazifik), Cepolidae (ab Eozän; marin; Ostatlantik außer Europa, Mittelmeer, Indo-Pazifik).
B. Weichstrahlige Dorsalis nicht länger als hartstrahliger Teil. Analflossenbasis nicht caudad verlängert	Sillaginidae (ab Oligozän; marin, brackisch; Indo-Pazifik), Lactariidae (ab Miozän; marin; Indo-Pazifik), Pomatomidae (ab Miozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Carangidae (ab Eozän; marin, selten brackisch; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Sciaenidae (ab ? Unterkreide; marin, brackisch, Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik; <i>Ioscion</i> JORDAN 1921 wird von ROMER 1966: 359, 360 den Sciaenidae zugerechnet, von OBRUCHEV 1967 jedoch in eigene fossil belegte Familie der Percoidei, die Ioscionidae gestellt).
C. 3 Analflossenstacheln	Apogonidae (ab Eozän; teils brackisch, selten Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Percidae (ab Eozän; Süßwasser; nördl. Hemisphäre).
D. Kein Supramaxillare	Centropomidae (ab Eozän; marin, brackisch, teils Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Enoplosidae (ab Eozän; marin; Celebes, Süd- und Ostaustralien).
E. Operculum mit 3 Stacheln, Caudalis eingeschnitten/leicht gegabelt, „procurent spur“ und Urodermale vorhanden	Serranidae (sensu GOSLINE 1966, NELSON 1976; ab Paleozän; marin, wenige Süßwasser; trop./temp. Meere).

GOSLINE schlägt eine weitere Aufspaltung der Familie vor. Gemäß seiner Definition (1966: 102) wäre *Palaeoperca* (u. a.) auf Grund des zweistacheligen Operculums und dem gesondert vorhandenen Urdormale (= Uroneurale 2 sensu GOSLINE) den Percichthyidae zuzuordnen. Eine derartige systematische Position steht in gutem Übereinklang mit dem Gesamthabitus, der Ausbildung eines „procurrent spur“ im caudalen Stützskelett sowie der Schuppenstruktur. Eine Übersicht zur systematischen Eingliederung *Palaeopercas* innerhalb der Percoidei wird in Tab. 11 am Beispiel einiger einfacher Unterscheidungsmöglichkeiten gegeben.

Eventuell darüber hinaus bestehende Abgrenzungsmerkmale bleiben unberücksichtigt. Angesichts des erwähnten beträchtlichen Umfangs der Unterordnung wurden nur Familien mit fossil belegten Gattungen aufgelistet.

3.2.8 Vergleich, Abgrenzung von fossilen Formen
Erhaltungsbedingter Mangel an Detailkenntnis erschwert auch hier die Angliederung an das Rezentensystem. Die korrekte Zuordnung der Fossilien bleibt in vielen Fällen fraglich (vgl. JORDAN 1923: 691). WOODWARD (1901: 498–503) unterscheidet 9 verschie-

Tabelle 12. *Palaeoperca*. Abgrenzung von fossilen Serraniden (s. l.) und einigen nahestehenden Formen. Es werden vorwiegend einfache, leicht bestimmbare Charaktere verwendet. Eventuell zusätzlich bestehende Unterscheidungsmöglichkeiten bleiben unberücksichtigt. Die Zusammenstellung folgt Angaben von AGASSIZ (1833–1843: 1–90), H. V. MEYER (1895), STORMS (1887), PRIEM (1898: 405–411; 1899: 252), WOODWARD (1901: 498–523; 1908: 1–3), HASEMAN (1912), VOIGT (1934: 80), WHITE (1936: 44–49), TAKAI (1942), DAVID (1943: 132, 133; 1946: 67–70), ARAMBOURG (1952: 244–249), NORMAN (1957: 233–247), BERTIN & ARAMBOURG (1958: 2386–2390), WEILER (1963: 34–37, 54, 59), PATTERSON (1964: 419–422), ROMER (1966: 359–360), OBRUCHEV (1967: 675–681), SORBINI (1970), OBRHELOVÁ (1971), NELSON (1976: 219–255), JERZMAŃSKA (1977: 63, 64), GAUDANT (1979: 1462, 1463; 1980: 1035, 1036; 1981: 1110, 1111).

Die Merkmale sind bis C. entsprechend Tab. 11 hierarchisch zu lesen. Angaben über Vorkommen und stratigraphische Verbreitung finden sich ebenso wie Vermerke bei fraglicher oder geänderter Familienzuzuweisung in den () hinter den jeweiligen Taxa.

Merkmale, <i>Palaeoperca</i>	Fossile „Serraniden“ / diesen nahestehende Formen mit abweichender Merkmalsausbildung.
A. Zwei getrennte Rückenflossen	<i>Acanus</i> AGASSIZ 1838 (Oligozän; Europa), <i>Amphiperca</i> WEITZEL 1933 (Eozän; Europa), <i>Anthraco-perca</i> VOIGT 1934 (Eozän; Europa), <i>Bilinia</i> OBRHELOVÁ (? Aquitan; Europa), <i>Blabe</i> WHITE 1936 (Eozän; Nordafrika), <i>Priscacara</i> COPE 1877 (Eozän; Nordamerika/Pomacentridae bzw. Cichlidae), <i>Prolates</i> PRIEM 1899 (= <i>Pseudolates</i> PRIEM 1898; Palaeozän; Europa), <i>Proseranus</i> PATTERSON 1964 (Paleozän; Europa), <i>Protanthias</i> DAVID 1943 (Miozän; Nordamerika).
B. Drei Analflossenstacheln	<i>Arambourgia</i> (= <i>Apogonoides</i> BLEEKER 1849; Pliozän; Nordafrika/Cheilodipteridae bzw. Apogonidae), <i>Mioplosus</i> COPE 1877 (Eozän; Nordamerika/Percidae).
C. Praeoperculum fein gezähnt, ohne starke Stacheln, am Unterrand glatt; Operculum mit zwei abgeflachten Stacheln am Hinterrand	<i>Avitolabrax</i> TAKAI 1942 (Miozän; Ostasien), <i>Cyclopoma</i> AGASSIZ 1833 (Eozän; Europa), <i>Dapalis</i> GISTEL 1848 (= <i>Smerdis</i> AGASSIZ 1833; Eozän, Nordafrika; Paleozän-Miozän, Europa/Centropomidae bzw. Chandidae), <i>Eolates</i> SORBINI 1970 (Eozän; Europa; Europa/Centropomidae), <i>Eoserranus</i> WOODWARD 1908 (Tertiär/? Paleozän; Südasien), <i>Paralates</i> SAUVAGE 1833 (Oligozän; Europa/Percidae; Centropomidae; zählt n. neuerer Auffassung nicht zu den Perciformes), „ <i>Perca</i> “ <i>lepidota</i> AGASSIZ 1832 (= <i>Labrax oeningensis</i> WOODWARD 1901; Miozän; Europa), <i>Platylates</i> STORMS 1887 (Oligozän; Europa/Centropomidae), <i>Properca</i> SAUVAGE 1880 (Eozän-Miozän; Europa).
D. 23 (10 + 13) Wirbel; Längenverhältnis der Analflossenstrahlen: III>II>I	„ <i>Perca</i> “ <i>alsheimensis</i> H. v. MEYER 1895 (Miozän; Europa/vermutlich identisch mit <i>Morone aequalis</i> ? <i>Allomorone moguntina</i>), „ <i>Perca</i> “ <i>beaumonti</i> AGASSIZ 1834 (Oligozän; Europa), „ <i>Perca</i> “ <i>moguntina</i> H. v. MEYER 1895 (Miozän; Europa/Syn. f. <i>Morone moguntina</i> ; die Art wird von FRIZZEL & DANTE zur Gattung <i>Allomorone</i> gerechnet).
E. Frontales ohne feine Längsriefelung	<i>Phosphichthys</i> ARAMBOURG 1952 (Eozän; Nordafrika/nur isoliertes Neurocranium bekannt).
F. Nucleus der Körperflankenschuppen variabel ausgebildet (rund oder breiter als lang); innerstes Circuli nicht zum Apikalfeld hin ausgezogen; Trennlinie Apikal/Basalteil selten gerade; durch hintereinander liegende Ctenii gebildete Längsreihen zum Zentrum hin gekrümmt Circuli dichtstehend	<i>Paramorone</i> DAVID 1946 (Unteres Tertiär; Nordamerika/Gattung auf Einzelschuppen begründet).

dene, auch fossil belegte „Percidae“ Ferner fügt er Gattungs- bzw. Artbezeichnungen einer Anzahl weiterer, seiner Ansicht nach unzureichend bekannter Percoider der Zusammenstellung hinzu. Von sämtlichen bei WOODWARD genannten Taxa kommen vornehmlich diejenigen mit 3 Analflossenstacheln als „Serranidae“ im weitesten Sinn – und somit zum Vergleich – in Frage. BERTIN & ARAMBOURG (1958) erwähnen (neben den bereits unter 3.2.7 diskutierten, auch rezent vorkommenden Formen) 17 „rein“ fossile Serranidengattungen. *Pristigenys* AGASSIZ 1835 kommt entgegen ihrer Ansicht jedoch auch rezent vor und wird zudem den Priacanthiden zugerechnet (NORMAN 1957: 250). ROMER (1966: 359–360) gibt im systematischen Teil seines Buches eine relativ detaillierte Liste fossiler Serraniden, die auch die Angaben von OBRUCHEV (1967: 675–677) übertrifft. Als Grundlage der hier erörterten Fragen soll daher eine gegenüber früheren Darstellungen (MICKLICH 1978: 486, 497) veränderte, auf der Zusammenstellung von ROMERS (1966) basierende Tabelle (12) dienen. Sämtliche von WOODWARD (1901) erwähnten Taxa fraglicher Zuordnung sind – soweit sie nach neuerer Auffassung Serranidae darstellen – darin berücksichtigt. Ferner enthalten sind die von BERTIN & ARAMBOURG und OBRUCHEV zusätzlich geführten Gattungen. Des weiteren wurden zur Vervollständigung des Überblicks mit *Mioplosus* COPE und *Priscacara* COPE zwei typische Formen der eozänen Green-River-Shales mit aufgenommen. Diese verkörpern vom Habitus her in etwa die auch in Messel vertretenen „Alternativkonstruktionen“ barschartiger Fische, zählen aber nicht zu den Serranidae. Die Gattung *Allomorone* ist auf Otolithenfunden begründet (FRIZZEL & DANTE 1965: 702) und muß daher vom Vergleich ausgeschlossen werden.

Die in Tab. 12 zusammengetragenen Merkmale ergänzen das bereits im vorigen Kapitel angedeutete Bild: Es sind typologische Unterschiede zu einem Großteil der in Frage kommenden Vergleichsformen festzustellen. Die stärksten Übereinstimmungen bestehen zu Vertretern der Percichthyidae im GOSLINESchen Sinne (*Morone alsheimensis*, ? *Allomorone moguntina*; *Properca* etc.). Eine gattungsmäßige Übereinstimmung mit irgendeinem der aufgelisteten Taxa bleibt jedoch – wie zu ersehen – weiterhin unwahrscheinlich, die generische Abtrennung auch von den fossil bekanntesten Percichthyiden meiner Ansicht nach gerechtfertigt.

3.2.9 Vergleich, Abgrenzung von rezenten Formen

Eine der wenigen Gelegenheiten einen nur annähernden Überblick über die heutigen Gattungen der Serranidae (und ihrer Abgrenzungsmöglichkeiten) zu erhalten, bietet die Zusammenstellung von NORMAN (1957: 223–247). Sie wurde daher auch als Ausgangspunkt der in Tab. 13 gegebenen Übersicht zur Unterscheidung *Palaeopercas* von rezenten Serraniden gewählt. Wie bereits bei der Familienzuordnung im Abschnitt 3.2.7 ist auch hier bereits auf Grund weniger, leicht feststellbarer Charaktere eine Trennung von einem Großteil der zur

Diskussion stehenden Gattungen möglich. Als typologisch nächststehend sind wiederum Vertreter der Percichthyidae anzusehen. JORDAN & EVERMANN (1900: 1126) unterscheiden in dieser Gruppe folgende Arten mit 13 Caudalwirbeln: *Morone americana* (GMELIN 1789), *Roccus chrysops* (RAFINESQUE 1820) und *Dicentrarchus labrax* (LINNAEUS 1758)¹¹. Alle haben jedoch 12 Praecaudalwirbel. Insbesondere diese höhere Wirbelzahl stellt eines der markantesten Unterscheidungsmerkmale *Palaeopercas* von sämtlichen in Frage kommenden Bezugstaxa dar. Ebenso wie für den Fossilbereich (3.2.8) kann auch gegenüber heute existierenden Serraniden/Percichthyiden eine generische Übereinstimmung ausgeschlossen werden.

3.2.10 Beziehungen zu anderen Gattungen und Arten

Die auch heute noch bestehenden Unsicherheiten in phylogenetisch/taxonomischen Fragen rezenter Percoider wurden bereits mehrfach angesprochen. Dennoch glaube ich mit einiger Sicherheit enge genealogische Beziehungen zwischen *Palaeoperca* und den Percichthyiden (sensu GOSLINE 1966) annehmen zu können. Hier wäre insbesondere die Gattung *Roccus* (MITCHILL) zu diskutieren.

Die Messeler Form weist einige für heutige Percoider verschiedentlich als plesiomorph gedeutete Charaktere (u. a. den Cranialbereich einschließende Körperbeschuppung¹², starke Skulpturierung der Schädeldachknochen, Zähnung des Randes von Schultergürtelelementen) auf. Insgesamt scheint sie jedoch einen weitgehend an Kleinnahrung und bewegliche Lebensweise angepaßten Entwicklungstyp (OBRHELOVÁ 1977: 85–88) zu verkörpern, der durchaus dem „Trend“ der rezenten Gattung *Roccus* entspricht bzw. diesen sogar fortsetzt: Etliche der wohl markantesten Unterschiede zwischen beiden Taxa lassen sich – wie unter 3.2.13 ausführlich erörtert – durchaus als Effizienzsteigerungen hinsichtlich des obengenannten „Adaptationskonzeptes“ erklären.

Beim Vergleich mit bestimmten Arten der Gattung *Roccus* weist *Palaeoperca proxima* die größere morphologische Übereinstimmung mit Vertretern der „amerikanischen“ Untergattungen auf (vgl. Tab. 14): Die (vermutlich) erreichbare Gesamtlänge, die Ausbildung des Vorkiemendeckels, die vollständige Trennung der Dorsales sowie die Unterkiefergestaltung erinnern an *R. chrysops*, eine möglicherweise sekundär an ruhigere Wasserzonen (Tiefwasser) angepaßte Art. Charaktere wie Maxillarlänge, Orbitagröße, Ausdehnung der weichstrahligen Abschnitte von Dorsalis und Analis entsprechen jedoch eher den anderen Formen (z. B. *R. ameri-*

Die genannten Taxa werden von WOOLCOTT (1957) unter der Gattungsbezeichnung *Roccus* vereint.

¹² Eine auf den Cranialbereich ausgedehnte Beschuppung kann jedoch auch als relativ apomorphes Merkmal angesehen werden, beispielsweise bei einer Interpretation im PATTERSONSchen Sinn (1964: 457, 458).

canus). Für eine hinreichend verlässliche funktionell/adaptive Gewichtung dieser Gemeinsamkeiten bleibt eine entsprechend eingehende Analyse der Rezentformen abzuwarten.

Ganz analog zum Rezentbereich dürfen auch fossil die wahrscheinlich engsten Beziehungen zu der Gattung *Roccus* (mutmaßlich) nahestehenden Percichthyiden angenommen werden. Hier kommen besonders Formen wie „*Perca*“ *alshimensis* H. V. MEYER 1859 (= *Morone aequalis* / *moguntina* – letztere wird von FRIZZEL & DANTE 1965 als nominelle Art der Gattung *Allomorone* zugerechnet), „*Perca*“ *beaumonti* AGASSIZ 1834, „*Per-*

ca“ *lepidota* AGASSIZ 1832 (= *Labrax oeningensis* WOODWARD 1901), *Allomorone* (*Morone*) *moguntina* (KOKEN 1891) oder *Properca angusta* (AGASSIZ 1880) als genealogisch nahestehend in Frage. Sämtliche genannten Arten entsprechen in Wirbelzahl (meist 25) und/oder Praeopercularzählung sowie Anzahl und Verteilung der Flossenstacheln eher den heutigen Vertretern der Gattungen *Percichthys* bzw. *Roccus* (den „europäischen“ Arten) als *Palaeoperca proxima*.

Tabelle 13. *Palaeoperca*. Abgrenzung von rezenten Gattungen der „Serranidae“ an Hand von Trivialcharakteren. Eventuell zusätzlich bestehende, weitere Unterscheidungsmöglichkeiten bleiben unberücksichtigt. Zusammenstellung nach Angaben von JORDAN & EIGENMANN (1890), BOULENGER (1895), NORMAN (1957: 223–247), BERTIN & ARAMBOURG (1958: 2386–2390), ROMER 1966: 359–360 und NELSON (1976: 219–255). Die Gattungsbezeichnungen richten sich nach NORMAN (1957), Synonyme werden – soweit von anderen Autoren verwendet – angegeben. Ebenso berücksichtigt sind Gattungen, die verschiedentlich den Serraniden zugewiesen, von NORMAN jedoch ausgeschlossen werden. Die diskutierten Familienzugehörigkeiten finden sich in diesen Fällen in () hinter dem Gattungsnamen. Die Auflistung der Charaktere ist hierarchisch, für jedes neu hinzukommende Merkmal gelten zusätzlich die zuvor genannten.

Merkmal <i>Palaeoperca</i>	Heutige Serraniden (sensu NORMAN 1957) – Gattungen mit abweichender Charakteristik.
A. Zwei getrennte Rückenflossen	<i>Plectroplites</i> GILL 1860 (= <i>Ctenolates</i> GÜNTHER 1871), <i>Macquaria</i> CUVIER & VALENCIENNES 1830, <i>Bryttosus</i> JORDAN & SNYDER 1900, <i>Siniperca</i> GILL 1862, <i>Doederleinia</i> STEINDACHNER 1883, <i>Acanthistius</i> GILL 1862, <i>Hemilutjanus</i> BLEEKER 1876 (<i>Pomodon</i> BOULENGER 1895) <i>Trachypoma</i> GÜNTHER 1859, <i>Centrogenys</i> RICHARDSON 1842, <i>Polyprion</i> OKEN 1817, <i>Maccullochella</i> WHITLEY 1929 (= <i>Oligorus</i> GÜNTHER 1859), <i>Stereolepsis</i> AYERES 1859, <i>Dinoperca</i> BOULENGER 1895, <i>Centrarchops</i> FOWLER 1923, <i>Liopropoma</i> GILL 1861, <i>Pikea</i> STEINDACHNER 1874, <i>Aulacocephalus</i> TEMMINK & SCHLEGEL 1842, <i>Gonioplectrus</i> GILL 1862, <i>Plectropomus</i> OKEN 1817, <i>Variola</i> SWAINSON 1839, <i>Petrometopon</i> GILL 1865, <i>Cephalopholis</i> SCHNEIDER 1801, <i>Epinephelus</i> BLOCH 1793, <i>Garrupa</i> JORDAN 1890, <i>Promicrops</i> POEY 1868, <i>Alphestes</i> SCHNEIDER 1801, <i>Dermatolepis</i> GILL 1862, <i>An(h)yperodon</i> GÜNTHER 1859, <i>Cromileptes</i> SWAINSON 1839, <i>Haplogenyus</i> RICHARDSON 1844, <i>Epelytes</i> EVERMANN & RADCLIFFE 1917, <i>Paranthias</i> GUICHENOT 1868, <i>Cratinus</i> STEINDACHNER 1878, <i>Hypoplectrus</i> GILL 1861, <i>Paralabrax</i> GIRARD 1856, <i>Serranus</i> CUVIER 1817 (= <i>Paracentropristis</i> KLUNZINGER 1884), <i>Centropristis</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829, <i>Diplectrum</i> HOLBROOK 1855, <i>Prionodes</i> JENYNS 1840, <i>Dules</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829, <i>Chelidoperca</i> BOULENGER 1895, <i>Serranops</i> REGAN 1914, <i>Sayonara</i> JORDAN & SEALE 1906, <i>Ellerkeldia</i> WHITLEY 1927 (= <i>Gilbertia</i> JORDAN 1890), <i>Hypoplectrodes</i> GILL 1862, <i>Epinephelides</i> OGILBY 1899 (= <i>Colpognathus</i> KLUNZINGER 1879), <i>Othos</i> CASTELNAU 1872, <i>Caesiooperca</i> CASTELNAU 1872, <i>Lepidoperca</i> REGAN 1914, <i>Caprodon</i> TEMMINK & SCHLEGEL 1843, <i>Holanthias</i> GÜNTHER 1868, <i>Odontanthias</i> BLEEKER 1873, <i>Novanthias</i> WHITLEY 1937, <i>Bathyanthias</i> GÜNTHER 1880, <i>Anthias</i> BLOCH 1792, <i>Microlabrichthys</i> HERRE & MONTALBAN 1927, <i>Luzonichthys</i> HERRE 1936, <i>Plectranthias</i> BLEEKER 1873, <i>Planctanthias</i> FOWLER 1935, <i>Centrithmus</i> GARMAN 1899, <i>Hemanthias</i> STEINDACHNER 1875, <i>Tosana</i> SMITH & POPE 1906, <i>Chromanthias</i> WHITLEY 1935, <i>Dactylanthias</i> BLEEKER 1873, <i>Callanthias</i> LOWE 1839, <i>Grammatonus</i> GILBERT 1905, <i>Pteranthias</i> WEBER 1913, <i>Xenanthias</i> REGAN 1908.
	Ferner: <i>Therapon</i> FORSKAL 1775 (NORMAN: Theraponidae).
	<i>Pseudoplesiops</i> BLEEKER 1853, <i>Paraplesiops</i> BLEEKER 1875, <i>Plesiops</i> OKEN 1817, <i>Trachinops</i> GÜNTHER 1861 (BOULENGER: Serraninae; NORMAN: Plesiopidae).
	<i>Kuhlia</i> GILL 1861 (BOULENGER: Centrarchidae; BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Kuhlidae).
	<i>Priacanthus</i> CUVIER 1817, <i>Pristigenys</i> (AGASSIZ 1835) BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Priacanthidae).
	<i>Chanda</i> HAMILTON 1822 = <i>Ambassis</i> CUVIER & VALENCIENNES 1828 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Centropomidae).
	<i>Parascorpius</i> BLEEKER 1875 (BOULENGER: Serraninae; NORMAN: Scorpididae). <i>Bodianus</i> BLOCH 1790 (JORDAN & EIGENMANN: Epinephelinae; NORMAN: Labridae).

- B. Drei Analflossenstacheln *Diploprion* KUHL & V. HASSELT 1928, *Apogon* LACEPÉDE 1802. *Cheilodipterus* LACEPÉDE 1802 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Cheilodipteridae).
- C. Winkel des Praeoperculum ohne starken Stachel *Niphon* CUVIER & VALENCIENNES 1828, *Ostracoberyx* FOWLER 1934. *Lates* CUVIER & VALENCIENNES 1828 (NORMAN: Centropomidae).
- D. Kein Supramaxillare *Percichthys* GIRARD 1854, *Percalabrax* TEMMINK & SCHLEGEL 1842 (= *Lateolabrax* BLEEKER 1875), *Malakichthys* DÖDERLEIN 1883. *Percalates* RAMSAY & OGILBY 1887, *Bostockia* CASTELNAU 1873. *Belonoperca* FOWLER & BEAN 1930 (NORMAN: Grammistinae). *Centropomus* LACEPÉDE 1802 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Centropomidae).
- E. Operculum mit 2 abgeflachten Stacheln am Hinterrand; Unterrand des Praeoperculum ohne starke, nach vorn gerichtete Stacheln *Acropoma* TEMMINK & SCHLEGEL 1843, *Dicentrarchus* GILL 1860 (= *Labrax* WALBAUM 1792; neuerdings als Untergattung von *Roccus* angesehen).
- F. Rückenflossen vollständig getrennt; 3. Analflossenstachel länger als 2.; Beschuppung auf Schädelbereich ausgedehnt *Percilia* GIRARD 1854, *Morone* MITCHILL 1814 (ebenfalls als Untergattung von *Roccus* einzustufen).
- G. 23 (10 + 13 Wirbel) *Roccus* MITCHILL 1814.

3.2.11 Biogeographie

WOOLCOTT (1957: 2) vermutet auf Grund der diskontinuierlichen Verteilung heutiger Arten der Gattung *Roccus* eine einstmals den gesamten Nordatlantik umfassende Verbreitung ihrer „Vorläufer“ Der Beleg einer (mutmaßlich) nahverwandten und möglicherweise auf ein Vordringen in limnische Zonen spezialisierten Gattung steht hierzu in keinem Widerspruch. Er entspricht vielmehr dem von den heutigen amerikanischen Untergattungen gezeigten „Aufspaltungstrend“ in stärker Meer- oder Süßwasser bevorzugende Arten.

3.2.12 Variabilität

Auf verschiedene (teils auch erhaltungsbedingte) Schwankungen in der Ausbildung einzelner – besonders numerischer – Charaktere wurde bereits während der Beschreibung hingewiesen. Erinnert sei beispielsweise an die Unsicherheiten bei der Zuordnung der Pterygophoren in Rücken- und Afterflosse auf die Interspinalabschnitte oder die Verteilung der Caudalflossenstrahlen auf die Hypuralplatten.

Das Variabilitätsspektrum innerhalb der heutigen Gattung *Roccus* umfaßt Abweichungen in der Flossenstachelzahl der D1 ebenso wie in der Verteilung der Wirbel auf die beiden Axialbereiche. So räumt BOULENGER (1895: 126) „seiner“ Gattung *Morone* (unter der er sämtliche heutigen europäischen und amerikanischen Arten vereint) Schwankungen der Dorsalflossenstachelzahl von 8–10 ein. Die bei Rezentformen teilweise bereits geschlossenen Hämälbögen des 10. Abdominalwirbels können außerdem zu Irrtümern beim Bestimmen der Caudalwirbelzahl führen (WOOLCOTT 1957: Tab. 2) FORD (1937: 32) trägt diesen Verhältnissen auch formell Rechnung, indem er sowohl dem abdominalen als auch dem caudalen Abschnitt der Wirbelsäule von *Roccus labrax* je einen halben Wirbel zuordnet. Die Gesamtzahl setzt sich dann aus 2 x 12,5 Zentren zusammen. Die

Aussagen von FORD lassen ferner eine Beschränkung direkter Ausbildungsanomalien von Wirbelkörpern auf den Occipitalbereich vermuten.

Angesichts dieser Befunde sind die bei den entsprechenden Körperabschnitten verschiedener Exemplare *Palaeoperca proximas* (vgl. 3.2.3, 3.2.5) auftretenden Unsicherheiten – sofern sie nicht ohnehin erhaltungsbedingt sind – nicht weiter erstaunlich, fallen sie doch in den Rahmen der mutmaßlich „natürlichen“ intergenerischen Streuung. Weitaus auffälliger als derartige Phänomene – und vermutlich fossildiagenetisch nicht beeinflusst – sind Variationen der Kiemendeckelzählung. Sie scheinen zwei Grundtypen zu folgen (Abb. 27: A, B): (1) Zum einen wird die Zählung des Vorkiemendeckels bei gleichzeitig deutlicher Abwandlung des Operculums (Stachellänge, Breite der Zwischenbucht; letzteres möglicherweise ein Artefakt durch Aufpressen auf darunterliegende Teile des Achsenskelettes) fast unverändert beibehalten.

(2) Zum anderen werden die Opercularstacheln mehrfach unterteilt, während die Praeopercularzählung entweder konstant bleibt oder ähnliche Tendenzen (insbesondere in Winkelnähe) aufweist.

Gerade die Differenzierung des Praeoperculum variiert auch bei heutigen *Roccus*-Arten (WOOLCOTT 1957: Taf. 2). Zahnverdoppelungen am Unterrand scheinen bei *R. labrax* vorzukommen (DIETZ 1914: Abb. 6), werden jedoch auch bei vermutlich relativ nahestehenden Fossilformen beobachtet („*Perca*“ *beaumonti* bzw. „*Properca*“; briefliche Mitteilung von Herrn GAUDANT/Paris). OBRHELOVÁ (1976) nimmt ähnliche Ausbildungsunterschiede der Vorkiemendeckelzählung von *Bilinia* zum Anlaß einer Artentrennung. Mir scheint ein derarti-

ges Vorgehen zumindest im vorliegenden Fall nicht angebracht. Ich vermute in den beschriebenen Modifikationen vielmehr eine besonders fossilen „Percichthyiden“ gemeinsame – möglicherweise mit den mitunter beträchtlichen Schwankungen der Lebens- und Entwicklungsbedingungen korrelierte – Tendenz.

3.2.13 Ökologie: A. Autökologie

Im folgenden soll versucht werden einige der zuvor beschriebenen Merkmale einer funktionell orientierten Betrachtung zu unterziehen, um so Interpretationsansätze

zur Autökologie der Tiere zu erhalten.

Es tritt stets der Gesamtorganismus (als Integrationsprodukt einer Vielzahl funktioneller Einzelkomplexe- und Komponenten) in Interaktion zur Umwelt. Spekulationen über die biologische Rolle beobachteter Skelettdifferenzierungen sollten diesem Gesamtrahmen weitmöglichst Rechnung tragen. Dies ist bei einer Deutung fossiler Strukturen am ehesten über eine enge Bezugnahme auf rezente Verhältnisse zu erreichen (vgl. 2.1, 2.2.1–2.2.3). Die Grundanforderungen an die verschiedenen Körperabschnitte sowie die zu ihrer „Realisierung“ vorhandenen/beitragenden Komponenten sind bei einander relativ nahestehenden Formen wie den Percoiden ähnlich. Rezent belegte

Tabelle 14. *Palaeoperca*. Vergleich mit heutigen Arten der Gattung *Roccus* (MITCHILL). Zusammenstellung nach Angaben von GILL (1860), JORDAN & EIGENMANN (1890), JORDAN & EVERMANN (1900: 1126, 1127), BOULENGER (1895), NIKOLSKY (1957), MAITLAND (1977). Weitere Erklärungen im Text.

Gattung/Art	Vorkommen	Lebensweise	Länge (cm)	Körperform Gl. = Gesamtlänge; Br. = Körperbreite	Rückenlinie	Wirbel	Orbita Kl. = Kopflänge	Lacrimale	Maul
<i>Palaeoperca proxima</i>	Mittel-Eozän (Lutetium), Messeler Ölschiefer; Grube Messel b. Darmstadt, limnisch (?)		15–20 (?)	gestreckt. Kopf = ca. 2,9 in Standardlänge; Br. = 3,25 in Standardlänge	leicht gekrümmt	10+13	etwa ebensolang wie Schnauze; 4 in Kl.	ganzrandig	sehr klein, leicht schräg, Unterkiefer nicht vorspringend
<i>Roccus (Diacentrarchus) labrax</i>	Küsten Europas, Norwegen bis Schwarzes Meer. Steigt in Flüsse. Bevorzugt seichten, bewachsenen Sandboden. Fortpflanzung im Meer, aber auch in ausgesüßten Regionen vor Flußmündungen		40–70 (80)	langgestreckt Kopf = 3,4 in Gl.; Br. = 3,67–4,5 in Gl.	nicht aufgekürmt	12+13	5–7 in Kl.	ganzrandig	groß, schräg, Unterkiefer schwach vorspringend
<i>Roccus (Diacentrarchus) punctatus</i>	Mittelmeer u. angrenzende Gebiete, europ. Küsten v. Nordfrank.–Süditalien. Auch in Flußunterläufen u. Lagunen. Laicht in Flußmündungen u. an der Küste		25–40	gestreckt. Kopf = 3,5 in Gl.; Br. = 3,5 in Gl.	nicht aufgekürmt	12+13	4–4,5 in Kl.	ganzrandig	siehe <i>R. labrax</i>
<i>Roccus (Roccus) chrysops</i>	Great Lake-Region, oberes Mississippi- u. Ohio-Tal, südl. bis Washita River. Nicht im Salzwasser; ruhige + tiefere Wasserzonen, keine schmalen Flüsse		36–38	breit u. seitt. abgeflacht. Kopf subkonisch, 3,5 in Gl.; Br. = 2,5 in Gl.	stark aufgekürmt	12+13	4–5 in Kl.	ganzrandig	mittel, fast horizontal, Unterkiefer schwach vorstehend
<i>Roccus (Roccus) lineatus</i>	Atlantikküste der USA, New Brunswick-Escambia River/Florida. Steigt im Frühjahr in Flüsse auf, um zu laichen; Laicht aber auch i. Meer. Larven marin		über 50	langgestreckt, schwach abgeflacht. Kopf subkonisch, 3,25–3,5 in Gl.; Br. = 3,5–4 in Gl.	wenig aufgekürmt	12+13	5–7 in Kl.	ganzrandig	groß, schräg, Unterkiefer vorspringend
<i>Roccus (Morone) interruptus</i>	Unteres Mississippi-Tal, nördl. Cincinnati u. St. Louis. Meist in „Channels“ d. großen Ströme		(17)–38	länglich-oval. Kopf seitt. abgeflacht, 3 in Gl. Br. = 2,67 in Gl.	stark aufgekürmt	12+13	groß, ebensolang wie Schnauze; 4,5 in Kl.	fein gezähnt	klein, schräg, Unterkiefer leicht vorstehend
<i>Roccus (Morone) americanus</i>	Atlantikküste der USA, Nova Scotia-Südcarolina. Steigt in Flüsse auf. Besonders charakteristisch für Brackwasser u. Flußmündungen d. Atlantikküste		20–36	länglich-oval. Kopf über Augen abgeflacht, 2,75–3 in Gl. Br. = 2,5–3 in Gl.	mittelstark gekrümmt	12+13	mittel, kaum so lang wie Schnauze, 4 in Kl.	ganzrandig	klein, schräg, Unterkiefer kaum vorstehend

(und erklärbar) Zusammenhänge zwischen adaptiven Gradationen derart „dominanter“ Funktionen und Abwandlungen der sie „repräsentierenden“ strukturellen Grundlagen sollten auch auf fossile Vertreter übertragen werden können. Leider fehlt eine hinreichend breite Vergleichsbasis für Barschartige. Detaillierte, funktionell-anatomische Analysen heutiger Formen (wie z. B. von LIEM 1970) sind rar.

Ich stütze meine Überlegungen zur Cranialmorphologie im wesentlichen auf Kenntnisse der „dominanten“ (strukturell prägenden) Funktionen/Komplexe beim „Flußbarsch“ (*P. fluviatilis*). Zusätzlich – insbesondere beim Postcranialskelett – werden entsprechende Analysen anderer Percoidei berücksichtigt.

Tab. 15 stellt wichtige Schädelcharakteristika fossiler und rezenter Percoidei ökologisch interessanten Informationen (insbesondere im Hinblick auf die Nahrungsaufnahme) gegenüber. Sie gilt bei der anschließenden Erörterung der Einzelkomponenten jeweils als Ausgangs- oder Bezugspunkt, ohne daß dies im Text ständig betont wird. Etliche der Messungen basieren auf Abbildungen. Sie sind dementsprechend in ihrer Genauigkeit begrenzt und sollten als reine Orientierungshilfe angesehen werden. Soweit möglich wurde auf Originalskelette zurückgegriffen. Hierbei stand meist nur 1 Skelett/Gattung zur Verfügung.

Maxillare	Dentale	Urohyale, Länge/Breite	Praeoperculum	Dorsales	längster Stachel D1, bezogen auf Kopflänge (Kl.)	Analıs	Stachellänge, Analıs (längster St.)	Beschuppung
reicht bis Vorderrand d. Orbita, ca. 4 in Kopflänge	breit, kleine Sinnesporen	2.5	fein gezähnt, z. Winkel hin gröber werdend, Unterrand glatt	getrennt VIII–I, 8–9	ca. 1.8 in Kl., mittelstark	III, 6–8	III: 2.5 in Kopflänge	bis auf Maxillaria ausgedehnt; auf d. Schädeldach teils ctenoid
2.67 in Kl., reicht bis unter Pupillenvorderrand	stark, gr. Sinnesporen	3	Unterrand mit etwa 3 starken u. n. vorn gerichteten Stacheln	getrennt IX–I, 12–13	1.6–2.5 in Kl. schlank	III, 11	III: 3–4 in Kopflänge	zwischen Augen, auf d. Schädeldach cycloid; bis auf Maxillaria ausgedehnt
siehe <i>R. labrax</i>	siehe <i>R. labrax</i>	2.5	siehe <i>R. labrax</i>	getrennt IX–I, 13–14	2 in Kl.	III, 12	siehe <i>R. labrax</i>	zwischen Augen, auf d. Schädeldach ctenoid; bis auf Maxillaria ausgedehnt
erreicht Pupillenmitte, 2.75 in Kopflänge	stark, kleine Sinnesporen	2.5	schwach gezähnt, im Winkel am stärksten	völlig getrennt IX–I, 14	2 in Kl.	III, 11–12	III etwas länger als II, ca. 3 in Kopflänge	Kopf bis zwischen Nasenöffnungen beschuppt
reicht bis unter Orbitamitte, 2.5 in Kopflänge	stark, kleine Sinnesporen	2.7	ziemlich schwach gezähnt, im Winkel am stärksten	völlig getrennt IX–I, 12	2.33 in Kl. schlanker als b. anderen Formen; IV am längsten	III, 11	III: 4–4.5 in Kopflänge	schwächer (glatter) als b. anderen Arten; bis zwischen Nasenöffnungen reichend
erreicht Orbitamitte, 3 in Kopflänge	schwach, große Sinnesporen	2.5	schwach gezähnt, zum Winkel hin kaum größer werdend, am Unterrand einfach	an Basis verbunden IX–I, 12	1.6–1.67 in Kl.; kräftig	III, 9–10	II etwa wie III. 2–2.5 in Kopflänge	bis auf Maxillaria ausgedehnt
reicht nicht zur Augenmitte, 2.8 in Kopflänge	schwach, große Sinnesporen	2.5	Hinter- u. Unterrand leicht gezähnt, teils fast glatt; z. Winkel n. größer werdend	an Basis verbunden IX–I, 12	2 in Kl.; mittelstark	III, 8–9	II ca. = III. 2.5–3 in Kopflänge	bis zwischen Nasenöffnungen

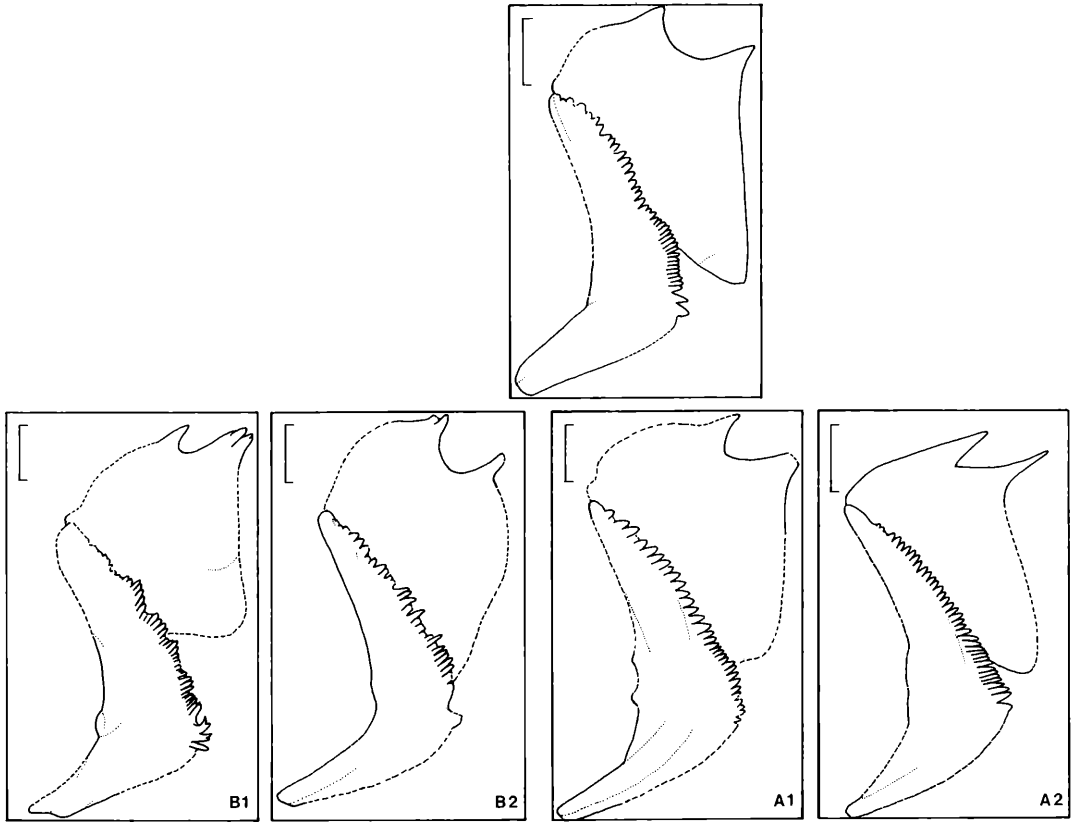


Abbildung 27. *Palaeoperca proxima*. Variabilität der Præopercular- und Opercularzähnungen. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1–4 auf Taf. 3, 4 bzw. 5, 6 auf Taf. 6 und wurden zur Vereinheitlichung des Gesamtbildes zum Teil gegenüber den Originalen seitenverkehrt abgebildet. Durchgezogene Linien = Elementargrenzen; grob gestrichelt = Unsicherheiten, Bruchkanten; gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm.

Prägende Abschnitte des Neurocraniums

Orbita

Die Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes von Fischen ist den jeweiligen Lebensbedürfnissen angepaßt. Solche mit vorrangig optischer Orientierung haben in der Regel relativ große Augen (SCHINDLER 1975: 39). In Tab. 15 fallen besonders die relativ kleinen Orbitae der weniger beweglichen, großräuberischen Formen auf (*Monocirrhus*). Umgekehrt ist die hervorragende Bedeutung des Lichtsinnes für die insektivore *Haplochromis*-Art (Beuteselektion) bereits am großen Augenhöhleddurchmesser abzusehen. *Palaeoperca* liegt etwa in der Mitte zwischen beiden und dürfte in der Leistungsfähigkeit des visuellen Systems – soweit hier abzuschätzen – etwa dem heutigen Flußbarsch (bzw. *R. saxalis* unter den Percichthyidae) entsprechen.

Einschränkend muß zur Verwendung der Orbitamaße von Tab. 15 jedoch gesagt werden, daß die aufgeführten Werte auf die Neurocraniallänge relativiert wurden. Dadurch erscheint z. B. der Augendurchmesser des Zanders auf Grund des langgestreckten Schädelbaus klein. Allerdings dürfte dem Gesichtssinn dieser Art angesichts der Vorliebe für trübes Wasser ohne-

hin keine besondere Rolle zufallen.

Schädelbreite

Der als repräsentativ erachtete Längen/Breiten-Koeffizient der Frontalia kommt, wie schon die Dimensionen der Orbita, den Verhältnissen beim rezenten Flußbarsch recht nahe. Nimmt man die Hyomandibulärlänge als Maß der Schädelhöhe hinzu, so vervollständigt sich der Eindruck einer subkonischen Gesamtform.

Supraoccipitalkamm, Gruben des Schädeldaches (Abb. 10–12: 8a, 10a, 11)

Die Ausbildung des Hinterhauptes steht meist in guter Übereinstimmung mit der generellen Rückenlinienkontur (Korrelation von Kopf- und Körperform; vgl. GREGORY 1933: 450). Sie stellt die entscheidende strukturelle Basis zur Insertion der Epaxial- und Supracarinalmuskeln (Aufrichten der Dorsalis) dar (HARDER 1964: 57, GOSLINE 1966: 49, 411, 412). Das Supraoccipitale dient vermutlich vorrangig dem Ansatz der schädelhebenden Muskelpartien, die Grubenregion mehr den für Seitbewegungen verantwortlichen Komponenten.

Der Hinterhauptskamm von *Palaeoperca* ist kräftig, aber flach (Winkel zwischen Basis und Oberkante höchstens 30°). Die Gelenkbereiche scheinen hingegen gut differenziert. Angesichts der obengenannten Aussagen liegen folgende Vermutungen nahe:

(1) Die Rückenlinie des Fisches war nur mäßig aufgebogen. Dies wird von Beobachtungen vollständig erhaltener Exemplare zusätzlich gestützt.

(2) Ausbildung und Lageverhältnisse im Hinterhauptsbereich sind für ein starkes Anheben des Oberschädels ungünstig.

(3) Die vergleichsweise gut differenzierten Supratemporal- und Temporalfossae lassen eine gewisse seitliche Flexibilität erwarten.

Ersteres spricht (Stromlinienform) vor allem für einen guten Schwimmer. Die geringe Ausdehnung der postcranialen Epaxial- (= Epaxonal-)Muskulatur (flache Rückenlinie) steht dem nicht unbedingt entgegen: Die Muskelmasse ist nicht der alleinigen über die Leistungsfähigkeit entscheidende Parameter (LIEM 1970: 114). Eine hohe seitliche Beweglichkeit scheint hingegen zunächst weniger mit den Anforderungen rascher Schwimmer- und Wendebewegungen zu vereinbaren (Versteifungstendenz des Vorderrumpfes bei pectoralinduzierter Wende- und Manövriertechnik; vgl. 3.13. A: Achsenskelett). Günstig wäre eine verbleibende Restbeweglichkeit jedoch beispielsweise zum gezielten Ergreifen von Beuteobjekten außerhalb der direkten Verlängerung der Körperhauptachsenrichtung.

Ein Anheben des Hirnschädels beim Beutefassen ist von verschiedenen Fischen bekannt (VAN DOBBEN 1937: 7, 43, 44; OSSE 1969: 348; GOSLINE 1971: 22, 67–69). Es steigert die Kiefferizienz bei der Nahrungsaufnahme (größere Bißweite, günstiger Anstellwinkel). Umgekehrt braucht sich eine Einschränkung derartiger Möglichkeiten, wie sie gerade für *Palaeoperca* vermutet wurde, nicht nachteilig auswirken. Zum einen bestehen zahlreiche Ausgleichsgelegenheiten (z. B. durch intensivere Differenzierung anderer Teile), oder es existieren anderweitig entscheidende Vorteile (z. B. reduzierter Wasserwiderstand durch flache Rückenlinie). Die Notwendigkeit zum Anheben des Oberschädels sollte zudem bei Bevorzugung kleiner Beuteobjekte zurücktreten.

Differenzierungen mit Direktbezug zu Schädelhauptfunktionen

Ich möchte voranstellen, daß die schädelkinetischen Vorgänge beim Atmungsprozeß barschartiger Fische weitgehend mit Beutefang- und Freißbewegungen übereinstimmen. Beide werden daher im folgenden zusammen erörtert.

Mesethmoid (Abb. 10–12: 2)

Fische mit vorstreckbarem Oberkiefer zeichnen sich in der Regel durch eine Einkerbung am unmittelbar dem Frontale angrenzenden vorderen Dorsalabschnitt dieses Knochens (PATTERSON 1964: 223) aus. Nicht minder typisch ist der mediane Kiel auf der Oberseite des nach vorne abfallenden Abschnitts. Letzterer dient nach VAN DOBBEN (1937: 10, 13) als Gleitunterlage für den Rostralknorpel, der erstgenannte Bereich der Insertion

des Ligamentum maxillo-ethmoidale bzw. L. praemaxillo-ethmoidale. Der Kiel ist vornehmlich bei räuberischen Percoiden mit stark fangbezahnten Praemaxillaria (z. B. *Plectropomus maculatus*) abgeflacht (breite Auflagefläche des Rostralknorpels). Bei anderen, ebenfalls den Biß „betonenden“ Gattungen (*Lucioperca*) treten die Ligamentansätze (wahrscheinlich im Zusammenhang mit schwächerer Kiefernvorstreckung) zurück.

Sämtliche angesprochenen Sonderbildungen sind bei *Palaeoperca* nachzuweisen. Die strukturellen Gegebenheiten stimmen mit Rezentformen überein, die zum Vorstrecken des Oberkiefers beim Beutefang befähigt sind.

Entsprechendes ist auch für die Messeler Art zu vermuten.

Lacrimale, Circumorbitalia (Abb. 10–12: 5, 6)

Ein großes Lacrimale dient laut SMITH & BAILEY (1962: 1, 2) neben der allgemeinen Verfestigung der Subocularregion besonders zur Stabilisierung der kritischen Verbindungspunkte nahe der Maxillarspitze. GOSLINE (1966: 415) nennt einen weiteren funktionellen Aspekt einer Lacrimalvergrößerung: Bei – nach seiner Ansicht – fortschrittlichen Percoiden wirkt die Verbreiterung dieses Knochens einem starken seitlichen Ausschlagen des Maxillares entgegen. Letzteres ist häufig verkürzt und bewegt sich zunehmend in einer einzigen Ebene, nämlich auf und ab. Hierdurch wird ein relativ genauer, „gezielter“ Biß erleichtert.

Wie aus Tab. 15 hervorgeht, ist das Lacrimale *Palaeopercas* recht groß und breit. Bei der Betrachtung von Rezentformen mit ähnlich großem Lacrimale bleibt festzustellen, daß die laterale Komponente der Maxillarbewegung noch nicht vollständig unterdrückt ist. Angesichts der geringen Länge des letztgenannten Elementes ist bei der Messeler Art jedoch kaum mit einer seitlichen Erweiterung des vordersten Oropharynx zu rechnen. Vermutlich überwiegt hier die stabilisierende Rolle. Ähnliches läßt auch die hochdifferenzierte Gelenkzone am Maxillarkopf selbst vermuten. Diese legt ebenso wie

Tabelle 15. Numerische und andere Informationen zur Interpretation der Cranialmorphologie rezenter und fossiler Percoiden. Zusammenstellung nach Abbildungen/Angaben von BOULENGER (1895: 125, 164), STARKS (1901: Taf. 63, 64), GREGORY (1918: 8, 14; 1933: 237–245), VOIGT (1934: 87, 113, 114), HOFER (1945: 388, 389), GEILER (1951: 47–52, 67–70), NIKOLSKY (1957: 395–409), WOOLCOTT (1957: 6, Taf. 2), BLAIR & BROWN (1961: 20, 23), BAUCH (1961: 61–66, 167), STERBA (1961: 326–330), HAMBLYN (1966: 2, 12, 13), OSSE (1969: 358, 359, 372, Taf. 1–5), MOE (1969: 73, 85), LIEM (1970: 12, 23, 26, 27, 31, 32, 37, 38, 52), RIEDL (1970: 571–573), STERBA (1970: 73, 85, 496–502, 514–517, 579), OBRHELOVÁ (1971: 373, 375–378, 384), GOEFEL (1974: 232, 233, 252), SCHINDLER (1975: 64–66, 77–78, 124, 127), BAREL et al. (1976: 178, 195, 204, 208, 237), GREENWOOD (1976: 34, 39), MAITLAND (1977: 206–209, 210, 220). – Verwendete Originalskelette: *Lates niloticus*, *Lucioperca lucioperca*, *Perca fluviatilis*, *Plectropoma maculata*.

Messungen: A = Schnauzenspitze–Occipitalgelenk/größter Orbitadurchmesser (fossil innerhalb der Circumorbitalia), B = Messung entlang der Sutura interfrontalis: Größte rostrale Ausdehnung ab Ansatz des Supraoccipitales/maximaler Breitenwert hinter der Orbita (Postorbitalfortsatz), F = Messung jeweils ab dem Gelenkkopfvorderrand.

Familie	Gattung/Art	Bemerkungen	Neurocranial- länge (A)/Orbita- durchmesser, max.
Centropomidae POEY 1865 (sensu GREEN- WOOD et al. 1966)	<i>Lates</i> CUVIER & VALENCIENNES	Räuber; Zwei Beutefangmodi: a) Zustoßen aus sicherem Versteck; b) freischwimmendes Jagen aus dem Verband (Schule) heraus. Starke Buccalraumerweiterungsmöglichkeit, dementsprechend gute Sogentwicklung. Beute wird mit einmaligem Auf- und Zuklappen der Kiefer i. d. Pharynx befördert. Kiefernvorstreckmechanismus erst im Anfangsstadium.	5.04
Percichthyidae sensu GOSLINE 1966	<i>Roccus saxalis</i> (WALBAUM 1788)	Räuber; Adultes ernähren sich v. kl. Fischen, Krebsen, Mollusken. Küstenbewohner, laicht in Flüssen wie im Meer, Larven marin. Patrouilliert in größeren Revieren, ähnlich wie <i>R. labrax</i> (Tab. 14).	3.7–4 (3.8)
	<i>Palaeoperca proxima</i> MICKLICH 1978		3.5
„Serranidae“ (fossil)	<i>Amphiperca multiformis</i> WEITZEL 1933		3.3
	<i>Anthracoperca siebergi</i> VOIGT 1934	Räuber (Fische, Frösche); vermutlich omnivor.	24.84 –4.23
	<i>Bilinia uraschista</i> (REUSS 1844)		2.82
Serranidae (rezent); sensu GOSLINE 1966	<i>Epinephelus itaiara</i> (LICHTEN- STEIN 1820)		5
	<i>Plectropoma maculata</i> (BLOCH 1790)	Räuber (Fische, Krebse, Mollusken). Littoral, bevorzugt in Bodennähe (vor Höhlen), dämmerungsaktiv.	5.58
Percidae BONAPARTE 1831	<i>Lucioperca lucioperca</i> (LINNAEUS 1758)	Räuber (vornehmlich kleinere Fische). Beutefang durch blitzschnelles Zustoßen aus Versteck. Langes Halten im Mundwinkel, Wenden und Zerkleinern durch wiederholtes Zuzschnappen. Beißdruck wird besonders v. Palatina ausgeübt, Kieferapparat mehr auf Festigkeit denn auf Dehnen ausgelegt. Teils auch Beutefang durch freischwimmendes „Jagen“ (Verfolgen)! Bevorzugt große, freie Flächen mit trübem Wasser, sitzt in einigen m Tiefe am Boden von Rinnen etc. hinter Felsbrocken, Ästen oder Pfeilern. O ₂ -Bedarf mittel.	4.96
	<i>Perca fluviatilis</i> LINNAEUS 1758	Adultes piscivor, Junge kleintierfressend. Gebiß nicht ausgesprochen „räuberisch“. Nur sehr große Beute wird zw. d. Kiefern gehalten, sonst rasches Verschlingen. Entweder langsames Anschwimmen der Objekte oder schnelles Zustoßen unter starker Buccalraumerweiterung (Sog). Generalisierter Percoidei-Typ. Meist im Pflanzengürtel v. Teichen, Seen, Fließwässern. O ₂ -Bedarf groß.	3.82
Centrarchidae COPE 1868	<i>Micropterus</i> LACÉPÈDE	Räuber. Stößt aus sicherem Versteck auf Beute zu. Bevorzugt Fische, nimmt aber auch kl. Krebse, Wasserinsekten, Mollusken an. „Primitiver“ (generalisierter) Percoidei-Schädel. Ruhige Stellen gr. u. kl. Fließgewässer u. Seen. O ₂ -Bedarf groß.	ca. 3.3
Nandidae sensu LIEM 1970	<i>Nandus</i> CUVIER & VALENCIENNES (<i>N. nebulosus</i>) <i>Monocirrhus</i> HAECKEL 1840 (<i>M. polyacanthus</i>)	Nandidae, generell: Stark räuberisch, Kiefer extrem vorstreckbar. Beutefang durch langsames Anschwimmen (frontal), blitzschnelles Vorschleudern der Kiefer (ohne Maxillarrotation) u. Ergreifen d. Nahrung. Verschlingen durch mehrfach aufeinanderfolgende Beiß- u. Retraktionsbewegungen. Piscivore Tendenz v. <i>Nandus</i> (Schnecken, Wasserinsekten) zu <i>Monocirrhus</i> zunehmend.	
Cichlidae BLEEKER 1859	<i>Haplochromis elegans</i> TREWAVAS 1933	Räuber, insectivor (Chironomiden, Dipterenlarven). Kiefer leicht vorstreckbar, Orbita groß (z. Lokalisieren d. kleinen Beuteobjekte). Generalisierter Cichliden-Typ.	2.56

B. Frontale: Länge/ Breite	C. Lacrimale: Länge, max. als % A.	D. Lacrimale: Län- ge max./Breite	E. Hyomandibulare: Länge, max. als % A.	F. Hyomandibulare: Länge, max./ Abstand beider neurocraniaden Gelenkköpfe max.	G. Praemaxillare: Winkel zw. Al- veolarfortsatz u. Proc. ascen- dens	H. Praemaxillare: Länge des Proc. asc. als % A.	I. Praemaxillare: Länge des Proc. alveolaris als % A.	J. Maxillare: Länge, max. als % A.	K. Position des Quadratoarti- culargelenks	L. Dentale: Länge d. Proc. coro- noideus als % A.	M. Dentale: Winkel zw. Proc. coron. und „Horizon- talast“	N. Urohyle: Länge/Breite
1.97– 2.1	23. 25	1. 92	34. 14	1.95	80°	16. 12	39– 42	49.7	hinter Orbita- mitte	44.8	15°	4.31 (L. stappersi) 3.12 (L. angustifrons)
A–J: <i>Lates niloticus</i> →												
2.1	32. 94	2. 05	33– 40	1.66	72°	18. 05	ca. 28	40. 15	knapp vor Orbita- mitte	40.67	22–27°	2.7
2.21	29	1.94	37	1.9– 2.2	75°	18– 19	23.4	26. 4	vor Orbita- mitte	28	30°	2.49
1.82	24. 26	2. 35	30. 5	2.02– 1.7	87–90°	19– 21	42– 43	58. 02	hinter Orbita- mitte	55	20–25°	1.4– 2
3.04	?29. 11	–	?24. 67	?1.54	84°	17. 29	–	47. 62	hinter Orbita- mitte	–	–	–
1.9	32. 78	2. 55	33. 55	2.07	90°	16. 56	33. 8	47. 19	ca. Orbita- mitte	40. 88	24°	1.69
1.28	24. 5	2. 94	30. 75	1.31	–	–	–	47. 78	hinter Orbita- mitte	–	28–29°	–
1.77	27. 99	1. 43	44. 78	2.21	ca. 82°	29. 50	47. 12	58. 27	knapp hinter Orbita- mitte	51. 22	20–25°	2.1
ca. 3.5	26. 85	2. 4	30. 83	1.92	67°	15. 15	44– 46	50. 73	hinter Orbita- mitte	49. 93	26.5°	4. 54
ca. 2.3	34. 91	2. 12	37. 78	ca. 2.03	97°	16. 70	39. 56	52. 75	ca. Orbita- mitte	42. 80	29–30°	2.5
1.95 <i>M. co- osae</i>	24. 1	1.28	50. 63	1.79	78°	20. 94	40	48. 56	ca. Orbita- mitte	63. 85	18°	2.46
← C–J: <i>M. dolomieu</i> →												
1.69	33	3. 91	23. 91	1.81	75°	–	–	–	ca. Orbita- mitte	59	12°	2.04
2.02	24. 5	3. 3	17. 01	1.82	50°	–	–	–	ca. Orbita- mitte	76. 53	20°	1.43
–	–	–	–	2.75	94°	29. 08	30. 61	37. 76	vor Orbita- mitte	40. 94	40°	2.09
← K–N: <i>M. coosae</i> →												

die bereits besprochene Gestaltung des Mesethmoids eine gute Vorstreckbarkeit des Oberkiefers nahe, die wiederum eines intensivierte Schutzes der dislokations- und torsionsanfälligen Punkte z. B. durch das Laciniale, bedarf.

Circumorbitalia. SMITH & BAILEY (1962: 1) interpretieren den sogenannten „subocular shelf“, einer den Barschartigen und Berycoformen gemeinsamen mediaden Knochenlamelle der Circumorbitalia (= Suborbitalia) 2–5, ebenfalls als stabilisierende Struktur. Der „shelf“ tritt nach Ansicht obiger Autoren vorrangig bei marinen Formen auf, wird jedoch von sämtlichen „Süßwasserraiden“ (einschließlich *Roccus*) „beibehalten“ (SMITH & BAILEY 1962: 9). Reduktionen (sekundär) scheinen überhaupt nur von drei Gruppen bekannt:

(1) Manchen Süßwasserformen bei Notwendigkeit einer besonders wirksamen Kiemenpumpe (temporärer O₂-Mangel des Wohngewässers).

(2) Bewohnern der mittleren bis pelagischen Wasserzonen bei vorrangig piscivorer Ernährung.

(3) Gattungen mit hochspezialisierte, stark flexibilitätsbeanspruchter Schnauzenregion.

Bei *Palaeoperca* konnte – wenngleich möglicherweise auch erhaltungs- oder lagebedingt – eine derartige suboculare „Stützlamelle“ bislang nicht nachgewiesen werden. Sollte sie tatsächlich fehlen, wäre dies vermutlich auf die obengenannte Steigerung der respiratorischen Aktivität zurückzuführen (verbesserte Möglichkeiten zur Buccalraumerweiterung).

Diese braucht jedoch nicht unbedingt in direkter Korrelation zu limnischer Lebensweise zu stehen. So wird beispielsweise ein beträchtlicher Anteil des Chloridionenaustausches über die Kiemen geregelt. Gute Ventilationsmöglichkeiten wären daher auch für Fische mit temporär hypotonischem Innenmilieu (beispielsweise bei vorübergehendem Aufenthalt in salzig-brakischen Zonen) in zweierlei Hinsicht „vorteilhaft“: Zum einen um die über die Kiemen ausgeschiedenen Cl⁻-Ionen rasch zu entfernen, zum anderen um den für diesen aktiven (energiezehrenden) Prozeß ebenfalls gesteigerten O₂-Bedarf zu decken.

Sphenoticum, Pteroticum (Abb. 10–12: 7, 9)

In der Regio otica verdient die sogenannte „Dilatatorgrube“ (PATERSON 1964: 228) besonderes Interesse. Sie stellt bei heutigen Percoidei die Hauptansatzfläche des M. dilator operculi dar (DIETZ 1914: 103, OSSE 1969: 382). Dieser bewirkt im Normalfall neben dem seitlichen Abstreifen des Kiemendeckels auch ein leichtes Anheben, das über den „Opercularmechanismus“ zum Öffnen der Kiefer beiträgt. (VAN DOBBEN 1937: 9; GOEDEL 1974: 357, 358).

Nun scheint die Dilatorgrube bei *Palaeoperca* in ziemlich gleicher Höhe mit dem Gelenkfortsatz des Hauptkiemendeckels zu liegen. Dies würde einerseits das Abstreifen des Operculums, also die zur Atmung beitragende Komponente der Bewegung, begünstigen. Zum anderen bleibt kaum noch Gelegenheit zum effektiven Heben des Kiemendeckels. Allerdings ist die Rolle des Dilators bei diesem Prozeß ohnehin der des (günstiger postierten) Levators unterzuordnen. Kontraktion des M. levator operculi initiiert sowohl bei *P. fluviatilis* als auch bei den Nanderbarschen den Kieferöffnungsprozeß (OSSE 1969: 368; LIEM 1970: 153).

Palatinum (Abb. 10–12: 14)

Ich möchte die Diskussion auf den bereits im beschreibenden Teil herausgestellten dorso-mediaden, tuberkelartigen Fortsatz (14b) beschränken. Es bieten sich vornehmlich zwei Interpretationsmöglichkeiten an, von denen mir auf Grund der Größenverhältnisse die erste eher zutreffend scheint:

(1) Es handelt sich um die Ansatzstelle des von LIEM (1970: 76) oder GOEDEL (1974: 254) beschriebenen/abgebildeten Ligamentum palato-palatini (= L. cruciforme). Dieses verbindet bei Rezentformen die Palatina beider Seiten unter dorsaler Überdeckung der Processus ascendentes der Praemaxillaria. Es trägt somit wesentlich zur Festigung des „Gleitrohres“ für die aufsteigenden Fortsätze bei. Gut differenzierte Insertionspunkte dieses Ligaments wären vermutlich im gleichen Sinn zu werten.

(2) Im Alternativfall ist eine Zugehörigkeit zum vorderen, neurocraniaden Gelenkfortsatz des Palatinum im Sinne von GOSLINE (1966: 103) zu überdenken (der betreffende Teil müßte allerdings den Oberrand des Proc. rostralis überragen). Neben diesem ist bei sogenannten disarteten Formen noch ein zweiter, hinterer, besonders zur Druckaufnahme geeigneter Fortsatz vorhanden. Eine derartig doppelte Gelenkung ist typischerweise bei Gattungen mit beißaktiven (bezahnten) Palatina zu finden (*Lucioperca*). Alleinige Ausbildung der hinteren Artikulation (Verschmelzung vorderer und hinterer Gelenkhöcker) tritt hingegen bei starker Kieferbeanspruchung auf. Eine Reduktion bleibt vornehmlich auf Gattungen mit langgestreckter Ethmoidalregion beschränkt. Diese liegt bei *Palaeoperca* jedoch nicht vor. Bei vorhandener Articulatio rostro-palatinalis wäre demnach im Regelfall mit einer doppelten neurocraniaden Palatinagelenkung, also am Biß beteiligten Palatina, zu rechnen. Eine Bezahnung dieser Knochen konnte jedoch bei *Palaeoperca* bislang nicht nachgewiesen werden.

Heutige Vertreter der Gattung *Roccus* haben laut HOFER (1945: 381) bezahnte, am Biß beteiligte Palatina. Nach Angaben von GOSLINE (1966: 103) fehlt jedoch die vordere neurocraniade Gelenkverbindung. Möglicherweise wird das Halten der Beute vornehmlich von den eigentlichen Kiefern übernommen und den Palatina fällt nur noch eine akzessorische Funktion zu.

Lage des Quadrato-Articulargelenks (Abb. 10–12: 25d)

Ein Vorrücken unter die Praeorbita kommt nach GREGORY (1933: 416) einer Räuberspezialisierung auf niedrigem Niveau gleich. GÜNTHER (1953: 155, 160) stellt die Entwicklung vom Großbrockenschlinger (Gelenk hinter/unter Orbitamitte) über den Kleinräuber zum Suspensionsfresser (zunehmend vor Orbitamitte) als regelrechten Evolutionstrend höherer Teleostee heraus. HOFER (1945: 383–390) und GOSLINE (1971: 60, 61) verweisen auf die adaptiven Vorteile einer vorgerückten Unterkiefergelenkposition: Nerven, Gefäße sowie die Augen selbst werden weniger durch Beutebewegungen im Oropharynx gefährdet, eine größere Bewegungsfreiheit der beutefangaktiven Kieferelemente wird ermöglicht, ein Entkommen im Mundwinkel erschwert.

Eine Vorverlagerung des Quadrato-Articulargelenks bedarf jedoch bei sonst unveränderten Kieferdimensionen eines Energiemehraufwandes zur Kontraktion des M. adductor mandibulae. Der Effekt kann zum einen durch entsprechende Kieferverkürzung abgefangen werden, erweitert zudem gleichzeitig (relative Verlängerung des postarticularien Suspensorialabschnittes) die Ansatzmöglichkeiten der Adduktoren (Beißfestigkeit). Die bei *Palaeoperca* beobachteten Lageverhältnisse

entsprechen unter den Rezentformen eher der Kleinahrung bevorzugenden Cichliden-Gattung denn *R. saxalis*. Es sollte daher entsprechend obiger Diskussion ein auf Beweglichkeit ausgelegter (peripher dennoch hinreichend fester) Fang/Greifkiefer vorliegen, der zur Überwältigung/Zerkleinerung größerer Beuteobjekte wenig geeignet scheint.

Hyomandibulare (Abb. 10–12: 19)

Die Neigung des Knochens in der Parasagittalebene steht in direktem Zusammenhang mit der gerade erörterten Verlagerung des Quadrato-Articulargelenks. Die starke Schräglage bei *Palaeoperca* ist abduktionsbegünstigend: Gegenüber einem rechtwinklig am Hirnschädel eingelenkten Suspensorium gelangt ein größerer Anteil der potentiell zur Insertion des Levator arcus palatini freien Fläche (vgl. DIETZ 1914: 103) direkt unter das Sphenoticum (neurocranialer Levatoransatz), die protrahierende Kraftkomponente wird zugunsten der abduzierenden verringert. Dadurch wird gleichzeitig die Belastung der vorderen hyomandibularen Gelenkfacetten des Neurocraniums reduziert (vgl. OSSE 1969: 383). Die relative Hyomandibularlänge kann in etlichen Fällen als Richtmaß für die Länge des gesamten Kieferstiemes angesehen werden. Diese verdient wiederum besonderes Interesse beim Abschätzen der splanchnokineticen Möglichkeiten einer zu betrachtenden Form: Bei gleichem Abduktionswinkel ist bei langem Suspensorium eine stärkere Volumenzunahme des Buccalraumes zu erreichen. Diese begünstigt sowohl Nahrungserwerb wie -aufnahme.

Die Meßwerte der Messeler Barschart entsprechen denen des heutigen Flußbarsches (*P. fluviatilis*) oder des Nilbarsches (*Lates niloticus*). Beides sind nach Angaben von HAMBLYN (1966: 12) bzw. OSSE (1969: 375, 376) Formen mit intensiver Beteiligung des buccalen Ansaugmechanismus beim Beutefang. Ähnliches sollte auch für *Palaeoperca* vermutet werden.

Der Abstand der neurocraniaden Condylil (19c, d) kann Aufschlüsse über die Stabilität der Aufhängung des Suspensoriums geben. Ein vergrößerter Gelenkkopfstand sichert die Verankerung des Kieferstiemes gegen (durch Beutebewegung zwischen den Kiefern induzierte) Verwindungskräfte in Schädel-längsachsenrichtung ab (vgl. GOSLINE 1971: 62). Ebenso stellt eine starke Schräglage/Verlängerung des Suspensoriums erhöhte Anforderungen an die Basalfestigkeit.

Der im Vergleich zur Hyomandibularlänge große Gelenkkopfstand *Palaeopercas* (Tab. 15) ist wahrscheinlich in diesem Sinn zu deuten.

Die Crista praeopercularis (19a) dient rezent vornehmlich der Insertion der dorsalen Anteile des Mandibularadduktors, gleichzeitig jedoch auch als Ansatzfläche des Palatinalbogenhebers (M. levator arcus palatini). Limitationen sind hinsichtlich der Gesamtschädelform (Stromlinienprinzip) und hinreichender Leistungsfähigkeit für Kieferschluß- und Buccalkomplexerweiterung zu erwarten.

Die Praeopercularcrista steht bei *Palaeoperca* nicht senkrecht auf der Hyomandibularfläche, sondern ist nach hinten „abgeklappt“, also in die Parasagittalebene verlagert. Eine entsprechende Differenzierung ist rezent beispielsweise bei *Lucioperca* zu beobachten. Sie

scheint zunächst für die Wahrung eines möglichst geringen Schädelquerschnitts günstig als die reine Vertikallage, wäre daher bei guten Schwimmern zu erwarten. Zugleich werden durch Kieferadduktorkontraktion induzierte Torsionen abgeschwächt: Die horizontale Kraftkomponente vergrößert sich auf Kosten der medialen.

Praeoperculum (Abb. 10–12: 21)

Der Ausbildung von Zähnungen und Stacheln an Opercular- und anderen Schädelementen wird zumeist Abwehrfunktion zugemessen (GREGORY 1933: 427; PATTERSON 1964: 457). OSSE (1969: 297) sieht die Stachelbildung am Unterrand des Praeoperculum als Möglichkeit mit geringem Materialaufwand das Interoperculum (funktionell effizient beim Opercularmechanismus des Kieferöffnungsvorgangs) zu führen bzw. ein seitliches Ausscheren zu verhindern. Gegen eine derartige Wertung spricht die Beobachtung, daß zumindest bei einigen Barschartigen Ganzrandigkeit des Vorkiemendeckels gerade in fortgeschrittenem Alter häufiger wird (bei anderen treten allerdings die Unterteilungen bei Spätstadien besonders stark hervor; vgl. ROBINS & STARCK 1961: 262, 263; OSSE 1969: 297).

Palaeoperca scheint im Hinblick auf beide möglichen Funktionen wenig spezialisiert. Hingegen könnte die aufgerauhte Oberfläche der Lamina anterioris in gewissem Maße effizienzsteigernd wirken: Vermutlich wird hierdurch die Insertion der praepercularen Anteile des Adductor mandibulae (DIETZ 1914: 101–103; OSSE 1969: 304; BAREL et al. 1976: 194) intensiviert.

Praemaxillare (Abb. 10–12: 22)

Rezente sind folgende Größen funktionell interessant:

- (1) Die Länge des Alveolarfortsatzes als entscheidend am Nahrungserwerb beteiligtem Abschnitt.
- (2) Die Bezahnung.
- (3) Die Länge des Proc. ascendens. Diese stellt nach LIEM (1970: 114, 137) ein wesentliches Richtmaß für die Vorstreckbarkeit des Oberkiefers dar, wird jedoch von ROBINS & STARCK bei *Serranus* bzw. *Schultzea* für weniger entscheidend erachtet.
- (4) Die Lage des Proc. ascendens im Verhältnis zum Alveolarfortsatz, d. h. der Funktionswinkel beim Biß (GÜNTHER 1953: 11; ROBINS & STARCK 1961: 294).
- (5) Ausbildung/Fehlen eines Proc. articularis. Dieser ist als entscheidende Struktur für die Beteiligung eines sogenannten „Maxillarmechanismus“ an der Kiefernvorstreckung anzusehen (VAN DOBBEN 1937: 10, 16; LIEM 1970: 112, 113; GOEDEL 1974: 358). Fehlen schließt ein entsprechendes Ausnutzen der Maxillarrotation aus.

Der Alveolarfortsatz ist bei *Palaeoperca* kurz (vgl. Tab. 15). Ein Greifen größerer Beutetiere ist daher auszuschließen. Die Bezahnung ist einheitlich fein, das heißt in diesem Fall wenig spezialisiert. Auch sie scheint in dieser Form gut für einen Kleindrücker geeignet, würde aber einem reinen Fangbiß eines großräuberischen Typs durchaus ebenso gerecht. Der aufsteigende, neurocraniade Fortsatz der Messeler Gattung ist mittellang und besser ausgebildet als beispielsweise bei *Perca fluviatilis* oder *Lates niloticus*. Letztere zeigen laut GREGORY (1933: 239) den Grundtyp eines vorstreckbaren Oberkiefers.

Der Anstellwinkel des Praemaxillares von *Palaeoperca*

ist vergleichsweise (Tab. 15) klein. Auch dieser Befund spricht gegen ein Überwältigen großer Beute, stimmt jedoch mit den Erfordernissen „gezielten“ Zubeißens überein. Des weiteren ist ein gut differenzierter maxillärer Gelenkfortsatz (Proc. articularis) vorhanden, dessen Hinterrand zudem leicht mediad gestellt ist. Eine derartige Anordnung könnte den Kontakt zum Proc. praemaxillaris des Maxillares verbessern und somit vorschubsteigernd wirken.

Die gesamte Gestaltung des Praemaxillares von *Palaeoperca* spricht für ein Vorstrecken des Oberkiefers unter Ausnutzung der Maxillarrotation. Sie sollte eher für gezieltes Greifen kleinerer Beuteobjekte denn zum Zerkleinern oder der Überwältigung größerer Tiere geeignet sein.

Maxillare (Abb. 10–12: 23)

Bei rezenten Percoiden kann das Maxillare sowohl als Hebel beim Kiefernvorwärtsschieben mitwirken, als auch als caudale Stütze das Praemaxillare stabilisieren (HOFER 1945: 392–399). GOSLINE (1966: 414) betont, daß Maxillarverlängerung und Bißfestigkeit einander beeinträchtigen. Bei Percoiden mit langen, weit ausschlagenden Maxillaria ist kräftiges Zubeißen weitaus schwieriger als bei solchen mit entsprechender Verkürzung dieser Elemente.

Zur Beurteilung der Ausbildung des proximalen Gelenkabschnittes („Maxillarkopf“) möchte ich auf die ausführlichen Diskussionen bei VAN DOBBEN (1937: 10–16) und HOFER (1945: 393–399) verweisen. Zu betonen ist vor allem die entscheidende Bedeutung der Ausbildung eines Proc. praemaxillares für den bereits erwähnten Maxillarmechanismus.

Das Maxillare von *Palaeoperca* ist kurz, aber kräftig (Tab. 15). Die stabilisierende Rolle dürfte daher überwiegen. Der Hinterrand wird bei geschlossenem Maul etwas vom Lacrimale überdeckt, ist im geöffneten Zustand jedoch frei sichtbar. Das Zubeißen dürfte daher mit einem Rotationsmoment gekoppelt sein. Ein praemaxillärer Fortsatz konnte in der Gelenkzone nicht nachgewiesen werden (er liegt bei Seitlage der Tiere verdeckt). Das funktionelle Gegenstück, der Proc. articularis des Praemaxillares ist jedoch mit Sicherheit vorhanden (Abb. 10–12: 22c). Beide Befunde sind meines Erachtens als eindeutige Hinweise für die tatsächliche Ausbildung eines Maxillarmechanismus zu werten.

Die Verhältnisse bei rezenten Percoiden legen ferner folgende strukturell/funktionelle Zusammenhänge nahe:

(1) Durch die beschriebene, dorsale Aufkrümmung der gesamten maxillären Gelenkzone gegenüber der Knochenhauptachse wird auch der für den Praemaxillarschub wesentliche Proc. articularis in eine stärkere Schräglage versetzt. Der (caudad geöffnete) bei zahlreichen Percoiden nahezu rechte Winkel zur Maxillarlängsachse wird spitzer, hierdurch wird die Horizontalkomponente der Hebelwirkung auf das Praemaxillare gegenüber der vertikalen verstärkt, der Vorschub begünstigt.

(2) Die in der Beschreibung angesprochenen tuberkelartigen Strukturen am Unter- bzw. Vorderrand (Palatinalsattel) des Proc. rostralis verbessern vermutlich die Ansatzmöglichkeiten zur Oberkieferkinetik beitragender Ligamente. So dürfte der hintere „Höcker“ der Insertion des Ligamentum mandibulare posterius (= „primordiale“) entsprechen. Dem vorderen Tubel sollte die gleiche Rolle für das Ligamentum palatomaxillare und/

oder L. maxillo-ethmoidale zufallen (vgl. VAN DOBBEN 1937: Abb. 5). Ersteres ist hauptverantwortlich für die Maxillarrotation (VAN DOBBEN 1937: 10, 11; GOSLINE 1966: 414, 415). Die beiden letztgenannten stabilisieren die Verbindung zwischen dem Maxillare und dem Rostralfortsatz des Palatinums bzw. dem Ethmoidale. Sie tragen zur dorsalen Verfestigung der maxillären Gelenkzone bei, sind aber auch bei der Oberkieferretraktion entscheidend beteiligt (HOFER 1945: 399; LIEM 1970: 137).

Dentale (Abb. 10–12: 24)

Eine „Kinnbildung“ wird rezent sowohl bei Groß- als auch bei Kleinräubern beobachtet (*Plectropoma*, *Haplochromis*). Sie sollte zum einen die Dentalsymphyse festigen, zum anderen wäre aber auch an evtl. anderweitige Vorteile, besonders während der Anfangsphase der Protractor hyoideus-Kontraktion (M. protractor hyoideus sensu DIETZ 1914: 104 = M. geniohyoideus von OSSE 1969: 338, 339) zu denken. Dieser wirkt bei heutigen Barschartigen durch Vorziehen des Hyoids beim Schließen der Kiefer mit. Ventrale Verlagerung eines Teiles seiner Insertionsfläche sollte die Protraktion des in abduzierter Stellung befindlichen Hyoids (Betonung der horizontalen Kraftkomponente) erleichtern und den Kiefernverschluß verbessern. Die Dentallänge, genauer die des zahntragenden Proc. coronoideus (24a) kann wie der Alveolarfortsatz des Praemaxillares als Richtmaß für den Grad räuberischer Spezialisierung barschartiger Fische angesehen werden. Ebenso wird durch Erhöhen des Kronenfortsatzes die Kieffeffizienz gesteigert: Der Spielraum im Mundwinkel wird reduziert, das Ligamentum maxillomandibulare anterius (VAN DOBBEN 1937: 3 = L. maxillomandibulare mediale nach LIEM 1970: 71) verkürzt. Dies führt (LIEM 1970: 137, 138) zur Steigerung von Bißschnelligkeit und -festigkeit. Ich möchte zudem den günstigeren Wirkungswinkel des Unterkiefers bei hohem Coronoid betonen: Bei gleichdimensionierten Dentalia und deren Abduktion um einen identischen Winkelbetrag ist die „beißaktive“ Wirkungsfläche bei hohem Proc. coronoideus stärker schräggestellt (und somit für den Beutefang günstiger orientiert) als bei flachem.

Wie aus der Beschreibung und Tab. 15 ersichtlich, liegt bei *Palaeoperca* ein relativ kurzes Dentale mit hohem Coronoidfortsatz und zumindest ansatzweiser Kinnbildung vor. In Anbetracht obiger Diskussion wäre eine derartige Unterkiefercharakteristik als kleinräuberische Anpassung bei guter Eignung für schnelles, hinreichend sicheres und festes Packen entsprechender Beuteobjekte zu interpretieren. Diese Wertung stimmt gut mit der Beurteilung der Oberkieferverhältnisse überein. Bedenkt man zudem die (ebenfalls bereits diskutierte) offenbar gute Möglichkeit zur Vergrößerung des Buccalvolumens, ist ein wesentlicher Beitrag eines „Ansaugmechanismus“ beim Nahrungserwerb zu vermuten: Je größer die unterdruckerzeugende Region (Buccalraum) im Verhältnis zur Mundöffnung (kurze Kiefer), desto stärker der das Nahrungseinsaugen ermöglichende Wasserstrom (vgl. OBRHELOVÁ 1977: 79).

Die Ausbildung des Dentalramus im Seitenliniensystem *Palaeopercas* legt – orientiert man sich an NELSON (1972: 9) bzw. JAKUBOWSKI (1974: 266, 270) – gute Reizperception und -übertragung im Kopfsinnesliniensystem nahe:

Diese wird nach Auffassung der genannten Autoren bei verschiedenen Teleostei über dünnwandige Knochenabdeckung bei gleichzeitig großer Porenöffnung und

geringem Kanalquerschnitt erreicht.

Angulare (Abb. 10–12: 26)

Der Hinterrand des Knochens ist bei verschiedenen Rezentpercoidei (u. a. *Lucioperca*, *Lates*) tuberkelartig zum Ansatz des Ligamentum mandibulo-operculare (= L. mandibulo-interoperculare) verstärkt. Das Ligament überträgt sowohl beim Hyoidspangen- als auch beim Opercularmechanismus die caudale Verlagerung des Interoperculum auf den Unterkiefer (VAN DOBBEN 1937: 3, 4, 9; GOEDEL 1974: 257, 355–358), ist somit wesentlich am Maulöffnen beteiligt.

Die angesprochene Verstärkung liegt bei *Palaeoperca* jedoch im Gegensatz zu *Amphiperca* oder „großbräuberischen“ heutigen Formen (*Lucioperca*) nicht nur in ziemlich direkter caudaler Verlängerung der Unterkieferlängsachse, sondern auch in unmittelbarer Nähe des Quadratoarticulargelenks. Ein Drehmoment, d. h. ein Abklappen des Unterkiefers, dürfte daher einer vergleichsweise starken dorso-caudalen Verlagerung des Interoperculum bedürfen. Diese scheint zumindest über den Opercularmechanismus *Palaeoperca* schwierig zu erreichen (Lageverhältnisse Dilatorgrube/Proc. articularis d. Operculums). Beim Hyoidspannmechanismus genügen allerdings sehr kleine Dislokationen von Interoperculum bzw. Interhyale für ein starkes Senken des Unterkiefers (GOEDEL 1974: 357). Eine Wertung ist hier auch auf Grund der fehlenden Information zur Interhyallänge nicht möglich. Eventuell liegt sogar ein gewisser adaptiver Vorteil im engen Kontakt Angulare/Interoperculum (Effizienzsteigerung durch Ligamentverkürzung; vgl. Diskzession zum Proc. coronoideus des Dentales). Zudem sind angesichts der bisher besprochenen Ausbildung des Viscerocraniums keine besonderen Ansprüche hinsichtlich des Kieferöffnungswinkels zu erwarten.

Hypo-Glossohyale (Abb. 10–12: 28, 29)

Die proximalen Teile des Hyoids (Vorderrand des Ceratohyales, Hypohyalia) stellen nach DIETZ (1914: 104, 105) die hinteren Insertionsflächen des Protractor hyoidei (Geniohyoideus) dar. Sonderbildungen, wie beispielsweise die fast kugelige Form des Hypohyale inferior, sind entsprechend dem zuzuordnenden Muskel-Ligamentensystem in den bereits beim Dentale abgesteckten Interpretationsrahmen (rascher Kieferschluß) zu stellen.

Die regelrechte Eingelenkung des Glossohyales zwischen den oberen Hypohyalia könnte als Hinweis auf aktive Beteiligung des Knochens beim Nahrungserwerb (Haltefunktion) gewertet werden. Für eine derartige Rolle spricht zumindest bei rezenten *Roccus*-Arten die teilweise vorhandene Bezahnung. Bei *Palaeoperca* war ein derartiger Nachweis bislang nicht möglich.

Urohyale (Abb. 10, 12: 30)

Es ist ebenfalls im Kieferöffnungsmechanismus integriert und überträgt bei heutigen Barschartigen den caudalen Zug der Sternohyoideuskontraktion auf das Hyoid (VAN DOBBEN 1937: 8; OSSE 1969: 382, 383; GOEDEL 1974: 246). WOOLCOTT (1957:

6) mißt bei rezenten *Roccus*-Arten vor allem dem Längen/Breiten-Verhältnis Bedeutung bei. Mir scheinen derartige Proportions- bzw. Formunterschiede eher der allgemeinen Körpergestalt zu „folgen“ (vgl. auch GREENWOOD 1976: 9, 38, 39). Ein hohes Urohyale ist ebenso wenig obligatorisch mit piscivorer Ernährung verbunden (*Haplochromis*) wie ein flaches mit anderer Präferenz. Es sollte dennoch zu einer Verbesserung des Kieferöffnungsvorganges beitragen: Ein niedriger Längen/Breitenkoeffizient bedeutet relativ große Vertikalausdehnung der Insertionsfläche des Sternohyoideus. Ebenso wird durch den erweiterten Abstand (Hinterrand Urohyale/Cleithrum) die frei kontraktile Muskelfaserlänge größer.

Die Ausbildung des Knochens bei *Palaeoperca* entspricht (Tab. 15) den stärker generalisierten Rezentformen wie *P. fluviatilis* oder *Micropterus*, läßt also weder besondere Fähigkeiten noch Einschränkungen vermuten.

Branchiostegalapparat (Abb. 10, 12: 13)

Generalisierte, rezente Percoidei haben im Regelfall 7 Branchiostegalia. Lediglich bei Centropomiden, Perciden, Serraniden sind mitunter nur 6 vorhanden (PATTERSON 1964: 450, 458; McALLISTER 1968: 138, Taf. 16). Die Rückbildung der Branchiostegalzahl wird als Kennzeichen des Übergangs vom berycoiden zum percoiden Organisationsstadium angesehen und steigert nach OBRHELOVÁ (1977: 81) bzw. LIEM (1970: 145) die Effizienz des Buccalpumpensystems. GOSLINE (1967: 237–239) sieht einen direkten funktionellen Zusammenhang zwischen niedriger Branchiostegalzahl und Vorverlagerung des Quadratoarticulargelenks: Die wechselseitige Beeinträchtigung von Kiefern und Hyoid nimmt bei zunehmender Rostrallage zu, kann aber beispielsweise durch Längenreduktion im Hyoid umgangen werden. Hierdurch wird jedoch die Ansatzfläche der Branchiostegalia begrenzt, ihre Anzahl demzufolge reduziert. PATTERSON (1964: 458) vertritt hingegen die Auffassung, daß derartige Rückbildungstendenzen funktionell unbedeutend sind.

Die Verhältnisse bei *Palaeoperca* (rostrale Position des Unterkiefergelenkes, 6 ? Branchiostegalia) legen eine Interpretation im GOSLINEschen Sinn nahe.

Als „Zwischenbilanz“ möchte ich an dieser Stelle zunächst wesentliche Interpretationsansätze zur Cranialmorphologie von *Palaeoperca* zusammenfassen:

- (1) Der Schädel war vermutlich flach-konisch, stromlinienförmig.
- (2) Der Gesichtssinn scheint wesentlich besser ausgeprägt gewesen zu sein als das Wahrnehmungsvermögen anderer Reize über das Seitenliniensystem.
- (3) Opercularmechanismus und Anheben des Neurocraniums dürften nicht entscheidend zum Kieferöffnen beigetragen haben.
- (4) Ein gezieltes, relativ festes Greifen von Beuteobjekten sollte ebenso möglich gewesen sein wie starkes Ansaugen durch Erweitern des Buccalraumes.
- (5) Es wurde wahrscheinlich Klein(tier)nahrung bevorzugt und unzerkleinert verschlungen.
- (6) Offenbar lag ein leistungsfähiges Ventilations/Respirationssystem vor (buccale Druck-, operculare Saugpumpe).

Insgesamt scheint eine gegenüber generalisierten Percoidei (wie *Lates*, *Micropterus*, *Perca*, *Roccus*) bereits

fortgeschrittene (Leserichtung sensu GREGORY 1933: 414; GÜNTHER 1953: 159, 160) Anpassung an gezieltes und rasches Überwältigen kleiner Beutetiere (Mollusken, Crustaceen, Insektenlarven – vermutlich weniger Fische) vorzuliegen. Die Differenzierung der Bezahnung und Entwicklung vorstreckbarer Kiefer in Verbindung mit einem Ansaugmechanismus schließt (fakultativ?) pflanzliche Ernährung nicht aus, scheint jedoch für tierische Kost besonders geeignet.

Bemerkungen zur Differenzierung des postcranialen Achsenskeletts

Wirbelsäule und Flossen unterliegen neben funktionellen Erfordernissen verstärkt dem (vornehmlich numerisch) modifizierenden Einfluß von Umweltfaktoren. Die Interpretationsmöglichkeiten werden daher weitaus vielschichtiger als beispielsweise beim Schädel.

Achsenskelett (Abb. 13–15)

Die mechanische Belastbarkeit während der Schwimmbewegung wird nach FORD (1977: 13, 14) im wesentlichen von folgenden „Parametern“ geprägt: Anzahl und Verteilung der Zwischenwirbelgelenkungen entlang der Achse sowie dem entsprechenden Flexibilitätsgradienten der Intervertebralräume. Eine vergleichende Wertung verschiedener Fische erfolgt meist über deren Wirbellängenkurven (Abb. 13). Diese sind nach YAMADA (1961: 510) nicht nur für systematische Zwecke, sondern auch als Maß zur Beurteilung grundsätzlicher Lebensgewohnheiten (Kurven von Bodenfischen sind in der Regel steiler als solche von Oberflächen- bzw. Freiwasserformen) herangezogen worden.

Die Wirbellängenkurve *Palaeoperca* scheint auf Grund ihrer bimodalen Grundcharakteristik (bei gleichzeitig starker Betonung des präähmalen Maximums) am ehesten mit praemodalen Formen vergleichbar. Unter den in der Zusammenstellung von YAMADA (1961: Abb. 1–3) berücksichtigten Percichthyiden überwiegen die Übereinstimmungstendenzen mit *Döderleinia* die Gemeinsamkeiten mit *Nippon*. Vermutlich lag die Verteilung der axialen Belastungsverhältnisse bei der Messeler Gattung recht ähnlich. Möglicherweise war auch die Breite des Spektrums „bevorzugter“ Wasserzonen vergleichbar.

Wesentlich interessanter, jedoch von FORD (1937) und YAMADA (1961) nicht diskutiert, scheinen Interpretationsmöglichkeiten der Wirbellängenkurve hinsichtlich der Fortbewegung.

Bei vornehmlich von der Caudalis übernommenem Körpervortrieb ist mit folgenden Verhältnissen zu rechnen (vgl. KRAMER 1960: 19–21; PATTERSON 1964: 453, 454; LAERM 1976: 243–252): Die für die Fortbewegung verantwortliche Seitoszillation bleibt im wesentlichen auf den hinteren Körperabschnitt beschränkt (Carangiformer = axial suboszillatorischer Typ von REIF 1981: 245). Der Vorderkörper ist vergleichsweise starr (längere Wirbel, intensive Apophysenkontakt). Die Hauptstreifen mit der Notwendigkeit erhöhter Flexibilität (kürzere Wirbel) sind im Übergangsbereich zur Schwanzwirbelsäule ($\lambda/2$),

an der Caudalbasis (Angriffspunkt der quer zur Pinna wirkenden Kräfte) und in Occipitalnähe (λ nähert sich 1) zu erwarten. Eine hohe Biegsamkeit an der Schwanzwurzel begünstigt zudem das Rückführen (GOSLINE 1971: 15, 16); kurze Wirbel im „Genick“ erweitern die Möglichkeiten für Steuer- und Beutefangbewegungen bzw. fallen in den Rahmen der Vorderrumpfproduktion (Übergang der Wendebewegungskontrolle auf die Pectoralis). Die bei *Palaeoperca* beobachteten Wirbellängenverhältnisse (Flexibilitätsgradient entlang der Körperhauptachse, s. o.) lassen mich angesichts dieser Modellvorstellungen einen vom gesamten Caudalabschnitt vermittelten Hauptvortrieb vermuten. Mit einer derartigen Annahme stimmt auch der breite, seitlich abgeflachte Schwanzstiel überein. Der Vorderkörper (durch die dort schwache Schwingungsamplitude weniger belastet) blieb wahrscheinlich vergleichsweise unbeweglich. In ähnlich gutem Einklang mit dem Modell steht die Ausbildung des Zwischenwirbelkontaktes: Die Gelenkverbindungen sind im Vorderkörper durch die starke Neurapophysenüberlappung wesentlich intensiver.

Die Oberflächenskulptur der Wirbelkörper kann Rückschlüsse auf die Intensität des jeweiligen Muskelansatzes ermöglichen (FORD 1937: 12, 13). LAERM (1976: 246–251) weist zudem auf die funktionelle Bedeutung derartiger Strukturen als äußere Verfestigung gegen lokomotionsinduzierten mechanischen Streß hin. Beide Faktoren sollten vor allem die Differenzierung der Zentren des Nackenbereiches bzw. der direkten Schwanzflossenbasis prägen: Die vordersten Rumpfwirbel dienen der Insertion bedeutender Teile der auf das Cranium übergreifenden Epaxialmuskulatur (LIEM 1970: 62, 63). An den letzten hämalen Zentren setzen entsprechend für die Schwanzflossenbewegung verantwortliche Fasern an (KRAMER 1960: 19; LIEM 1970: 73, 74). Im restlichen Vorderrumpf bedürfen die langen und starren, wenig muskelgestützten (PATTERSON 1964: 454) Wirbelkörper einer stärkeren mechanischen Verfestigung als die caudalen.

Die bei der Messeler Barschart beobachtete caudad fortschreitende Vereinfachung der stabilisierenden Wirbelskulpturen (Spongiosa, Cristae) spiegelt diese Verhältnisse recht gut wieder: Die größere mechanische Belastung wäre demnach im Abdominalabschnitt zu erwarten, Maxima in der Occipitalregion und an der Schwanzwurzel. Auch hier bleibt die gute Übereinstimmung mit dem oben vermuteten Lokomotionstyp festzustellen.

In den gleichen funktionellen Rahmen sollten Überlegungen zur Interpretation von Gesamtwirbelzahl und Verteilung entlang der Achse gestellt werden. Zusammenhänge mit der Länge der Körperabschnitte und der Wellenlänge der Schwimmoszillation liegen nahe:

PATTERSON (1964: 453, 454) verweist auf die Vorteile eines verkürzten Vorderrumpfes beim Übergang zur pectoralinduzierten Steuerung von Körperdreh- und Wendemanövern bei Acanthopterygiern. Diese wird im Gegensatz zu Holosteern (Verkürzung d. Zentren) über eine Wirbelzahlreduktion erreicht. Sie bleibt auf den Präähmalbereich begrenzt, da hier (caudaler Hauptvortrieb) die geringste Bewegungsbeeinträchtigung vorliegt. Nach PATTERSON resultiert die Entwicklung bei generalisierten Percoiden im (vermutlich mehrfach unabhängigen) Erreichen des charakteristischen Verhältnisses von 10 Abdominal- zu 14 Caudalzentren. Eine derartige Verteilung wird für beson-

ders günstig erachtet um maximale Körperwendigkeit ohne allzu starken Verlust an Vortriebskraft zu ermöglichen.

In Anbetracht dieses bisher doch eher „intuitiven“ Verständnisses der Wirbelzahlen barschartiger Fische (lediglich die Korrelation Körperverkürzung/pectorales Manövrieren scheint funktionell hinreichend begründet) sind auch die Verhältnisse bei *Palaeoperca* kaum sicher zu beurteilen. Ich möchte mich daher auf folgenden Hinweis beschränken: Der mutmaßliche Abdominal/Hämalkoeffizient von $10:13=0.77$ liegt dem „Idealwert“ $10:14=0.71$ näher als beispielsweise der heutiger *Roccus*-Arten ($12:13=0.92$).

Ob/inwieweit dies zu ökologischen (oder phylogenetischen) Spekulationen berechtigt, ist von mir momentan nicht abzuschätzen. Neben diesen vorrangig funktionell orientierten Überlegungen sind weitere, ontogenetische – insbesondere betreffs der Gesamtwirbelzahl – anzuschließen. Erste Andeutungen hierzu finden sich bereits an anderer Stelle (MICKLICH 1978: 495, 496):

Die Gesamtwirbelzahl ist frühontogenetisch durch Außenfaktoren wie Temperatur, Salinität, geographische Lage, zu beeinflussen: Niedrige Temperaturen und hoher Salzgehalt des Wassers verlangsamen in der Regel (Ausnahme: „paradoxes“ Stadium) die Embryonalentwicklung und führen zu erhöhten Wirbel- (meist ca. 1) und Flossenstrahlzahlen¹³. Ähnliche Steigerung ist bei zunehmend nördlicher bzw. größerer Höhenlage des Laichgewässers zu beobachten (HUBBS 1926, GOSLINE & BAILEY 1955, ORSKA 1956).

Derartige Phänomene sind logischerweise nur bei nahverwandten/identischen Taxa zu verfolgen. Für *Palaeoperca* bietet sich ein Vergleich zur Gattung *Roccus* an (vgl. 3.2.10):

Die Verbreitung heutiger *Roccus*-Arten reicht ungefähr vom 65. bis zum 25. Grad nördlicher Breite. WOOLCOTT (1957: 2) gibt für *R. punctatus* (BLOCH 1792) sogar ein südliches Vordringen bis nach Senegal/Gambia an. Es werden sowohl subtropische als auch ozeanisch bzw. festländisch beeinflusste Klimazonen erfaßt. Einige Arten laichen im Süß-, andere im Brack- oder Salzwasser. Die Wirbelzahl bleibt für alle nahezu gleich. Abweichungen (–1) und Ausbildungsanomalien im Axialskelett sind äußerst selten (FORD 1937: 26, 27, 32; WOOLCOTT 1957: 7) und scheinen eher bei den „marinen“ Arten vorzukommen. Etwas häufiger sind Variationen der Anzahl von Dorsal- und Analflossenstrahlen: Die stärker süßwassergebundenen Arten der beiden amerikanischen Untergattungen zeigen hier die höheren Werte. Dies kann aber auch durch die weitreichende Inlandsverbreitung bedingt sein. Unter den „europäischen“ Arten bildet *R. punctatus* als „südlidere“, „termophile“ Art mehr Weichstrahlen aus.

Sämtliche Rezentformen zeichnen sich somit durch eine beträchtliche Toleranz gegen variable Außenfaktoren aus. Naheliegende Spekulationen, wie beispielsweise die Erklärung der gegenüber *Roccus* niedrigeren Gesamtwirbelzahl durch stärker limnische Verbreitung, können durch die Rezentbeobachtungen nicht gestützt werden. Möglicherweise sind die Unterschiede im Axialskelett eher funktionell bedingt (bessere „Beweglichkeit“ *Palaeopercas*?). GOSLINE & BAILEY (1955: 9) erwähnen ein Überwiegen niedriger Wirbelzahlen auch bei den mutmaßlich höher entwickelten Vertretern amerikanischer Percidae.

Epipleuralia (Abb. 14: 6)

stellen vornehmlich zusätzliche Muskelinsertionsflächen im Abdominalbereich dar. PATTERSON (1964: 453) deutet ihre Reduktion in der Acanthopterygierlinie als Folge zunehmend anderweitiger Axialverfestigungsmöglichkeiten (Apophysensystem) im Zuge einer Effizienzsteigerung der Stammuskulatur.

Die Epipleuralia *Palaeopercas* sind im Vergleich zur Differenzierung der anderen stabilisierenden Strukturen schwach. Ihre funktionelle Bedeutung sollte wenig entscheidend gewesen sein.

Bemerkungen zur Ausbildung des Extremitätenskeletts

Schultergürtel und Pectoralis

Die hervorragende Bedeutung der Brustflossen für Acanthopterygier wurde bereits erwähnt (Brems-, Steuer-, Wendemanöver). Eine ausführliche Darstellung der Problematik wird von HARRIS (1953) gegeben. Demnach ist eine Flossenposition begünstigt, bei der die Resultierende aus Hub- und Sogkräften durch das Körperschwerkraftzentrum geht (minimale Kipptendenz). Dies wird über eine zunehmende Insertionsverlagerung auf die Körperflanke erreicht.

Bei der Beschreibung von *Palaeoperca* wurde auf den ausschließlichen Kontakt der Pectoralradialia mit der Scapula hingewiesen. Dieser könnte als zusätzliche Verlagerung der Flossen in Richtung Schwerpunkt und somit (s. o.) mutmaßliche Effizienzsteigerung angesehen werden. Möglicherweise ist ein adaptiver Vorteil jedoch eher in der dadurch verschmälerten Basis zu suchen (höhere Beweglichkeit).

Palaeoperca genäherte Verhältnisse finden sich außer bei der (fossilen) böhmischen Gattung *Bilinia* (OBRHELOVÁ 1971: 380, 381) auch in etwa bei rezenten *Roccus*-Arten (z. B. *R. saxalis*; STARKS 1901: Taf. 64; MERRIMAN 1940: Abb. 1). Bei den restlichen heutigen Percichthyiden verbleiben (GOSLINE 1966: 102) 0.5–1, bei Serraniden 1.5–2 Actinosten in Verbindung zum Coracoid. GOSLINE (1966: 109, 110) bezeichnet die Serraniden als spezialisierten „offshoot“ generalisierter Percoiden (zu denen er die Percichthyiden zählt), also als relativ apomorphen Entwicklungstyp. ROBINS & STARCK (1961: 291) legen in ihrer Diskussion der Gattung *Serranus* zumindest bei typologischer Betrachtung eine umgekehrte „Leserichtung“ nahe. HARRIS (1937: 176; 1953: 22) wertet den breitbasigen Brustflossentyp (*Euthynnus*) als relativ ursprünglich. Zunehmende Verschmälerung sieht er als Kriterium verstärkter Aktivität/Spezialisierung (z. B. Ruderschlag bei *Scarus*) an. Demnach wäre das pectorale Stützskelett von *Palaeoperca* gegenüber heutigen Percichthyiden (*Roccus*) ebenso apomorph wie das der letztgenannten Gruppe im Vergleich zu Serraniden (also eine Entwicklung im ROBINS & STARCKschen Sinne wahrscheinlich). Als „Spezialisierung“ wäre ein Übergang von einfachem Ruderschlag zu mehrdimensionalem Steuern und Manövrieren denkbar¹⁴. Allerdings scheint dies in den vermuteten freieren Lebensräumen der „fortschrittlicheren“ Gruppe nicht unbedingt notwendig.

¹³ Nach ROBINS & STARCK (1961: 292) sind weitere Ausnahmen von dieser „Regel“ (besonders bezüglich der Temperaturabhängigkeit) gerade bei Flossenstrahlen durchaus nicht selten.

¹⁴ Ein vornehmlicher Ruderschlag erscheint bei *Palaeoperca proxima* auch wegen der (mutmaßlich) kurzen Lepidotrichia wenig effizient.

			I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X	1, 2	3, 4	5, 6	7, 8	9, 10	11, 12					F
1	2	3	4, 5	6, 7	8	9	10	11	12	13, 14	15, 16	17, 18	19, 20	21, 22	23, 24	25, 26	P			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16					N

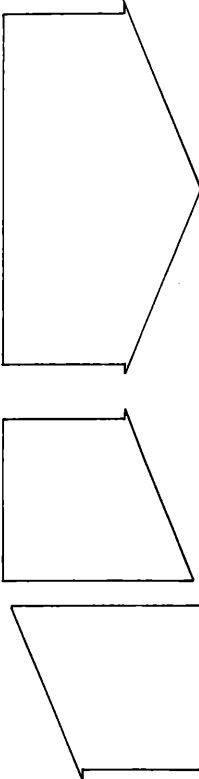
Hypoth. Stadium

b) Übergang zu weniger bodengebundenem Leben, Schwimmen in freieren Wasserräumen (Lebensweise R, Abrax); Entzentrifizierung durch „torpedoförmig“ gestreckten Körper; Trennung der Dorsals in zwei funktionelle Abschnitte: „Vorderes „Steueruder“ und hintere „Stabilisationszone“. Der hinterste Abschnitt ist noch schwach am Vortrieb beteiligt; Übertragung des Stachels X auf den Träger 13.

1a) Entspricht 1b + 2a

			I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X	1	3	5, 6	7, 8	9, 10	11, 12	F				
4	5	6, 7	8	9	10	11	12	13'	14'	15', 16'	17', 18'	19', 20'	21	P						
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15									N

R. saxalis: STARKS 1901: Die Darstellung entspricht der dort gegebenen Abb. auf Tafel 65.



			I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X, 1	3	5, 6	7, 8	9, 10	11, 12	F					
4	5	6, 7	8	9	10	11	12	13'	14'	15', 16'	17', 18'	19', 20'	21'	P						
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15									N

R. saxalis: MERRIMAN 1940: Die Darstellung entspricht der Abb. 3 sowie den hierzu (S. 60) gegebenen Erläuterungen. Lediglich die Numerierung weicht – entsprechend der Heilung – ab.

			I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X, 1, 2	3-4	5, 6	7, 8	9, 10	11, 12	F					
4	5	6, 7	8	9	10	11	12	13, 14	15, 16	17, 18	19, 20	21, 22	23	P						
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16								N

2a) Schwächere Anpassung an freie Wasserzonen und Aufsteigen in Flüsse; Verfestigung des in Nähe des Schwerekräftenums liegenden D2 Abschnittes, die sonstige Funktionsverteilung bleibt nahezu unverändert. Geringere Fortbewegungsleistung der D2. Vermutlich Verschmelzen der Pterygophoren 13, 14 zu 13' und 15, 16 zu 14'. Entsprechende Änderung der Folgenumerierung; Reduktion der Flossenstrahlen 2 und 4.

3a) Entsprechend 2b und 3b. Weniger starke Reduktion des Hinterabschnittes der D2

I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X 1	3	5, 6	7, 8	9, 10	11	F
4, 5	6, 7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	N

Hypoth. Stadium

4) Änderung der Pterygophoren und Stachelverteilung in der D2 vermutlich als Variabilitätserscheinung.

II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X 1, 3	5, 6	7, 8	9, 10	11	F	
5'	6, 7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	N	

2b) Zunehmende Anpassung an freie Wasserzonen, Aufsteigen in Flußläufe. Die D2 verliert die Beteiligung am Vortrieb, die Caudalkomponente wird betont. Relative Verlängerung des Schwanzabschnittes durch Abdominalreduktion. Verzögerung des Hintereins, vorschubbeeinträchtigt. Teiles der D2. Reduktion der Rumpflänge 1 und 2, sowie der Pterygophoren 22-26.

I, II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X 1, 2	3, 4	5, 6	7, 8	9	F
4, 5	6, 7	8	9	10	11	12	13, 14	15, 16	17, 18	19, 20	21
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	N

3b) Fortsetzung der Tendenz von 2b. Verfestigung der Führungskante der D1. Möglicherweise gleichzeitige Reduktion von Stacheln durch Vorverlagerung. Vermutlich Verschmelzen der Pterygophoren 4, 5 (zu 5'). Reduktion des ersten Flossenstachelns.

II, III	IV, V	VI	VII	VIII	IX	X 1, 2	3, 4	5, 6	7, 8	9	F
5'	6, 7	8	9	10	11	12	13, 14	15, 16	17, 18	19, 20	21
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	N

Palaeoperca proxima:
Die Darstellung entspricht Tab. 9, lediglich die Numerierung wurde entsprechend der jeweiligen Herleitung verändert.

Abbildung 28. Palaeoperca/Roccus. Mögliche Umgestaltung von Rückenflosse und Axialskelett bei zunehmender Anpassung an freie Wasserzonen und/oder anadrome Lebensweise. Darstellungserläuterung, Abkürzungen wie in Tab. 9; weitere Erklärungen im Text.

Auffällig ist auch, daß unter den Fossilformen offenbar unterschiedliche Anpassungstypen (*Palaeoperca/Bilinia*, *Amphiperca*) die verschmälerte Pectoralbasis teilen.

Beckenknochen, Pelvis (Abb. 16)

Die funktionelle Bedeutung der Pelvis ist eng mit der der Pectoralis verknüpft (vgl. HARRIS 1953: 21; GOSLINE 1971: 26, 27, 40, 41): Der durch den Brustflossenschlag hervorgerufene Auftrieb wird ebenso ausgeglichen wie seitliches Kippen des Körpers, Bremsmanöver sowie die Regulation der Schwimmhöhe werden begünstigt.

Besonderes Interesse verdient in diesem Zusammenhang der verstärkte Proc. lateralis des Basipterygiums von *Palaeoperca* (1f). Nach GREENHOLM (1923: 91–97, 254–258) bzw. LIEM 1970: 68, 69) setzen in dieser Region die Arrectoren des äußeren Bauchflossenstachels an. Die massive Gestaltung der Seitteile sollte auch die Verankerung des Beckengürtels im hypaxonalen Muskelsystem verbessert haben. Für den Proc. medialis posterior liegt ein enger funktioneller Zusammenhang mit der Infracarinalmuskulatur (Aufrichten, Abspreizen von Strahlen weiter hinten liegender Flossen) nahe. Ferner dient er rezent zum Ansatz einer zur Strahlenbasis ziehenden, am Flossenfalten (?) beteiligten Sehne. Die gut ausgebildeten basalen Processus (Ansatz d. M. adductor superficialis) dürften zu einer hinreichenden Beweglichkeit der Bauchflossenweichstrahlen beigetragen haben. Insgesamt werte ich die strukturellen Verhältnisse in Brustflossen- und Beckengürtel als Zeichen guter Befähigung zu raschem, sicherem Bremsen und Manövrieren auch bei schneller Fortbewegung.

Dorsalis (Abb. 17, 18)

Rücken- und Afterflosse verbreitern die seitliche Rumpffläche und reduzieren somit die Tendenz zu Pendelbewegungen des Körpers beim Schwanzflossenschlag. Die stabilisierende Wirkung ist nach KRAMER (1960: 17, 18) bei einer Flosseninsertion über (unter) dem Schwerpunktzentrum (ca. $\lambda/2$ der Seitoszillation) besonders stark. Eine Zweiteilung der Rückenflosse ist vor allem für aktivere Schwimmer vorteilhaft (SMITH & BAILEY 1961: 348; PATTERSON 1964: 422, 455; GOSLINE 1971: 26–33): Der vordere (steuernde) Abschnitt inseriert am günstigsten über dem Vorderrumpf und bedarf einer gewissen Festigkeit (Führungs-, Anströmkante). Um Beeinträchtigungen bei schnellem, gradlinigem Schwimmen gering zu halten, sind Möglichkeiten zum Abfalten zu fordern. Der hintere Flossenabschnitt wirkt hingegen vorrangig stabilisierend. Hierzu ist neben der bereits angesprochenen Lage in Höhe des Schwerpunktzentrums eine hinreichende Flexibilität (Mitschwingen bei Bewegungen) ideal. Durch starke caudale Verlängerung kann zudem der Körperanschub gesteigert werden. Auf Regelmäßigkeiten im Zahlenverhältnis von Flossenstrahlen, -trägern und Neurapophysen (trotz unterschiedlicher ontogenetischer Anlage) weisen LINDSEY (1955) und FRANÇOIS (1959) hin. Reduktionen im axialen Stützskelett dürften demnach auch das periphere Flossenskelett beeinflussen.

Auch die Ausbildung der Rückenflosse von *Palaeoperca* läßt sich – bei Berücksichtigung obiger funktioneller Überlegungen – gut mit der Annahme eines an rasches Schwimmen und Manövrieren in freien Wasserzonen angepaßten Fischtyps vereinen. Möglicherweise ist sie

sogar direkt dem Entwicklungstrend heutiger *Roccus*-Arten anzugliedern. Zwei der dementsprechend vorstellbaren adaptiven Folgen sind in Abb. 28 dargestellt. Sämtliche zugrunde gelegten Schritte sind – in Verbindung mit den genannten Änderungen der Lebensgewohnheiten – als effizienzsteigernd anzusehen. Als „äußerer Anlaß“ derartiger Abwandlungen käme beispielsweise wechselnde Land/Meer-Verteilung und die damit verbundene Beeinträchtigung des (vermutlich primär) littoralen Habitats oder das höhere Nahrungsangebot der brackischen Zonen von Flußunterläufen und -mündungen (SCHINDLER 1975: 9–11) in Frage. Sämtliche in Abb. 28 geforderten morphologischen Veränderungen sind von heutigen Barschartigen bekannt (s. u.). Gerade die Kombination von Schritt 1 ist (außer der Stachelübertragung) nicht nur für Serraniden (ROBINS & STARCK 1961: 291), sondern eine Vielzahl anderer Teleosteer geradezu typisch (SCHINDLER 1975: 9–11). Hier einige der Abb. 28 zugrunde gelegten Rückenflossenmodifikationen rezenter Percoidei nebst Quellenangabe:

- (1) Verkürzung der Abdominalwirbelsäule: PATTERSON (1964: 453, 499, 500), GOSLINE (1971: 19).
- (2) Vorrangiges Auftreten von Ausbildungsanomalien des Axialskeletts der Gattung *Roccus* [*Dicentrarchus*] in Occipitalnähe: FORD (1937: 32).
- (3) Teilung der Dorsalis durch Längenreduktion hinterer Stachelstrahlen: *Perca fluviatilis* (rezent).
- (4) Verlust von Praedorsalia bei zunehmend gestreckter Körperform: SMITH & BAILEY (1961: 348).
- (5) Verlust von vorderen Flossenstrahlen und Pterygophoren (als abgeleitetes Merkmal der „serraniden“ Entwicklungslinie): KENDALL (1976: 585–587).
- (6) Übertragung von Stacheln auf Folgepterygophoren: MERRIMAN (1940: 60), SMITH & BAILEY (1961: 348).
- (7) Verschmelzung von Pterygophoren (als vermutliche Stabilitätssteigerung): WOOLCOTT (1957: 58).
- (8) Positionswechsel von Pterygophoren; Unsicherheiten bei der Beurteilung von Verteilungen der Flossenstrahlen und -träger auf die Zwischenwirbelräume: MERRIMAN (1940: 60; *Roccus* !), KENDALL (1976: 587; Serranidae).

Wie bereits bei der Besprechung des Achsenskeletts erwähnt, ist eine Rückbildung – besonders des weichstrahligen Anteils der Dorsalis – bei Rezentformen häufig als Folge bestimmter Außenfaktoren zu beobachten. So scheinen die stärker meeresgebundenen Arten der Gattung *Roccus* in der Regel eine kürzere D2 zu haben als die „limnischen“. Die Unterschiede sind jedoch gering. WUNDER (1976) konnte beim Zander ferner pathologische Flossenverkürzungen im Zusammenhang mit steigender Eutrophierung des Wohngewässers feststellen. Diese sind typischerweise mit einer leichten Verdickung der verbleibenden Randzonen verbunden, die bei den Messeler Barschen nicht vorkommt.

Caudalis (Abb. 19–21)

Das funktionelle Verständnis der Schwanzflossenstrukturen heutiger Barschartiger bleibt fast ausschließlich auf die Gestaltung der Pinna beschränkt (GOSLINE 1971: 13; 1961: 265–269; OBRHELOVÁ 1977: 85). Eine gegabelte Caudalis scheint besonders dann für schnelles Schwimmen günstig, wenn die äußersten Spitzen bis in ungestörte (laminare) Strömungszonen hinausragen. Eine Reduktion der medianen, im Turbulenzbereich gelegenen Flossenabschnitte sollte (in diesen Fällen) folglich zur Erhöhung des Wirkungsgrades beitragen.

Derartige Interpretationsansätze fehlen für das endoskeletale Stützsystem der Flosse. Zwar wird in der Teleosteerlinie ein genereller Trend zu fortschreitender Vereinfachung (Verschmelzungen, Reduktionen) dieses sogenannten „Uropterygophorkomplexes“ konstatiert (MONOD 1968: 616), der funktionelle Zusammenhang mit gesteigerter Schwimmleistung ist jedoch nicht obligatorisch. GOSLINE (1971: 39) sieht in der zunehmenden Vereinfachung die Notwendigkeit höherer Stabilität beim Übergang der Hauptvortriebsrolle auf den Bereich der eigentlichen Pinna (die den Verlust basaler Beweglichkeit ausgleichen sollte). Ebenso vage bleibt das Verständnis von Sonderbildungen, wie etwa dem „procurrent spur“: Dieser findet sich rezent sowohl bei schnellen Schwimmern als auch bei weniger beweglichen Formen.

Sollten sich bei *Palaeoperca* tatsächlich einem Hypuralforamen vergleichbare Strukturen finden, würde dies zu ziemlich weitreichenden Interpretationen reizen: Es kennzeichnet rezent eine Querverbindung beider Lymphherzhälften zwischen den Hypuralia I und II (MONOD 1968: 640). Das Lymphsystem trägt wesentlich zur Entwässerung (Entfernen übersüssiger Gewebsflüssigkeit aus den interstitiellen Räumen) des Körpers bei (HARDER 1964: 136). Zusätzliche Pumpenaktivität, wie etwa durch gesonderte Lymphherzen, könnte die Wirksamkeit des Systems steigern. Derartiges sollte beispielsweise für poikilomische (euryhyaline) Formen, etwa beim Übergang von Regionen erhöhter Salzkonzentrationen in solche mit niedriger, „interessant“ sein. Entsprechende Differenzierungen werden unter heute lebenden Teleostern von Gattungen gezeigt, die zumindest gelegentlich ähnliche Veränderungen ausgesetzt sind (Aal, Forelle, Lachs, Schleie).

Die Übertragung dieser Überlegungen auf die Schwanzflossenausbildung von *Palaeoperca* legten Vermutungen nahe, die sich dem bisherigen Interpretationsrahmen nahtlos eingliedern:

- (1) Die Tiere sollten zu raschem Schwimmen befähigt gewesen sein (Gestaltung der Pinna caudalis; starke Skulpturierung der ersten praeauralen Zentren zum Ansatz der schwanzflossenbewegenden Muskulatur).
- (2) Eine gewisse Restflexibilität der Flossenbasis (kaum „fortgeschrittene“ Reduktions-/Verschmelzungstendenz, gesondertes Urodermale) dürfte die Möglichkeit aktiver Beteiligung des Schwanzes an Körperdrehbewegungen offengelassen haben.
- (3) Falls ein Foramen hypurale vorhanden war, wäre dies vermutlich als Zeichen gesteigerter Euryhyalität (anadrome Lebensweise ?) zu werten. Da eine derartige Struktur weder von heutigen *Roccus*-Arten noch von anderen Percoidei belegt ist erscheint sie mir allerdings auch bei der Messeler Gattung wenig wahrscheinlich.

Analís (Abb. 23–24)

Die Afterflosse dient bei Rezentformen hauptsächlich als Stabilisator. Hierbei ist eine Insertion möglichst direkt unter dem Körperschwerpunkt besonders günstig (vgl. Dorsalis). Ferner kann

– ebenfalls analog zur Rückenflosse – bei weitreichender caudaler Ausdehnung der Schwanzflossenschlag unterstützt, sowie zusätzliche Brems- und (in geringem Maße) Steuerfunktion übernommen werden (vgl. KRAMER 1960: 17–18; GOSLINE 1971: 27–32).

Sonderbildungen scheinen *Palaeoperca* zu fehlen. Auffällig ist im Vergleich zu heutigen *Roccus*-Arten lediglich die Verkürzung des weichstrahligen Flossenabschnittes. Der Beitrag zum Gesamtvortrieb dürfte daher gering gewesen sein. Als Ursache könnten allerdings ebenso externe Faktoren in Frage kommen (vgl. Dorsalis, Achsenskelett), die ich im vorliegenden Fall jedoch für wenig maßgeblich erachte.

Gesamthabitus einschließlich sämtlicher besprochener Charakteristika des Cranial- und Postcranialskeletts von *Palaeoperca* stimmen demnach gut mit den strukturellen Erfordernissen schneller, wendiger Bewegung in freien Wasserräumen überein. Der Hauptvortrieb wurde wahrscheinlich bei höchstens geringer Beteiligung von Rücken- und Afterflosse durch Caudalis und Schwanzstiel erzeugt. Erstere dürften vorrangig stabilisierend gewirkt haben, die D1 war zusätzliches Steuerorgan. Möglicherweise lagen Sonderanpassungen an eine anadrome Lebensweise vor.

3.2.13 Ökologie: B. Synökologie

Ich möchte in diesem Zusammenhang nur kurz auf die vermutliche Nahrung sowie mögliche Feinde eingehen. *Palaeoperca* dürfte, wie bereits mehrfach angesprochen, einen beweglichen Kleinräubertyp dargestellt haben. Wahrscheinlich war die Ernährung – analog zu heutigen Süßwasserperciformes – grundsätzlich omnivor, d. h. allen zu bewältigenden Beuteobjekten wurde nachgestellt. Die Gattung wäre somit als potentieller Nahrungskonkurrent und – insbesondere für Frühstadien – auch Feind anderer Messeler Fischarten anzusehen. Der von den Restformen etwas abweichende Anpassungstyp läßt jedoch eine Trennung der Hauptjagdgebiete vermuten.

Als Feinde kommen sämtliche auch in heutigen subtropisch-tropischen Regionen fischfressenden Tiergruppen in Frage (vgl. VOIGT 1934: 115, 116; CORBET 1960; MILLS 1967). Neben Krokodilen dürfte die Hauptgefahr jedoch von größeren Knochen- und Kahlhechten, aber auch adulten *Amphipercas* ausgegangen sein. Fig. 9 auf Taf. 8 zeigt Schädelreste einer *Amia*, die gerade eine *Palaeoperca* verschlingt (Pinna caudalis, Schwanzwirbelsäule sichtbar).

3.2.14 Erläuterungen zur Beschriftung der Textabbildungen

Kopf, Schultergürtel und Pectoralis

(Abb. 10–12)

Neurocranium

- 1 Nasale
- 2 Mesethmoid
 - a. Proc. latero-rostralis (ad Ligamentum praemaxillo-ethmoidale/maxillo-ethmoidale)
- 3 Lateroethmoid (Ethmoideum laterale)
 - a. Proc. praeorbitalis
 - b. Foramen nervi olfactorii (I)
 - c. Reste der lacrimaden Gelenkfacette
- 4 Frontale
 - a-d. Sinnesporen d. Supraorbitalkanals
 - f. Oberflächenskulptur
 - g. Sutura interfrontalis
 - h. Margo supraorbitalis
- 5 Lacrimale
 - a. Pore d. Infraorbitalkanals
- 6 Suborbitalia (außer Lacrimale)
 - a. „Postfrontale“ (oberstes Suborbitale, So 6)
- 7 Sphenoticum
 - a. Articulatio cranio-hyomandibularis anterior: Rostral-hyomandibulade Facette d. Craniohyomandibulargelenks
- 8 Parietale
 - a. Fossa temporalis
- 9 Pteroticum
 - a. Fossa superior („dilator groove“)
 - b. Crista lateralis („lateral line crest“)
 - c. Pore d. Canalis cephalicus
 - d. Fossa inferior: Caudal-hyomandibulade Facette des Craniohyomandibulargelenks
- 10 Epioticum
 - a. Fossa temporalis
- 11 Supraoccipitale
 - a. Crista supraoccipitalis
 - b. Fossa supratemporalis
 - c. Condylus occipitalis
- 12 Exoccipitale
- 13 Parasphenoid

Suspensorium

- 14 Palatinum
 - a. Proc. maxillaris (ad Ligamentum palato-maxillare)
 - b. ? medio-dorsales Tuberculum
- 15 Entopterygoid
- 16 Ectopterygoid
- 17 ? Metapterygoid
- 18 Quadratum
 - a. Proc. glenoidalis
 - b. Proc. posterior („lateral ledge“)
- 19 Hyomandibulare
 - a. Crista praepercularis
 - b. Kanallumen d. Ramus mandibularis VII (N. facialis)
 - c. Condylus rostralis: Rostral-neurocraniader Condylus zur Craniohyomandibulargelenkung
 - d. Condylus caudalis: Caudal- neurocraniader Condylus zur Craniohyomandibulargelenkung
 - e. Proc. opercularis
- 20 Symplecticum
- 21 Praeoperculum

Kieferapparat

- 22 Praemaxillare
 - a. Proc. alveolaris
 - b. Proc. ascendens
 - c. Proc. articularis
 - d. Proc. maxillaris
- 23 Maxillare
 - a. Proc. dorsalis
 - b. Proc. rostralis
- 24 Dentale
 - a. Proc. coronoideus
 - b. Sinnespore
 - c. Crista ventralis
- 25 Articulare
 - a. Proc. primordialis
 - b. Foramen obturatum
 - c. Proc. retroarticularis (Proc. postarticularis)
- 26 Angulare
 - a. Proc. ad Ligamentum interoperculo-mandibulare

Hyoid und Branchiostegalapparat

- 27 Ceratohyale
- 28 Hypohyale
 - a. H. superius
 - b. H. inferius
 - c. Articulatio hypohyoideo-glossohyalis
- 29 Glossohyale
 - a. Crista ventralis
- 30 Urohyale
 - a. Ala verticalis („lamella“)
 - b. Ala horizontalis („wing“)
- 31 Branchiostegale

Opercularapparat

- 32 Operculum
 - a. Proc. articularis
 - b. Crista
- 33 Suboperculum
- 34 Interoperculum

Schultergürtel und Pectoralis

- 35 Posttemporale
 - a. Pars temporalis d. Lateralissystems
- 36 Supracleithrum
- 37 Cleithrum
 - a. Lamina externa
 - b. Ramus ventralis
 - c. Lamina interna
 - d. Facies antero-dorsalis
- 38 Scapula
 - a. Foramen scapulare
 - b. Sattelgelenk f. oberste Lepidotrichia
- 39 Coracoid
- 40 Radiale
- 41 Postcleithrum (Postclavicula)
- 42 Pectoralflossenstrahl
- (43 vorderer Rumpfwirbel)

Wirbelsäule

(Abb. 14, 15)

- 1 Corpus vertebralis
 - a. Spongiosa externa
 - b. Crista longitudinalis
- 2 Neuralbogen (Basidorsale)
 - a. Proc. spinosus dorsalis

- 3 Praezygapophyse
 - a. dorsad
- 4 Postzygapophyse
 - a. dorsad
 - b. ventrad
- 5 Parapophyse (Basapophyse)
- 6 Epipleurale (Abb. 14)
- 6 Hämapophyse (Abb. 15)
 - a. Proc. spinosus ventralis
- 7 Ventralrippe

Beckenknochen, Pelvis

(Abb. 16; Bezeichnungen nach LIEM 1970: 42)

- 1 Basipterygium
 - a. Symphyse
 - b. Rachis
 - c. Proc. medialis anterior
 - d. Proc. medialis
 - e. Proc. medialis posterior
 - f. Proc. lateralis
- 2 Stachelstrahl
- 3 Weichstrahl
 - a. adductorader Proc.

Dorsalis

(Abb. 17, 18; Bezeichnungen nach EATON, aus LINDSEY 1956: 37, 39)

- 1 Stachelstrahl
 - a. Proc. rostralis (f. M. erector pinnae dorsalis)
 - b. Proc. posterioris (f. M. depressor pinnae dorsalis)
 - c. Proc. lateralis (f. M. inclinator pinnae dorsalis)
 - d. Proc. latero-articularis
- 2 Weichstrahl
 - a.-c. siehe 1
- 3 Basale (proximales Radiale d. Pterygophors)
 - a. Lamina medialis anterior (f. M. depressor pinnae dorsalis)
 - b. Lamina medialis posterior (f. M. erector pinnae dorsalis)
 - c. Crista lateralis
- 4 distales Radiale
 - a. Proc. latero-caudalis
 - b. Proc. articularis
- 5 Proc. spinosus dorsalis des 9. Abdominalwirbels
- 6 ? Praedorsale
- 7,8 Problematika

Uropterygophorkomplex und Caudalis

(Abb. 19–21; Bezeichnungen nach MONOD 1968: 21–129)

- 1 praeurales Zentrum
 - a. Spongiosa externa
 - b. Crista longitudinalis
 - c. Pseudourostyl
- 2 Neuralbogen (Basidorsale)
 - a. Proc. spinosus dorsalis
- 3 Praezygapophyse
 - a. dorsad
 - b. ventrad
- 4 Postzygapophyse
 - a. dorsad
- 5 Reduz. Neurapophyse d. praeuralen Zentrums 2
- 6 Hämalbogen (Basiventrale): Proc. spinosus ventralis
- 7 Epurale
- 8 Stegurale
- 9 Urodermale
- 10–14 Hypurale V–I
- 14 a. ? (Foramen hypurale)

- 15 Parhypurale
 - a. Proc. parhypuralis
 - b. Foramen parhypurale
 - c. Lamina anterioris
- 16 Randstrahlen, epaxial
- 17 Randstrahlen, hypaxial
 - a. Proc. ventralis („procurent spur“)
- 18 Hauptstrahl, unverzweigt
- 19 Hauptstrahl, verzweigt
 - a. Proc. basalis (? f. M. flexor dorsalis/ventralis)
- 20 Hypuraldiastem

Hämaxanalkomplex und Analis

(Abb. 23, 24; Bezeichnungen n. EATON aus LINDSEY, siehe Dorsalis).

- 1 abdominales Zentrum 10
 - a. parapophyse (Basapophyse)
- 2 praeurales Zentrum 13
 - a. Spongiosa externa
 - b. Crista longitudinalis
 - c. Proc. spinosus
 - d. Proc. spinosus ventralis
 - e. Praezygapophyse, dorsad
 - f. Postzygapophyse, dorsad
 - g. Postzygapophyse, ventrad
- 3 vorderster Pterygophor (I + II)
- 4 Folgepterygophor (Basale)
 - a. Crista lateralis
 - b. Lamina medialis anterior (f. M. depressor pinnae analis)
 - c. Lamina medialis posterior (f. M. erector pinnae analis)
- 5 Hartstrahl (Stachel)
 - a. ? Proc. lateralis
- 6 Weichstrahl
 - a. Proc. lateralis (f. M. inclinator pinnae analis)
 - b. Proc. posterioris (f. M. depressor pinnae analis)
 - c. Proc. anterioris (f. M. erector pinnae analis)

3.3 Familie Serranidae (RICHARDSON 1848) [sensu GOSLINE 1966]

Gattung *Amphiperca* WEITZEL 1933

1933 *Amphiperca*, n. gen. – WEITZEL, Knochenfische aus Messel: 90

Typus-Art: *A. multiformis* WEITZEL 1933

Berichtigte Diagnose

Hochrückige Percoidei; Beschuppung ctenoid, auf den hinteren Schädeldachbereich sowie die Wangenregion ausgedehnt, dort zunehmend cycloid. Kopf deutlich kürzer als maximale Körperbreite; letztere meist 45 %, in einigen Fällen klar über 50 % der Standardlänge betragend. Frontalia ohne besondere Oberflächenskulptur; Kieferbezahnung fein, spitz, mehrreihig. Maxillare wesentlich länger als Praemaxillare, hinten verbreitert und über die Orbitamitte hinausreichend. Beidseitig ein Supramaxillare vorhanden. Lacrimalrand kerbig eingeschnitten. Hinterrand des Praeoperculum zum Winkel hin zunehmend grob gezähnt, dieser jedoch ohne starkem Horizontaldorn; Unterrand mit drei rostralen, kräftigen Stacheln, diese gelegentlich aufgespalten. Operculum mit zwei abgeflachten Stachelfortsätzen. 6 (? 7) Branchiostegalia. Zähne der Pharyngealia und Kiemenbögen entsprechen denen der Kiefer, im Bogenbereich in rundlich begrenzten Einzelgruppen stehend. Rückenflosse kontinuierlich, mit IX–X+12 Strahlen. Drei stachellose Praedorsalia vorhanden, vorderstes im typischen Fall vor dem Dornfortsatz des ersten Rumpfwirbels gelegen. Restliche zwischen die Folgenreacanthen eingeschaltet. Erster und zweiter Hartstrahl der Dorsalis mit gemeinsamem Flossenträger, dieser mit letztem Praedorsale im gleichen Zwischenwirbelraum liegend. Stacheln IV bzw. V am längsten, jedoch kürzer als Lepidotrichia des weichstrahligen Anteils; letztere bis etwa zur Hälfte der Pinna caudalis ausgedehnt. Schwanzflosse gerundet; 17 Hauptstrahlen (9/8), davon 15 verzweigt; Basis des obersten Randstrahls im Ventrallobus mit „procurrent spur“. Caudales Stützskelett azentrisch mit 3 (? 2) Epuralia; Urodermale fehlend. Analis mit III+8–9 Strahlen, II und III etwa gleichlang und -stark; Stacheln zusammen mit vorderstem Weichstrahl auf gemeinsamem Träger sitzend. Länge der Lepidotrichia der D2 entsprechend. Posttemporale und Cleithrum ganzrandig. Brustflossen mit ca. 15 caudad bis über den Hämaxanalkomplex hinausragenden Lepidotrichia; 4 Radialia. Pelvisknochen mit relativ kurzem Processus medialis posterior; Bauchflossen mit einem Hart- und 5 Weichstrahlen, gegenüber der Pectoralbasis geringfügig caudad versetzt. 27–28 (10–11+16–17) Wirbel; Epipleuralia im Abdominalabschnitt vorhanden. Mutmaßliche weitere Diagnosecharaktere:

Doppelte Palato-etmoidalgelenkung, Exoccipitalcondyli genähert. Oberrand des Ceratohyale mit längsorientierter Aussparung („berycoid foramen“). Sämtliche Pectoralradialia in alleinigem Kontakt zum Coracoid.

Vorkommen:

Nur aus den Ölschiefern (Mittel-Eozän, Lutetium) der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland) bekannt. Außer der Typusart können bislang keine weiteren Formen der Gattung angegliedert werden.

Amphiperca multiformis WEITZEL 1933

(Taf. 9–14, 17; Abb. 29–48)

1933 *Amphiperca multiformis*, n. sp. – WEITZEL, Knochenfische aus Messel: 90.

Berichtigte Diagnose

Siehe Gattung. Die Typusart erreicht eine Länge von über 20 cm.

Vergleichsmaterial

Fossil: *Amphiperca multiformis* WEITZEL: Es standen zahlreiche vollständige und fragmentarisch erhaltene Gießharzexemplare zur Verfügung. Aufbewahrung im Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt. Sammlungs-Nr.: SMF Me. 4, 7, 91 A, 173a, b, 240, 244, 252–257, 302, 340, 347, 390, 470, 556, 562, 619, 629, 634, 640, 643a, b, 646, 654, 665. SMF P. 4155, 4286, 7079, 7080, 7082–7088, 7089a, b. Außerdem stand wiederum eine beträchtliche Anzahl an Privatsammlungsstücken zur Bearbeitung bereit.

Sonstiges Material, fossil und rezent: Siehe *Palaeoperca*.

3.3.1 Vorbemerkung

Die Belegstücke für die Arbeit von WEITZEL sind zumindest in den Sammlungen des Hessischen Landesmuseums Darmstadt – ihrem ursprünglichen Aufbewahrungsort – nicht auffindbar. Sollten sie auch anderweitig verschollen bleiben, schlage ich das Exemplar SMF P. 7089 (Taf. 9, Fig. 1a–d) als Ersatztypus vor. Beide Spalthälften sind – trotz unvollständiger Dorsalis und atypischer Praedorsallage – insgesamt recht gut erhalten (Supramaxillare!). Im Röntgenbild ist zudem die feine Pharyngealbezahnung zu erkennen. Fehlinterpretationen anderer Funde, die bei Bezugnahme auf das von WEITZEL abgebildete Fragment (Nr. 1308) möglich scheinen (das Stück ist mit Sicherheit einem anderen Taxon zuzuordnen), sind somit auszuschließen.

3.3.2 Schädel

Wie bei *Palaeoperca* überwiegen die Funde in Seitlage. Auch die Schädeldachdislokationen entsprechen weitgehend dem unter 3.2.2 beschriebenen Typ. Die Tendenz ist mitunter sogar dahingehend verstärkt, daß nahezu das gesamte Schädeldach die ursprünglichen Seitflächen überlagert. Häufig ist jedoch auch ein leicht latero-ventrales „Abklappen“ entlang der Sutura interfrontalis zu beobachten. Die fossil gezeigten Lageverhältnisse der Einzelelemente dürften dann der natürlichen Anordnung recht nahe kommen. Auffällig sind die im Vergleich zu *Palaeoperca* zahlreichen Exemplare mit weit aufgerissenem Maul und herausgepreßtem Hyoid und Branchiostegalapparat. Meines Erachtens sollte dies auf einen gegenüber *Palaeoperca* etwas ver-

breiterten Schädel bei gleichzeitig schwächerem Interfrontalkontakt zurückzuführen sein. Flossenspreizen und Maulaufreißen sind bei Rezentformen auch als Folge von Erstickungs- oder Vergiftungskrämpfen bekannt. Beide Phänomene sind bei *Amphiperca*-Funden nicht obligatorisch miteinander korreliert (vgl. SMF Me. 619, SMF Me. 646, SMF P. 4286). Ich halte daher im vorliegenden Fall morphologische Ursachen für wahrscheinlicher.

Neurocranium

Der Hirnschädel ist rostral sowie im Supraorbitalbereich relativ schmal, occipitad jedoch merklich verbreitert. Die Stirnlinie steigt gegenüber dem Schädelkiel caudad etwa um 35° an und wird auch mit Erreichen der Hinterhauptregion kaum steiler. Die Schädelbasis ist ventrad schwach konvex gewölbt. Der Anteil der Orbita an der Gesamtschädelänge liegt deutlich höher als bei *Palaeoperca*.

Pars Ethmoidalis.

Eindeutige Reste eines Nasales waren bei keinem der bislang untersuchten Exemplare festzustellen. Der Knochen ist auch bei heutigen Formen zumeist außerordentlich dünnwandig und nur ligamentös mit dem Restschädel verbunden. Das Fehlen bei *Amphiperca* dürfte daher erhaltungsbedingt sein.

Ethmo-Vomer-Block. Das Mesethmoid (Abb. 29–33: 1) ist wie bei *Palaeoperca* weitgehend verknöchert. Bei einigen Exemplaren scheint es occipitad relativ weit zwischen die Frontalia zu ragen, bei anderen (SMF P. 7087) weichen diese nur im vordersten Abschnitt verbreitert V-förmig auseinander. Ich halte letzteres für wahrscheinlicher. Der mediane, rezent als Gleitkiel für Rostralknorpel bzw. Praemaxillaria dienende Bereich (1a) wirkt breit, kräftig und fällt rostrad nur wenig ab. Beide Seitfortsätze (1b) weisen schräg nach vorn und sind distal einheitlich tuberkelartig verdickt.

Der Vomer (Abb. 29–33: 2) trennt den Vorderabschnitt des Parasphenoids bis hinter die Ethmoidalregion. Der Vomerkopf (2a) ist verbreitert V-förmig bzw. zugespitzt hufeisenartig begrenzt. Auf seiner Unterseite ist ein randparalleles, einheitliches Band feinspitziger Bürstenzähnen (2b) zu erkennen. Dieses wird peripher und distal vom Knochenvorder- bzw. Oberrand umfaßt. Lateroethmoid (Abb. 29–33: 3). Besonders typisch ist wiederum der beidseitige Praeorbitalfortsatz (3a). Das Olfactoriusforamen (3b) tritt hingegen zumeist weniger klar hervor. Beim Exemplar SMF P. 7089b dürfte infolge einer caudalen Torsion der Gelenkbereich des Proc. praeorbitalis freiliegen. Die Verbindung zum Lacrimale (3c) wäre demnach massiv, die Gelenkfacette am Ethmoideum laterale rundlich und teils verknorpelt (Ausparung an der Spitze). Bislang liegt mir lediglich der Fund eines isolierten Neurocraniums mit exponierter Ventralseite vor (Abb. 29b). Neben der ventro-medial zur Kontaktstelle mit dem Lacrimale gelegenen, hauptsächlich Palatinalgelenkung glaube ich trotz der unvollkommenen Erhaltung dieses Stückes eine zu-

sätzliche, vordere (3d; *Articulatio rostro-palatina* v. HOFER 1945: 347; Taf. 11, Fig. 1), abgrenzen zu können. Pars orbito-temporalis

Frontale (Abb. 29–33: 4). Beide Hälften des Schädeldaches scheinen frei von Schuppen, die Knochenoberflächen unskulpturiert, ohne Anzeichen längsorientierter Knochengrate. Das Längen-/Breitenverhältnis (Tab. 15) beträgt etwa 1,8:1. Die Praeorbitalregion ist hierbei, wie bereits erwähnt, im Vergleich zum Postorbitalbereich schmal. Die Sutura interfrontalis (4a) zeigt nur schwache Verzahnung in Form wechselseitiger Verwölbungen beider Frontalia gegeneinander. Die Margo supraorbitalis (4b) ist glatt und in Aufsicht – entsprechend der Frontalbreite – größtenteils nahezu gerade. Lediglich ab der Orbitamitte biegt sie ventro-laterad zu einem schließlich weitausladenden Postorbitalfortsatz (4c) ab. Dieser ist vom ebenfalls verbreiterten postorbitalen Knochenmittelteil durch eine Oberflächenvertiefung der caudal und lateral des Sphenoticum angrenzt, getrennt. Eine entsprechende Einsenkung findet sich beidseitig im Kontaktbereich mit den Parietalia: Hier dehnt sich die Fossa temporalis bis auf den Hinterrand der Frontalia aus. Die Anordnung der Sinnesporen des Seitenliniensystems (4d–f) entspricht dem Muster anderer generalisierter Percoidei (vgl. ALLIS 1905; JAKUBOWSKI 1966, 1967). Der Supraorbitalkanal scheint oberflächennah zu liegen. Sein Verlauf ist besonders im Vorderabschnitt des Frontales bereits äußerlich an einer kräftigen, dorsalen Aufwölbung des Knochens zu erkennen. Die Supraorbitalkommissur (4g) liegt über der hinteren Orbita, jedoch vor dem Postorbitalfortsatz des Frontales. Sie wird von jeweils einer kleinen Pore beider Frontalia gebildet, die in der Mittellinie fast miteinander verschmelzen. Der suprafrontale und besonders der sphenoticaide Kanalabschnitt wirkt stark porös: Außer in einer größeren Hauptpore dürfte das Lumen auch in medial bzw. lateral angrenzenden kleineren Vertiefungen der Knochenoberfläche mit dem Außenmedium in Verbindung stehen. Derartige Gruben sind jedoch nicht bei allen Exemplaren zu erkennen. Ebenfalls etwas problematisch sind zusätzlich ausgebildete, punktuelle Vertiefungen im caudo-lateralen Umfeld der genannten Hauptpore (4h). Möglicherweise entsprechen sie den bei BRANSON & MOORE (1962) genannten „ectopic openings“.

Die Abgrenzung einzelner Elemente der Interorbitalbrücke ist nicht möglich. Circumorbitalia (Suborbitalia; Abb. 29–33: 5). Das Lacrimale (5a) scheint massiv, aber klein und schmal. Seine maximale Länge beträgt knapp 25% der des Neurocraniums. Zumindest beim Exemplar SMF P. 7089b scheint der Oberrand des Knochens mehrfach kerbig eingeschnitten. Öffnungen für den Infraorbitalkanal sind nicht zu erkennen; möglicherweise waren nur der Ein- und Austrittsporus vorhanden. Die restlichen Suborbitalia sind zumeist schlecht erhalten oder liegen disloziert im Wangenbereich verteilt. Mitunter blieb jedoch der Verband wenigstens im Vorderabschnitt bestehen (SMF P. 7089a): In diesen Fällen glaube ich ei-

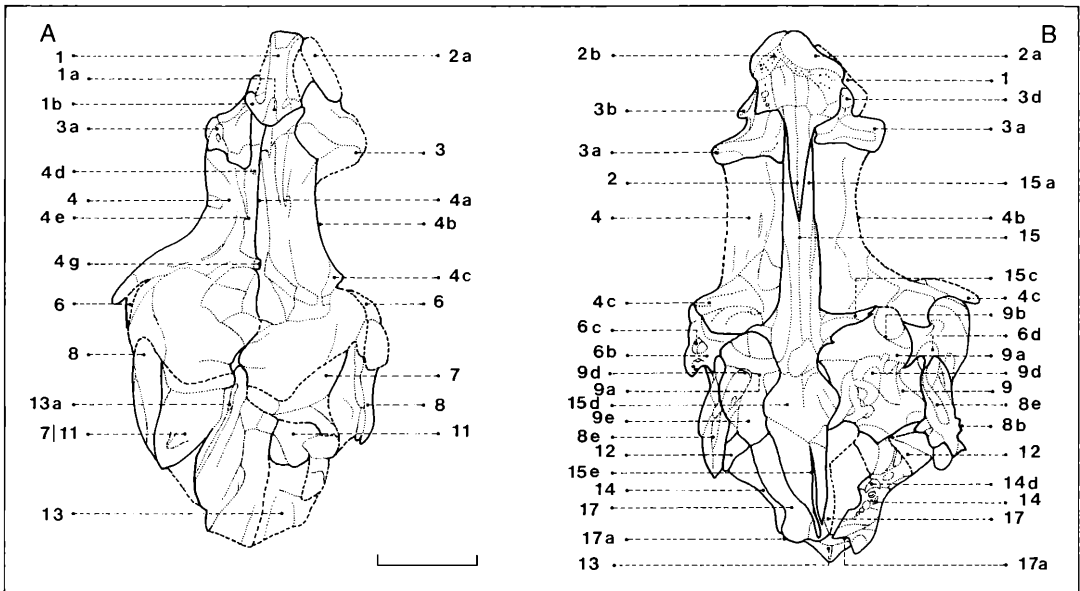


Abbildung 29. *Amphiperca multiformis*. Neurocranium, Detail. A. Dorsal-, B. Ventralseite. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 4a, b auf Taf. 10. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; gestrichelt = Problematika, Bruchkanten; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke: 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

nen dünnwandigen, stärker parasagittal ausgerichteten Laminabereich vom relativ kräftigen, kanalumschließenden Oberrand abgrenzen zu können. Eine innere subocular Stützlamelle („subocular shelf“) ist nicht sicher abzugrenzen. Lediglich eine beim Exemplar SMF Me. 654 über dem mutmaßlichen 3. Suborbitale liegende Knochenmasse (5b) könnte derart gedeutet werden. Pars otica

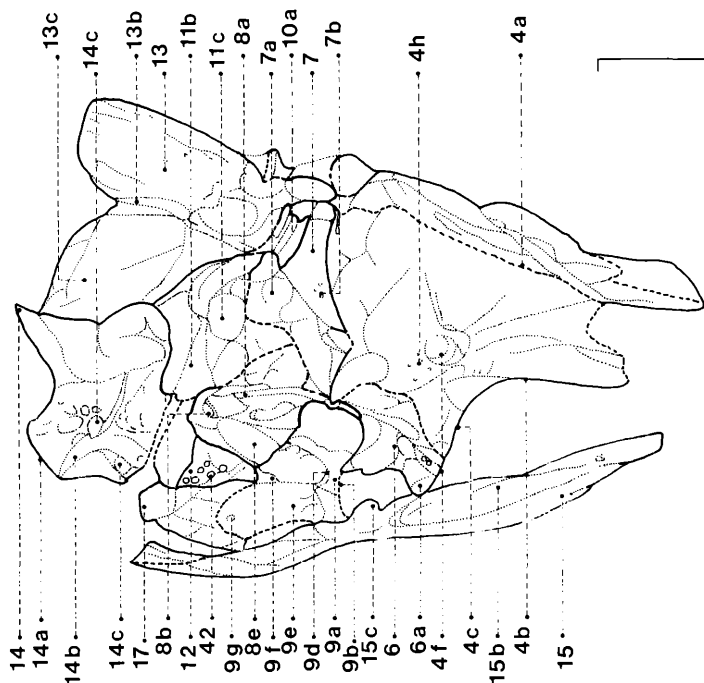
Analog zur Besprechung im Kapitel 3.2.2 ist zunächst auf die starken Deformationen und Dislokationen infolge der Dünnwandigkeit und ursprünglich mehrdimensionalen Anordnung der zugehörigen Elemente im Schädelverband hinzuweisen: Sämtlichen anschließenden Beurteilungen kann daher – wie bereits an anderer Stelle mehrfach betont – lediglich der Rang von (an ungestörten Lageverhältnissen rezenter Fischschädel orientierten) Interpretationen zugemessen werden. Sphenoticum (Abb. 29–33: 6). Die Sphenotica sind kurz und verlängern auf dem Schädeldach beidseitig die Postorbitalfortsätze der Frontalia in latero-caudaler Richtung (6a). Caudal-ventral vom sphenoticalen Anteil Proc. postorbitalis ist besonders bei isoliert gefundenen Neurocranien die vordere Cranio-hyomandibulade Gelenkfacette (6d) abzugrenzen: Sie scheint abgerundet und caudo-laterad orientiert, an Ober- bzw. Vorderrand durch einen ventraden und prooticaden Knochenwall (6b) verstärkt. Dieser sitzt breitbasig der Unterseite des flächigen Sphenoticalteils („postorbital wing“ von BAREL

et al. 1976: 185–187) an und geht weiter ventral in die Lateralkommissur (9a) über. Bei freiliegender Schädelunterseite (SMF P. 7086; Abb. 27b) ist am seitlichen Vorderrand der verstärkenden Struktur eine Ausparung zu erkennen, die möglicherweise dem Foramen des Ramus oticus VII (vgl. TAVERNE 1974: 27, 28) anderer Knochenfische entspricht. Allerdings ist offenbar auch der massive Teil selbst mehrfach fein durchbrochen. Somit könnte es sich ebenso um Relikte eines (aus rostralen Knochengraten bestehenden) Stabilisationssystems der eigentlichen Gelenkfacette handeln. Eine sichere Deutung ist derzeit nicht möglich. Meines Erachtens scheiden jedoch reine Präparationsartefakte als Erklärung aus.

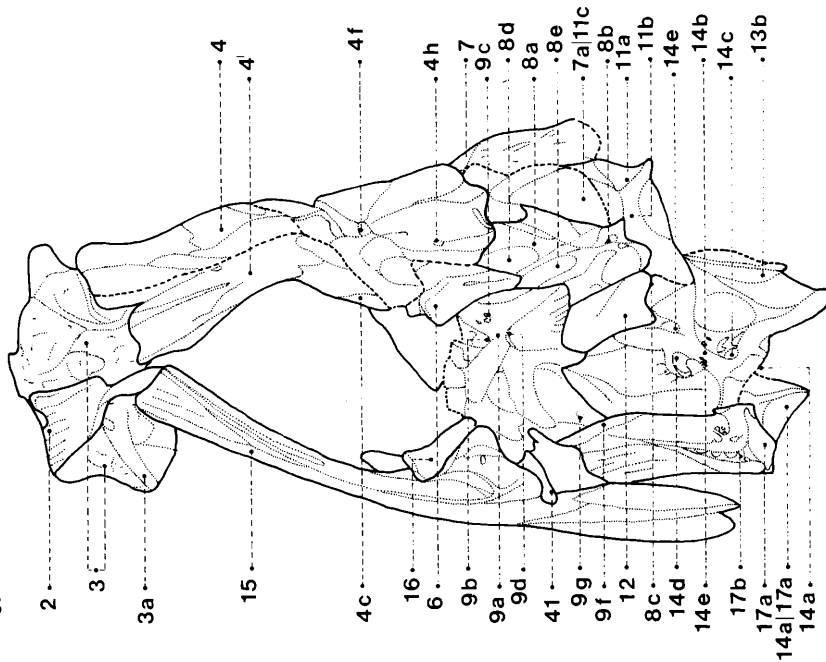
Parietale (Abb. 29–33: 7). Der parietale Bereich des *Amphiperca*-Schädels ist kurz und gedrungen. Ein Großteil der Oberfläche entfällt auf den Vorderteil der Temporalgrube (7a). Bei einigen Exemplaren liegt dem Knochen ein mediad orientiertes, lamellös-röhrenartiges Element direkt auf (Abb. 29–33: 10a). Hierbei dürfte es sich um Reste des von ALLIS (1905: Taf. 16) für *P. fluviatilis* abgebildeten (medialen) Extrascapulares handeln. Dieses umgibt bei heutigen Percoidei den vorderen Ast des Supratemporalkanals. Ferner weist die Oberfläche des Parietales einiger Exemplare (SMF P. 7083) feine Poren (7b) auf. Diese könnten wiederum den sogenannten „ectopic openings“ entsprechen.

Abbildung 30. *Amphiperca multiformis*. Neurocranium, Detail; ventrolateral. A. linke Seite, B. rechte Seite. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 5a, b auf Taf. 10. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Problematika, Brüche; gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

A



B



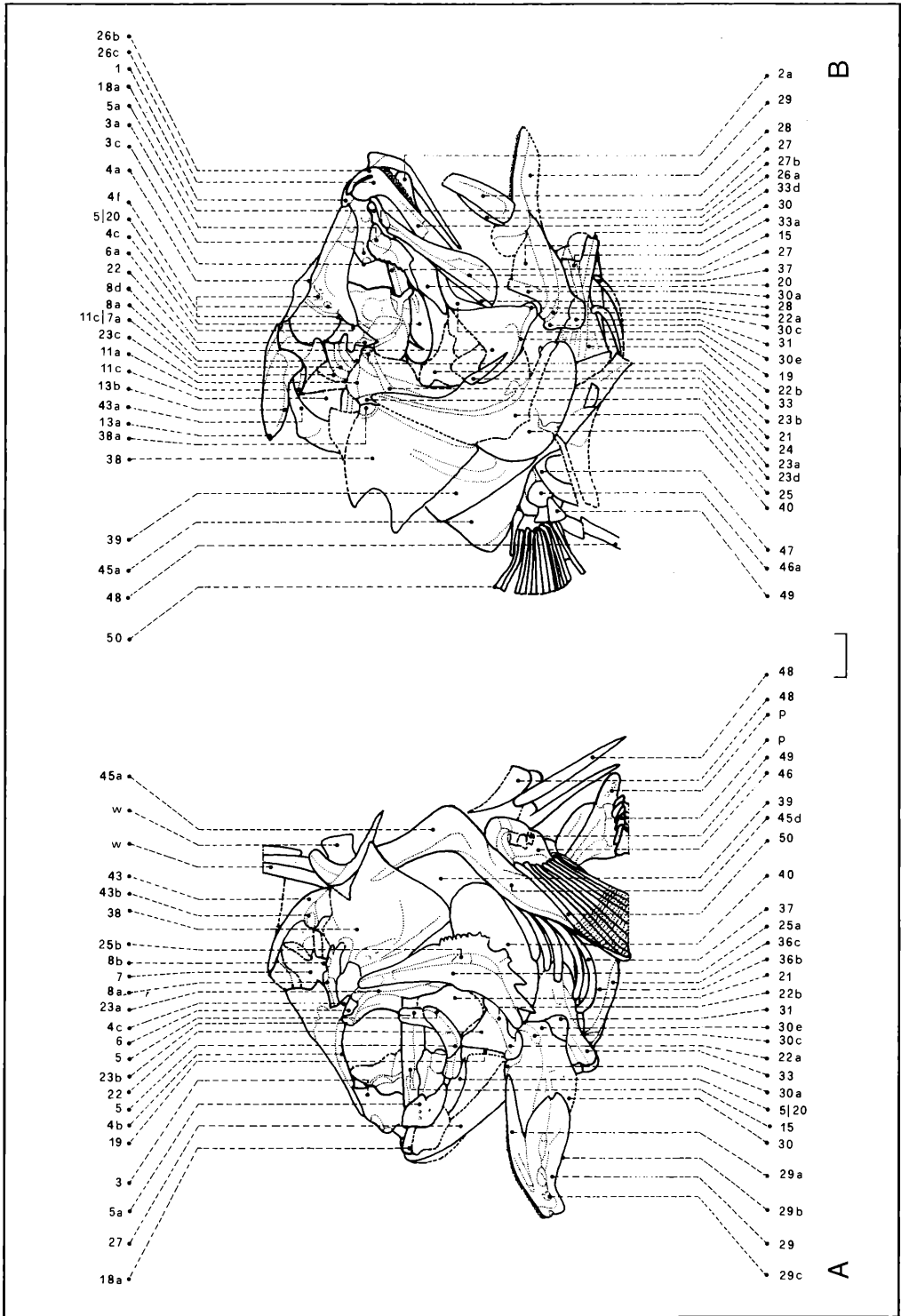


Abbildung 31. *Amphiperca multiformis*. Schädel, laterai; Detail. A = linksseitig; B = rechtsseitig. Die Darstellungen entsprechen den Abb. 1a und b auf Taf. 9. Durchgezogene Linien = Elementargrenzen; unterbrochene Linien = Bruchkanten, Problematika; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Eingezzeichnete Vergleichsstrecke = 5 mm. W = Reste vorderer Rumpfwirbel, restliche Beschriftung siehe 3.3.14, zusätzliche Erläuterungen im Text.

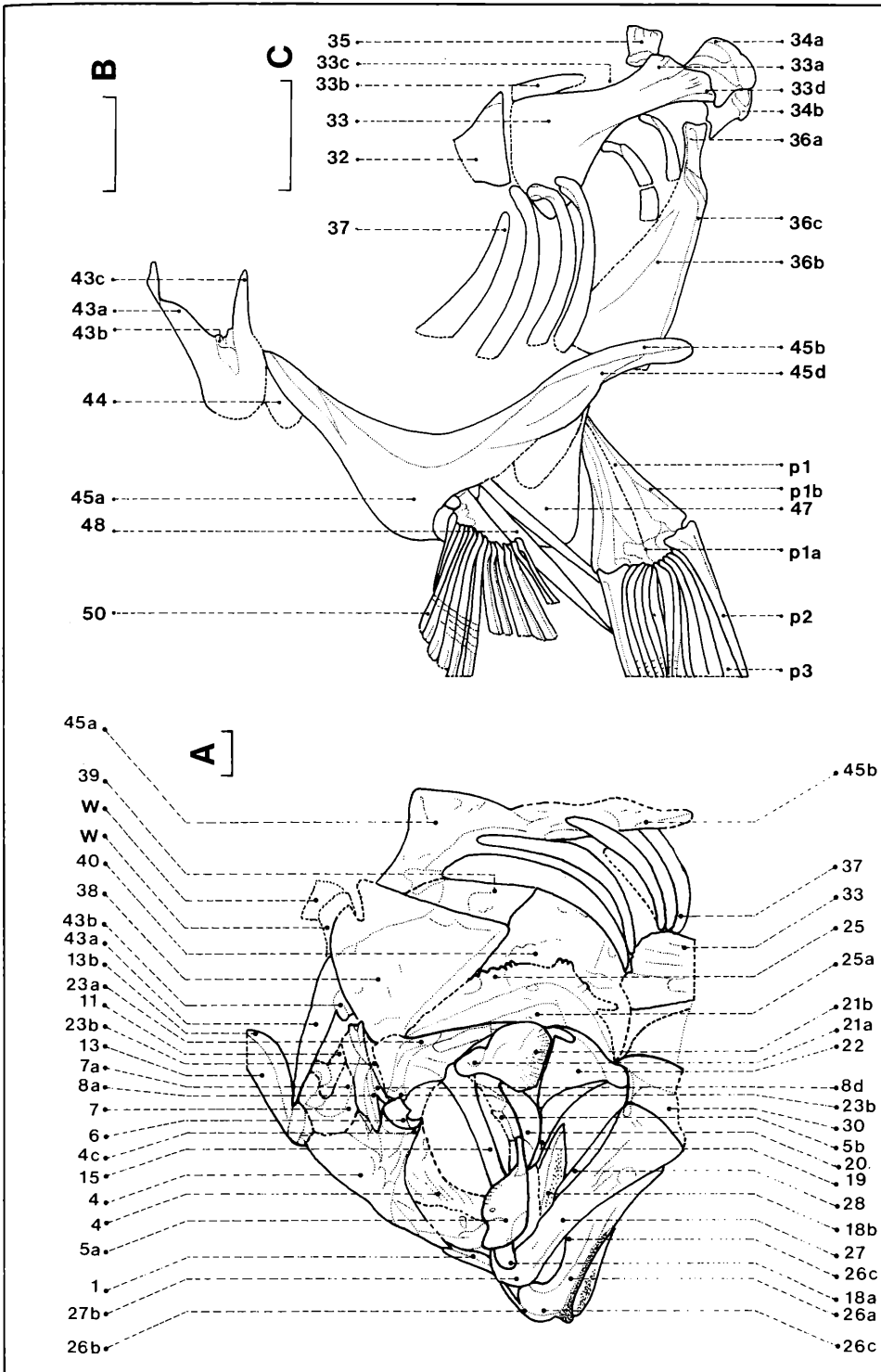


Abbildung 32. *Amphipera multiformis*. A. Schädel (Unterkiefer sowie Ventralabschnitt d. Hyoid fehlend), Hyoid (C) und Schultergürtel (B; einschließlich Pectoralis, Pelvis); Detail, latero-ventral. B und C wurden in annähernd natürlicher Lagebeziehung wiedergegeben. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1 bzw. 2 und 7 auf den Taf. 10 und 12. W = Teile der vordersten Pumpwirbel. Mit „P“ gekennzeichnete Abschnitte dem Bezeichnungsschema der Pelvis untergeordnet. Eingezzeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm; sonst siehe Abb. 31.

Pteroticum (Abb. 29–33: 8). Die Knochen schließen sich auf beiden Seiten des Schädeldaches den Sphenotica an und stehen in der Temporalgrube zudem mit Frontalia, Parietalia und Epitotica in Verbindung. Der den Temporalkanal umgebende Teil (8a) begrenzt als latero-dorsad vorspringender Längsgrat („lateral line crest“ v. BAREL et al. 1976: 188) seitlich die Temporalgrube. Der Kanal selbst wird offenbar nur im hintersten Abschnitt lamellos von Knochen umschlossen. Die Verbindung zum „Truncalkanal“ (JAKUBOWSKI 1966: 269) wird über zwei am postero-lateralen Ende dicht beieinanderliegenden Poren (8b) gewährleistet. Hier wird auch der unmittelbare Kontakt zu einem vermutlich dem (lateralen) Extrascapulare entsprechenden Knochenstück (Abb. 29–33: 10b) hergestellt. Der äußerste Hinterrand des kanalumgebenden Pteroticalabschnittes scheint ferner in einigen Fällen (SMF P. 7082) in eine ventro-caudale, höckerartige Verdickung (8a) auszulaufen. Rezent dienen ähnliche Strukturen der Insertion des M. trapezius externus (vgl. GOEDEL 1974: 238; Abb. 22). Ebenfalls vorne dem Sphenoticum angegrenzt, jedoch unterhalb und parallel zum „Seitenlinienkamm“ orientiert, ist als caudad verschmälerte Vertiefung beidseitig des Schädels die Dilatorgrube (8a; „dilator groove“ v. ALLIS 1903, GOEDEL 1974: 238; „dilator fossa“ von PATTERSON 1964: 227) zu erkennen. Sie wird am Unterrand durch eine weitere knöcherne Längsleiste von der medial-ventral folgenden Gelenkregion getrennt. Letzterer ist neben dem Rest der bereits genannten Sphenotico-hyomandibularen Facette eine zusätzliche, rein pterotocale Articulationsfläche zuzuordnen (8e). Diese nimmt latero-ventral den Großteil des Knochens ein, liegt im Vergleich zur vorderen jedoch etwas höher der Neurocranialseite an. Eine Verbindungslinie beider Artikulationszentren bildet mit der Medianebene des Hirnschädels in der Horizontalen einen (caudad geöffneten) Winkel von ca. 10–15°

Prooticum (Abb. 29, 30: 9). Der obere, horizontale Abschnitt ist wulstig-massiv und schließt die Gelenkregion des Neurocraniums zur Unterseite hin ab. Im Ventralabschnitt fällt der verkürzte, rostromediade Praekommissuralteil auf. Der ihm zuzuordnende Bereich des eigentlichen Trigemino-Facialis-Fensters (9b) ist praktisch nur als Umriß überliefert. Exakte Aussagen zur Lage der Nervenaustritte sind daher nicht möglich. Die Seitenkommissur selbst (9a; „lateral commissure“ v. GOEDEL 1974; BAREL et al. 1976; GREENWOOD 1976) ist äußerlich eher abgeflacht, in der Zwischenkammerregion schmal und nahezu vertikal ausgerichtet, im Kontaktbereich zur Schädelbasis jedoch verbreitert und leicht rostrad abgebogen. Auf ihrer Vorderseite, oberhalb der Hauptkammeröffnung, sind beim Exemplar SMF P. 7082 zwei kleinere, grubige Vertiefungen (9c), möglicherweise Austrittsöffnungen oberflächlicher Nerven Zweige (V, VII), abzugrenzen. Postkommissural dominiert der Gehörkapselanteil (9e). Dieser weist in Seitensicht ventrocaudad und scheint nur schwach laterad aufgewölbt. Der terminale Kontakt zum Ex- und Basioccipitale war ver-

mutlich knorpelig unterbrochen (9f). In Abb. 30 fällt bei beiden dargestellten Neurocranialhälften eine in unmittelbarer Occipitalnähe der Bullaoberfläche ausgesparte, kleine Öffnung (9g) auf. Es könnte sich hierbei um die von BAREL et al. (1976: 184, 186) beschriebene „circular impression“ handeln. Diese entspricht meines Erachtens dem Glossopharyngeusforamen (IX) des Exoccipitales anderer Formen (vgl. PATTERSON 1964: 227; GREENWOOD 1976: Abb. 2). Weitere Foramina wären innerhalb des postkommissuralen dem Trigemino-Facialis-Fenster caudad direkt gegenüber gelegenen „Chamber floor foramen“ (9d; vgl. BAREL et al. 1976: 185) zu erwarten. Mehr als Umrisse sind jedoch auch hier nicht zu erkennen. Die sowohl taxonomisch (als auch phylogenetisch) interessante Frage ob bzw. inwieweit getrennte Foramina für den Hyomandibularstamm des Facialis und die Jugularvene vorhanden gewesen sein könnten (vgl. PATTERSON 1964: 434–441) muß daher vorerst unbeantwortet bleiben.

Epitoticum (Abb. 29–33: 11). Die Epitotica sind auf dem Schädeldach sowohl an der Bildung der Supratemporal- als auch der Temporalgrube beteiligt. Markantester Teil ist die kantige, caudolaterale Oberflächenaufwölbung. Sie bildet mit der Schädelmedianen einen Winkel von ca. 25° und stellt den seitlichen Abschluß der Supratemporalgrube dar. Caudad erfolgt ein verbreiteter Übergang in den posttemporalen Fortsatz (11a), der ventral und occipital durch den wulstig verstärkten Hinterrand des Knochens (11b; „epitotic pillar“ v. BAREL et al. 1976: 188) gestützt wird. Dieser setzt somit die dorsale Trennlinie beider Temporalgruben caudo- bzw. medioventrad fort. Der eigentliche Grubenbereich ist postmortal stark seitlich zusammengedrückt.

Intercalare (Abb. 29–33: 12). Es handelt sich zumeist um zwischen Prooticum, Pteroticum und Exoccipitale eingeschaltete liegende, anderweitig nicht zuzuordnende Reste. Beim in Abb. 28 A dargestellten Exemplar SMF P. 7083 liegen der Knochenoberfläche kleine, rundliche Gebilde, wahrscheinlich Reste der Pharyngealbezahnung, an. Diese sind feiner als die unter 3.4.4 beschriebenen Schlundzähne der „juvenilen“ Messeler Percoidei.

Das Supraoccipitale (Abb. 29–33: 13) reicht bis zwischen die Hinterränder der Frontalia, trennt somit die Parietalia vollständig. Der vordere, an der Bildung des Schädeldaches beteiligte Abschnitt ist abgeflacht, der Supraoccipitalkamm (13a) setzt erst über den Pterotica ein. Sein Anstieg entspricht in etwa dem der Frontallinie. Der Oberrand wirkt nicht scharfkantig, sondern zumindest rostrad abgeflacht und etwas verbreitert. Die Seitenfläche wird in Höhe der Epitotica durch eine horizontale Längsleiste (13b; „supraoccipital shelf“ nach GREENWOOD 1976: Abb. 3, 4) versteift. Der Grubenbereich ist wiederum stark deformiert.

Exoccipitale (Abb. 29, 30: 14). Die Exoccipitalia beider Seiten scheinen im Condylusbereich (14a), unterhalb des Foramen magnum („occipital foramen“) einander genähert. Ein rostro-dorsaler, massiver Kno-

chenwulst (14b; „vertebrad pillar“ v. BAREL et al. 1976: 190) stellt die jeweilige Verbindung zum entsprechenden (caudo-ventrad) Fortsatz des Epitoticums (11b) sowie dem Hinterrand des Pteroticums her und schließt somit den untersten Teil der Temporalgruben seitlich ab. Der flächige, ventrale bzw. prooticade Abschnitt des Exoccipitales ist infolge starker Deformation nur umrißhaft zu erkennen. Medio-dorsal des „vertebrad pillar“ ist in Condylusnähe ein größeres Foramen (?; 14c) zu erkennen. Weitere problematische Aussparungen (14e) finden sich auf dem verstärkten, epitoticaden Abschnitt. Das größere Foramen dürfte der Austrittsöffnung des ersten Spinalnerven (N. occipitalis) entsprechen, die kleineren denen des Hypoglossus (XII) und Accessorius (XI). Eine gegenüberliegende, etwas ventro-rostrad versetzte (aber sonst ähnliche) Vertiefung an der Grenze zum laminösen Knochen teil (14d) halte ich für das Vagusforamen.

Basicranialregion

Das Parasphenoid (Abb. 29–33: 15) ist unbezahlt und unter der Orbita ventrad vorgewölbt. Der rostrale Einschnitt für den Vomer (15a) reicht bis hinter die Ethmoidea. Die mediane Oberseite des Knochens ist im praetotalen Bereich gekielt (15b; Insertion des M. adductor arcus palatini). Mit Erreichen der Oticalregion zweigen beidseitig die Processus ascendentes (dorso-laterad und nahezu rechtwinklig) ab (15c). Bei einem Exemplar ist eine kleinere, wahrscheinlich dem Foramen der Carotica interna entsprechende Öffnung in Nähe der Kontaktzone zum Prooticum abzugrenzen. Direkt hinter dem Abzweig der aufsteigenden Fortsätze ist die Parasphenoidunterseite kurz einschnittartig verschmälert um sich sofort danach wiederum zur pharyngobranchiaden Apophyse (15d) zu verbreitern. Der occipitad angeschlossene Teil der Knochenunterseite ist in Längsachsenrichtung kerbig vertieft (15e). Die Struktur ist möglicherweise der „Apertura caudalis myodomi“ (GOEDEL 1974: Abb. 7) homolog.

Das Basisphenoid (Abb. 29, 30: 16) ist schmal und stellt direkt vor dem Proc. ascendens eine Verbindung zwischen Parasphenoid und Prooticum her.

Basioccipitale (Abb. 29, 39: 17). Der Condylus basioccipitalis (17a) wird dorsolateral vom gleichseitigen Exoccipitalcondylus überdeckt. Der laminöse, prooticade Abschnitt ist wie die entsprechenden Bereiche der Prootica und Sphenotica auf Grund der ursprünglichen Aufwölbung der Bulla sacculi deformiert. Seine ventral-caudale Seitkante (17b) wirkt verstärkt und in Condylusnähe oberflächlich aufgerauht bis spongiös.

Viscerocranium, Suspensorium; Palato-Pterygoidbogen

Vom Palatinum (Abb. 31–33: 18) liegt zumeist der rostrale Maxillarfortsatz (18a) frei. Das distale Ende (rezent Insertionspunkt des Ligamentum palato-maxillare) ist relativ breit und offenbar unvollständig verknöchert (Aussparungen an der Spitze). Ein mediader Gelenkcondylus für die rostro-palatinal Oberkieferaufhän-

gung sowie weitere funktionell beteiligte Fortsätze sind – vermutlich infolge der Überdeckung durch sonstige Elemente – nicht zu erkennen. Die Ausbildung des Lateoethmoids läßt jedoch eine doppelte („disartete“) Palato-Cranialverbindung einschließlich voll differenzierter Condylus vermuten. Bei einigen Exemplaren (SMF Me. 390, SMF P. 7089b; Privatsammlungsstücke) meine ich sogar Reste des rostralen, neurocraniaden Gelenkfortsatzes abgrenzen zu können. Bezahnungsspuren (18b) sind mitunter am ventralen Corpus sichtbar. Das Zahnband scheint schmal, einheitlich und aus büstenartig feinen Zähnen zusammengesetzt.

Ectopterygoid (Abb. 31–33: 19). Die Knochen stellen beidseitig im Winkel des Mandibulargaumens die Verbindung zum Quadratum her. Der Vorderrand ist konkav, eine Bezahnung nicht festzustellen.

Die Entopterygoide (Mesopterygoide; Abb. 31–33: 20) sind bei *Amphiperca* lediglich als problematische Reste erhalten. Diese reichen bis über den vordersten Oberrand des Metapterygoids und wirken stabiler als bei heutigen Percoidei.

Metapterygoid (Abb. 31–33: 21). Auch dieses scheint vollständig verknöchert und vergleichsweise massiv. Lediglich im rostralen Kontaktbereich zum Ent- und Ectopterygoid, sowie an der basalen Grenze zum Quadratum dürften Knorpelzonen vorhanden gewesen sein. Die Knochenoberfläche ist besonders im unteren Abschnitt aufgerauht (feine, zum Zentrum konvergierende Riefelung, 21b).

Das Quadratum (Abb. 31–33: 22) stellt beidseitig den ventralen Abschluß der Wangenregion dar und dient über den Proc. glenoidalis (22a) direkt der Unterkieferaufhängung. Der Knochen ist ähnlich stabil wie die Pterygoidea. Ein im Quadratoarticulargelenk errichtetes Lot erreicht nicht ganz die Orbitamitte.

Suspensorium; Hyoidbogen: Es sind Reste sämtlicher Derivate des zweiten Visceralbogens zu unterscheiden.

Das Hyomandibulare (Abb. 31–33: 23) steht zum Schädelkiel (Parasphenoid) um ca. 95° (bei einigen Exemplaren auch stärker) geneigt. Der hintere, vertikale Ast des Suspensoriums ist somit – entsprechend der Position des Quadratoarticulargelenkes – leicht caudo-ventrad gerichtet. Die Hyomandibularlänge liegt mit ca. 30 % der gesamten Neurocraniallänge etwas unter dem Vergleichswert von *Palaeoperca*. Hingegen ist der Abstand der neurocraniaden Gelenkcondylus (23b, c) größer (Tab. 15). Die Crista praeopercularis (23a) steht fast senkrecht auf dem Ramus ventralis, der Proc. opercularis (23d) ist gegenüber dem Sphenoticalfortsatz (6a) ventrad versetzt. Beide wirken massiv, ihre Gelenkstellen verstärkt.

Symplecticum (Abb. 31–33: 24). Das stabartig-schmale Rostralende liegt in eine entsprechende Vertiefung des Quadratoms (oberhalb des Proc. posterius) eingepaßt. Der dorso-caudale Hauptabschnitt ist in Nähe der Kontaktstelle mit Hyomandibulare/Interhyale (die unter einer laminösen Aufwölbung der Praeopercu-

larlamina verdeckt liegt) verbreitert.

Praeoperculum (Abb. 31–33: 25). Die Vorkiemen- deckel bedecken als dermale Elemente seitlich die Austosen der hinteren Suspensorialregion. Horizontal- und Vertikalast stehen gegeneinander um fast 110° geneigt, der Winkel zwischen beiden ist abgerundet. Der laminöse Vorder- bzw. Innenteil (25a) ist breit und ohne erkennbare Außenstruktur. Lediglich die bereits angesprochene laterale Aufwölbung stützt im Winkel äußerlich die Verbindungsstelle zwischen Symplecticum/Hyomandibulare/Interhyale. Der Praeoperculo-Mandibularkanal liegt im Knocheninnern und ist oberflächlich als abgeflachter Grat zu erkennen. Die häufigen Aufbruchstellen mit freiliegendem Lumen (25b) deuten auf eine schwache äußere Abdeckung, erschweren jedoch zugleich die Lokalisation „echter“ Poren, deren genaue Anzahl daher fraglich bleiben muß. Der Kanal selbst wirkt an den exponierten Stellen breit. Im Gegensatz zu der Annahme von WEITZEL (1933: 92) sind beide Äste des Vorkiemenbeckens gezähnt: Der Hinterrand des Vertikalteils ist im Dorsalabschnitt zunächst sehr fein unterteilt. Die Zähnung wird zum Winkel hin rasch gröber, die Richtung wechselt von caudo-dorsad über caudad nach caudo-ventrad. Der Vertikalast trägt schließlich an seinem Unterrand nur noch drei große, breite, „plectroide“ Einzelzähne rostro-ventrader Orientierung, deren Ausbildung zudem nicht allzuseiten variiert (vgl. 3.3.12).

Kieferapparat, Oberkiefer

Das Praemaxillare (Abb. 31–33: 26) ist auf der Unterseite des Alveolarfortsatzes (26a) dichtstehend fein bezahnt. Das Zahnband ist einheitlich breit, sämtliche Einzelzähnen leicht nach hinten gekrümmt. „Hundszähne“ (Fangzähne) fehlen. Der aufsteigende Fortsatz (26b) ist schmal und kurz. Die Maximallänge erreicht annähernd 50 % des Proc. alveolaris. Seine Fläche ist gegenüber dessen Außenseite mediad eingedreht, beide stehen also nicht ganz rechtwinklig zueinander. Gleiches gilt für die Hauptachsen der Fortsätze: Sie umschließen einen nach hinten offenen Winkel von nicht ganz 90°. Der Proc. articularis (26c) erreicht etwa $\frac{3}{4}$ der Länge des neurocraniaden Astes und ist nur wenig breiter als dieser. Der Umriß wäre als umgekehrt U-förmig zu bezeichnen. Die Fläche ist gegenüber dem zahntragenden Fortsatz nur geringfügig mediad gedreht. In Oberrandnähe (und direkter ventro-rostrader Verlängerung der Grenzlinie zum Proc. ascendens) ist ein kleineres Foramen (26c, „ventral external face Foramen“ von BAREL et al. 1976: 208) zu erkennen. Der Maxillarfortsatz (26d) ist wegen der seitlichen Überlagerung durch Teile des Maxillares nicht vollständig zu verfolgen. Er scheint jedoch als etwa über der Mitte des Proc. alveolaris beginnende, laminöse, dorsad graduierte Verbreiterung ausgebildet. Die Maximalhöhe dürfte nicht ganz der Länge des Gelenkfortsatzes entsprechen.

Das Maxillare (Abb. 31–33: 27) ist langgestreckt (ca. 58 % der Neurocranial- bzw. das 1,3–1,4fache der

Praemaxillarlänge) und unbezahnt. Ein an seinem Hinterrand errichtetes Lot erreicht die Schädelbasis hinter der Orbitamitte. Der rostrale Gelenkkopf wirkt in Seitenansicht distal abgestumpft und kräftig. Er ist leicht rostro-mediad eingebogen, gegenüber der Knochenlängsachse jedoch nicht zusätzlich dorsad geneigt. Markante Differenzierungen wie beispielsweise die bei *Palaeoperca* beobachteten Tuberkel fehlen bzw. sind wenig akzentuiert: Die vom proximalen Schaftoberrand zum Rostralfortsatz ziehende Linea anterioris (27a) ist weder scharfkantig, noch ausladend oder lokal höckerartig verstärkt, sondern grenzt als einfacher, breiter Oberflächengrat die sattelartige Auflagefläche des maxillaren Palatinalabschnitts ventral ab. Der Übergang in den Proc. articularis (27b; = Proc. rostralis) erfolgt praktisch ansatzlos. Der rostrale Fortsatz ist, ebenso wie der in einigen Fällen über dem Palatinum zu erkennende Oberrand des Proc. dorsalis (27c), lediglich wulstig verdickt. Der neurocraniade Condylus bleibt in der Regel ebenso wie der Praemaxillarfortsatz verdeckt. Er ist jedoch bei einem Exemplar möglicherweise als relativ großes, sphärisches-elliptisches Gebilde im vorderen Ethmoidalbereich sichtbar. Es könnte sich dabei allerdings auch um mediade Gelenkungsteile von Oberkieferelementen der gegenüberliegenden Schädelseite handeln.

Über den stabartig dünnen Schaft schließt sich in rückwärtiger Verlängerung der Gelenkzone der eigentliche Corpus an. Dieser ist nur wenig breiter als der rostrale Gelenkkopf, übertrifft den Schaft jedoch um mehr als das Dreifache. Die caudad zunehmend laminöse Verbreiterung erfolgt asymmetrisch zur Knochenlängsachse: Die rostral-ventrale Komponente überwiegt deutlich. Der Maxillarkörper ist auch bei geschlossenen Kiefern frei sichtbar, also nicht unter das Lacrimale eingebogen. Ein Supramaxillare (Abb. 29–33: 28) ist bei den meisten Exemplaren deutlich abzugrenzen. Es liegt dem caudalen Oberrand des Maxillarcorpus als dünnes Längselement auf.

Kieferapparat, Unterkiefer

Sämtliche Unterkieferelemente sind langgestreckt und kräftig, aber nicht sonderlich verbreitert.

Dentale (Abb. 29–33: 29). Der Coronoidfortsatz (29a) ist etwa ebensolang wie das Maxillare. Er steigt von der Symphysenregion gleichmäßig dorso-caudad an und bildet mit dem horizontalen Hauptast des Knochens einen (caudad geöffneten) Winkel von 20–25°. In Symphysennähe ist eine leichte „Kinnbildung“ zu verzeichnen. Die Bezahnung nimmt den gesamten Oberrand des Processus ein, die Zahnbandbreite beträgt ca. $\frac{1}{17}$ seiner Länge. Sämtliche Einzelzähne sind klein, spitz, leicht nach hinten gekrümmt und dichtstehend. Vergrößerte Fangzähne fehlen. Der Horizontalast ist breiter als der Coronoidabschnitt (ca. 1,8 x), der Unterrand (29b; Crista ventralis) nicht übermäßig ventrad vorgewölbt. Die Außenfläche wird mehrfach grob-cavernös vom Lumen des Mandibularkanal durchbrochen. Ich zähle 4

größere, längliche, fast ineinander übergehende Poren (29c), von denen die hinterste direkt an der Übergangsstelle zum Articulare liegt und beiden Elementen zugerechnet werden kann. Wie guterhaltene Stücke zeigen, entsteht der mitunter an eine kontinuierliche Oberflächenrinne erinnernde Eindruck durch Verlust der dünnlamelligen Knochenauflage im Zwischenporenbereich. Neben den bereits genannten Hauptaustrittsöffnungen des Kanals finden sich zwei weitere, kleinere im Vorderabschnitt des Dentales: Eine in unmittelbarer Symphysennähe direkt in der Mitte des Knochens, sowie eine andere direkt über den ersten „Hauptporen“ auf dem Coronoidfortsatz.

Articulare (Abb. 29–33: 30). Der Winkel des Primordialfortsatzes (30a) mit der Unterkieferlängsachse ist fast doppelt so groß wie der entsprechende Anstieg des Coronoidfortsatzes. Die Unterkiefergelenkfacette (30b) wird seitlich bzw. peripher durch eine umlaufende Knochenleiste verstärkt. Einem Überdrehen des Gelenks wirkt eine den Hinterrand der Fossa articularis umfassende und caudo-dorsad gegen das Quadratum gerichtete Ausbuchtung (30e) entgegen. In der Seitfläche dieses Proc. retroarticularis ist eine größere Öffnung für den Mandibularzweig des Seitenliniensystems ausgespart (29c). Der gesamte Ventralabschnitt des Articulares wirkt breit und ventrad ausladend. Die Oberfläche ist besonders in Gelenknähe durch rostrale Poren/grubige Vertiefungen strukturiert.

Das Angulare (Abb. 29–33: 31) bleibt praktisch auf einen caudoventraden, tuberkelartigen Processus (rezent: Insertion des Ligamentum mandibulo-interoperculare) beschränkt und ist dem Hinter- bzw. Unterrand des Articulares mittels einer Schrägsutur angegliedert.

Hyoid und Branchiostegalapparat

Hyomandibulare und Symplecticum wurden bereits besprochen. Die Gesamtlänge der nicht an der Kiefersuspension beteiligten Komponenten ist auf Grund von Überlagerungen im dorsalen Bereich (Inter-, Epihyale) durch Elemente des Opercular- und Branchiostegalapparates nicht zu ermitteln. Die Lageverhältnisse bei einigen Exemplaren mit stark abduziertem Hyoid lassen Werte um 60 % der Neurocraniallänge erwarten.

Ceratohyale (Abb. 31–33: 33). Die Knochen wirken sehr massiv und zum Epihyale (32) hin stark verbreitert. Die Außenfläche ist fein längsgeriefelt, der Vorderrand (Oberrand) des hypohyaden Ramus superioris (33a) konkav. Wie an einigen Exemplaren ersichtlich (Fig. 2, 5; Taf. 12) wurde dieser Einschnitt ursprünglich von einem (? teilweise knorpeligem) oberen Steg (33b; Proc. arcuatus) überdeckt. Somit sollte ein relativ großes und gestrecktes, vollständig abgeschlossenes Foramen (33c; F. ceratohyalis v. OBRHELOVÁ 1971: 379; „berycoid foramen“ von GREENWOOD 1976: 38) vorgelegen haben. Der Ventralast des Knochens (33d) ist gegenüber dem dorsalen geringfügig verlängert.

Hyophyalia (Abb. 31–33: 34). Beide Elemente sind stabil, von annähernd quadratischem Umriß. Das unter-

ste (34b) ist stets größer. Beim oberen (34a) ist wie bei *Palaeoperca* ein dorso-mediader Condylus zur Eingelenkung des Glossohyales zu unterscheiden.

Das Glossohyale (Abb. 31–33: 35) schließt als unpaares, medianes Element das Hyoid rostral-ventral ab. Der Hinterrand ist auf beiden Seiten im Kontaktbereich mit den oberen Hypophyalia abgerundet, der rostrale bzw. ventrale Teil hingegen flach und spatelartig verbreitert. Beim Exemplar SMF Me. 302 sind auf der Knochenoberseite Rauigkeiten zu erkennen, die möglicherweise Reste einer ursprünglich vorhandenen (feinen) Bezahnung darstellen. Entsprechende Bereiche kleinerer Exemplare (SMF Me. 390) scheinen jedoch völlig glatt.

Das Urohyale (Abb. 31–33: 36) stellt das caudale Gegenstück des Glossohyales dar. Der hyale Fortsatz (36a) ist dorsad etwas aufgekrümmt jedoch nicht als ausgesprochener Dorsalfortsatz (sensu LIEM 1970: 36) abzugrenzen. Die Ala verticalis (36b; „lamella“ v. BAREL et al. 1976: 236, 237) ist relativ breit¹⁵, am Hinterrand nicht eingeschnitten; die Ala horizontalis (36c; „wing“ v. BAREL et al. 1976: 236, 237) hingegen vergleichsweise schwach ausgeprägt.

Sämtliche Branchiostegalia (Abb. 31–33: 37) sind schmal, distad (caudad) zunehmend seitlich abgeflacht und liegen bei geschlossenen Kiefern dem Unter- und Hinterrand der Opercularia an. Die obersten sind stets am längsten und kräftigsten. Ihre exakte Anzahl und Verteilung auf die Hyoidelemente ist wegen häufiger Dislokationen schwer bestimmbar. Vermutlich sind lediglich 6 vorhanden, davon 4 mit direkter Insertion am seitlichen Hinterrand des Ceratohyales (Taf. 12, Fig. 2, 5). Das 5. liegt unmittelbar in der Kontaktzone von Cerato- und Epihyale, das 6. steht in ausschließlicher Verbindung zum letztgenannten Element. Ein 7., oberes, war bislang auch in Röntgenaufnahmen nicht zu erkennen.

Opercularapparat

Der Hinterrand des Operculums (Abb. 31–33) ist mit zwei abgeflachten, breiten Stacheln versehen, von denen der untere den oberen deutlich überragt. Beide sind durch eine ebenfalls breite, rundliche Einbuchtung getrennt. Diese kann bei entsprechend starker Deformation der Kiemendeckelzone (seitliches Aufpressen auf darunterliegende vordere Rumpfwirbel) auch V-förmig zugespitzt erscheinen. Unterhalb des „Hauptstachels“ scheint mitunter (SMF Me. 634, SMF P. 7089b) eine an das typisch „serranide“ Muster (vgl. GOSLINE 1966: 92, 93, 101) erinnernde zusätzliche rudimentäre Struktur vorhanden. Meiner Ansicht nach handelt es sich hierbei jedoch eher um eine durch das ebenfalls zugespitzte

¹⁵ Das Längenverhältnis scheint in Korrelation zur Individuengröße variabel (erhebliche Streuungen sind allerdings auch auf Grund unzulänglicher Erhaltung zu erwarten): Bei kleineren Individuen liegt der Wert meist bei 2, bei größeren meine ich ein Absinken bis auf 1,4 feststellen zu können.

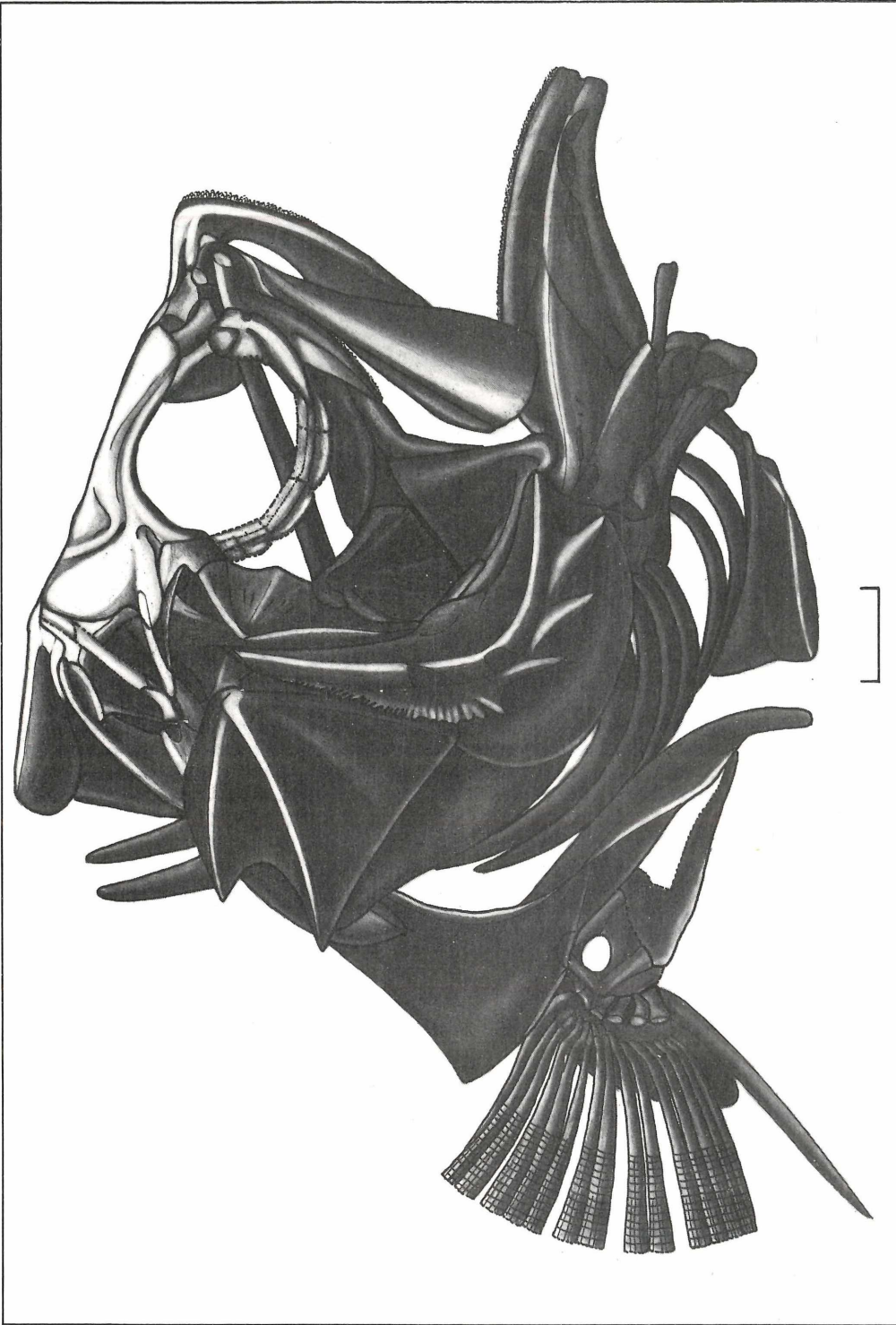
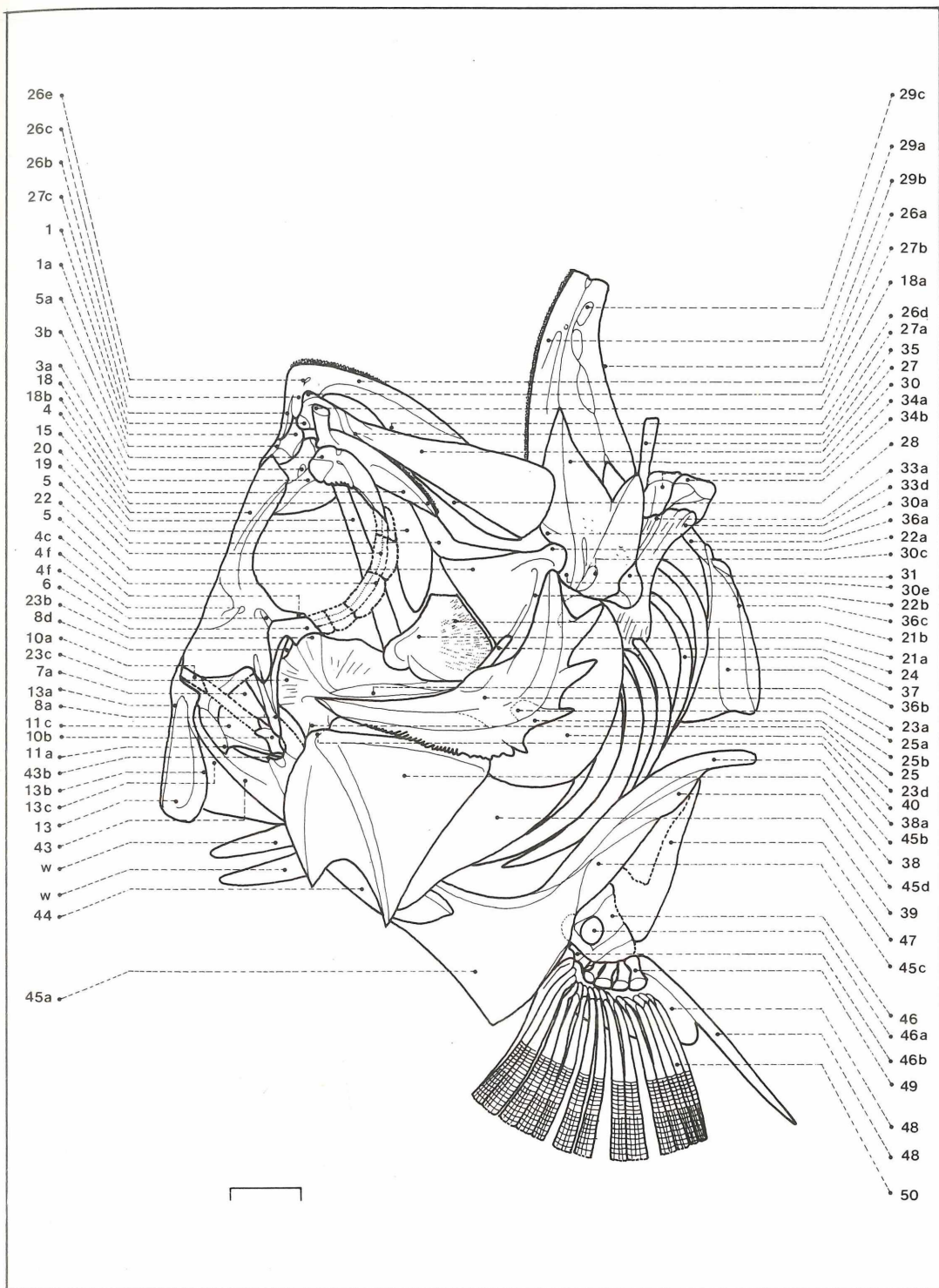


Abbildung 33, *Amphiperca multiformis*. Zusammenfassende Darstellung von Kopf, Schultergürtel und Pectoralis in Seitansicht. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Problemata; dünne Linien = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke = 5 mm. W = Dornfortsätze vorderer Rumpfwirbel, sonstige Bezeichnungen siehe 3.3.14; weitere Erklärungen im Text.



Ende des Suboperculum (Abb. 31–33: 39) verursachte Täuschung: Der fragliche „Stachel“ scheint bei allen Exemplaren durch eine Trennlinie vom Restknochen abgesetzt. Wesentlich eindeutiger ist der in direkter Verbindungslinie zwischen Hauptstachel und Proc. articularis (38a) oberflächlich abgezeichnete Knochenkrat einer auf der Innenseite des Operculums gelegenen mediaden Crista (rezent: Insertion der Levator- und Adduktormuskulatur, vgl. OSSE 1969: 309) zuzuordnen. Das Interoperculum (Abb. 31–33: 40) ist ventrad ausgebuchtet und glattrandig.

Branchialskelett

Eine klare Abgrenzung einzelner Komponenten wird auch hier durch seitlich aufgelagerte andere Viscerocranialteile erschwert. In Abb. 30B liegt dem Parasphenoid seitlich ein kleines, stabartiges Element an (41). Hierbei könnte es sich um das vorderste Pharyngobranchiale handeln. Bezahnungsspuren, möglicherweise oberer Pharyngealknochen sind in Abb. 30A in Nähe des Intercalares zu erkennen (42).

Relativ sicher sind bei dem auf Fig. 5 der Taf. 12 abgebildeten Exemplar die stabartig-langgestreckten Ceratobranchialia abzugrenzen. Sie tragen entlang des exponierten Vorder- (Innen-)Randes zahlreiche, kuppelartig von der Knochenoberfläche abgesetzte Zahnfelder. Die annähernd dreieckigen, vergrößerten und ventrol-medial genäherten unteren Pharyngealzahnplatten (Ceratobranchialia 5) sind auf Fig. 6 der Taf. 12 zu erkennen: Auch hier scheint die Bezahnung dichtstehend-fein und spitz.

Lagebeziehungen, Umriß und Ausbildungsbesonderheiten sämtlicher Schädelabschnitte einschließlich ihrer funktionellen Untereinheiten sind in Abb. 33 nochmals zusammenfassend dargestellt.

3.3.3 Wirbelsäule

Die Krümmung ist schwach S-förmig, der „konkave“ Anteil überwiegt. Der konvexe, dorsad gewölbte Praecaudalsabschnitt tritt bei hochrückigen, größeren Exemplaren deutlich hervor.

Die Wirbellängenkurve (Abb. 34) ist bimodal. Wie bereits bei *Palaeoperca* sind auch hier Anklänge an eine praemodale Charakteristik festzustellen. Ansonsten bestehen zwischen den Kurven beider Messeler Barschgattungen jedoch markante Unterschiede: Die Wirbel von *Amphiperca* sind kürzer. Die Längenmaxima im Abdominal- und Caudalbereich sind – entsprechend der geringeren Unterschiede der Wirbellängen beider Regionen – weniger stark vom Gesamtkurvenverlauf abgesetzt. Ebenso ist das beide Moden trennende Minimum bei *Amphiperca* weniger deutlich als bei der doppelflossigen Messeler Gattung. Für die hohen Standardabweichungen der Einzelwirbellängen gilt das unter 3.2.3 Gesagte. Auf Grund des hohen Anteils sessiler Rippen wären bei *Amphiperca* zudem verstärkt Störungen durch Torsionen im Praecaudalbereich zu erwarten. Offenbar wirkt dem jedoch die starke Neuraophysenüberlappung entgegen.

Die Gesamtwirbelzahl scheint – ebenso wie die Verteilung der Zentren auf die beiden Axialabschnitte – weniger konstant als bei *Palaeoperca*. Möglicherweise beruht ein Großteil dieser „Variabilität“ jedoch auf (durch die erwähnte Apophysenüberlappung sowie aufliegende sessile Rippen bedingten) Zählfehlern. Die Gesamtzahl schwankt zwischen 26 und 28 Wirbeln, davon 16–17 caudalen. Die Zählung der oberen Dornfortsätze gut erhaltener Exemplare ergibt 28 Zentren, wobei die Neuraophysen der beiden vordersten einander besonders dicht anliegen (vgl. Fig. 1–4, Taf. 14). 17 Schwanzwirbel sind die Regel, jedoch scheinen bei einigen Stücken mit ziemlicher Sicherheit nur 16 vorhanden.

Die vordersten Rumpfwirbel (Abb. 35A) sind durch die kräftigen, das jeweils vorhergehende Zentrum breitflächig dorsal überlagernden Neuraophysen höher als breit. Die Proportionen im restlichen Teil des Achsen skelettes entsprechen den Wirbellängenverhältnissen: Analog zu diesen schwankt der Umriß zwischen quadratisch (mittlere Rumpf- und Schwanzwirbel; Abb. 35B) und stehend-rechteckig (hinterster Rumpf-, vorderster Schwanzbereich; Abb. 36).

Die letzten Zentren (Abb. 41, 42: 1) sind wiederum in typischer Weise verkürzt. Parallel zur Abwandlung des Umrisses erfolgen Veränderungen der Oberflächenstruktur (1a, b): Das äußere Stabilisationssystem (Verstreben, Spongiosa externa) wird craniad und caudad reichhaltiger als im Mittelteil.

Die oberen Dornfortsätze (2a) sind unter Ausnahme der terminalen Zentren im gesamten Axialbereich stark ausgeprägt. Die beiden vordersten stehen nahezu senkrecht auf den Wirbelkörpern und liegen einander besonders dicht an. Alle übrigen sind mehr oder weniger stark zurückgebogen (vgl. Abb. 46). Hierbei ist die Neigung in der „Übergangsregion“ (mittlerer Achsenab-

schnitt) weniger deutlich als in den beidseitig angrenzenden Bereichen. Sämtliche Wirbelveränderungen erfolgen – mit Ausnahme der an den ersten Zentren – kontinuierlich.

Die dorsalen Praezygapophysen (4a) sind für den Intervertebralkontakt nahezu allein verantwortlich. Der Übergang in die dorsalen Processus-spinosi erfolgt derart nahtlos, daß sie praktisch als rostrale Verlängerungen dieser anzusehen sind. An ihrer Unterseite sind besonders im vorderen Axialbereich regelrechte Gelenkflächen für den Kontakt mit den caudalen Gegenstücken der jeweils voranstehenden Zentren ausgebildet.

Diese dorsalen Postzygapophysen (5a) sind wesentlich schwächer differenziert und sitzen dem jeweiligen Wirbelkörper direkt an. Entsprechend der Neuraophysenbildung nimmt die Intensität der Intervertebralkontakten caudad ab.

Das Parapophysen-(Basapophysen-)System (6) scheint frei von Besonderheiten. Die vordersten sind auf periphere Verstärkungen der grubigen Rippeninsertionszonen beschränkt. Sie liegen zunächst dorsal (im Bereich der Neuraophysen), werden jedoch caudad zunehmend auf die Flankenmitte bzw. den Unterrand verlagert. Die typische Form ventraler Fortsätze wird erst mit dem 7. Abdominalwirbel erreicht. Diese bleiben

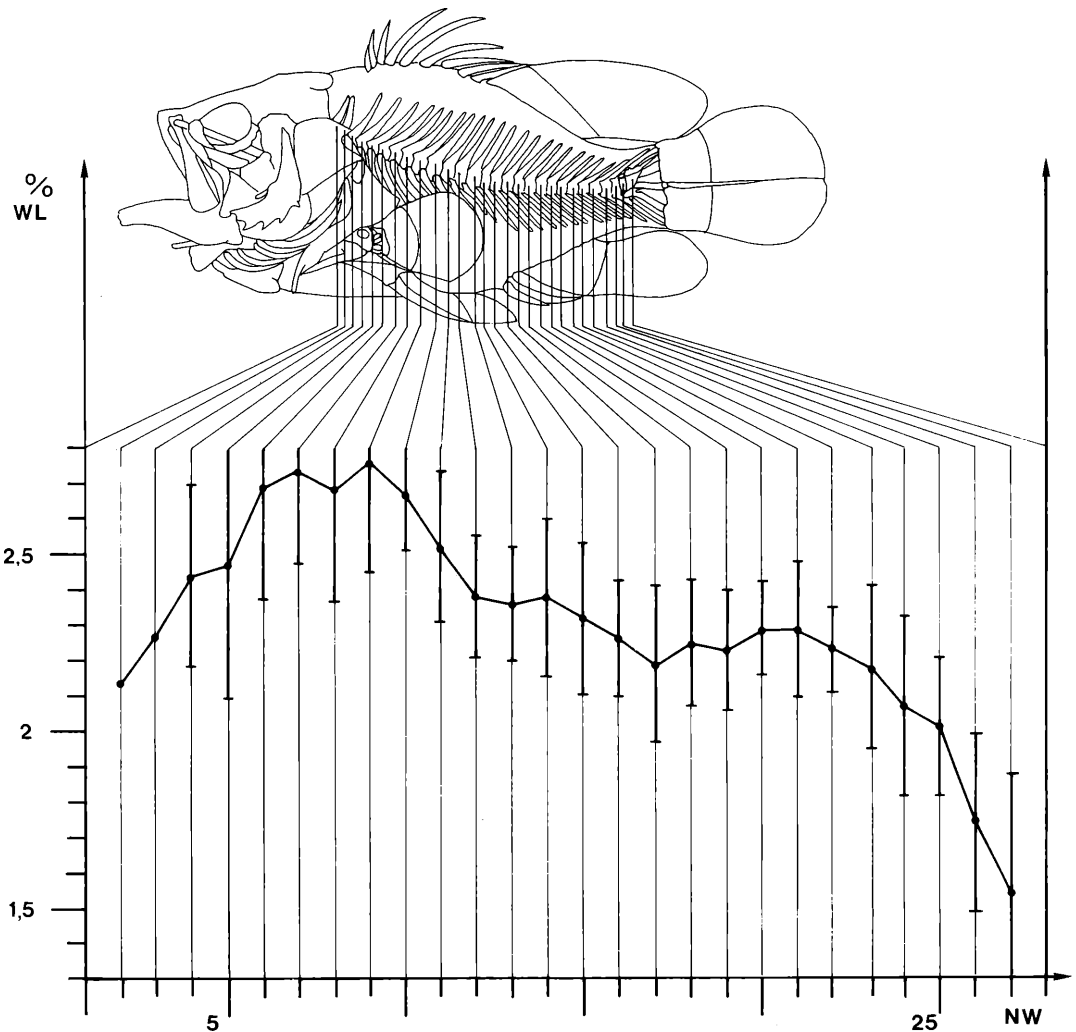


Abbildung 34. *Amphiperca multiformis*, Wirbellängenkurve. Mittelwerte und Standardabweichungen der Einzelwirbellängen von 15 verschiedenen Tieren (Direktmessungen; Röntgenbilder, Schublehre). Abszisse = Wirbelnummern (Zählung beginnt mit dem vordersten Zentrum); Ordinate = Wirbellänge als % der Standardlänge.

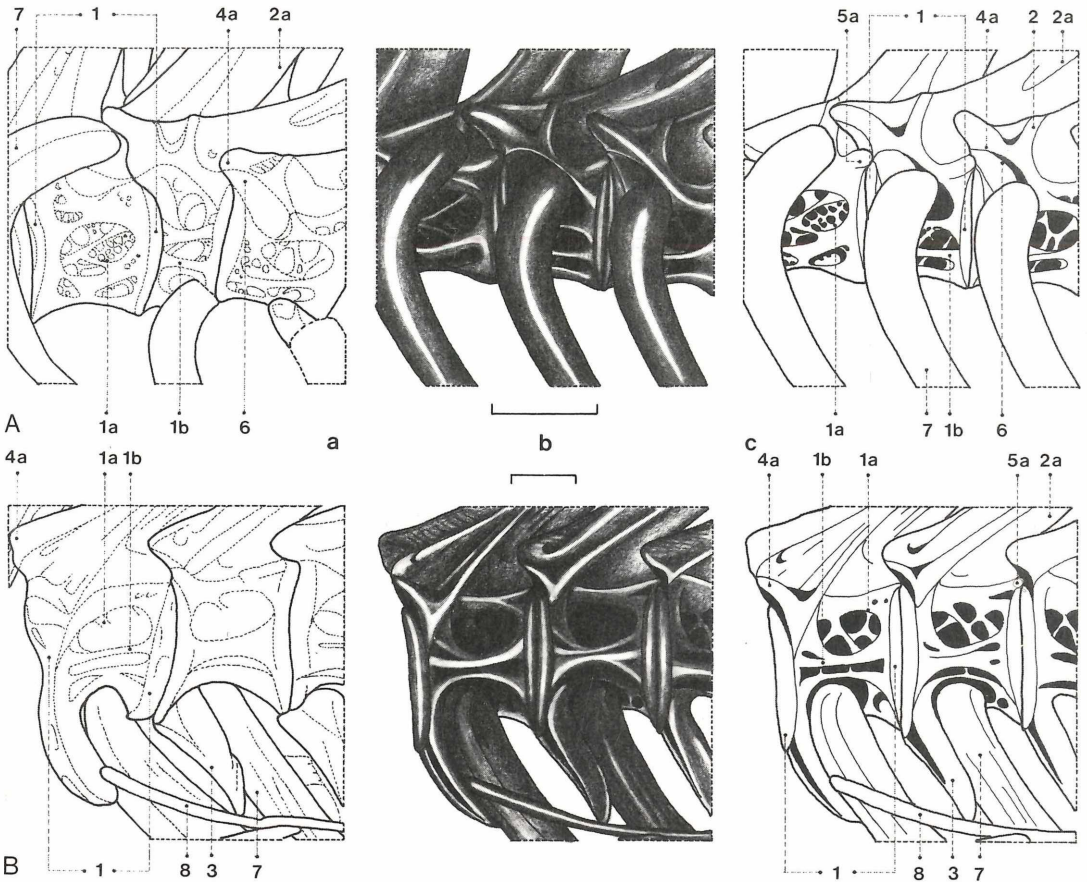


Abbildung 35. *Amphiperca multififormis*. Wirbel des vordersten (A) und mittleren (B) Abdominalbereichs, vorwiegend lateral. Detail (a), Gesamtbild (b), Legende (c). Die Darstellungen entsprechen den Fig. 8, 9 auf Taf. 12. Durchgezogene, dicke Linien = Elementgrenzen; fein durchgezogene und unterbrochene Linien = Oberflächenstrukturen; dunkel = grubige Vertiefungen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 2,5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

jedoch – mit Ausnahme der dem Hämaxanalkomplex direkt benachbarten – bei allen Zentren ziemlich kurz.

Sämtliche ventraden Zygapophysen (4b, 5b) scheinen wenig entwickelt. Die Neigung der unteren Dornfortsätze (3a) entspricht in etwa den dorsalen Gegenstücken (2a).

Ventralrippen (7) sitzen bereits den ersten postcranialen Zentren an und dürften bis zum letzten Praecaudalwirbel vorhanden sein. Gleiches gilt vermutlich für die Epipleuralia (8).

3.3.4 Paarige Extremitäten

Schultergürtel und Pectoralis (Abb. 31–33)

Das Posttemporale (43) ist in der für Percoidei typischen Weise gegabelt. Der Proc. dorsalis (43a) liegt dem Epitoticum auf. Der normalerweise mit dem Intercaleare verbundene Ventralast wird bei den meisten Exem-

plaren vom Oberrand des Operculums verdeckt. Proc. dorsalis und Oberrand des flächigen Knochenabschnittes bilden bei abduziertem Hyoid mit dem frei sichtbaren Vorderteil der Schädelbasis (Parasphenoid) einen Winkel von etwa 20–25°. Der breitlaminiöse Bereich ist in Längsachsenrichtung nicht wie bei *Palaeoperca* verlängert, der Hinterrand zudem mit ziemlicher Sicherheit glatt.

Ebenso ungezähnt und schwachkonvex ist der Hinterrand des Supracleithrums (44). Das Element scheint insgesamt langgestreckt, die Vorderkante etwas verstärkt und gerade. Beide konvergieren ventrad; der dem Cleithrum aufliegende Teil des Knochens (Apex) ist daher leicht zugespitzt.

Auch das Cleithrum (45) ist hinten glattrandig und an der Vorderkante leicht wulstig verstärkt. Es wird bei geöffneten Kiefern hinter den Opercularia frei sichtbar und

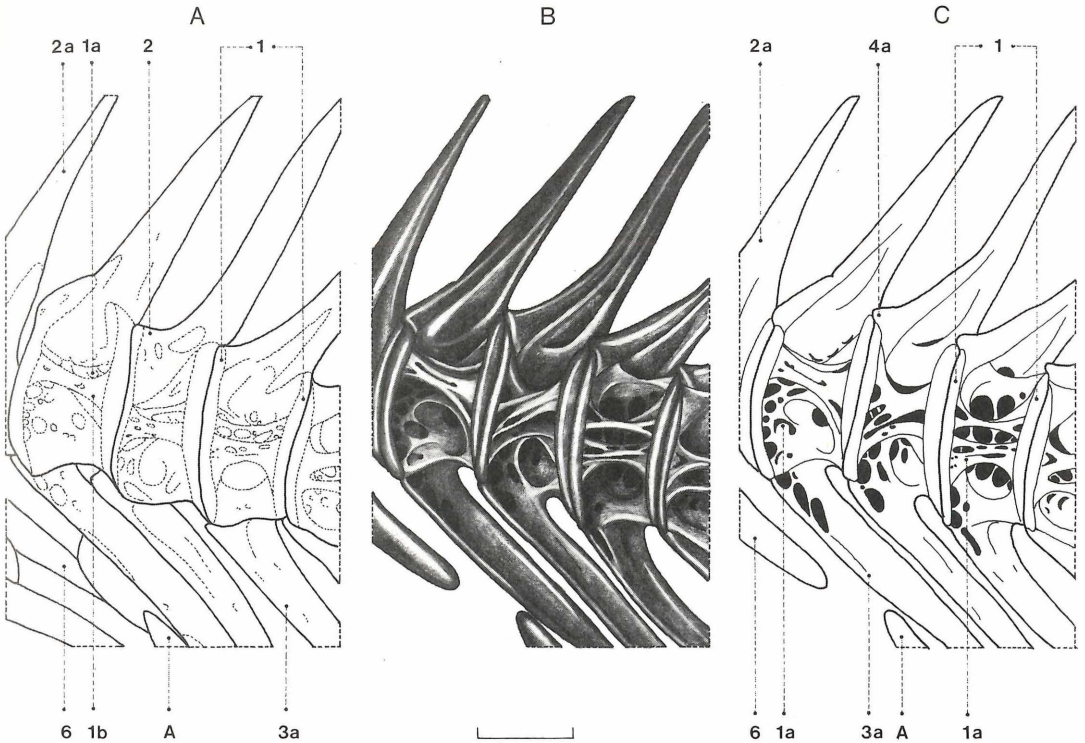


Abbildung 36. *Amphiperca multiformis*. Wirbel des vordersten Schwanzabschnittes in (für den Fossilzustand) typischer Lagebeziehung. 3. Caudalzentrum in nahezu idealer Seitlage, Restliche geringfügig tordiert. Detail (A), Gesamtbild (B), Legende (C). A. entspricht Fig. 11 auf Taf. 12. Dicke, durchgehende Linien = Elementgrenzen; dicke, unterbrochene Linien = Problematika, Begrenzung des Bildausschnittes; feine Linien (durchgehend/gepünktelt) = Oberflächenstrukturen; dunkel = grubige Vertiefungen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 2,5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, „A“ = Beginn des Hämoxanal Komplexes. Weitere Erklärungen im Text.

ist daher ziemlich exakt zu rekonstruieren. Die Gesamtausbildung ist als kräftig zu bezeichnen, die Grundform in Seitansicht sigmoidal. Die Lamina externa (45a) ist breit, im Umriss einem caudad gerichteten Dreieck vergleichbar. Der Ventralramus (45b) läuft im untersten Abschnitt spitz aus und ist deutlich nach hinten gebogen. Der vordere Laminabereich (45c) ist klar vom Restknochen abgesetzt.

Die Scapula (46) schließt sich dem medianen Innenteil des Cleithrums unterhalb der Lamina externa an und ist von annähernd quadratischer Gestalt. Die Peripherie ist verstärkt, in den hinteren Dorsalrand ist ein Gelenksattel (46b) für die obersten Pectoralflossenstrahlen eingelassen. Der Hinterrand ist im Kontaktbereich mit den Flossensträgern gerade, der Verlauf der ventralen Grenzlinie nicht genau zu bestimmen. Das Scapularforamen (46a) ist schwach oval.

Das Coracoid (47) sitzt im caudal-ventralen Winkel zwischen Cleithrum und Scapula. Die genauen Knochengrenzen sind ebenfalls nicht sicher festzulegen. Der Hinterrand dürfte jedoch auch mit dem oberen Eck-

bereich kaum über die Scapula hinausgeragt haben. Aussagen über ein Coracoidforamen sind nicht möglich. Bei fast allen Exemplaren bleibt der laminöse Oberteil des Postcleithrums (48) von den Radialia und Lepidotrichia überdeckt. Frei sichtbar ist somit lediglich der stachelartige, ventrale Abschnitt. Dieser scheint häufig paarig ausgebildet, da sich bei Seitlage des Fossils zusätzlich der entsprechende Teil des Gegenüberliegenden durch den Abdominalraum abzeichnet.

Es sind 4 Radialia (49) zu unterscheiden, die – wie bei *Palaeoperca* – ausschließlich mit dem Hinterrand der Scapula verbunden scheinen.

Vermutlich waren 15 Pectoralflossenstrahlen (50) vorhanden. Ihre Anzahl übertrifft damit sicher den von WEITZEL (1933: 92) angegebenen Wert (10). Die Zuordnung zu bestimmten Trägern variiert (vermutlich erhaltungsbedingt) geringfügig. Zumindest der oberste Strahl ist ungeteilt und leicht verkürzt, wahrscheinlich sogar die obersten beiden. Sämtliche anderen Lepidotrichia sind gegliedert und mindestens 2fach gegabelt. Aufspaltungen und Unterteilungen setzen vor dem Ende

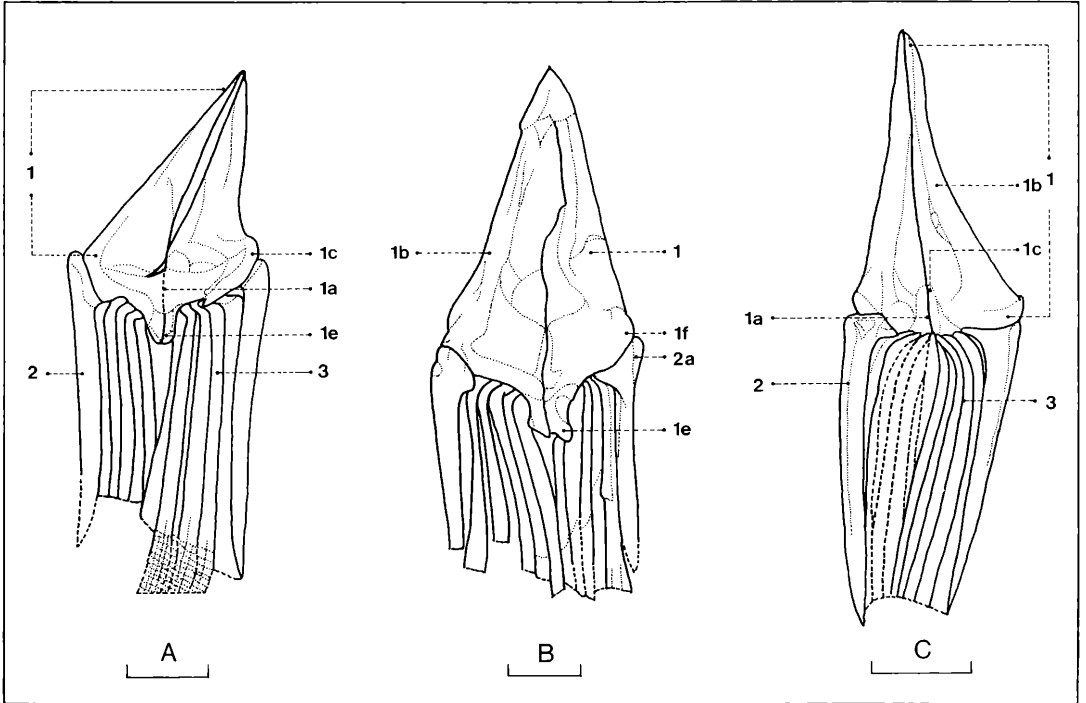


Abbildung 37. *Amphiperca multiformis*. Beckenknochen und Pelvis, Detail. A, B = Ventralansicht, C = Dorsalansicht. Die Darstellungen A, B entsprechen den Fig. 9, 10 auf Taf. 14. C wurde zur Vereinheitlichung des Gesamtbildes gegenüber dem Originalstück seitenverkehrt wiedergegeben. Durchgezogene, starke Linien = Elementengrenzen; unterbrochene Linien = Fragmente, Problematika; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen (einschließlich Bruchkanten), Weichstrahlunterteilungen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

der dorsalen „Randstrahlen“ ein. Die proximalen Gelenkbereiche sind verbreitert, Muskelinsertionspunkte als hakenartige Fortsätze zu erkennen.

Die Brustflosse ist caudad weit ausgezogen und erreicht fast den Hämoxanalkomplex. Der Hinterrand scheint symmetrisch gerundet.

Beckenknochen und Pelvis (Abb. 37, 38)

Sonderbildungen sind nicht zu erkennen. Die Insertion der Flossenstrahlen liegt geringfügig hinter die Pectoralis versetzt, die Spitze der Basipterygien (1) ist direkt der Cleithralsymphyse angeheftet. Auf Ober- wie Unterseite des Basipterygiums sind sämtliche, auch das Becken heutiger Percoidei kennzeichnenden Strukturen (1a–f) abzugrenzen. Der laterale Fortsatz (1f) ist im Gegensatz zu *Palaeoperca* nicht verstärkt; der Proc. medialis posterior (1d; „postpelvic process“ v. GOSLINE 1966) scheint abgestumpft und relativ kurz.

Neben einem kräftigen, schwach gekrümmten Stachel (2) sind in jeder Flossenhälfte 5 gegliederte und (mindestens doppelt) verzweigte Weichstrahlen (3) zu erkennen. Sämtliche Unterteilungen setzen etwa mit Ende des Hartstrahls ein. Der rezent dem Arrector zuzuordnende Stachelabschnitt (2a) tritt auf der Flossenunter-

seite besonders deutlich hervor. Ebenso scheint ventral die Insertion des Abductor superficialis an den Basen der Lepidotrichia durch überlappende, höckerartige Processus (3a) intensiviert. Caudad erstreckt sich die Pelvis bis zum Ansatz der Afterflosse.

3.3.5 Unpaare Extremitäten

Dorsalis (Abb. 39–40)

Die Rückenflosse ist einheitlich, ungeteilt. Die Basis von Stachel- und Weichstrahlabschnitten ist etwa gleichlang; beide Flossenteile gehen ohne Unterbrechung direkt ineinander über.

Der vordere, hartstrahlige Bereich beginnt über der Pectoralis und wird bei einigen Exemplaren von 9, bei anderen jedoch von 10 Stacheln (1) gestützt. Ihre Länge nimmt bis zum 4.–5. kontinuierlich zu, um danach ebenso graduell wieder zurückzugehen. Der größte Hartstrahl übertrifft den verkürzten ersten um etwa das Dreifache, den letzten jedoch nur um das 1,3–1,4fache seiner Länge. Die Stachellänge insgesamt nimmt zwar im Zuge der Individualentwicklung (Vergleich verschieden langer Exemplare) zu, ihr prozentualer Anteil an der Standardlänge jedoch ab. Eine derartige Wachstumscharakteristik ist auch von ande-

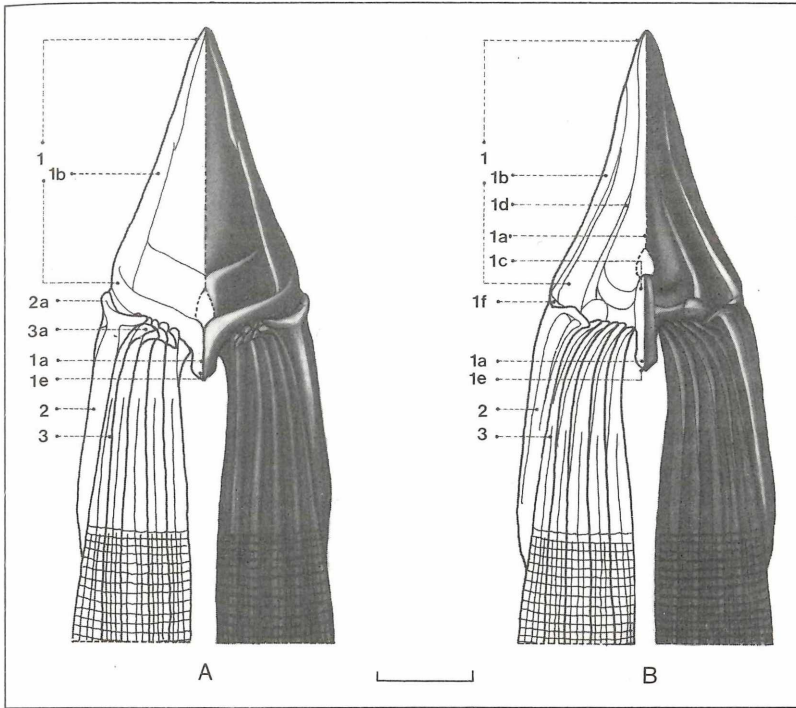


Abbildung 38. *Amphiperca multiformis*. Beckenknochen und Pelvis, zusammenfassende Darstellung und Legende. A = ventral, B = Dorsalsicht. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Dicke, durchgezogene Linien = Elementargrenzen; unterbrochene Linien = Begrenzung des Bildausschnittes, feine Linien = Oberflächenstrukturen, Weichstrahlunterteilung. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

ren Percoidei belegt (vgl. GAUDANT 1977: 675).

Der weichstrahlige Rückenflossenteil schließt sich dem stachelstrahligen Vorderabschnitt über dem Hämaxanalkomplex an. Es sind 12 sehr lange, gegliederte, und mindestens zweifach verzweigte *Lepidotrichia* (2) zu unterscheiden. Diese dehnen sich weit caudad aus (einige bis über die Schwanzflossenbasis) und übertreffen somit deutlich die Länge der Hartstrahlen. Gliederungen und Aufspaltungen setzen etwa in Höhe der letzten Stachelspitze ein, rücken im caudalen Teil jedoch zunehmend basad vor.

Sämtliche Gelenkabschnitte sind gut ausdifferenziert und lassen nahezu alle typischerweise vorhandenen Muskelansätze (1, 2: a–d) erkennen. Wie bereits bei *Palaeoperca* beobachtet, überwiegen auch hier im stachelstrahligen Teil kombinierte Zangen/Scharniergelenkungen (vgl. FRANÇOIS 1959: 84, 85): Die verbreiterten Strahlenbasen umfassen seitlich einen zapfenartigen, medianen Fortsatz des distalen Radiales (4) und sind dadurch nur begrenzt beweglich. Dieser seitliche Abschluß wird im weichstrahligen Abschnitt der Flosse zunehmend unvollständig, die *Lepidotrichia* sitzen den Enden der Pterygophoren weitaus lockerer auf.

Sämtliche Flossenträger (3, 4; einschließlich der abdominal liegenden) sind bei *Amphiperca* recht gut erhalten.

Diese im Gegensatz zu *Palaeoperca* stehende Beobachtung könnte zunächst auf dem (vor allem bei hochrückigen Exemplaren) vergrößerten Abstand der Pterygophoren zum Visceral-

raum beruhen, gilt aber auch für kleinere „flache“ Exemplare. Ich halte jedoch zusätzlich grundsätzliche, fossildiagenetische Ursachen für wahrscheinlich. Denkbarer Grund differierender Zerfallsraten wären z. B. gattungsspezifische Unterschiede der Magen-Darmtraktfüllung oder bzw. damit korreliert (vgl. FRYER & ILES 1972: 40, 41), anatomische Eigenheiten wie unterschiedliche Länge der Visceralabschnitte.

Mit Sicherheit liegen vor den eigentlichen Rückenflossenträgern im Gegensatz zu der Annahme von WEITZEL (1933: 92) 3 stachellose Träger, sogenannte *Praedorsalia* (5). Ihre Lagebeziehung zum Axialskelett scheint innerhalb des untersuchten Materials stark zu variieren (Abb. 39, 47).

Diese mitunter erheblichen Abweichungen sind nicht obligatorisch mit unterschiedlichem Öffnungswinkel der Kiefer/Abduktionsgrad des Hyoids oder bestimmten Lageverhältnissen zwischen Supraoccipitale und Rückenflosse (und somit der ursprünglichen Verkürzung der Epaxialmuskulatur) korreliert. Atypische Anordnungen kommen ebenso bei Exemplaren mit geschlossenem Maul vor, wie die mutmaßliche Normallage auch bei solchen mit geöffneten Kiefern und abduziertem Hyoid zu beobachten ist.

Praedorsalia werden sowohl durch ihre Einschaltung zwischen die dorsalen *Processus spinosi* als auch (in vivo) die Einbettung in die epaxonalen Muskelfasern in ihrer Lage fixiert. Die Dornfortsätze bleiben auch fossil erhalten. Die eben beschriebenen Variationen sollten daher während der Fossildiagenese erst bei fortgeschrittener Auflösung der Epaxialmuskulatur möglich sein.

Die nach meiner Ansicht normale *Praedorsalanordnung* bei *Amphiperca* stimmt weitgehend mit dem „*Serraniden*“-Typ in der Zusammenstellung von KENDALL (1976:

Tabelle 16. *Amphiperca multiformis*, Dorsalis. Verteilung und Lage von Flossenstrahlen und Pterygophoren im Vergleich zum Achsenskelett. N = Proc. spinosi der Neurapophysen; P = Pterygophoren-Nr. (mit den Praedorsalia beginnend); F = Flossenstrahl-Nr. Sonst siehe Tab. 9.

		I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII	IX	1	2	3	4	5	6	7, 8	9	10, 11	12	F
1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		N

Fig. 1) überein (dieser wird vom genannten Autor als basales Muster der gesamten Serraniden/Grammistiden-Entwicklungslinie angesehen).

Die Differenzierung im Gelenkabschnitt der eigentlichen Flossenträger entspricht den Verhältnissen heutiger Percoidei. Proximale und mediale Radialia sind offenbar immer zu einem einheitlichen Basale (3) verschmolzen.

Die distalen Radialia (4) sind in keinem Teil der Flosse sonderlich (vgl. 3.2.5.) verlängert. Sie sind – ebenso wie die dorsocaudalen Teile der Basalia – bei Scharniergelenken verbreitert und wirken so einem vorstacheligen Überdrehen der Stacheln entgegen. Im weich-

strahligen Hinterabschnitt der Rückenflosse sind sie zu kugelig-knorpeligen Gebilden reduziert. Hierdurch wird eine höhere Basalbeweglichkeit der Weichstrahlen ermöglicht.

Eine Übersicht zur wahrscheinlichsten Verteilung von Flossenstrahlen, -trägern auf die axial zuzuordnenden Skelettabschnitte wird in Tab. 16 gegeben. Wie zu ersehen, besteht peripher zwischen Flossenträgern und -strahlen im gesamten Rückenflössenbereich (bei Ausnahme des vordersten Teils) ein konstantes 1:1-Verhältnis, während bei Bezug zum Achsenskelett schwache Konvergenz vorliegt.

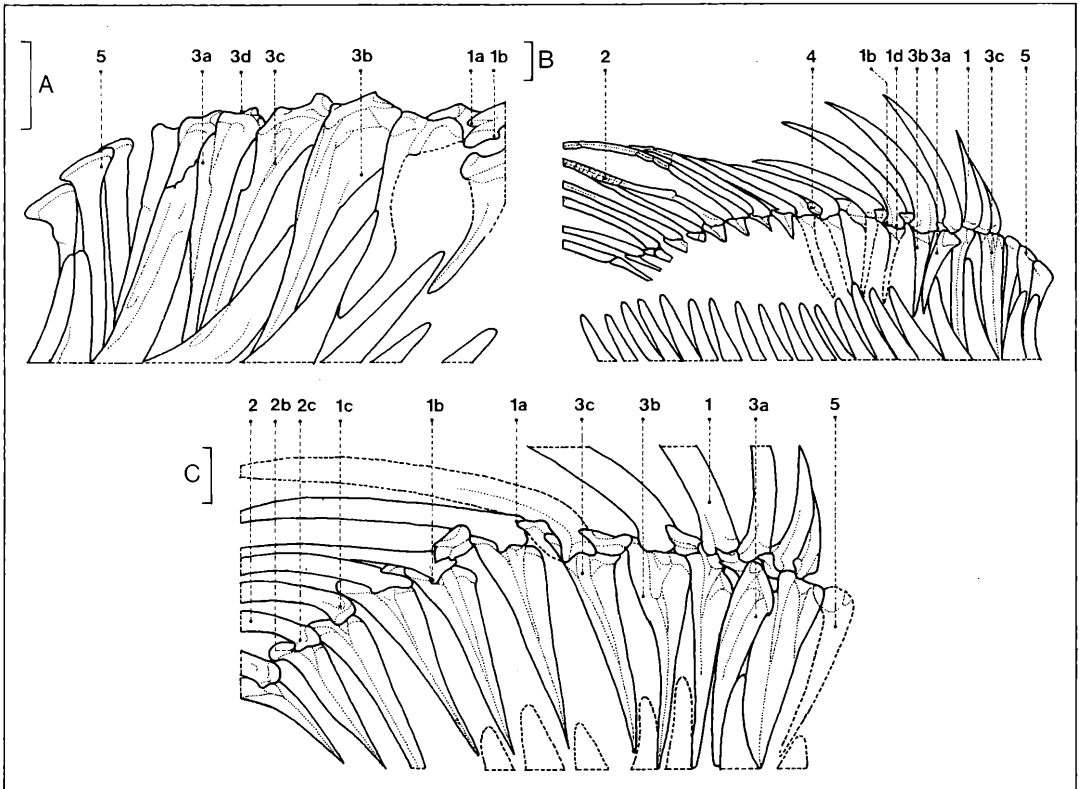


Abbildung 39. *Amphiperca multiformis* Dorsalis; Detail, lateral (verschiedene Exemplare). Durchgezogene Linien = Elementengrenzen; unterbrochene Linien = Problematika, Begrenzung des Bildausschnittes; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 8 bzw. 4, 5 auf Taf. 12 und 14. Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

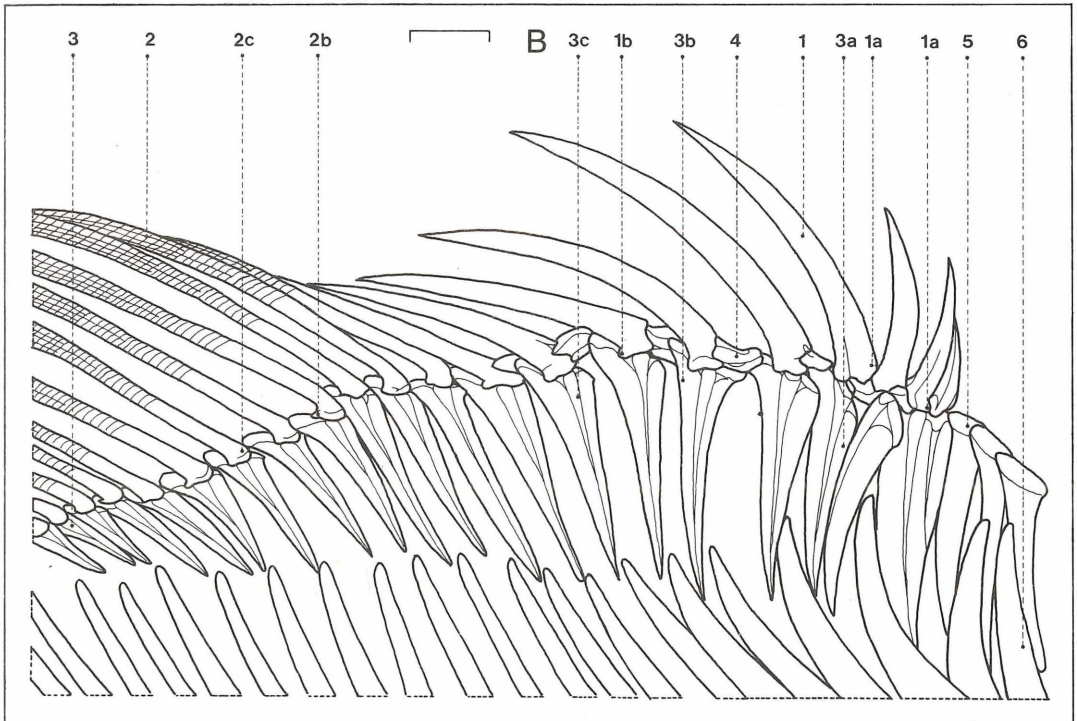


Abbildung 40. *Amphiperca multiformis*. Dorsalis, Zusammenfassende Darstellung, lateral. A = Gesamtbild; B = Legende. Dicke, durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Begrenzung des Bildausschnittes; feine Linien = Oberflächenstrukturen. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

Uropterygophorkomplex, Caudalis (Abb. 41–43)

Der Uropterygophorkomplex von *Amphiperca* stimmt exakt mit dem „serraniden“ (Vb)-Typ von MONOD (1968: 25–27, 191) überein: Urale Zentren sowie Urodermalia fehlen, ein Stegurale (7) sowie 5 Hypuralia (8–12) sind vorhanden. 3 dieser Stützplatten – und nicht wie WEITZEL (1933: 93) annimmt 1 – sind dem dorsalen Flossenlobus zuzuordnen. Die drei letzten Zentren sind direkt am Stützskelett beteiligt, ihre Oberflächenskulptur dementsprechend stark ausgeprägt. Das praeurale Zentrum 2 scheint bei manchen Exemplaren geradezu scheibenartig verkürzt, seine Neurapophyse auf einen flachen, dorsalen Knochenkamm (5) reduziert. Diesem liegt in direkter caudaler Verlängerung das vorderste Epurale (6) dicht an. Insgesamt scheinen 3 Epuralia vorhanden, auch wenn infolge starker gegenseitiger Überlagerung (und damit erschwerter Abgrenzung) miteinander nur 2 ausgebildet scheinen. Das Stegurale (7)

ist am Vorderrand unregelmäßig eingeschnitten, der Hinterrand zeigt im Kontaktbereich zum obersten Hypurale eine Einkerbung. Ein Pseudourostyl (1c) ist ausgebildet. Sämtliche Hypuralplatten (8–12) sind sowohl untereinander als auch vom Terminalzentrum frei. Sie liegen einander jedoch seitlich dicht an, so daß das Hypuraldiastem nahezu geschlossen erscheint. Das Foramen Parhypurale (13b) ist als deutlicher Einschnitt zu erkennen; der Parhypuralfortsatz (13a) scheint länger und spitzer ausgezogen als bei *Palaeoperca*. Schwierigkeiten bereitet wiederum (selbst im Röntgenbild) die Zählung der dorsalen und ventralen Randstrahlen (14, 15). Wahrscheinlich liegen epaxial 8 und hypaxial 7–8 vor. Der größte Randstrahl im Ventrallobus ist deutlich mit einem sogenannten „procurrent spur“ (15a; vgl. 3.2.5) versehen. Der Hinterrand der Pinna caudalis ist abgerundet und wird von 9 dorsalen und 8 ventralen, gegliederten Hauptstrahlen (16, 17) stabilisiert. Hier-

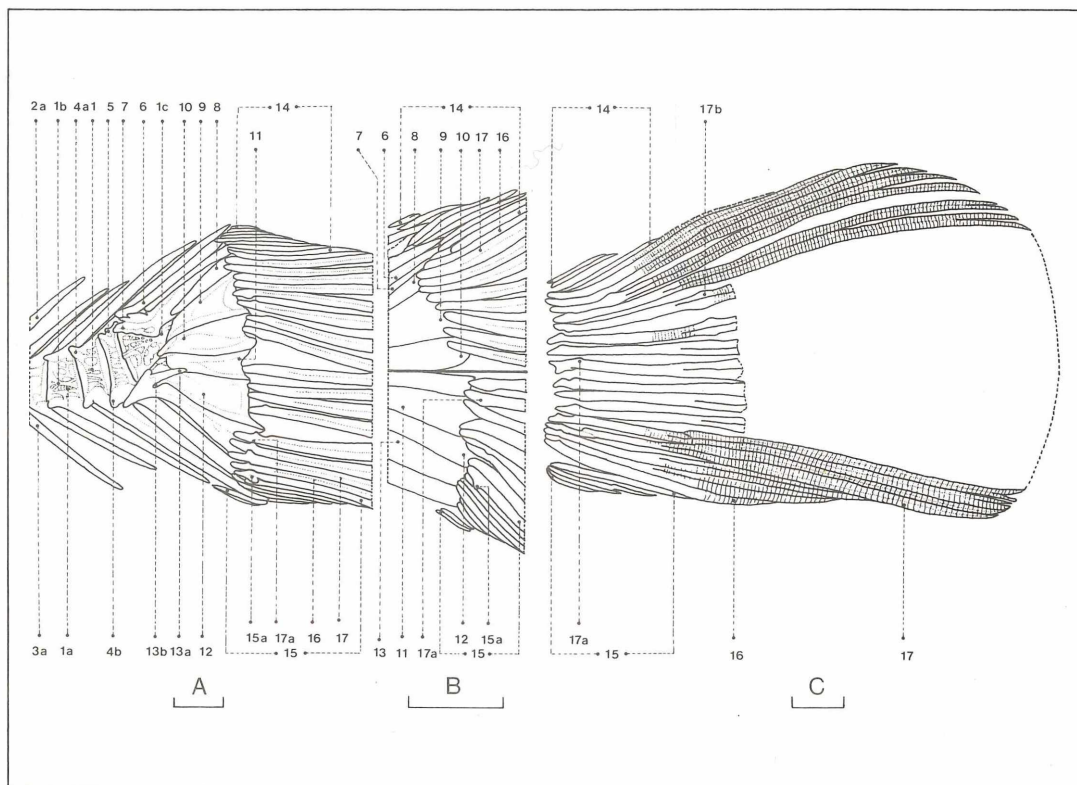
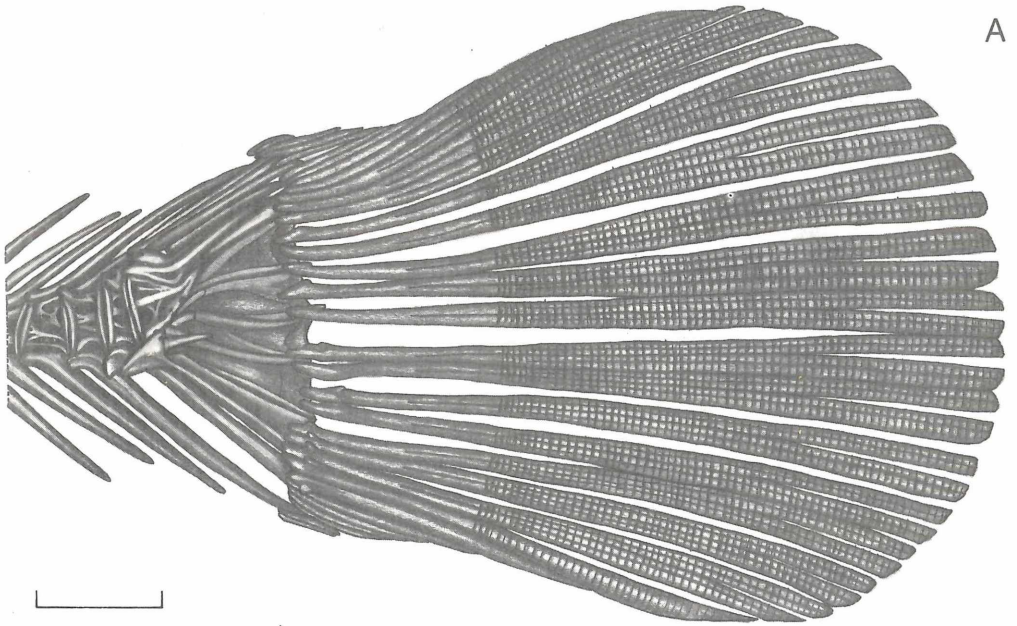
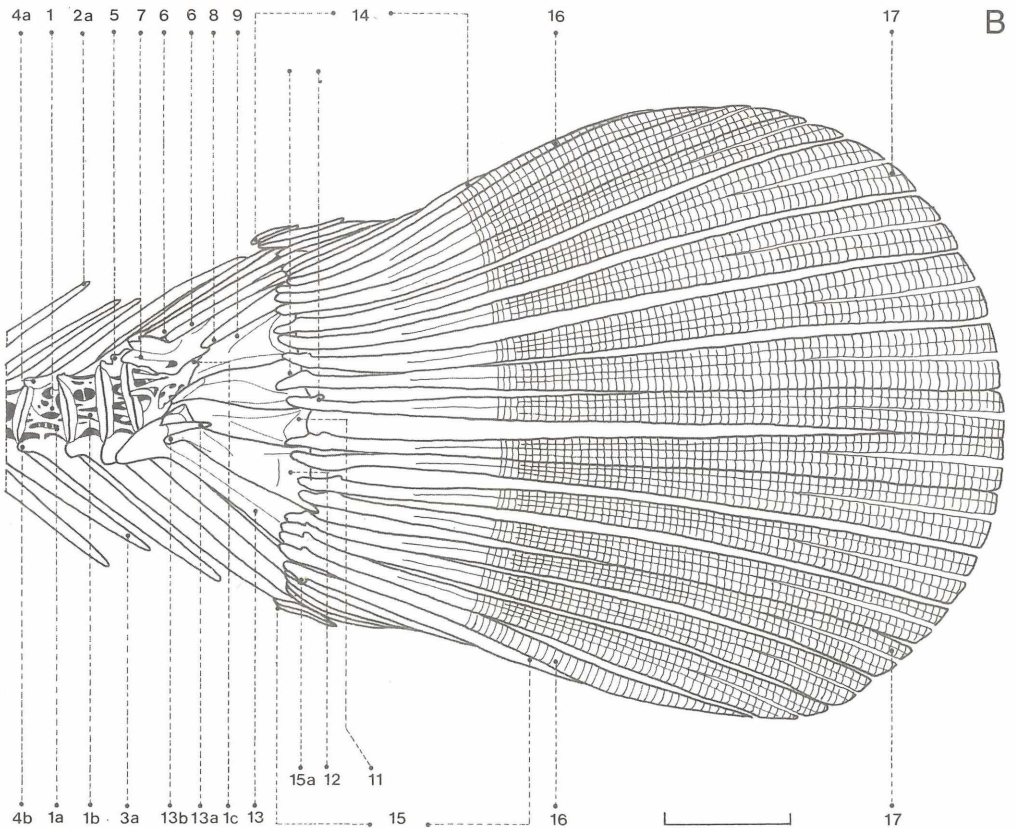


Abbildung 41. *Amphiperca multiformis*. Uropterygophorkomplex und Caudalis; lateral. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 1 (ob. Abb. B; gegenüber d. Orig. seitenverkehrt), 2 (unt. Abb. B), 4 (A) u. 5 (C) auf Taf. 13. Eingezzeichnete Vergleichsstrecken jeweils 5 mm. Durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Untergliederung der Lepidotrichia, Begrenzung des Bildausschnittes; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen. Beschriftungserläuterungen siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

Abbildung 42. *Amphiperca multiformis*. Uropterygophorkomplex und Caudalis, lateral; zusammenfassende Darstellung. A = Gesamtbild, B = Legende. Grobe, durchgezogene Linien = Elementbegrenzungen; unterbrochene Linien = Grenzen des Bildausschnittes; feine Linien = Oberflächenstrukturen, Unterteilung der Lepidotrichia; dunkel = grubige Vertiefungen. Eingezzeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.



A



B

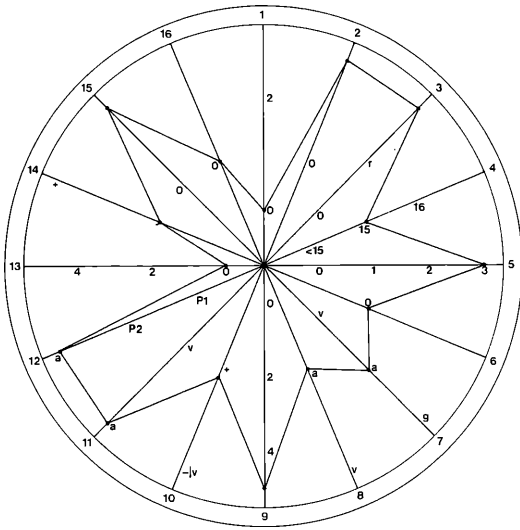


Abbildung 43. *Amphiperca multiformis*. Uropterygophorkomplex; schematische Übersicht der Ausbildung wesentlicher Komponenten. Beschriftungserläuterung siehe Abb. 22. – Mittel-Eozän (Lutetium), Messeler Ölschiefer; Grube Messel bei Darmstadt, Hessen, Bundesrepublik Deutschland.

von sind 8 bzw. 7 mehrfach aufgespalten (17). Die Basis sämtlicher Strahlen ist verbreitert, die Ansatzstellen der Flexoren (17a) gut differenziert. Die Verteilung auf die hypuralen Trägerplatten ist nicht konstant, ein Phänomen, das meiner Ansicht nach postmortalen Dislokationen zuzuschreiben ist. Ich halte folgende Anordnung für wahrscheinlich (Zählung der Hypuralia = röm. Ziffern ventral beginnend; 0 = Parhypurale; 1 = Proc. spinosus ventralis):

Nr. des endoskeletalen Trägerelements:

1	0	I	II	III	IV	V
Anzahl der zuzuordnenden Hauptstrahlen:						
1(0)	3(4)	3	1	3(2)	3(4)	3

Analıs (Abb. 44, 45)
 Der eigentliche (strahlige) Flossenteil beginnt unter dem 2. Schwanzwirbel und setzt sich aus 3 vorderen Stacheln (5) und ca. 8–10 gegliederten und mindestens doppelt verzweigten Weichstrahlen (6) zusammen. Die Hartstrahlen II und III sind ungefähr gleichlang und -stark: Sie übertreffen den ersten um das 1,7–1,8fache. Abweichungen treten dahingehend auf, daß in einigen Fällen der mittlere gegenüber dem letzten Stachel dominiert (vgl. Abb. 47). Die distale Gliederung und Unterteilung der Lepidotrichia setzt wie bei der Dorsalis etwas oberhalb der Stachelstrahlspitzen ein, nähert sich je-

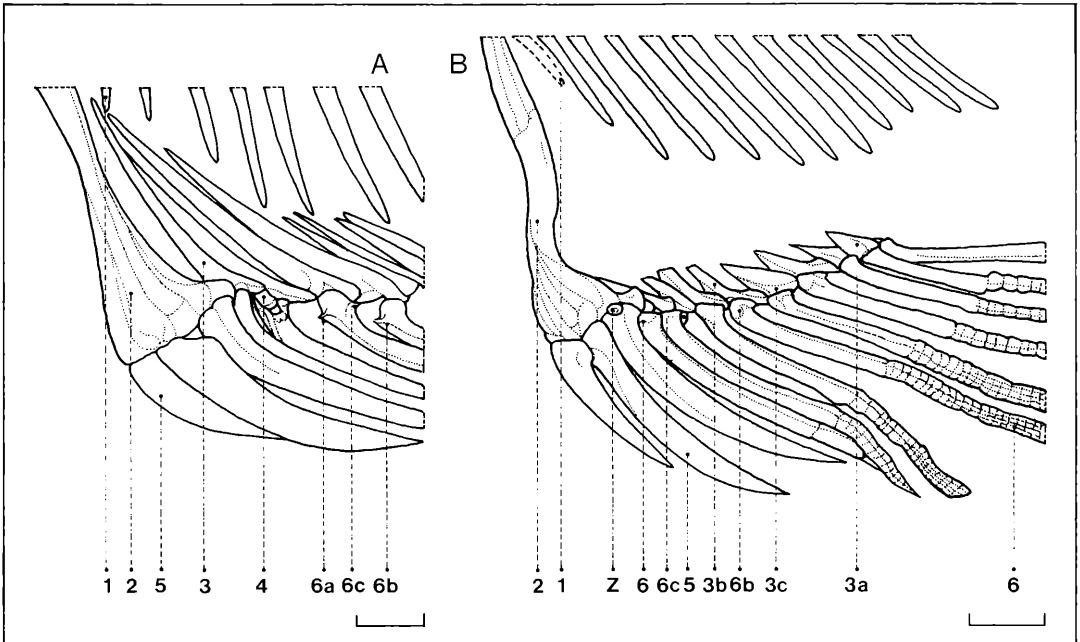


Abbildung 44. *Amphiperca multiformis*. Hämamaxanalkomplex und Analıs; Detail, lateral. Die Darstellungen entsprechen den Fig. 6 und 7 auf Taf. 14. Durchgezogene Linien = Elementengrenzen; unterbrochene Linien = Problematika, Begrenzung des Bildausschnittes; fein gepunktelt = Oberflächenstrukturen, Gliederung und Aufspaltung der Lepidotrichia. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

doch im Hinterabschnitt der Flosse zunehmend der Basis. Auch die Ausbildung der Strahlengelenkzonen entspricht weitgehend den vergleichbaren Bereichen der Dorsalis. Proximale und mediale Radialia sämtlicher Flossenträger (2, 3) scheinen einheitlich verschmolzen, lediglich die distalen (4) liegen getrennt vor. Die Lagebeziehung der Pterygophoren zum Achsenskelett bleibt wegen ihrer starken Schräglage und Verkürzung im Caudalabschnitt unsicher, Positionsabweichungen bei verschiedenen Tieren sind nicht selten. Letztere dürften wiederum auf postmortalen Verlagerungen beruhen. Die drei Stachelstrahlen teilen in der Regel einen vergrößerten und verlängerten Flossenträger. Dieser liegt dem Hämalfortsatz des ersten caudalen Zentrums (= 16.–17. bei Zählung vom Schwanzende) vorne an. Für die anschließenden Weichstrahlen und Flossenträger scheint ein 1:1 Verhältnis zu bestehen. Axiad herrscht Konvergenz vor: Die verbleibenden 10 freien Basalia (Pterygophoren) verteilen sich auf 7–8 Zwischenwirbelräume, wobei maximal 2 zusammenliegen.

3.3.6 Hautskelett

Die Schuppenbedeckung (Fig. 1–6; Taf. 17) reicht offenbar nur bis zur Opercular- und Wangenregion, das Schädeldach bleibt zumindest über den Frontalia frei. Die Cteniifelder sind schmal (vgl. 3. 2. 6) und fehlen den Schuppen der Schädelregion gänzlich. Bei Tieren unter 10 cm Standardlänge scheinen sie mitunter auf solche der hinteren Körperbereiche beschränkt.

Angesichts der auffällig gestreckten Form der Nuclei der vorderen Körperzone derartiger Exemplare liegt die Vermutung nahe, daß der „Verlust“ der Ctenii auf Regenerationserscheinungen beruht. Auch die Einschränkung in der Ausbreitung der Beschuppung stellt vermutlich ein präparations- bzw. erhaltungsbedingtes Sekundärphänomen dar. Andere Exemplare gleicher Größenordnung zeigen auch im Bereich des Vorderkörpers deutlich ausgebildete Kammschuppen. Die Unterschiede könnten allerdings auch wachstumsbedingt sein: Die Schuppenbildung beginnt bei Barschartigen in der Regel im schwanznahen Bereich (vgl. BALON 1959). Hier wären somit auch die ontogenetisch zuerst gebildeten Ctenii zu erwarten. Kammschuppen über der Seitenlinie werden beim rezenten *Eupomotis* überhaupt erst mit Ablauf des ersten Lebensjahres gebildet (CREASER 1926: 30) und treten bei *Apomotis* ausschließlich bei älteren Tieren (und zwar im unteren Körperflankenbereich) auf. Die eingangs erwähnte „anomale“ Gruppe mit cycloid beschupptem Vorderkörper könnte somit entweder aus Tieren einer „höheren“, aber unterentwickelten, oder aus solchen einer „niedrigeren“ jedoch schneller wachsender Altersklasse zusammengesetzt sein. Eine Überprüfung derartiger Vermutungen über die Analyse der Schuppenoberflächenstrukturen („Annuli“) ist wegen der geringen Körper- und Schuppengröße der betreffenden Exemplare nicht möglich.

Folgenden Merkmalen der *Amphiperca*-Schuppen wäre – gemäß dem Bestimmungssystem von McCULLY (1961: 198–209) – diagnostische Bedeutung zuzumessen:

Monodonten in Radialreihen stehend, primäre und sekundäre nicht regelmäßig alternierend. Nuclei nicht doppelt so lang wie breit, keine transversalen Auflagerungen von Knochenmaterial im Zentralsektor der Schuppen. Monodonten nadelartig; Re-

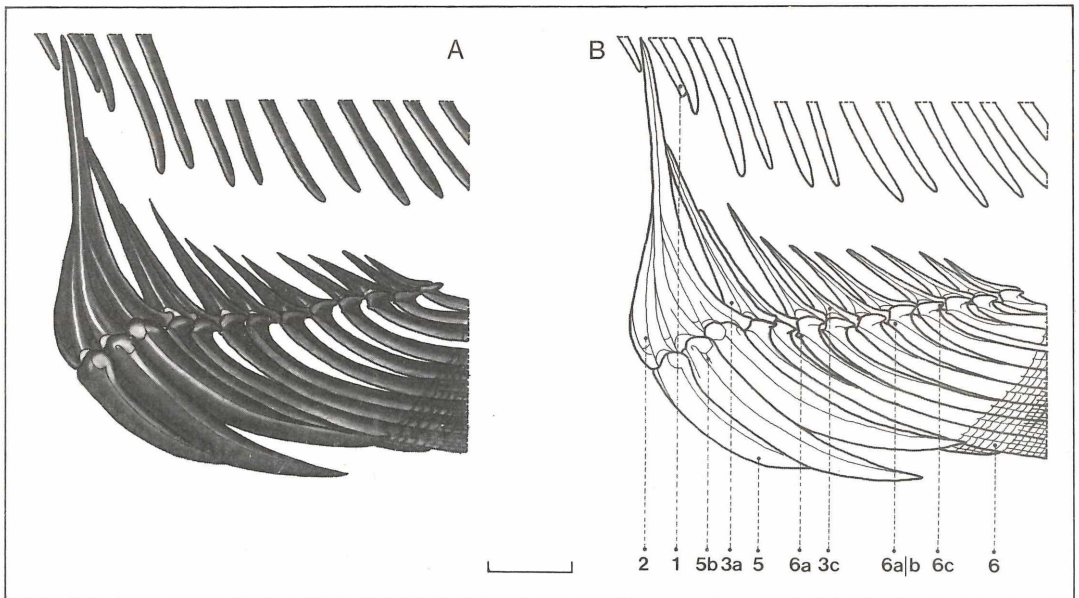


Abbildung 45. *Amphiperca multiformis*. Hämamaxanalkomplex und Analis; zusammenfassende Darstellung, lateral. A = Gesamtbild, B = Legende. Grobe, durchgezogene Linien = Elementgrenzen; unterbrochene Linien = Begrenzung des Bildausschnittes; feine Linien = Oberflächenstrukturen, Gliederung und Unterteilung der Lepidotrichia. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Beschriftungserläuterung siehe 3.3.14, weitere Erklärungen im Text.

Tabelle 17. *Amphiperca multiformis*. Zusammenstellung von Messungen und Zählungen. Die Lage der jeweiligen Meßstrecken ist unter Verwendung der in () beigefügten Kennziffern der Abb. 25 zu entnehmen. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen. Die Anzahl der vermessenen Exemplare findet sich unterhalb der jeweiligen Meßwerte.

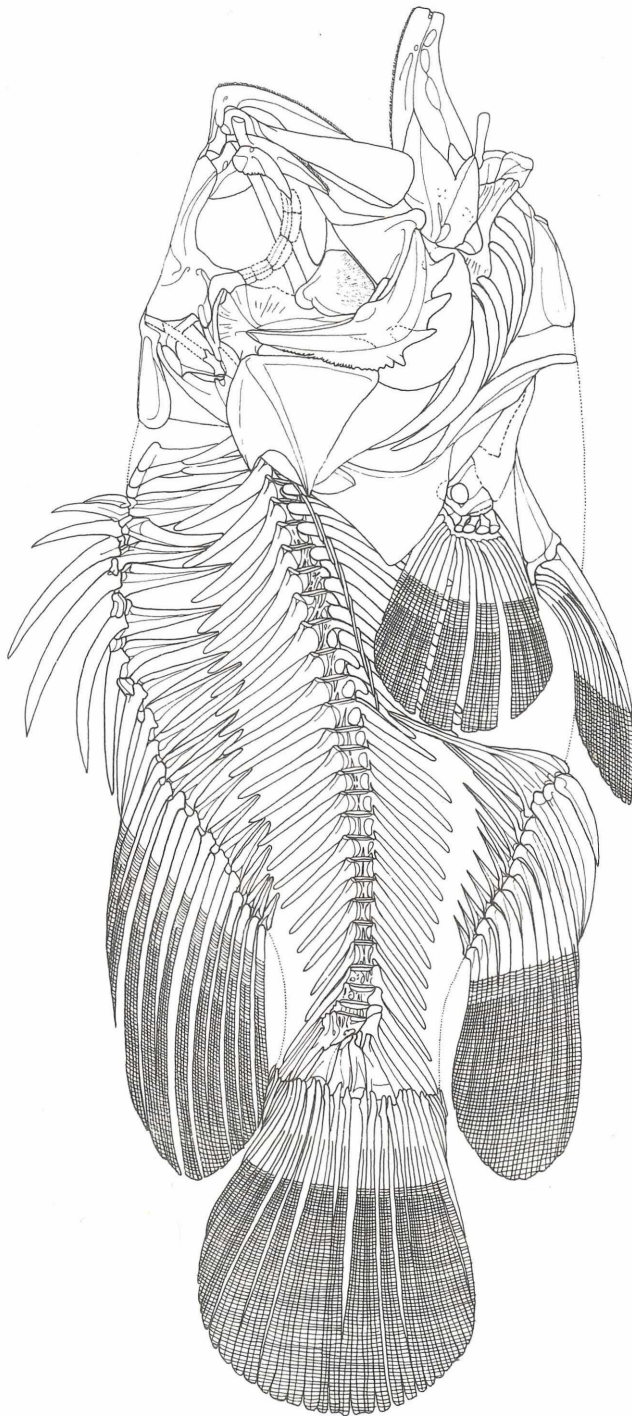
Maße (cm)		Proportionen		Zählungen	
A. Standardlänge (2)	11.84 ± 3.66 - 25 -	-	-	Wirbel, insgesamt	26-28 (10-11 + 16-17)
B. Körperbreite, max. - ohne Kopf - (4)	5.76 ± 2.49 - 24 -	B als % A.	47.67 ± 8.19 - 24 -	Anzahl der Branchiostegalia	6 (? 7)
C. Praedorsallänge (8a)	4.44 ± 1.21 - 24 -	C als % A.	38.74 ± 3.45 - 24 -	Flossenstrahlen, Pectoralis	ca. 15
D. Praeanallänge (9)	8.19 ± 2.49 - 24 -	D als % A.	70.43 ± 3.57 - 24 -	Flossenstrahlen, Pelvis	I + 5
E. Praepelvislänge (10 + 11)	5.49 ± 1.73 - 23 -	E als % A.	47.92 ± 3.19 - 23 -	Flossenstrahlen, Dorsalis	IX-12
F. Praepectorallänge (11)	5.06 ± 1.68 - 21 -	F als % A.	45 ± 3.1 - 21 -	Flossenstrahlen, Caudalis	(?)8-1-8/ 7-1-(?)7-8
G. Kopflänge (5)	4.57 ± 1.3 - 14 -	G als % A.	38.45 ± 2.73 - 14 -	Flossenstrahlen, Analis	III + 8-10
H. Neurocraniallänge (Schnau- zenspitze/Cond. occipitalis)	3.87 ± 1.2 - 24 -	H als % A.	33.39 ± 2.88 - 24 -		
I. Maxillarlänge (Längenausdeh- nung, max.)	2.17 ± 0.73 - 21 -	I als % G. I als % H.	49.14 ± 5.95 - 13 - 58.02 ± 6.92 - 21 -		
J. Längster Stachel, Dorsalis (13a)	2.65 ± 0.61 - 10 -	J als % A.	19.64 ± 1.98 - 10 -		
K. Stachellänge, Analis (14).		K (III) als % A.	15.11 ± 2.76 - 19 -		
	I. 0.88 ± 0.21 - 18 -	I:II:III	1:1.7 ± 0.5: 1.78 ± 0.31		
	II. 1.58 ± 0.31 - 21 -				
	III. 1.6 ± 0.34 - 18 -				
L. Stachellänge, Pelvis (16)	1.6 ± 0.33 - 18 -	L als % A.	15.5 ± 3.57 - 18 -		
M. Länge der Schwanzwirbelsäule (19)	4.68 ± 1.55 - 24 -		39.95 ± 3.74 - 24 -		

duktionen auf die Spitze begrenzt, verbleibende Stümpfe länger als breit und die Basen der nachfolgenden nicht überlappend.

Meiner Ansicht nach bestehen die größten strukturellen Übereinstimmungen mit der Gruppe I von McCULLY (1961: 212). Einige Charaktere, wie beispielsweise die mitunter gestreckt erscheinenden Nuclei, erinnern jedoch an „Epinephelinae“

Eine zusammenfassende Darstellung wichtiger Körpermaße und Proportionen einschließlich weiterer Kennzeichen von *Amphiperca multiformis* wird in Tab. 17 sowie Abb. 46 gegeben.

Abbildung 46. *Amphiperca multiformis*. Habitus, Übersicht; lateral. Eingezeichnete Vergleichsstrecke 5 mm. Dies entspricht einem Exemplar mittlerer Standardlänge (ca. 11,5 cm). Weitere Erklärungen bei der Besprechung der einzelnen Körperabschnitte im Text.



3.3.7 Systematik

Die diagnostischen Merkmale (vgl. 3.2.7; 3.3) verbinden *Amphiperca* – wie *Palaeoperca* – mit den Percoiden. Ebenfalls analog dem unter 3.2.7 Gesagten liegt auch eine Einstufung unter den Serraniden (im weiteren Sinne) nahe. Problematischer wird die weitere Zuordnung. Sowohl das zweistachelige Operculum, wie auch der eingeschnittene Oberrand des Ceratohyales, die fehlende Gelenkung von pectoralen Radialia mit dem Coracoid und die relativ hohe Gesamtwirbelzahl von *Amphiperca* wären nach dem Bewertungsschema von GOSLINE (1966: 102) eher als Percichthyiden-Charaktere einzustufen. Ebenso konnte JOHNSON (1975: 10–21) bei keinem der von ihm untersuchten Serraniden einen

„procurrent spur“ im ventralen Caudallobus feststellen. Dieser ist jedoch bei Percichthyiden durchaus vorhanden. Für eine Angliederung von *Amphiperca* an die Serraniden (im GOSLINEschen Sinn) sprechen – neben dem äußeren Erscheinungsbild – wiederum das (wahrscheinlich) doppelte Palatoethmoidalgelenk, die getrennten (möglicherweise aber medial genähernten) Exoccipitalgelenkfacetten, der relativ kurze Proc. medialis posterior des Basipterygiums, die Anordnung der Praedorsalia sowie das Fehlen eines Urodermales (Uroneurales) im caudalen Stützskelett. Da ich – wie verschiedene andere Autoren – die erstgenannte Merkmalsgruppe für relativ plesiomorph erachte, schlage ich die gemeinsame Klassifikation von *Amphiperca* mit den

Tabelle 18. *Amphiperca*. Abgrenzung von fossil belegten Familien der Percoiden auf Grund einfacher, meist äußerlicher Merkmale. Zusammenstellung nach Angaben von BERG (1958: 248–275), GOSLINE (1966: 102), ROMER (1966: 359–361), OBRUCHEV (1967: 675), JOHNSON (1975: 10–21) und NELSON (1976: 217–295). Die Zusatzangaben in () informieren über Erstbeleg. Vorkommen und geographische Verbreitung der jeweiligen Taxa. Die von OBRUCHEV als Percoiden geführten Labridae, Scaridae, Champsodontidae, Chiasmodontidae, Trachinidae, Uranoscopidae und Leptoscopidae zählen nach neuerer Auffassung zu anderen Unterordnungen und bleiben unberücksichtigt. Die Merkmalsfolge ist hierarchisch, für jedes neu hinzukommende gelten zusätzlich alle vorgenannten. Familienbezeichnungen nach NELSON (1976).

Merkmale <i>Amphiperca</i>	Familien der Percoiden mit abweichender Charakteristik.
A. Eine einheitliche Dorsalis mit gut ausgeprägtem Stachel- und Weichstrahlabschnitt; diese nicht deutlich getrennt	Centropomidae (ab Paleozän; marin, brackisch, teils Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Percichthyidae (sensu GOSLINE; ab Paleozän; marin, brackisch, Süßwasser; trop. temp. Regionen der Welt), Apogonidae (ab Eozän; marin, einige brackisch, selten Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Percidae (ab Eozän; Süßwasser; nördl. Hemisphäre), Sillaginidae (ab Oligozän; marin, brackisch; Indo-Pazifik), Lactariidae (ab Miozän; marin; Indo-Pazifik), Echenidae (ab Oligozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Carangidae (ab Eozän; marin, selten brackisch; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Menidae (ab Paleozän; marin; Indo-Pazifik), Sciaenidae (ab ? Unterkreide; marin, brackisch, Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik; weitere Bemerkungen siehe Tab. 11), Ephippidae (ab Eozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Enoplosidae (ab Eozän; marin; Celebes, Süd- und Ostaustralien), Oplegnathidae (ab Pliozän; marin; Japan, W.-Australien, Tasmanien, Hawaii, Galapagos, Südafrika), Owstoniidae (ab Pliozän; marin, Tiefsee; Indo-Pazifik), Cepolidae (ab Eozän; marin; Ostatlantik außer Europa, Mittelmeerraum, Indo-Pazifik).
B. Basis der weichstrahligen Teile von Rücken- und Afterflosse nicht caudad verlängert	Pomatomidae (ab Miozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Leiognathidae (ab Oligozän; marin, brackisch; Indo-Pazifik), Bramidae (vgl. Bem. Tab. 11; marin, Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Monodactylidae (vgl. Bem. Tab. 11; marin, brackisch, teils bis ins Süßwasser; W.-Afrika, Indo-Pazifik), Chaetodontidae (ab Eozän; marin; Atlantik, Ind. Ozean, Indo-Pazifik).
C. Caudalis gerundet	Centrarchidae (ab Eozän; Süßwasser; Nordamerika), Kuhliidae (vgl. Bem. Tab. 11; marine Küsten, einige Süßwasser; Indo-Pazifik), Priacanthidae (ab Eozän; marin; trop.-subtrop. Gebiete; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Lutjanidae (ab Eozän; marin, selten Ästuare; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Pomadasysidae (ab Eozän; marin, einige brackisch, selten Süßwasser; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Sparidae (ab Paleozän; marin, selten brackisch; Atlantik, Ind. Ozean, Pazifik), Toxotidae (ab Tertiär; Meeresküsten, brackisch, Süßwasser; Indien bis Philippinen, Australien, Polynesien), Embiotocidae (ab Paleozän; marine Küsten, selten Süßwasser; Nordpazifik), Pomacentridae (ab Eozän; marin, selten brackisch; alle trop. Meere).
D. Hämapophysen der vorderen Rumpfwirbel nicht zur Muskelinsertion verlängert; Supramaxillare vorhanden	Cichlidae (ab Eozän; Süß- und Brackwasser; Zentral- und Südamerika, W.-Indien und Afrika, Madagaskar, Syrien).
E. Operculum mit 2 Stacheln, „procurrent spur“ vorhanden, 27–28 Wirbel	Serranidae sensu GOSLINE, NELSON; (ab Paleozän; marin, einige Süßwasser; trop./temp. Meere).

Serraniden im GOSLINESchen Sinn – evtl. als „Plesion“ im Sinne von PATTERSON & ROSEN (1977: 160) – vor. Entsprechend zu 3.2.7 gibt die folgende Tabelle (18) eine Übersicht zur Einordnung der Gattung bei den Percoiden. Auch hier wurde Wert auf möglichst einfache Zuweisungskriterien gelegt.

3.3.8 Vergleich, Abgrenzung von fossilen Formen

Wiederum möchte ich auf weite Teile des bereits unter 3.2.8 Gesagten verweisen: Für Fossilvergleiche kommen die bereits dort genannten Formen in Frage, Tab. 19 wurde daher nach den gleichen Richtlinien wie Tab. 12 zusammengestellt.

Wie aus Tab. 19 ersichtlich, weichen bereits triviale morphologische Kennzeichen von *Amphiperca* klar von möglichen fossilen Bezugsformen ab. Eine Abtrennung als gesonderte Gattung scheint daher sinnvoll. Ich möchte in diesem Zusammenhang die Unterschiede zu *Anthracoperca* VOIGT besonders betonen, da diese Gattung bisweilen als jüngeres Synonym der Messeler Form angesehen wird (BERG 1958: 249; JERZMANSKA 1977: 64). Eine derartige Identität ist meines Erachtens

mit ziemlicher Sicherheit auszuschließen, zumal beide Taxa auch in anderen (nicht in der Tabelle erwähnten) wesentlichen Charakteren nicht übereinstimmen:

Laut Beschreibung/Darstellung von VOIGT (1934: 80, 90, 91; Taf. 14) ist das Praeoperculum bei *Anthracoperca* ungezähnt, die beiden vordersten Hartstrahlen der Dorsalis stehen auf getrennten Pterygophoren und die letzten beiden Praeadorsalia liegen gemeinsam zwischen den Dornfortsätzen der Rumpfwirbel 1 und 2. Sollte außerdem die von JERZMANSKA (1977: 64) gegebene Rekonstruktion des caudalen Stützskelettes zutreffen¹⁶, sind die Hypuralplatten 1 und 2 im unteren Schwanzflossenlobus miteinander verschmolzen. Sämtliche genannten Merkma-

¹⁶ Verschmelzung hypuraler Elemente im Schwanzskelett von Barschartigen ist grundsätzlich nicht selten und wird (MONOD 1968: 616) in der Regel als relativ fortschrittlicher Charakterzustand gewertet. Sie erfaßt jedoch meist beide Caudalloben in gleicher Weise. Die von JERZMANSKA postulierte Asymmetrie ist auch in funktioneller Hinsicht schwer verständlich: Es wären Schwierigkeiten beim Schwimmen auf gerader Bahn zu erwarten. Die dargestellte große Lücke zwischen dem mutmaßlichen Verschmelzungsprodukt der untersten Hypuralplatten und den anschließenden, dorsalen scheint mir daher eher auf einen (sekundären) Verlust des Hypurale 2 hinzuweisen.

Tabelle 19. *Amphiperca*. Abgrenzung von fossilen „Serraniden“ (s. l.) und einigen nahestehenden Formen. Weitere Angaben siehe Tab. 12.

Merkmale <i>Amphiperca</i>	Fossile „Serranidae“/diesen nahestehende Formen mit abweichender Merkmalsausbildung.
A. Dorsalis einheitlich, Stachel- und Weichstrahlabschnitt nicht durch deutliche Einkerbung getrennt.	<i>Arambourgia</i> (= <i>Apogonoides</i> BLEEKER 1849; Pliozän; Nordafrika/Cheilodipteridae bzw. Apogonidae), <i>Avitolabrax</i> TAKAI 1942 (Miozän; Ostasien), <i>Cyclopoma</i> AGASSIZ 1833 (Eozän; Europa), <i>Dapalis</i> GISTEL 1848 (= <i>Smerdis</i> AGASSIZ 1833; Eozän, Nordafrika; Palaeozän-Miozän, Europa/Centropomidae bzw. Chandidae), <i>Eolates</i> SORBINI 1970 (Eozän; Europa/Centropomidae), <i>Mioplosus</i> COPE 1877 (Eozän; Nordamerika/Percidae), <i>Palaeoperca</i> MICKLICH 1978 (Eozän; Europa), <i>Paralates</i> SAUVAGE 1833 (Oligozän; Europa/Percidae, Centropomidae; zählt n. neuerer Auffassung nicht zu den Perciformes), „ <i>Perca</i> “ <i>beaumonti</i> AGASSIZ 1834 (Oligozän; Europa), „ <i>Perca</i> “ <i>lepidota</i> AGASSIZ 1832 (= <i>Labrax oeningensis</i> WOODWARD 1901; Miozän; Europa), <i>Properca</i> SAUVAGE 1880 (Eozän-Miozän; Europa).
B. 27–28 Wirbel (11–12 + 16–17), 9–10 Dorsalflossenstacheln	<i>Acanus</i> AGASSIZ 1838 (Oligozän; Europa), <i>Anthracoperca</i> VOIGT 1934 (Eozän; Europa), <i>Blabe</i> WHITE 1936 (Eozän; Nordafrika), „ <i>Perca</i> “ <i>alsheimensis</i> H. V. MEYER 1859 (Miozän; Europa/vermutlich ident. mit <i>Morone aequalis</i> / <i>M. moguntina</i>), <i>Priscacara</i> COPE 1977 (Eozän; Nordamerika/Pomacentridae, Cichlidae), <i>Prolates</i> PRIEM 1899 (= <i>Pseudolates</i> PRIEM 1898; Paleozän; Europa), <i>Proserranus</i> PATTERSON 1964 (Paleozän; Europa), <i>Protanthias</i> DAVID 1943 (Miozän; Nordamerika).
C. Operculum zweistachlig	<i>Platylates</i> STORMS 1887 (Oligozän; Europa).
D. Längenverhältnis der Analflossenstacheln III~II > I	„ <i>Perca</i> “ <i>moguntina</i> H. V. MEYER 1859 (= <i>M. moguntina</i> ; Miozän; Europa; die Art wird von FRIZZEL & DANTE zur Gattung <i>Allomorone</i> gerechnet).
E. Supramaxillare vorhanden; Ventrallobus d. Caudalis mit „procurrent spur“	<i>Bilinia</i> (REUSS 1844) (Tertiär/Aquitän; Europa).
F. Frontalia mit glatter Oberfläche	<i>Eoserranus</i> WOODWARD 1908 (Tertiär ?, Paleozän ?; Südasien), <i>Phosphichtys</i> ARAMBOURG 1952 (Eozän; Nordafrika). In beiden Fällen nur Neurocranien bekannt.
G. Apikales Cteniielfeld der Körperflankenschuppen schmal, zum Nucleus spitz zulaufend	<i>Paramorone</i> DAVID 1946 (Unteres Tertiär; Nordamerika/nur Schuppen bekannt).

le sind bei der Messeler Gattung anders ausgebildet. Angesichts der besonderen Bedeutung des Schwanzflossenstützskeletts bei der Beurteilung systematischer (und auch phylogenetischer) Fragen (MONOD 1968; JOHNSON 1975), wären die letztgenannten Unterschiede besonders schwerwiegend.

Wesentlich mehr Probleme bereitet da schon die Trennung der Gattungen *Amphiperca* WEITZEL/*Bilinia* (REUSS 1844). Letzterer fehlt jedoch offenbar das Supramaxillare und im caudalen Stützskelett sind nur zwei Epuralia vorhanden (OBRHELOVÁ 1971: Abb. 6. Die Bezeichnung trifft allerdings nur auf die beiden obersten der dort dargestellten Elemente zu. Eine derart niedrige Anzahl kommt jedoch innerhalb der Percoidei kaum vor und erscheint aus diesem Grund fraglich: 2 Epuralia werden außer bei Cichliden noch bei einigen Centropomiden beobachtet.)

Ferner liegen nach den Darstellungen von OBRHELOVÁ sämtliche Praedorsalia bei *Bilinia* vor dem Proc. spinosus des ersten Rumpfwirbels. Eine derartige Anordnung wäre einzigartig für generalisierte Percoidei (vgl. KENDALL 1976: 587). Ich vermute eher, daß die häufig kürzeren und dicht anliegenden Neurapophysen der vordersten Abdominalwirbel nicht zu erkennen sind. Zudem scheint das Cteniielfeld bei Körperflankenschuppen der böhmischen Gattung breiter und läuft stumpfwinkliger auf den Nucleus zu als bei *Amphiperca*.

Auch der rezenten Gattung *Ellerkeldia* WHITLEY werden Formen mit und ohne Supramaxillare zugerechnet.

Angesichts der Unsicherheiten anderer Unterscheidungsmerkmale wäre eine generische Übereinstimmung beider Taxa (in diesem Fall hätte die Bezeichnung „*Amphiperca*“ Vorrang) zu überdenken. Leider reicht das in der Frankfurter (SNG) Wirbeltiersammlung vorhandene Vergleichsmaterial für derartige Betrachtungen nicht aus. Daher wird vorerst die bisher praktizierte Trennung beibehalten.

3.3.9 Vergleich, Abgrenzung von rezenten Formen

Ich verfähre wiederum entsprechend dem Kapitel 3.2.9. Die in Tab. 20 gegebene Übersicht einfachster Unterscheidungsmöglichkeiten heutiger Serranidae läßt auch hier die generische Abgrenzung von *Amphiperca* sinnvoll erscheinen. Eine vergleichsweise breite Übereinstimmungsbasis findet sich mit der Gattung *Ellerkeldia* WHITLEY 1927 (= *Gilbertia* JORDAN 1890; Gattungs- bzw. Artdiagnosen siehe JORDAN & EIGENMANN 1890: 333, 346, 347; BOULENGER 1895: 306–309). Es bleiben jedoch etliche Unterschiede: Die Ausbildung von Fangzähnen, Reduktion / Fehlen eines Supramaxillares (bei *E. semicineta* CUVIER & VALENCIENNES 1833 jedoch vorhanden), die vergleichsweise hohe Anzahl „weicher“ Flossenstrahlen in der Dorsalis sowie die niedrigere Abdominalwirbelzahl trennen die Rezentform ebenso von der Messeler Gattung wie der „Verlust“ des „procurrent spur“ im Ventrallobus des Schwanzflossenstützskeletts. Eine gattungsmäßige Übereinstimmung sollte auch hier sicher ausgeschlossen werden.

3.3.10 Beziehungen zu anderen Gattungen und Arten

Dem unter 3.3.7–3.3.9 Gesagten bleibt nicht viel hinzu-zufügen: Sowohl systematisch wie genealogisch liegt eine enge Verbindung zwischen *Amphiperca* und den Serraniden im GOSLINESchen Sinn nahe. Merkmalsunterschiede wie das (im Gegensatz zu diesen) vorhandene Supramaxillare, das „berycoide“ Foramen des Ceratohyales, das nur zweistachelige Operculum, die hohe Gesamtwirbelzahl oder die Ausbildung eines „procurrent spur“ im Caudalskelett sind vermutlich „primitiv“. Sie erinnern an heutige Percichthyidae. Andere Abweichungen, wie die bei der Messeler Gattung nur feine Kieferbezaehlung, oder die Insertion sämtlicher Pectoralradialia an der Scapula könnten als Spezialisierungen (Steigerung der Brustflossenbeweglichkeit; Übergang vom Zerkleinerungs- zum reinen Fangbiß), also relativ apomorphe Charakterzustände angesehen werden.

Heutige Serranidae sind vorwiegend marin, zeichnen sich jedoch durch große Euryhalinität aus (vgl. BERTIN & ARAMBOURG 1958: 2388; OBRHELOVÁ 1977: 94). Ein Vorkommen nahestehender Formen im mutmaßlich limnischen Bereich ist daher nicht grundsätzlich auszuschließen. Zwingende Beweise für die Notwendigkeit bestimmter Skelettausbildungen bei Anpassung an Süßwasserverhältnisse sind schwer zu erbringen. Die im Vergleich zu heutigen Serraniden erhöhte Gesamtwirbelzahl von *Amphiperca* wird beispielsweise von fakultativ aestuarinen Gattungen wie *Ellerkeldia* geteilt, ohne daß eine unmittelbare funktionell/adaptive Notwendigkeit einer derartigen Kombination gegeben scheint. Auch die bei der Messeler Gattung im Vergleich zu Rezenterraniden niedrige Anzahl dorsaler Lepidotrichia ist nicht obligatorisch mit limnischen Präferenzen zu koppeln. Eine erhöhte Wirbelzahl (in Verbindung mit relativ langsamer, unter Beteiligung größerer Körperabschnitte erfolgender Bewegung) ist allerdings für tonische Belastungen (anadrome Lebensweise?; vgl. 3.1.10) günstig. Der Habitus von *Amphiperca* entspricht ebenso gut einer heutigen marin-littoralen Riffform wie einem an hindernisreiche (ufernahe) Zonen limnischer Gewässer angepaßten Typ.

Über mögliche Beziehungen zu bestimmten Gattungen/Arten kann angesichts mangelnder osteologisch/funktioneller Analysen nur spekuliert werden. Als einziger Anhaltspunkt hierzu verbleibt zunächst das kritische Abwägen vorhandener/fehlender Übereinstimmungen bislang gesicherter Merkmale: Als stratigraphisch älteste Serraniden gelten die Gattungen *Prolates* (PRIEM 1899) aus dem Montien von Chalons-sur-Marne (Frankreich) und *Proseranus* PATTERSON 1964 aus dem Danien von Limhamn (Schweden). Beide verkörpern (OBRHELOVÁ 1977: 88) den *Amphiperca*-ähnlichen, hochrückigen Serranidentyp.

Bei *Prolates* dürfte es sich laut PATTERSON (1964: 420, 421) jedoch um einen frühen, auf weidend-littorales Leben (bei durophager Ernährung) angepaßten Seitenzweig der Entwicklung gehandelt haben. Angesichts der zusätzlich (zur Bezaehlung) bestehenden morphologischen Unterschiede scheint eine engere Beziehung beider Taxa momentan nicht wahrscheinlich.

Größere Gemeinsamkeiten sind beim Vergleich mit

Tabelle 20. *Amphiperca*. Abgrenzung von rezenten Gattungen der „Serranidae“ an Hand von Trivialcharakteren. Eventuell darüber hinausgehende, zusätzliche Unterscheidungsmöglichkeiten bleiben unberücksichtigt. Zusammenstellung nach Angaben von JORDAN & EIGENMANN (1890), BOULENGER (1895). NORMAN (1957: 223–247), BERTIN & ARAMBOURG (1958: 2386–2390), ROMER (1966: 359–360) und NELSON (1976: 219–255). Gattungsbezeichnungen nach NORMAN, Synonyme werden – soweit von den anderen Autoren verwendet – angegeben. Ebenso berücksichtigt sind Gattungen, die verschiedentlich den Serraniden zugewiesen, von NORMAN jedoch ausgeschlossen werden. Die in diesem Zusammenhang diskutierten Familienzugehörigkeiten sind in () hinter den Gattungsnamen angegeben. Die Auflistung der Charaktere erfolgt hierarchisch; für jedes neu hinzukommende Merkmal gelten zusätzlich die zuvor genannten.

Merkmale <i>Amphiperca</i>	Heutige Serraniden (sensu NORMAN 1957) – Gattungen mit abweichender Charakteristik.
A. Dorsalis einheitlich; Stachel- und Weichstrahlabschnitte nicht getrennt	<p><i>Percichthys</i> GIRARD 1854, <i>Percalabrax</i> TEMMINCK & SCHLEGEL 1842, <i>Malakichthys</i> DÖDERLEIN 1883, <i>Percilia</i> GIRARD 1854, <i>Acropoma</i> TEMMINCK & SCHLEGEL 1843, <i>Belonoperca</i> FOWLER & BEAN 1930, <i>Niphon</i> CUVIER & VALENCIENNES 1828, <i>Ostracoberyx</i> FOWLER 1934, <i>Percalates</i> RAMSAY & OGILBY 1887, <i>Bostockia</i> CASTELNAU 1873, <i>Morone</i> MITCHILL 1814, <i>Roccus</i> MITCHILL 1814, <i>Dicentrarchus</i> GILL 1860, <i>Diploprion</i> KUHL & V. HASSELT 1828. Grammistinae (sensu NORMAN).</p> <p><i>Cheilodipterus</i> LACEPÉDE 1802, <i>Apogon</i> LACEPÉDE 1802 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Cheilodipteridae/Cheilodipterinae).</p> <p><i>Lates</i> CUVIER & VALENCIENNES 1828 (JORDAN & EIGENMANN: Serranidae; NORMAN: Centropomidae).</p> <p><i>Chanda</i> HAMILTON 1822 (= <i>Ambassis</i> CUVIER & VALENCIENNES 1828; BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Centropomidae/Chandidae).</p>
B. Supramaxillare vorhanden	<p><i>Haplogenyx</i> RICHARDSON 1844, <i>Eplytes</i> EVERMANN & RADCLIFFE 1917, <i>Paranthias</i> GUICHENOT 1868, <i>Cratinus</i> STEINDACHNER 1878, <i>Hypoplectrus</i> GILL 1861, <i>Paralabrax</i> GIRARD 1856, <i>Serranus</i> CUVIER 1878, <i>Centropistis</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829, <i>Diplectrum</i> HOLBROOK 1855, <i>Priodontes</i> JENYNS 1840, <i>Dules</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829, <i>Cheilodoperca</i> BOULENGER 1895, <i>Serranops</i> REGAN 1914, <i>Sayonara</i> JORDAN & SEALE 1908, <i>Hypoplectrodes</i> GILL 1862, <i>Epinephelides</i> OGILBY 1899, <i>Othos</i> CASTELNAU 1875, <i>Caesioperca</i> CASTELNAU 1872, <i>Lepidoperca</i> REGAN 1914, <i>Caprodon</i> TEMMINCK & SCHLEGEL 1843, <i>Holanthias</i> GÜNTHER 1868, <i>Odontanthias</i> BLEEKER 1873, <i>Bathyanthias</i> GÜNTHER 1880, <i>Novanthias</i> WHITLEY 1937, <i>Anthias</i> BLOCH 1792, <i>Microlabrichthys</i> HERRE & MONTALBAN 1927, <i>Luzonichthys</i> HERRE 1936, <i>Plectranthias</i> BLEEKER 1873, <i>Centristhmus</i> GARMAN 1899, <i>Hemanthias</i> STEINDACHNER 1875, <i>Tosana</i> SMITH & POPE 1906, <i>Chromanthias</i> WHITLEY 1935, <i>Dactylanthias</i> BLEEKER 1873, <i>Callanthias</i> LOWE 1839, <i>Grammatonus</i> GILBERT 1905, <i>Pteranthias</i> WEBER 1913, <i>Xenanthias</i> REGAN 1908.</p> <p><i>Trachinops</i> GÜNTHER 1861 (BOULENGER: Serranidae; NORMAN: Plesiopidae). <i>Kuhlia</i> GILL 1861 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; BOULENGER: Centrarchidae; NORMAN: Kuhlidae).</p> <p><i>Priacanthus</i> CUVIER 1817, <i>Pristigenys</i> AGASSIZ 1835 (BERTIN & ARAMBOURG: Serranidae; NORMAN: Priacanthidae).</p> <p>Die Gattung <i>Ellerkeldia</i> WHITLEY (= <i>Gilbertia</i> JORDAN 1890; Serranidae) hat in einigen Fällen ein (rudimentäres) Supramaxillare ausgebildet.</p>
C. Stachelstrahliger und weichstrahliger Teil der Dorsalis etwa gleichlang	<p><i>Plectroplites</i> GILL 1862, <i>Macquaria</i> CUVIER & VALENCIENNES 1829, <i>Bryttosus</i> JORDAN & SNYDER 1900, <i>Siniperca</i> GILL 1862, <i>Doederleinia</i> STEINDACHNER 1883, <i>Acanthistius</i> GILL 1862, <i>Hemilutjanus</i> BLEEKER 1876, <i>Trachypoma</i> GÜNTHER 1859, <i>Centrogenys</i> RICHARDSON 1842, <i>Polyprion</i> OKEN 1817, <i>Maccullochella</i> WHITLEY 1929, <i>Stereolepsis</i> AYERES 1859, <i>Aulacocephalus</i> TEMMINCK & SCHLEGEL 1842, <i>Gonioplectrus</i> GILL 1862, <i>An(h)yperodon</i> GÜNTHER 1859.</p> <p>Pseudochromidinae (sensu NORMAN).</p> <p><i>Paraplesiops</i> BLEEKER 1875, <i>Plesiops</i> OKEN 1817, <i>Pseudoplesiops</i> BLEEKER 1853 (BOULENGER: Serranidae; NORMAN: Plesiopidae).</p> <p><i>Parascorpius</i> BLEEKER 1875 (BOULENGER; Serranidae; NORMAN: Scorpiidae).</p>
D. Gesamtwirbelzahl über 24; Unterrand des Präoperculum mit kräftigen, rostraden Stacheln	<p><i>Dinoperca</i> BOULENGER 1895, <i>Centrarchops</i> FOWLER 1923, <i>Liopropoma</i> GILL 1861, <i>Pikea</i> STEINDACHNER 1874, <i>Plectropomus</i> OKEN 1817, <i>Variola</i> SWAINSON 1839, <i>Petrometopon</i> GILL 1865, <i>Cephalopholis</i> SCHNEIDER 1801, <i>Epinephelus</i> BLOCH 1793, <i>Garrupea</i> JORDAN 1890, <i>Promicrops</i> POEY 1868, <i>Alphestes</i> SCHNEIDER 1801, <i>Dermatolepsis</i> GILL 1861, <i>Mycteroperca</i> GILL 1862, <i>Cromileptes</i> SWAINSON 1839.</p> <p>Theraponinae (sensu NORMAN).</p>

Proserranus festzustellen. Die Gattung wird von OBRHELOVÁ (1977: 88) dem mehr lauernd-räuberischen Serranidentyp zugerechnet. Gegen eine unmittelbare Verwandtschaft mit *Amphiperca* spricht (trotz vermutlich höherer Salinität des Außenmilieus; vgl. 3.2.13) die niedrige Gesamtwirbelzahl der „schwedischen“ Gattung. Die gegenüber *Amphiperca* schwächere Zähnung des Vorkiemendeckels würde hingegen mit der Vorstellung eines stärker generalisierten serraniden „Vorläufers“ übereinstimmen.

Von *Eoserranus* WOODWARD aus den „Lameta Beds“ (Dongargaon/Indien; Danien?/Obereozän?; vgl. WOODWARD 1908: 6) sind leider nur Schädelteile bekannt. Möglicherweise war auch hier ein im Vergleich zur Messeler Gattung stark generalisierter, gestreckter Konstruktionstyp realisiert: Das große Supramaxillare, die feine Zähnung des Praeoperculum sowie die stark skulpturierten Knochen des Schädeldaches dürften relativ plesiomorphe percoide Charakterzustände verkörpern.

Der Anteil übereinstimmender Merkmale mit *Anthraco-perca* VOIGT 1934 (Mittelozeän; Geiseltal b. Halle/Saale) ist gering. Die Ausbildung auch (mutmaßlich) genealogisch bedeutender Charaktere (Praedorsalia, Uropterygophorkomplex) weicht derart voneinander ab, daß eine engere Verwandtschaft kaum in Frage kommt. Das bisherige Bild der Geiseltalform (VOIGT 1934: Fig. 21; Taf. 14: 1) gibt meiner Ansicht nach zu Zweifeln Anlaß, ob es sich überhaupt um einen Serraniden handelt. Auf alle Fälle scheint es zunächst in einigen Punkten überarbeitungsbedürftig:

- (1) Die Kiefer können bei der bisherigen Rekonstruktionsweise kaum geöffnet werden.
- (2) Das als Nasale angesehene Element stellt mit ziemlicher Sicherheit den Proc. rostralis des Palatinums dar.
- (3) Das Operculum war – wie JERZMANSKA (1977: 64) berichtigt – zweistachelig.
- (4) Ein Supramaxillare fehlt (mdl. Mitteilung von Herrn J. GAUDANT/Paris).
- (5) Eine der Darstellung von JERZMANSKA (1977: 64) entsprechende Ausbildung des Schwanzflossenstützskeletts ist von heutigen Percoidei nicht bekannt und scheint auch funktionell wenig wahrscheinlich (vgl. 3.3.8).

Das bisherige Höchstmaß morphologischer Gemeinsamkeiten ist mit der aquitanen, böhmischen Gattung *Bilinia* (REUSS 1844) gegeben und legt eine auch genealogisch enge Verbindung nahe. Die Übereinstimmung im Habitus ließ bereits WEITZEL (1933: 90) vermuten, daß „die Perca von Kutschlin“ *Amphiperca* „am nächsten komme“. Beide sind sowohl in der äußeren Erscheinung wie auch etlichen Diagnosemerkmalen (Zähnung von Schädelknochen, Anzahl von Wirbeln und Flossenstrahlen sowie deren Verteilung) einander sehr ähnlich. Abweichungen (wie etwa das *Bilinia* fehlende Supramaxillare) stellen – wie bereits gesagt – vermutlich abgeleitete Charakterzustände dar. Andere (wie das unterschiedliche caudale Stützskelett oder die abweichende Anordnung der Praedorsalia) bleiben schwer erklärbar (vgl. 3.3.8). Sie sind allerdings – zumin-

dest von rezenten Serraniden – in dieser Form nicht bekannt und beruhen möglicherweise auf Fehlinterpretationen des böhmischen Materials. Eine nochmalige Überprüfung scheint ratsam. Weitere Differenzen (z. B. größere Orbita, abweichende Vomerbezeichnung, mögliches Fehlen von „lateral shelf“ und „procurrent spur“, verschmälterer Apophysenbereich des Parasphenoids, stärkere Näherung des Quadratoarticulargelenkes an die Orbita bei *Bilinia*) halte ich für wenig entscheidend. Sie könnten einerseits mit geringfügigen adaptiven Verschiebungen (evtl. zu omnivorer Ernährung) erklärt werden, sind jedoch wahrscheinlich auf die Streuung der für die Vergleiche herangezogenen Meßwerte (Tab. 15) zurückzuführen.

KRAMBERGER (1885) gliederte die – von REUSS (1844) als „*Perca uraschista*“ beschriebene Typusart von *Bilinia* der rezenten Gattung *Plectropomus* OKEN 1817 an. Entsprechendes wäre auch für *Amphiperca* zu diskutieren. OBRHELOVÁ schließt in ihrer Arbeit (1976: 386) eine generische Identität *Bilinia/Plectropomus* aus. Diese ist meines Erachtens bei über derart große Zeiträume getrennten Formen ohnehin unwahrscheinlich und spricht zudem nicht gegen relativ enge genealogische Verbindungen:

Unter den ehemals als *Plectropoma* vereinten (jedoch bereits von GILL 1862 auf verschiedene Gattungen verteilten) Arten finden sich jedoch durchaus solche mit zumindest strukturell weitgehenden Übereinstimmungen sowohl zu *Bilinia* als auch *Amphiperca*. Der an australischen und chilenischen Küsten heimischen *Ellerkeldia* WHITLEY 1927 fehlen (wie auch der Messeler und böhmischen Gattung) große Fangzähne in den Kiefern, die Wirbelzahl- und Verteilung auf beide Axialabschnitte ist fast identisch, ein (rudimentäres) Supramaxillare kann ausgebildet sein, die Caudalis ist mitunter leicht abgerundet und auch die Anzahl der Flossenstrahlen zeigt (mit Ausnahme des stärker betonten hinteren Rückenflossenabschnitts) nur minimale Unterschiede. Differierende Schuppenkulpturierung (vgl. 3.3.6; *Amphiperca* entspricht am ehesten der Gruppe I von MCCULLY, *Ellerkeldia* der Gruppe III) könnte als relativ plesio- bzw. apomorpher Charakterzustand der Genealogie eingeordnet werden¹⁷. Es wurde bereits mehrfach betont, daß derart „triviale“ Gemeinsamkeiten als „Beleg“ entstehungsgeschichtlich enger Verbindungen nicht ausreichen. Sie sollten jedoch zumindest Anlaß zu weiteren Überlegungen in dieser Richtung geben.

¹⁷ MCCULLY (1961: 231; 1962: 430) nimmt auf Grund von Schuppenstrukturen eine (monophyletische) Abstammung heute limnischer Formen (z. B. Percidae) von anadromen Serraniden an. Dementsprechend sollten die fossilen europäischen „Süßwasser“-Serraniden abzuleiten sein. In diesem Zusammenhang bemerkenswert scheinen gewisse Gemeinsamkeiten (Schuppen, Flossenstrahlen) mit Gattungen wie (beispielsweise) *Percalates* RAMSAY & DOUGLAS-OGILBY. Diese suchen zumindest (noch?) fakultativ brackische Bereiche auf und stehen im Habitus dem möglicherweise Percichthyiden-ähnlichen, beweglichen (geteilte Dorsalis) Grundtyp näher.

3.3.11 Biogeographie

Wie eingangs (2.2.3) dargelegt, ist der Erörterung biogeographischer Fragen eine hinreichende Klärung der Genealogie voranzustellen. Da diese aussteht, bleibt nur wenig anzuschließen: Die weitgestreute Verbreitung heutiger Serranidae in Verbindung mit großer Toleranz gegenüber wechselndem Salzgehalt des umgebenden Mediums (Vordringen in Ästuare, Flußmündungen etc.) legt einen engen Bezug sowohl von *Amphiperca* als auch *Bilinia* zu einstmals ubiquitär-littoralen bzw. fakultativ anadromen Formen nahe. Diese könnten typologisch und verbreitungsmäßig heutigen Percichthyden (vgl. Habitus der „meeresgebundenen“ Art *Roccus lineatus* mit der „limnischen“, „Stillwasser“-Form *R. chrysops*) entsprochen haben.

3.3.12 Variabilität

Ich möchte die sogenannten „juvenilen“ Exemplare zunächst ausklammern. Sie werden in einem der nachfolgenden Abschnitte (3.4) gesondert behandelt.

Ebensowenig möchte ich mich mit bereits im beschreibenden Teil angesprochenen „Phänomenen“ wie etwa der unterschiedlichen Verteilung hinterer Dorsal- und Analflossenpterygophoren auf die Zwischenwirbelräume oder der variablen Caudalstrahleninsertion auf den einzelnen Hypuralplatten befassen. Diese sollten weitgehend vom jeweiligen Lage- und Deformationszustand des Fossils abhängen, also erhaltungsbedingt sein. Derartige Ursachen sind als alleinige Erklärung nachfolgender Beobachtungen zumindest problematisch:

(1) Körperbreite. VOIGT (1934: 112) führt das Auftreten einer schlanken neben einer hochrückigeren, breiten Form bei *Anthracoperca* auf Geschlechtsunterschiede zurück. Die erstgenannte Gruppe soll den männlichen, die zweite den weiblichen Tieren entsprechen. Bereits WEITZEL (1933: 9) erwähnt starke Formunterschiede vor allem zwischen kleineren und großen Exemplaren der Gattung *Amphiperca*. Er hält sie für altersbedingt. Besonders hochrückige Tiere lassen sich jedoch auch hier von gleichgroßen, flacheren unterscheiden (vgl. auch Tab. 17). Diese Differenzen sind allerdings nicht ganz so gravierend wie bei *Anthracoperca*. Ich halte Geschlechtsunterschiede, jedoch mit Sicherheit die Geschlechtszuordnung im VOIGTschen Sinn, bei *Amphiperca* nicht für wahrscheinlich:

Wie SMITH (1965: 17) belegt, handelt es sich bei einer Vielzahl heutiger Serranidae um protogyne Hermaphroditen. Die besonders großen (alten) und hochrückigen Exemplare sollten daher eher männlichen Tieren entsprechen. Andere Rezentgattungen, wie *Hypoplectrus*, sind synchrone Hermaphroditen, bei denen die Gonaden in männliche und weibliche Zonen unterteilt sind. Auch dies würde den Erklärungen von VOIGT widersprechen. Eine dritte Gruppe um *Rypticus* stellt praktisch eine „Mischung“ aus beiden Erstgenannten dar.

Mir scheinen – neben fossildia genetisch bedingten Deformationsunterschieden – eher geringfügig differierende Lebensräume oder ernährungsbiologische Ursachen für den unterschiedlichen Gesamthabitus in Frage zu kommen. Diese sind rezent beispielsweise vom Flußbarsch (*P. fluviatilis*) bekannt (vgl. TESCH 1955: 359, 360, 396, 397; POPOVA 1967: 368).

(2) Schädelproportionen. Heutige Percoiden zeigen im Laufe der Individualentwicklung häufig charakteristische Ver-

schiebungen von Proportionen einzelner Elemente oder ganzer Elementgruppen untereinander bzw. im Verhältnis zum Gesamtschädel (vgl. BURDACK 1968: 870–872). Einige davon stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit geänderter Hauptnahrung (POPOVA 1967: 360). Bei *Amphiperca* ist möglicherweise der bei verschiedenen Exemplaren überaus variable Längen/Breitenkoeffizient des Urohyaes (Tab. 15, 21) in dieser Richtung zu werten (vgl. Kapitel 3.3.13).

(3) Dentale. Der Kanal des Mandibularramus scheint bei einigen Exemplaren (SMF Me. 619) als einheitlich-rinnenartige Vertiefung in seiner Gesamtlänge offenzuliegen. Eine derartige Ausbildung dürfte die Reizperzeption erheblich beeinträchtigen und scheint grundsätzlich in einer (z. B. durch Beutebewegungen) „gefährdeten“ Region problematisch. Es dürfte sich daher um einen Sekundäreffekt (Durchbruch des Kanallumens) handeln.

(4) Praeoperculum. Die Ausbildung der Randzählung hat bei rezenten Barschartigen häufig diagnostische Bedeutung. Gerade diese wird jedoch bei Messeler Barschen der Gattung *Amphiperca* mitunter charakteristisch modifiziert: Bei manchen Exemplaren ist der hinterste Hauptzahn des Horizontalastes deutlich gespalten (Abb. 47). Bei einem der untersuchten Stücke war die gleiche Tendenz am mittleren Zahn zu beobachten. Teilweise sind zudem die Hauptzähne bei verschiedenen Tieren unterschiedlich lang und spitz.

Wie schon bei 3.2.12 gesagt, dürfte es sich um bei tertiären „Serraniden“ weitverbreitete Variabilitätserscheinungen handeln, die meiner Ansicht nach keinen Anlaß zur weiteren Aufspaltung der Gattung geben.

(5) Gesamtwirbelzahl, Verteilung auf die Axialabschnitte. Die Gesamtwirbelzahl wird von GOSLINE & BAILEY (1955: 21, 32, 33) – zumindest bei amerikanischen Percidae – als wesentlicher Anhaltspunkt für sowohl systematische als auch taxonomische Überlegungen (oberhalb des Artneveaus) erachtet. Die Autoren stellten zudem fest, daß numerische Veränderungen bei Formen mit zahlreichen Wirbeln häufiger auftreten als bei solchen mit wenigen.

Bei Übertragung dieser Erkenntnisse auf die Messeler Percoiden ist innerhalb der Gattung *Amphiperca* zunächst eine gegenüber *Palaeoperca* erhöhte Variationsrate zu erwarten. Diese wäre zudem auf mögliche systematisch/taxonomische Signifikanz (Aufspaltung in Arten/Unterarten) zu überprüfen.

Die bei *Amphiperca*-Exemplaren tatsächlich festgestellte Variation der Gesamtwirbelzahl beruht meiner Ansicht nach jedoch vorrangig auf Identifikationsschwierigkeiten (verkürzte, meist durch Opercularia verdeckte Zentren im Nackenbereich; den Processus spinosus aufliegendes Posttemporale). Wie bereits bei *Palaeoperca* erwähnt, sind Wirbelanomalien im vorderen Axialabschnitt auch bei rezenten Percoiden relativ häufig und nicht unbedingt als Zeichen generischer Unterschiede zu werten.

Interessanter ist hingegen die Variation der Schwanzwirbelzahl. Fehlinterpretationen auf Grund der mitunter schwer festzulegenden Position des Hämoxanalkomplexes können grundsätzlich nicht ausgeschlossen werden; intragenerische Abweichungen von 1 Zentrum sind zudem bekannt. Bei *Amphiperca* liegen jedoch offenbar – in Korrelation zur Körperbreite (Tab. 21) – zwei regelrechte „Trendgruppen“ vor: Niedrige Schwanzwirbelzahlen sind zumeist bei Exemplaren mit breiterem Körper zu beobachten, die schmalere zeigen die höheren Werte. Beide „Unterpopulationen“ sind derzeit wegen starker gruppeninterner Streuung der Meßwerte nicht gegeneinander abzusichern. Außerdem ist zu bedenken, daß ähnliche Modifikationen beispielsweise auch bei unterschiedlicher Körperstauchung zu erwarten wären, also erhaltungs- bzw. lagebedingte Sekundäreffekte darstellen könnten. Weitere Beobachtungen sind daher

abzuwarten.

(6) Praedorsalia stellen vermutlich Relikte einstmals vorhandener, vorderer proximaler Radialia oder Supraneuralia dar. Ihre Anzahl, Form und Lagebeziehung zu Dorsalis und Achsenskelett ist für viele heutige Serraniden artcharakteristisch. Intraspezifische Variabilität ist lediglich von *Diploprion bifasciatum* bekannt (KENDALL 1976: 585–587), Plastizität in Anordnung und Ausbildung innerhalb bestimmter Familien hingegen die Regel.

Gerade bei *Amphiperca* sind Lagemodifikationen jedoch überaus häufig und vielfältig (Abb. 47). Ein Teil wird wiederum mit Sicherheit Identifikationsschwierigkeiten (verkürzte vorderste Processus spinosi) zuzuschreiben sein. Des weiteren ist mit „natürlichen“ (unterschiedlich stark geöffnete Kiefer/entsprechend graduiertes Anheben des Neurocraniums und, daraus resultierend, unterschiedlich starker Druck auf die Praedorsalia) und fossildiagenetisch bedingten (Körperstauchung) Verschiebungen zu rechnen. Dennoch fällt es schwer, das ganze beobachtete Spektrum auf derartige Ursachen zurückzuführen. Es sollte daher verstärkt Augenmerk auf das Praedorsalmuster „ungestörter“ Exemplare (im günstigsten Fall mit geschlossenen Kiefern) gelegt werden. Eingehende derartige Untersu-

chungen sind in jedem Fall einer Aufspaltung der Gattung auf Grund der Praedorsallage voranzustellen. Momentan halte ich diese allein wegen der bei konsequenter Trennung sämtlicher beobachteter Variationsmuster entstehenden Artenvielfalt für wenig wahrscheinlich.

(7) Flossenstacheln. Intragenerische Variabilität der Anzahl dorsaler Flossenstacheln (+/-1) ist auch von heutigen Percoiden bekannt (vgl. SMITH & BAILEY 1961: 350), und wird konsequenterweise in den meisten Diagnosen berücksichtigt. Grundsätzlich sollten daher entsprechende Abweichungen in der Rückenflosse von *Amphiperca* (teils IX, teils X Stachelstrahlen) nicht weiter erstaunen. Es deutet sich jedoch auch hier eine Übereinstimmung mit der Variation der Körperbreite an: Etliche der untersuchten breiteren Exemplare zeigen den niedrigen Hartstrahlwert. Die Beobachtungen blieben bislang auf Tiere mit 17 Caudalwirbeln beschränkt. Sie konnten bei solchen mit 16 caudalen Zentren (wahrscheinlich wegen der geringeren Anzahl verfügbarer Exemplare) nicht festgestellt werden.

Auch fossil hinreichend bekannt (vgl. GAUDANT 1977: 674, 675) sind dagegen Abwandlungen der relativen Stachellänge im Laufe der Individualentwicklung. Die abweichenden Verhältnisse bei verschiedenen großen Exemplaren von *Amphiperca* sollten

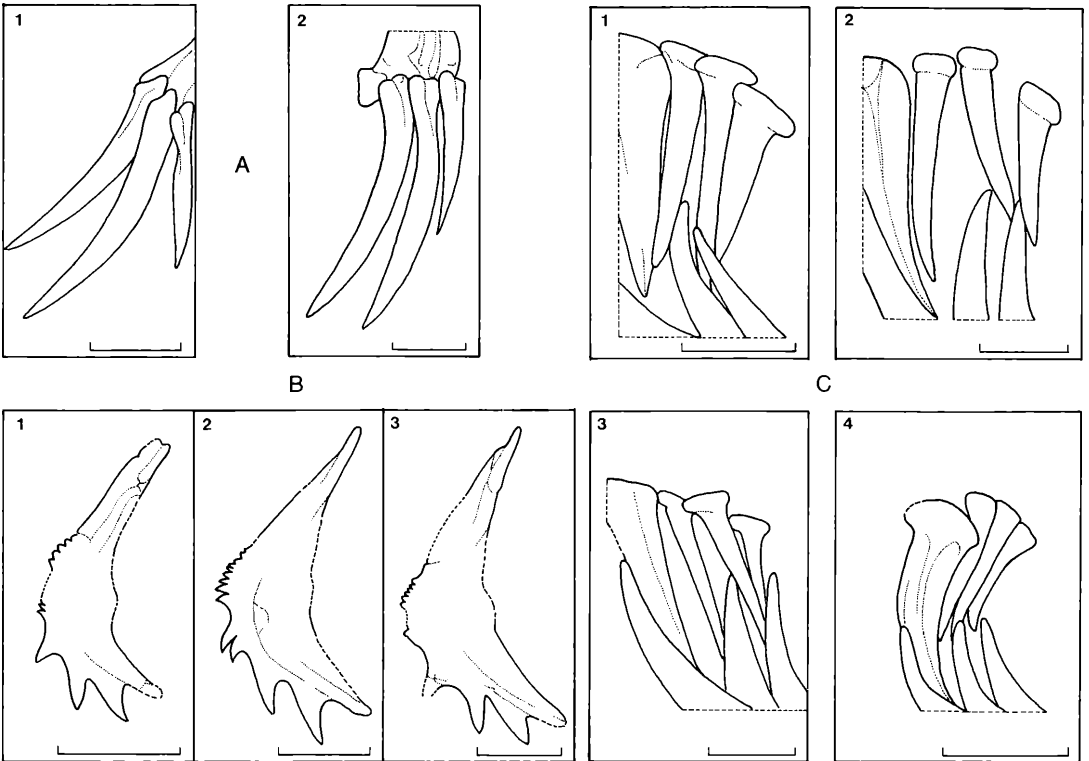


Abbildung 47. *Amphiperca multiformis*. Variabilität. A = Längenverhältnis von Analflossenstacheln; B = Zählung des Praeoperculum; C = Praedorsalanordnung (weitere Beispiele hierzu in Abb. 39). Die Darstellungen entsprechen den Fig. 3 auf Taf. 10, Fig. 8 auf Taf. 11, sowie Fig. 1–4 bzw. 7, 8 auf Taf. 14. (A2, B2, 3, C1 seitenverkehrt). Eingezeichnete Vergleichsstrecke jeweils 5 mm.

dem entsprechen.

Systematisch eher interessant ist die in einigen Fällen beobachtete „anomale“ Betonung des mittleren Analflossenstachels (Abb. 47). Derartig variable Längenverhältnisse werden von ROBINS & STARCK (1961: 262, 263) in die Artdiagnosen rezenter Serranidae aufgenommen. Eine gegenseitige Absicherung beider Charakterzustände ist bei *Amphiperca* derzeit nicht möglich. Da offenbar zudem keine Korrelation zu anderen phänotypischen Modifikationen besteht, sehe ich auch hier von einer Aufspaltung in verschiedene Arten ab.

(8) Unterschiedliche Schuppenskulptur Entsprechende Bemerkungen finden sich bereits bei der Besprechung des Hautskeletts (3.3.6). Zusammenfassend bleibt festzustellen, daß die Oberflächenstrukturen von *Amphiperca*-Schuppen offenbar stark variieren, ohne daß systematisch/taxonomische Konsequenzen notwendig erscheinen: Einige sind in ähnlicher Form rezent zu beobachten, bei anderen können wiederum erhaltungsbedingte Ursachen nicht ausgeschlossen werden. Nachfolgeuntersuchungen bleiben abzuwarten.

Wie bereits erwähnt, kann eine Vielzahl von Variationen auch durch Einwirkung unterschiedlicher Außenfaktoren während der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung verursacht werden. Häufiges Auftreten derartiger Abwandlungen ist allerdings bei einer an eine bestimmte Lokalität gebundenen Gattung (mit in der Regel relativ engumrissenen Umweltansprüchen) nicht gerade wahrscheinlich.

Im obigen Sinn „natürlich“ bedingte Variabilität wäre unter folgenden Randbedingungen auch für Messel als Ursache der beobachteten Merkmalsunterschiede innerhalb der Gattung *Amphiperca* vorstellbar:

(1) Es kommen Exemplare aus weitgestreuten Einzugs- und Laichgebieten zusammen.

(2) Das Vorkommen der Gattung war regional begrenzt, die Umweltfaktoren unterlagen Veränderungen.

a) Kurzfristig. Die Gattung war diesen gegenüber (besonders betreffs der Laichbedingungen) relativ „tolerant“. Rezent ist ähnliches z. B. von *Roccus* bekannt: Tiere der gleichen Art laichen im Meer, wie auch in ausgesüßten Bereichen der Flußmündungen. Allerdings scheint Brut und Laich hier weniger von den schwankenden osmotischen Verhältnissen betroffen, denn phänotypische Veränderungen sind selten.

b) Langfristig. Die Merkmalsvariationen beruhen auf Schwankungen der Umweltverhältnisse während größerer Zeitspannen.

(3) Das untersuchte Material setzt sich aus Exemplaren zahlreicher, im Laufe der Ölschieferentstehung fossilisierter Generationen zusammen.

(4) Die ehemaligen Lebens- und Umweltbedingungen waren für die Gattung optimal. Die Tendenz zur Ausbildung (zum „Überleben“) phänotypischer Varianten – besonders in Form geringfügiger Abwandlung funktionell wenig entscheidender Komponenten – nimmt bei niedrigem Selektionsdruck zu (vgl. BAILEY & GOSLINE 1955: 21, 22).

Die im ersten Fall geforderten regionalen Unterschiede kommen als Erklärung für Charakterausbildungsunterschiede bei der Messeler Gattung kaum in Frage: Es ist schwer vorstellbar, daß (und warum) sich derart weitverstreute Tiere in einem engbegrenzten Bereich, wie ihn der Messeler „See“ nach bisheriger Ansicht dargestellt haben soll, angereichert haben. Für ausgedehnte

Wanderungen, beispielsweise zu einem gemeinsamen Laichplatz, scheint *Amphiperca* vom Habitus wenig geeignet, zudem wäre ja auch gerade in diesem Fall geringe Variationshäufigkeit zu erwarten. „Langstreckentransport“ von Fischleichen in der zu fordernden Größenordnung scheint allein schon wegen der Erhaltung wenig wahrscheinlich. Es bleiben die beiden letztgenannten Hypothesen, wobei sich die einzelnen Effekte möglicherweise ergänzen.

Einige der charakteristischsten Merkmalsvariationen werden in Abb. 47 und Tab. 21 nochmals zusammengefaßt.

3.3.13 Ökologie: A. Autökologie

Die „dominanten“ Funktionen samt der damit verbundenen Konsequenzen für die Ausbildung bestimmter Teile des Kopf- und Postcranialskeletts einschließlich der Berücksichtigung von Außenfaktoren wurden bereits unter 3.2.13 ausführlich diskutiert. Die Erörterungen sind weitgehend übertragbar und werden daher im folgenden höchstens verkürzt wiedergegeben bzw. um neu hinzukommende Aspekte ergänzt. Dementsprechend bleibt Tab. 15 Ausgangs- und Bezugspunkt sämtlicher vergleichender Betrachtungen (Proportionen von Orbita, Frontale, Lacrimale, Hyomandibulare, Maxillarapparat etc.).

Prägende Abschnitte des Neurocraniums

Der Schädel scheint insgesamt – nach der Ausbildung des Frontales zu urteilen – relativ breit. Er entspricht damit unter heutigen Barschartigen den räuberisch-lauernden Typen (*Plectropoma*).

Die Orbita ist mittelgroß, im Vergleich zur Schädellänge jedoch stärker betont als bei *Palaeoperca*. Das optische System sollte daher nicht unwesentlich zu Beutefang bzw. Orientierung beigetragen haben. Der deutlich abgesetzte Supraoccipitalkamm des Hirnschädels stimmt mit der stark aufgewölbten Rückenlinie überein. Er ist zwar nicht rostrad auf das Schädeldach ausgedehnt, läßt aber dennoch ein Anheben des Neurocraniums mit dem Öffnen der Kiefer vermuten. Dieses begünstigt über den größeren Anstellwinkel des Oberkiefers die Kieferwirksamkeit beim Packen von Beute.

Temporal- und Subtemporalgruben, Exoccipitalia (Abb. 29–33, 7a, 11c, 13c, 14)

Die Hinterhauptsruben sind normal ausgebildet. Eine hinreichende seitliche Beweglichkeit des Hirnschädels legen auch die wahrscheinlich einander genäherten Exoccipitalcondyli nahe. Die ventrale Vorwölbung der Schädelbasis ist nach LIEM (1970: 141, 142) für die Deglutinationsphase der Nahrungsaufnahme von Bedeutung: Der größere, für die Beutenaufnahme verfügbare „Freiraum“, sowie das infolge der Krümmung günstige Lageverhältnis zwischen oberen Pharyngealia, Wirbelsäule und den Kiemenbogenlevatoren wirkt sich zumindest rezent (bei räuberischer Ernährungsweise) effizienzsteigernd aus.

Tabelle 21. *Amphiperca multiformis*. Variabilität morphometrischer und numerischer Merkmale. Zu „Unterpopulationen“ werden jeweils nur die Exemplare zusammengefaßt, bei denen die angesprochene Abweichung möglichst sicher ausgeprägt scheint. Die Addition der aufgeführten Tiere beider jeweiliger Alternativgruppen ergibt daher nicht in jedem Fall die Stückzahl der Gesamtheit. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen. Die Anzahl der jeweils berücksichtigten Exemplare findet sich unter den Maßwerten.

Merkmal	Körperbreite als % der Standardlänge (A):										I	II	III	Verleich untereinander.	Axialausdehnung d. Schwanzwirbelsäule als % A.		
	Prædorsallänge als % A.	Præaanallänge als % A.	Præpelvislänge als % A.	Præpectorallänge als % A.	Kopflänge als % A.	Neurocraniallänge (Schnauzenspitze/Cond. Occ.) als % A.	Maxillarlänge als % A.	Maxillarlänge als % der Kopflänge.	Max. Stachelänge D1 als % A.	Stachellänge Pelvis als % A.						Längster Stachel d. Anals als % A.	Relative Länge der Analflossenstrahlen beim Vergleich
Amphiperca multiformis 17 Caudalwirbel	total	46.67 ±8.19 -24 -	38.74 ±3.45 -24 -	70.43 ±3.57 -24 -	47.92 ±3.19 -23 -	45 ±3.10 -21 -	38.45 ±2.73 -14 -	33.39 ±2.88 -24 -	19.22 ±2.32 -21 -	49.14 ±5.95 -13 -	19.64 ±1.98 -10 -	15.50 ±3.57 -18 -	15.11 ±2.76 -19 -	1	1.7 ±0.5 -17 -	1.78 ±0.31 -14 -	39.95 ±2.74 -24 -
	9 Rückenflossenstacheln	54.20 ±1.98 -2 -	32.39 ±0.4 -2 -	66.65 ±8.7 -2 -	43.97 ±7.59 -2 -	41.45 ±9.55 -2 -	36.5 ±5.18 -1 -	34.87 ±5.18 -2 -	19.2 -1 -	52.6 -1 -	20.64 ±1.20 -7 -	15.78 ±3.36 -10 -	15.49 ±1.77 -9 -	1	1.87 ±0.31 -8 -	1.91 ±0.34 -6 -	40.50 ±3.35 -13 -
	10 Rückenflossenstacheln	44.0 ±6.29 -6 -	38.18 ±4.31 -6 -	69.88 ±4.53 -6 -	47.03 ±1.27 -5 -	43.99 ±1.49 -5 -	36.03 ±0.26 -2 -	31.95 ±1.45 -6 -	18.46 ±1.42 -5 -	49.01 ±4.99 -2 -	20.51 ±2.11 -2 -	13.92 ±1.41 -6 -	14.64 ±1.77 -4 -	1	2 ±0.34 -4 -	2.08 ±0.38 -3 -	41.05 ±1.58 -6 -
Amphiperca multiformis 16 Caudalwirbel	54.29 ±8.15 -7 -	38.22 ±2.03 -7 -	69.89 ±1.37 -7 -	47.62 ±2.48 -7 -	45.26 ±1.69 -6 -	37.79 ±2.18 -5 -	33.5 ±2.67 -7 -	19.31 ±2.17 -6 -	53.4 ±6.44 -4 -	18.39 ±2.19 -4 -	11.99 ±0.96 -4 -	12.53 ±1.26 -6 -	1	1.77 ±0.3 -6 -	1.74 ±0.29 -6 -	39.37 ±1.35 -7 -	

Differenzierungen mit Direktbezug zu Schädelhauptfunktionen

Mesethmoid (Abb. 29–33: 1)

Beide Seitfortsätze (1b; rezent Insertionspunkte des Ligamentum maxillo-ethmoidale und Ligamentum prae-maxillo-ethmoidale) sind intensiver differenziert als beispielsweise bei *Bilinia* oder *Plectropomus*. Dies läßt auf eine verstärkte Beteiligung des Kiefernvorstreckmechanismus' beim Nahrungserwerb vermuten. Der ebenfalls vergleichsweise breite Medianskiel (1a) könnte als Zeichen hoher Kieferbelastung (Packen, Halten der Beute) gelten. Diese wäre wiederum eher bei einem Groß- als bei einem Kleinräuber zu erwarten. Allerdings ist eine derartige Verbreiterung nicht bei allen großräuberischen Rezentseraniden (*Epinephelus*) zu finden.

Vomer (Abb. 29–33: 2)

Die einheitliche Bezahnung bleibt auf die vordere Peripherie begrenzt. Eine entsprechende Ausbildung ist auch bei *Perca* oder *Plectropomus* zu beobachten. Sie dürfte weniger auf festes Zubeißen, denn auf Halten der Beute ausgelegt sein. Das Zahnband von *Bilinia* ist zwar ebenfalls einheitlich und schmal, jedoch halbmond- bzw. hufeisenförmig begrenzt und caudal kaum eingeschnitten. Derartige Unterschiede fallen bei heutigen Seraniden in das gattungsinterne Streumaß und dürften funktionell kaum signifikant sein.

Lateroethmoid (Abb. 29–33: 3)

Der starke lacrimale Fortsatz (3a) legt eine stabile Verbindung beider Elemente nahe. Das Lacrimale spielt, wie bereits gesagt, eine bedeutende Rolle als seitliche Stütze der vorderen Schnauzenregion. Eine hohe Grundfestigkeit ist sowohl als Basis beim Vorstrecken des Oberkiefers als auch bei starker Belastung durch große Beuteobjekte zu fordern. Im gleichen Sinne stabilisierend sollten die vermutlich doppelten palatinaden Gelenkfacetten gewirkt haben: Eine derart gestreckte Verankerung scheint vor allem bei Beteiligung des Palatinums am Biß und Beutehalten günstig.

Frontale (Abb. 29–33: 4)

Die Proportionen wurden bereits diskutiert. Die dünne, teils porös unterbrochene Knochenbedeckung der Seitenlinienkanäle wird von NELSON (1972: 9) oder JAKUBOWSKI (1974: 270) bei heutigen Teleostern als relativ apomorpher, gute Reizperzeption anzeigender Charakterzustand gedeutet. Für eine dementsprechende Reizleitung scheint allerdings das Kanallumen bei *Amphiperca* zu groß.

Lacrimale, Circumorbitalia (Abb. 31–33: 5)

Das Lacrimale (5a) scheint mäßig lang und ziemlich schmal. Ein seitliches Ausschwenken des Maxillares sollte kaum beeinträchtigt worden sein. Für eine feste Angliederung an den Hirnschädel spricht neben dem kräftigen Praeorbitalfortsatz des Lateroethmoids mög-

licherweise auch der kerbige Rand des Knochens: Derartige Unterteilungen werden nach Ansicht von GOSLINE (1971: 64) erst bei intensivem Kontakt mit dem Neurocranium möglich.

Sollte tatsächlich eine suboculare Stützlamelle ausgebildet sein, würde das dem Bild heutiger Seraniden weitgehend entsprechen. Auch sie dürfte vorrangig der Stabilisation gedient haben, könnte möglicherweise jedoch auch (als zusätzliche Insertionsfläche für den Mandibularadduktor) den Kieferschluß verbessern.

Sphenoticum/Pteroticum (Abb. 29–33: 6, 8)

Der Vorderrand der craniohyomandibularen Gelenkfacetten (6d) ist im Vergleich zu heutigen, piscivoren Formen wie *Lucioperca* verstärkt. Nach OSSE (1969: 383, 384) konzentriert sich beim Fressen der dorsade bzw. rostro-dorsade Druck des vorderen Hyomandibulargelenkkopfes (Kontraktion des Levator arcus palatini und Adductor mandibulae) gerade auf diese Zone. Zusätzlich festigende Strukturen sollten also vornehmlich bei intensiver Belastung (z. B. Beutezappeln zwischen den Kiefern) notwendig werden.

Im Gegensatz zu *Palaeoperca* liegt die sogenannte Dilatorgrube (8d) sowohl vor als auch über der Eingelenkung des Operculums am Hyomandibulare (23c). Somit können Levator und Dilator operculi zur opercular induzierten Komponente des Kieferöffnungsmechanismus' beigetragen haben.

Parietale (Abb. 29–33: 7)

Der parietale Schädelbereich von *Amphiperca* ist wie bei *Bilinia* kurz. Funktionelle Zusammenhänge bleiben fraglich.

Diese scheinen eher im Zusammenhang mit der in diesem Abschnitt offenbar oberflächennahen und porös unterbrochenen Anlage des Kopfsinnesliniensystems gegeben:

Ähnliche Unterbrechungen sowie der teilweise Kanalsatz durch Pitorgane/-Linien werden verschiedentlich (BRANSON & MOORE 1962: 49; JAKUBOWSKI 1966: 139, 144; 1967; 1974: 266) auch von rezenten Percoiden beschrieben („superfizielle Neuromastenlinie“, „Supratemporalinie“, „ectopic openings“). Wahrscheinlich steigern sie (NELSON 1972: 9) die Möglichkeit zur Reizwahrnehmung. Entsprechendes wäre beispielsweise bei Stillwasserformen in Unterstützung des optischen Systems (oder in unübersichtlichen Zonen) also bei Bewohnern eines strömungsarmen, hindernisreichen Habitats adaptiv vorteilhaft.

Prooticum (Abb. 29–30: 9)

Ein gemeinsames Foramen für den hyomandibularen Zweig des Facialis und die Jugularvene gilt als wichtiges Unterscheidungsmerkmal von Barschartigen und Beryciformes (PATTERSON 1964: 435–438). Es scheint sich dabei um eine funktionell nicht signifikante Vereinfachung zu handeln. Anhaltspunkte für eine Trennung sind auch bei *Amphiperca* nicht gegeben, der Hirnschädel entspricht also dem „normalen“ Perciformes-Typ. Ebenso unklar bleibt die funktionelle Bedeutung eines –

wie bei *Amphiperca* – vergleichsweise kurzen prooticalen Praecommissuralabschnittes. Derartige Rückbildungstendenzen sind laut GREENWOOD (1976: 17, 18) auch von heutigen Centropomiden belegt. Bei diesen scheinen sie jedoch auf insgesamt gestreckte Formen konzentriert. Grundsätzlich vorstellbar ist eine gewisse Bedeutung für die (relative) Erweiterung des Buccalraumes oder als dorsale Stabilisation der Schädelbasis.

Supraoccipitale (Abb. 29–33: 13)

Dem bereits eingangs des Kapitels Erörterten ist lediglich ein Punkt hinzuzufügen: Der den Kamm etwa auf halber Höhe seitlich versteifende „lateral shelf“ (13b) dürfte vermutlich die Insertionsmöglichkeiten der Epaxial-(Epaxonal-) und Supracarinalmuskulatur verbessern.

Exoccipitale (Abb. 29–30: 14)

Die Ausbildung eines dreiteiligen Hinterhauptsgelenkes wird rezent als notwendige Stabilisierung der Nackenregion bei zunehmend ausgebildeter Epaxialmuskulatur angesehen (PATTERSON 1964: 455): Starke Rumpfverbreiterung und entsprechendes epaxonales Muskelwachstum hat, insbesondere bei rostrad über bzw. vor den Basioccipitalcondylus ausgedehnter Insertion, bei Kontraktion Dislokationen des Schädels zur Folge. Diesen wirkt die Entwicklung starker, dorso-lateral zum Basalcondylus gelegener Exoccipitalcondyli entgegen. Dabei wird jedoch auch die Seitbeweglichkeit des Neurocraniums eingeschränkt. Relativ genäherte Exoccipitalcondyli, wie sie im Gegensatz zu Serraniden besonders bei Percichthyiden beobachtet werden (GOSLINE 1966: 103), lassen eine höhere Seitflexibilität erwarten.

Diese ist auf Grund der Hinterhauptsgestaltung auch für *Amphiperca* zu vermuten. Möglicherweise war jedoch (relativ flacher Supraoccipitalkamm) die Dislokationsgefahr vergleichsweise gering, eine verbreiterte Gelenkung daher nicht notwendig.

Parasphenoid (Abb. 29–33: 15)

Spekulationen zur funktionellen Bedeutung der ventralen Krümmung des Elements finden sich am Kapitelanfang. Der bei der Messeler Gattung ausgeprägte mediane Längskiel auf der Knochenoberseite (15b) ist in gleicher Weise bei verschiedenen rezenten Percoidei vorhanden. Er dürfte einer dorsal ausgedehnten Insertionsfläche des Adductor arcus palatini entsprechen. Der Apophysenabschnitt des Knochens dient als Gleitfläche der oberen Pharyngealia (FRYER & ILES 1972: 39, 40). Diese werden während der gnathopharyngealen Deglutinationsphase unabhängig von den Kiefern sowohl zum Halten als auch zum Transport der Nahrung in den Pharynx eingesetzt (VAN DOBBEN 1937: 21, 22; PATTERSON 1964: 456; LIEM 1970: 122; FRYER & ILES 1972: 40). Eine Verbreiterung ihrer dorsalen Auflagefläche (Cichlidae!) sollte derartige Aktionen begünstigen, vor allem jedoch gegen erhöhten Beutedruck stabilisieren.

Bei *Amphiperca* wird der pharyngeale Apophysenbereich (15d) offenbar ausschließlich vom Parasphenoid gebildet. Die relative Breite (bezogen auf die Knochen Gesamtlänge) übertrifft den Wert von *Bilinia*, liegt aber unter der von *Haplochromis* oder *Perca*. Die größte

Übereinstimmung bleibt mit *Lucioperca* festzustellen, einer bekanntlich piscivoren Gattung.

Basioccipitale (Abb. 29–30: 17)

Die ventral-caudale Kante des Knochens dient bei heutigen Barschartigen der Insertion des BEAUDELOTSchen Ligaments (OSSE 1969: 321). Dieses stellt neben dem Posttemporale die wesentlichste Verbindung zwischen Schultergürtel und Cranium dar (vgl. GOEDEL 1974: 354) und ist nach GOSLINE (1966: 96, 103) bei Percichthyiden weitaus kräftiger als bei Serraniden. Über eine funktionelle Grundlage dieser Unterschiede ist offenbar nichts bekannt. Ich könnte mir eine Verbindung mit der stärkeren Pectoralbeanspruchung (mehr freibewegliche Lebensweise) bei erstgenannter Gruppe vorstellen.

Die Ausbildung bei *Amphiperca* liegt dem „serraniden“ Grundtyp nahe: Die entsprechende Seitkante des Basioccipitales wirkt insgesamt aufgerauht, eine breitflächige Insertion der Körpermuskulatur scheint naheliegender als ein fast punktueller Ligamentansatz.

Palatinum (Abb. 31–33: 18)

Der Knochen war vermutlich doppelt am Hirnschädel eingelenkt, eine aktive Beteiligung am Biß und Beutehalten wahrscheinlich (siehe Diskussion Lateroethmoid). Der Unterrand ist bei der Messeler Form bezahnt (18b), ein zusätzlicher Hinweis für eine derartige Deutung. Rezent liegen entsprechende Verhältnisse wiederum bei Serraniden vor (GOSLINE 1966: 94, 102, 103).

Entopterygoid (Abb. 31–33: 20)

Eine dünnlamellöse, elastische Ausbildung ist nach HOFER (1945: 384, 385) oder GÜNTHER (1953) bei gesteigerter Splanchnokinetik und mangelnder dorsaler Abstützung von Vorteil: „Schädliche“, dorsale Druckwirkungen (Beutebewegung im Buccalraum) auf Auge sowie wichtige Nerven und Gefäße werden abgeschwächt, der Widerstand zusätzlich über den Adductor arcus palatini („Polsterwirkung“) erleichtert. Besonders hochentwickelt angesehene Rezentformen wie *Gadus* zeigen eine fast vollständige Reduktion des Entopterygoids.

Die wenigen, dem Element bei *Amphiperca*-Funden zuzuordnenden Fragmente wirken im Gegensatz hierzu stabil und massiv, also dem plesiomorphen Charakterzustand genähert. Dies läßt eine eingeschränkte Splanchnokinetik vermuten: Dorsadem Druck im oberen Buccalreich wurde offenbar durch erhöhte Festigkeit begegnet.

Metapterygoid (Abb. 31–33: 21)

Es ist mit zwei unterschiedlichen funktionellen Zwängen zu rechnen: Im Hinblick auf die Splanchnokinetik (Kieferöffnungsmechanismus) sollte eine relative Dünnwandigkeit des Knochens gefordert werden (GOEDEL 1974: 354). Der Bedeutung als Ansatzfläche des Palatinaebogenhebers und des Adductor mandibulae (DIETZ 1914: 101, 103) kommt jedoch eher eine stabile Ausbildung entgegen.

Bei der Messeler Gattung scheint der letztgenannte Aspekt vorrangig: Das Element ist massiv verknöchert, die Oberfläche teils (zum verbesserten Muskelansatz?) aufgerauht. Insbesondere die intensivierte Adductorinsertion sollte für Raubformen günstig sein.

Quadratum, Lage des Quadratoarticulargelenks (Abb. 31–33: 22a)

Die Unterkiefergelenkverbindung liegt bei *Amphiperca* klar hinter der Orbitamitte. Eine derartige Position findet sich rezente bei „größräuberischen“ Formen (*Lucioperca*) und wird auch zumeist als typisches Merkmal einer entsprechenden Spezialisierung angesehen (GREGORY 1933: 415–422; LIEM 1970: 133).

Hyomandibulare (Abb. 31–33: 23)

Prägende Einflüsse sind sowohl von der Kiefergestaltung bzw. dem vorhandenen Beutefangmechanismus als auch von der Splanchnokinematik (Erweiterungsmöglichkeiten des Buccalraumes) im Zusammenhang mit den Atmungs- und Deglutinationsvorgängen zu erwarten¹⁸.

Zur Überwältigung größerer Beuteobjekte verlängerte Kiefer und ein hinter die Orbitamitte gerücktes Quadratoarticulargelenk bedingen eine nahezu senkrechte Lage zum Neurocranium. Damit wird jedoch die Möglichkeit zur Palatinalbogenabduktion beeinträchtigt (die horizontale, protrahierende Kraftkomponente der Kontraktion des Levator arcus palatini wird gegenüber der vertikalen, abduzierenden, betont). Bei senkrechter Lage ist somit eine eingeschränkte Beweglichkeit des oberen Buccalabschnittes zu erwarten.

Eine nicht minder entscheidende Rolle dürfte das Oropharynxvolumen spielen. Ein zum Hirnschädel senkrechter Kieferstiel ist für jede gegebene Gesamtlänge einem Höchstmaß an Schädelhöhe und somit (vgl. LIEM 1970: 130) an potentiell (z. B. für Überwältigung und Aufnahme von Beute) verfügbarem „Freiraum“ gleichzusetzen. Einer beliebigen Verlängerung steht hier wiederum die dadurch erhöhte craniale Gelenkbelastung (verstärkte Übertragung scherender Momente bei der Kieferbeanspruchung) entgegen.

Sowohl in der Länge als auch im Abstand der neurocraniaden Gelenkköpfe (23b, c) entspricht das Hyomandibulare von *Amphiperca* eher piscivoren Rezentformen (*Lucioperca*) als Kleintierfressern (*Haplochromis*) oder sauerstoffbedürftigeren Gattungen (*Micropterus*). Die Notwendigkeit zur Stabilisation (mittlere Gesamtknochenlänge bei mittlerer bis breiter Gelenkung am Hirnschädel) scheint wichtiger als eine Verlängerung. Starke buccale Druckpumpenaktivität (erhöhte Ventilation, Sauerstoffbedarf) oder ausgeprägte Beuteansaugmechanismen (Kleintierfresser) sind nicht zu erwarten.

Die Crista praeopercularis (23a) steht im Gegensatz zu *Palaeoperca* senkrecht auf der Hyomandibularfläche. Eine ähnliche Anordnung ist beispielsweise von *Lates niloticus* bekannt. Sie erscheint hinsichtlich des Schädelquerschnittes zunächst relativ ungünstig, denn dieser nimmt zu (= ungünstige Strömungsverhältnisse beim Schwimmen). Außerdem steigt auf diese Weise die Gefahr von Dislokationen im cranialen Gelenkbereich bei der Abduktorkontraktion. Verschiebungen in den Gelenken könnten durch die beschriebene Verstärkung der neurocranialen Facetten abgefangen werden

¹⁸ Sie betreffen grundsätzlich das gesamte Suspensorium. Das Hyomandibulare ist, da ihm die funktionelle Hauptlast (Verankerung am Hirnschädel, Muskelinsertion) zukommt, in gewissem Maß als „repräsentativ“ zu erachten. Modifikationen sind jedoch prinzipiell auch über andere Elemente möglich (Quadratum, Symplecticum).

(vgl. Sphenoticum/Pteroticum). Ein funktioneller Direktbezug zur Kieferbelastung beim Beutefang bleibt allerdings fraglich: Diese scheint bei *Lates niloticus* relativ schwach (vgl. HAMBLYN 1966: 12, 13), die Objekte werden schnell und weit in den Oropharynx „eingesogen“ Hingegen tritt der bei *Palaeoperca* realisierte „Alternativtyp“ auch bei Rezentformen mit Fangzähnen und stark peripherer Bißbetonung auf (*Plectropoma*).

Praeoperculum (Abb. 31–33: 25)

Die bei der Messeler Gattung deutlich ausgeprägte Randzähnung scheint ebensogut für „defensive“ Aufgaben wie zur „energetisch günstigen“ seitlichen Verfestigung des Suspensoriums im Sinne von OSSE (1969) geeignet. Die Crista lateralis ist flach, die Gefahr von Torsionen bei Kontraktion der Mandibularadductoren war demnach gering.

Praemaxillare (Abb. 31–33: 26)

Der fast 90° erreichende Oberkieferanstellwinkel sowie der verlängerte Alveolarfortsatz (26a) bei der Messeler Gattung legen ebenfalls einen ausgesprochenen Raubtyp nahe. Gleichzeitig ließ die starke Streckung der am Beißen beteiligten Oberkieferknöchel ein wirkungsvolles Ansaugen der Beute nicht zu. Das einheitlich-einfache Bezahnungsmuster (keine „Hundszähne“) spricht mehr für einen Fang- denn einen Zerkleinerungsbiß. Die gut differenzierten maxillaren Articularfortsätze (26c) sowie die neurocraniad aufsteigenden Processus (26b; länger als bei *Perca*, *Lates* oder *Bilinia*, jedoch deutlich kürzer als bei Nanderbarschen) lassen ein Vorstrecken des Oberkiefers beim Beutefang (Maxillarmechanismus sensu VAN DOBBEN 1937: 10–16) vermuten.

Maxillare (Abb. 31–33: 27)

Die Streckung sollte wie beim praemaxillaren Alveolarfortsatz als räuberische Spezialisierung gewertet werden. Sie schließt eine hohe Bißfestigkeit aus. Lediglich die proximale Gelenkkopfzone scheint hinlänglich stabil, um auch größeren Belastungen standzuhalten. Für ein Ausnutzen der Maxillarrotation zum Vorstrecken des Oberkiefers spricht allerdings nur die Ausbildung eines Articularfortsatzes am Praemaxillare: Das maxillare Gegenstück, der Praemaxillarfortsatz, liegt – wie bereits gesagt – in Seitenansicht verdeckt.

Die asymmetrische, ventral-rostral betonte Verbreiterung des Maxillarcampus dürfte den Mundwinkelschluß beim Beutefang vervollständigt haben (vgl. GOSLINE 1971: 53–59).

Supramaxillare (Abb. 31–33: 28)

Eine funktionelle Bedeutung ist nicht bekannt. Es wird in der Regel als Relikt des einstmals fest zusammengefügten Wangenbereichs (PATTERSON 1964: 457, 458) primitiver Knochenfische (und somit plesiomorphes Merkmal) angesehen.

Dentale (Abb. 31–33: 29)

„Kinnbildung“ und gestreckter Coronoidfortsatz (29a) legen auch hier einen (Groß-)Räuber nahe: Vor allem Raubfische des lauernden Typs gleichen Ungenauigkeiten beim Schnappen meist durch Kieferverlängerung aus, haben also eine größere Schnauze als die ihre Beute verfolgenden Formen (OBRHELOVÁ 1977: 85).

Der gegenüber *Palaeoperca* geringe Anstellwinkel (zwischen horizontalem und coronoiden Fortsatz) dürfte die Kiefereffizienz wegen der erweiterten Drehmöglichkeit im Unterkiefergelenk (vgl. Angulare) kaum eingeschränkt haben.

Die Bezahnung scheint – wie im Oberkiefer – besser für einen reinen Fangbiß geeignet.

Die Ausbildung des mandibularen Sinnesliniensystems (große Poren, articulad teils pit-artige Strukturen) erinnert an das Parietale. Gute Reizrezeption (bei möglicherweise schlechterer Leitung) ist zu vermuten.

Angulare (Abb. 31–33: 31)

Die Insertionszone des Ligamentum mandibulo-interoperculare liegt winklig zur Längsachse des Dentales und im Vergleich zu *Palaeoperca* weit vom Unterkiefergelenk entfernt. Bereits schwache caudale Verlagerungen des Interoperculum (opercular induzierte Komponente des Kieferöffnungsmechanismus) sollten demnach beträchtliche Drehmomente im Quadratoartikulargelenk bzw. weites Aufklappen der Kiefer bewirken haben. Dies schließt wiederum ein starkes Ansaugen der Nahrung nahezu aus.

Hyoidbogen (Abb. 31–33: 32–36)

OBRHELOVÁ (1977: 81, 82) wertet ein breites Ceratohyale (33) als Zeichen gesteigerter Aktivität des Hyoidbogens (Sogentwicklung beim Beutefang). Eine starke laterale Buccalraumerweiterung ist jedoch bei *Amphiperca* (vgl. Diskussion Pterygoidea, Hyomandibulare) nicht wahrscheinlich. Ebenso sollte (auf Grund der großen Mundöffnung) kein wirkungsvolles Ansaugen möglich gewesen sein. Meines Erachtens war die offensichtliche Stabilität der Wangenregion in Kombination mit massiver Hyoidausbildung auf eine Betonung des Hyoidspannmechanismus ausgelegt: Sicheres und rasches Schließen der Kiefer (Geniohyoideus), gute Aufnahmefähigkeit für relativ große Beuteobjekte durch ventrale Erweiterungsmöglichkeit des Oropharynx bei gleichzeitig dorsaler Festigkeit. Diesem wären Nebeneffekte, wie Beeinträchtigung des strömlinienförmigen Körperbaus (senkrechte Crista praeopercularis des Hyomandibulares) unterzuordnen. Alle genannten Punkte stimmen auch hier mit den theoretischen Erfordernissen einer (lauernd-)räuberischen Lebens- bzw. Ernährungsweise überein.

Hingegen besteht kein funktioneller Zusammenhang zwischen der Fensterung des Ceratohyalvorderrandes (33c; „berycoid foramen“) und der Schädelkinetik: Das Foramen kennzeichnet rezent die Position der Hypobranchialarterie (PATTERSON 1964: 235; TAVERNE 1974:

43, 44). GOSLINE (1966: 101) hält es allerdings für den seitlichen Durchbruch eines im Knocheninnern verlaufenden Nervenkanals. In der bei *Amphiperca* ausgebildeten Form zeigt sich eine größere Übereinstimmung mit heutigen Percichthyiden.

Hypo- und Glossohyalia (34, 35) dienen rezent wie das Ceratohyale der Geniohyoideus-Insertion. Eine (wie die von *Amphiperca* gezeigte) massive Ausbildung gliedert sich dem gerade abgesteckten Interpretationsrahmen nahtlos ein. Die Bezahnungsreste (?) auf dem Glossohyale scheinen zu schwach, um eine wesentliche Rolle beim Biß gespielt zu haben. Es dürfte sich eher um Relikte der einstmals vermutlich kompletten Buccalbezahnung (vgl. PATTERSON 1964: 456), also pleiomorphe Charakterzustände handeln.

Urohyale (36). Der bei *Amphiperca* vergleichsweise niedrige Längen/Breiten-Koeffizient dürfte die Übersetzung der Sternohyoideuskontraktion in caudalen Zug an den Kiefern begünstigt haben, was ebenfalls gerade bei räuberischer Spezialisierung „zweckmäßig“ erscheint. Interesse verdienen die (noch nicht abzuschließenden) offenbar wachstumsbedingten Unterschiede: Sie könnten einen Übergang von beispielsweise omnivorer zu vorrangig piscivorer Ernährung im Laufe der Individualentwicklung anzeigen.

POPOVA (1967: 360) beschreibt ähnlich auffallende Umgestaltungen (einschließlich des gesamten Verdauungstraktes) beim Übergang heutiger Percoidei (*Perca*, *Lucioperca*, *Siniperca*) von Kleintierfressern zu Großräubern. Nahezu identische Abwandlungen zeigt auch das Urohyale bestimmter Nanderbarsche: Der Längen/Breiten-Koeffizient ist bei der extrem piscivoren Gattung *Monocirrhus* deutlich niedriger als bei den mehr „omnivoren“ (neben Fischen werden auch Würmer und Schnecken gefressen) *Nandus*-Arten.

Branchiostegalia (Abb. 31–33: 37)

Die bei *Palaeoperca* zur Deutung der mutmaßlich niedrigen Branchiostegalzahl herangezogene, vorgeschobene Lage des Unterkiefergelenkes scheidet bei *Amphiperca* aus. Mit einer gesteigerten Saugpumpenwirkung ist ebenfalls nicht zu rechnen. Dennoch scheinen auch hier lediglich 6 Branchiostegalia vorhanden. Möglicherweise stand die erweiterte ventrale Dehnfähigkeit funktionell im Vordergrund. Eine Reduktion im knöchernen Anteil des Kiemenhöhlenstützsystems könnte auch die Gefahr ernster Verletzungen durch Zappeln der Beute (im Schlund) herabsetzen.

Branchialskelett, Pharyngealia (Abb. 29, 30: 41, 42; Taf. 12, Fig. 5, 6)

Verteilung und Differenzierung der Schlund- bzw. Kiemenbogenzähne bei *Amphiperca* scheinen zum Beutezerkleinern ungeeignet. Sie erinnern an räuberisch-generalisierte Rezentformen wie *Lates* (vgl. GREENWOOD 1976: 35–38) und dürften wie bei diesem vornehmlich dem Transport der Nahrung in den Pharynx gedient haben.

Die funktionell orientierten Interpretationen cranialer Strukturen *Amphiperca*s können zu folgendem Gesamtbild zusammengefaßt werden:

- (1) Der Schädel war breiter und höher als der subkonische „Grundtyp“ heutiger Percoidei und nicht so stromlinienförmig wie bei *Palaeoperca*.
- (2) Optischer Sinn wie Reizrezeption über das Seitenliniensystem sollten gut ausgeprägt gewesen sein.
- (3) Sowohl Opercular- wie auch Hyoidspangenmechanismus und Anheben des Hirnschädels trugen zum Öffnen der Kiefer bei.
- (4) Eine hohe Bißfestigkeit war ebenso unmöglich wie gezieltes und starkes Ansaugen der Beute. Es dürfte ein reiner Fangbiß vorgelegen haben.
- (5) Es wurden wahrscheinlich größere Nahrungsobjekte (wie Fische) bevorzugt und unzerkleinert verschlungen.
- (6) Eine wesentliche Unterstützung der Atembewegungen über laterale Erweiterung des oberen Buccalraumabschnittes waren nicht gegeben, die ventrale Dehnfähigkeit hingegen nicht eingeschränkt.

Insgesamt scheint eine gegenüber generalisierten rezenten Percoidei bereits fortgeschrittene Anpassung zum lauernden Großbrockenschlinger vorzuliegen.

Bemerkungen zur Differenzierung des postcranialen Achsenskeletts

Der Verlauf der Wirbellängenkurve stimmt weitgehend mit *Palaeoperca* überein. Die fast identische Lage der Längenmaxima (in Relation zur Gesamtwirbelzahl) läßt eine ähnliche Verteilung der mechanischen Beanspruchung vermuten. Unterschiedliche Leistungsfähigkeit sollte dennoch bestanden haben: Zunächst scheint die höhere Gesamtwirbelzahl sowie der gegenüber dem Schwanzabschnitt schwache praecaudale Wirbellängenanstieg eine größere Gesamtkörperflexibilität nahezu legen. Die Verteilung der Zentren auf beide Axialabschnitte zeigt jedoch eine im Vergleich zu *Palaeoperca* oder auch *Serranus* intensivierte Betonung der caudalen Komponente. Der Vorderrumpf war zudem durch seine Verbreiterung und den äußerst engen Apophysenkontakt (dorsales Praezygapophysensystem) gegen Seitoszillationen stabilisiert (vgl. PATTERSON 1964: 454). Dabei wurde jedoch auch die für dauerhaftes Schnellschwimmen günstige Torpedoform aufgegeben. Bei *Amphiperca* sollte daher meines Erachtens (wie bei *Palaeoperca* und zahlreichen rezenten Percoidei) ein „axial-suboszillatorischer“ Bewegungstyp vorgelegen haben: Als Hauptvortriebsorgan fungierte die Schwanzflosse, der Vorderkörper war weitgehend ruhiggestellt. Da letzteres jedoch über eine starke praecaudale Verbreiterung erreicht wurde, dürfen die Tiere eher für phasisches als tonisches Schnellschwimmen geeignet gewesen sein.

Ebenso wie bei *Palaeoperca* entsprechen auch hier die weiteren Differenzierungen des Achsenskeletts (Wirbeloberflächenskulptur, dorsales und ventrales Prae-

Postzygapophysensystem) den auf Grund der Wirbellängen vermuteten Belastungsverhältnissen. Besonders Interesse verdient dabei die bei einigen Exemplaren auffällige Verkürzung des praeauralen Zentrums 2.

Ähnliches wurde von BAILEY & GOSLINE (1955: 8, 21) bei heutigen amerikanischen Perciden beobachtet. Nach ihrer Ansicht handelt es sich um eine Variabilitätserscheinung, die vorrangig bei „wirbelreicheren“ Arten auftritt.

Eine derart variable Ausbildung ist angesichts der vortriebsentscheidenden Rolle der Schwanzwirbelsäule schwer verständlich. Nur in Ausnahmefällen ist hierdurch (jedoch unter bestimmten anderen strukturellen Voraussetzungen) Effizienzsteigerung zu erreichen (Scombridae; vgl. KRAMER 1960: 24). Wesentlich bemerkenswerter, zumindest für die Wirbelverhältnisse der Messeler Gattung, ist die Tatsache, daß eine derartige Kürzung insgesamt eine Näherung an (das offenbar besonders günstige) „serranide“ Verteilungsmuster bewirkt. Da jedoch auch einige der Exemplare mit nur 16 caudalen Zentren gleiche Rückbildungserscheinungen zeigen, bleibt ein funktioneller Zusammenhang fraglich. Meiner Ansicht nach handelt es sich ohnehin um einen durch postmortal im Schwanzwurzelbereich auftretende Spannungen bedingten Sekundäreffekt (vgl. WEIGELT 1927: 180–185).

Frühontogenetisch unterschiedliche Beeinflussung durch Externfaktoren scheint als Erklärung der unterschiedlichen Wirbelzahl und Verteilung zwischen der Messeler Gattung und heutigen Serranidae nicht auszureichen: Letztere sind vorwiegend marin und thermophil, sollten daher gegenüber einer vermutlich stärker süßwassergebundenen Form wie *Amphiperca* keine niedrigeren Werte aufweisen. Hoher Salzgehalt des Außenmediums verlangsamt die Entwicklung und führt zu stärkerer Segmentierung des Achsenskeletts. Zudem dürften die im Verbreitungsgebiet heutiger Serranidae vorherrschenden Temperaturen die des europäischen Miozäns kaum wesentlich überschreiten.

Bemerkenswerterweise werden annähernde Wirbelverhältnisse – wie bereits gesagt – vornehmlich von solchen Rezentformen erreicht, die in littoralen subtropischen Gebieten vorkommen und in Ästuare vordringen können.

Hohe Wirbelzahlen stellen nach Aussage von BAILEY & GOSLINE (1955: 9) zumindest für amerikanische Percidae den plesiomorphen Charakterzustand dar und sollten auch in der (mutmaßlichen) Verbindungslinie *Amphiperca*/Serranidae dementsprechend bedacht werden. Wie dargelegt, sind jedoch adaptive Erklärungen für die zwischen den Gruppen vorherrschenden Unterschiede derzeit kaum vorstellbar.

Bemerkungen zur Ausbildung des Extremitätenskelettes

Schultergürtel und Pectoralis (Abb. 31–33: 43–50) Die Flossenbasis sitzt nicht sonderlich hoch auf der Körperflanke. Eine derartige Anordnung könnte dem (wegen der massiven Gestaltung des Viscerocraniums) vermutlich tiefliegenden Körperschwerpunkt Rechnung tragen. Eine Insertion unterhalb der Seitenlinie sollte außerdem die größere Reibung des stark gekrümmten Epaxialbereiches ausgleichen. Die abgerundete Form der Flosse sowie die stark caudale Ausdehnung der

gegliederten Abschnitte der Lepidotrichia läßt einen vorrangig fächernd-nivellierenden Schlag vermuten (vgl. HARRIS 1953: 26, 27; GOSLINE 1971: 25).

Erklärungsmöglichkeiten für den ausschließlichen Kontakt der Pectoralradialia (49) mit der Scapula (46) wurden unter 3.2.13 diskutiert.

Das sattelförmige Gelenk für den/die obersten Flossenstrahlen erinnert an *Epinephelus*. Dieser verwendet die Pectoralis auch für bewegungsinitiiierende Schwimm- bzw. Bremsbewegungen (HARRIS 1953: 22, 23).

Gewisse adaptive Bedeutung kann der Differenzierung des ventralen Cleithralabschnittes (45b) zugemessen werden:

Diese Zone dient (vgl. LIEM 1970: 56, 59) rezent sowohl dem Ansatz des Cephaloscapularis (= M. trapezius von GOEDEL) als auch der Insertion des Pharyngocleithralis (= Pharyngocleithralis externus nach DIETZ) und des Sternohyoideus. Erster stellt eine der wesentlichen Verbindungen des Schultergürtels zum Hirnschädel dar; die letztgenannten stehen in Kontakt zum Ceratobranchiale V bzw. zum Urohyale, sind also für die Deglutination und den Hyoidspangenmechanismus wesentlich.

Im konstruierten Modellfall ergibt der Vergleich eines Cleithrums mit geradem Ventralramus und einem solchen mit rückwärtig abgegebener Spitze (stellvertretend für *Amphiperca*) bei identischer Ausgangslage folgendes: Nach hypaxonaler Muskelkontaktion dürfte der auf den Pharyngocleithralis und Trapezium übertragene Zug bei beiden gleich sein. Das auf den Trapezium und Pharyngocleithralis internus wirkende Retraktionsmoment ist jedoch im zweiten Fall geringer. Die Beweglichkeit der unteren Pharyngealia wird hierdurch („Schultergürtel-Pharyngocleithralis-untere Pharyngealia-Urohyale-Kopplungsmechanismus“ von LIEM 1970: 128, 129, 133) wahrscheinlich zugunsten einer stabilen Verbindung des Schultergürtels mit dem Neurocranium sowie einer erleichterten Protraktion (günstigeres Kräfteverhältnis für Trapezium-Aktivität, vgl. GOEDEL 1974: 248, 249) eingeschränkt. Allerdings können auch hier „nachteilige“ Nebenwirkungen im Rahmen des genannten, hochkomplexen Gesamtmechanismus an anderer Stelle ausgeglichen werden.

Beckenknochen, Pelvis (Abb. 31, 37, 38)

Flossenlänge und -ausbildung entsprechen, wie angesichts der engen funktionellen Verquickung nicht anders zu erwarten, der Pectoralis. Die Voraussetzungen für eine akzessorische bzw. ausgleichende Wirkung zur Brustflossenaktivität waren somit ausreichend.

Der Proc. medialis posterior (1e) entspricht rezenten Serraniden (vgl. GOSLINE 1966: 98, 102, 104). Funktionelle Besonderheiten sind nicht zu erwarten.

Dorsalis (Abb. 39, 40)

Der kontinuierliche Übergang vom Stachel- in den Weichstrahlabschnitt, insbesondere die caudad weit ausgezogenen, gegliederten Lepidotrichia der *Amphiperca*-Rückenflosse deuten gutes Beschleunigungsvermögen aus dem Stand sowie eine Beteiligung des hinteren Flossenabschnittes an Vortrieb und Bewe-

gungskontrolle an (vgl. HARRIS 1953: 26; KRAMER 1960: 20; GOSLINE 1971: 27–34; FRYER & ILES 1972: 14–29). Angesichts der stark gekrümmten Rückenlinie dürfte die Fähigkeit zu vertikalen Wendemanövern (Konzentration der größten Körpermasse in Nähe der Pelvis, vgl. HARRIS 1953: 23; PATTERSON 1964: 454; OBRHELOVÁ 1977: 79) ebensogut gewesen sein. Wegen des erhöhten Strömungswiderstandes einer solchen Körperform scheint hingegen dauerhaftes, geradliniges Schnellschwimmen wenig wahrscheinlich.

Eine derartige Merkmalskombination stimmt besonders mit den Erfordernissen an einen lauernden Stoßräuber überein, hohe Wendigkeit in der Vertikalebene ist zudem in hindernisreichem Habitat (Wurzeln, Wasserpflanzen etc.) günstig. Die Lage der Praedorsalia (5) sowie die Anzahl- und Verteilung von Flossenstrahlen und -trägern auf die Zwischenwirbelabschnitte entspricht weitgehend heutigen Serraniden des 0-0-0-2 Typs (SMITH & BAILEY 1961: 359–361). Dieser wird von KENDALL (1976: 586, 587) als basales Muster der Serranidenentwicklung erachtet.

Nach Aussage von OBRHELOVÁ (1971: 372) sind auch bei *Bilinia* Wirbelzahlen von 28 möglich, die gegebene Rekonstruktion zeigt jedoch nur 26. Bei entsprechender Ergänzung im vordersten Axialabschnitt ergibt sich eine über die Praedorsallage hinausgehende Übereinstimmung in Anzahl und serialer Anordnung sämtlicher Rückenflüsselemente mit der Messeler Gattung (Tabelle 22). *Anthracopectera* scheint hingegen einen gänzlich anderen Entwicklungstyp zu verkörpern (Rezentsbezug fraglich).

Die im Vergleich zu heutigen Serranidae niedrige Anzahl gegliederter Lepidotrichia bei *Amphiperca* dürfte kaum im Zusammenhang mit unterschiedlicher frühontogenetischer Beeinflussung durch Außenfaktoren stehen (vgl. JORDAN & EIGENMANN 1890: 347, 348; HUBBS 1926: 62, 63, 66, 67; ORSKA 1956: 301, 302; ROBINS & STARCK 1961: 292): Tropische Formen neigen zwar gegenüber temperierten ebenso häufig zu Flossenstrahlreduktionen wie Süßwasserformen gegenüber marinen. Rezente, mehr Weichstrahlen aufweisende „serranide“ Vergleichsgattungen (*Plectropoma*, *Ellerkeldia* oder *Alphestes*) sind jedoch bereits stark thermophil, klimatische Ursachen daher unwahrscheinlich. Unterschiedlicher osmotischer Druck des Außenmediums scheint als alleinige Erklärung der beträchtlichen Abweichungen (3–4 Lepidotrichia) unzureichend (würde aber grundsätzlich dem obigen „Trend“ entsprechen).

Caudalis (Abb. 41–42)

Die bei *Amphiperca* ausgebildete abgerundete Form der Pinna scheint zum Manövrieren in „engen“ Räumen ebensogut geeignet wie zum jähen Beschleunigen aus der Ruhelage (vgl. HARRIS 1953: 26; KRAMER 1960: 20; GOSLINE 1971: 39, 40). Den Anforderungen dauerhaft-raschen Schwimmens in freien Zonen dürfte sie hingegen kaum gerecht werden. Der bei einem derartigen System notwendigen Stabilisierung zentraler (nur beim Anschwimmen gegen „ungestörte“ Wasserzonen arbeitender) Bereiche kommt ein weitgehend geschlosse-

Tabelle 22/1

		I, II	III, IV		
1	1	2	2		
1	2	3	4	5	

Tabelle 22/2

		I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII	IX	1	2	3, 4	5	6, 7	8, 9	10, 11	12, 13	14	F
1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	1	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		N

Tabelle 22/3

		I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII	IX	1	2	3	4	5	6	7, 8	9	10, 11	12	F
1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		N

Tabelle 22/4

		I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII	IX	1	2	3	4	5, 6	7	8, 9	10	11	12	F
1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		N

Tabelle 22/5

I, II	III, IV	V	VI	VII	VIII	IX	1	2	3	4	5, 6	7	8, 9	10	11	12	F
4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		N

Tabelle 22/6

		I	II	III	IV, V	VI	VII, 1	2, 3	(4, 5)	(6, 7)	(8)	(9, 10)	(11)	(12)	F
1	2	1	1	1	2	1	2	2	(2)	(2)	(1)	(2)	(1)	(1)	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		N

Tabelle 22. *Amphiperca multiformis*, Dorsalis. Schematischer Vergleich von Anordnung und serialer Verteilung von Flossenstrahlen und Pterygophoren. Darstellungsweise wie in Tab. 9, 16. 1 = *Hypoplectrus* sp., rezent; 0-0-0-2-Typ von SMITH & BAILEY (= *Serraniae* nach KENDALL). 2 = *Cephalopholis rogae* (FORSKAL), rezent (nach Skelett SMF. 4436; Praedorsalia ergänzt nach SMITH & BAILEY 1961: 358); 0-0-1-Typ von SMITH & BAILEY (= *Epinephelinae* von KENDALL). 3 = *Amphiperca multiformis* WEITZEL, Mittel-Eozän (Lutetium), Messeler Ölschiefer; Grube Messel bei Darmstadt. 4 = *Bilinia uraschista* (REUSS), Aquitan; Diatomit von Kuclin/Nordböhmen (nach Original OBRHELOVÁ 1971: 384, 385), jedoch 2 vorderste Rumpfwirbel ergänzt. 5 = desgleichen, Originalrekonstruktion OBRHELOVÁ 1971. 6 = *Anthracopectera siebergi* VOIGT, Mittel-Eozän; Grube Cecillie bei Halle/Saale; nach Originalrekonstruktion (VOIGT 1934; Taf. 14), Positionen in () unsicher.

nes Hypuradiastem (wie es ansatzweise auch von der Messeler Gattung gezeigt wird) besonders entgegen. Die funktionelle Bedeutung der (auch bei anderen Percoidei überaus häufigen) Reduktion des Urodermales (= Uroneurale 2; vgl. GOSLINE 1961: 266) ist hingegen fraglich. Sie könnte jedoch in den gleichen Rahmen gestellt werden: Das Fehlen bei *Amphiperca* wäre als Folge einer zurücktretenden Notwendigkeit stabiler, peripherer Flossenstrahlverankerung vorstellbar und wird auch rezent bei Formen mit abgerundeter Schwanzflosse (*Epinephelus*) beobachtet.

Über den „procurrent spur“ (15a) ist funktionell ebenso wenig bekannt. Er fehlt rezenten Serraniden, stellt jedoch ein gemeinsames, vermutlich plesiomorphes Kennzeichen zahlreicher anderer Barschartiger dar (JOHNSON 1975: 4, 12).

Hämaxanalkomplex, Analis (Abb. 44, 45)

Ausbildung und Funktion entspricht weitgehend dem weichstrahligen Teil der Dorsalis. Der langgezogene, gegliederte Hinterabschnitt dürfte auch hier bei jähher Beschleunigung aus dem Stand vorschubsteigernd gewirkt haben. Die gemeinsame Insertion der 3 vorderen Stacheln auf einem Flossenträger sollte zudem die Führungskante wirksam verstärkt haben.

Gesamtkörpergestalt wie sämtliche wesentlichen Skelettmerkmale von *Amphiperca* deuten somit auf einen größeren Beuteobjekten auflauernden Stoßräuber mit guter Befähigung zu jähem Beschleunigen aus der Ruhelage und Manövrieren zwischen Hindernissen. Der Hauptvortrieb wurde durch Schwanzflossenschlag erzeugt, die hinteren Abschnitte von Rücken- und Afterflosse waren jedoch ebenso unterstützend beteiligt wie vermutlich die Pectoralis.

3.3.13 Ökologie: B. Synökologie

Bezüglich möglicher Feinde gilt das unter 3.2.13 Gesagte, es bleiben lediglich einige Bemerkungen zur Ernährung anzuschließen.

Auch *Amphiperca* dürfte zunächst allen zu bewältigenden Beutetieren nachgestellt haben. Wie bei zahlreichen Rezentpercoidei sollte im Laufe der Individualentwicklung die Vorliebe für (absolut) größere Objekte gestiegen sein (vgl. ПОРОВА 1967: 360). Derartige Präferenzverschiebungen sind in der Regel mit charakteristischen Proportionsveränderungen, besonders im Schädelbereich verbunden. Eine davon könnte sich im vorliegenden Fall in dem geringeren Längen-/Breitenverhältnis des Urohyaes größerer Exemplare widerspiegeln. Heutige Süßwasserpercoidei bevorzugen adult Beute von etwa 20–25 % ihrer Eigenlänge. Übertragen auf die Messeler Gattung bedeutet dies, daß für ausgewachsene Exemplare Nahrungsobjekte von ca. 5 cm Gesamtlänge vorrangig in Frage kamen. Die Belastbarkeit der Kiefer bzw. Aufnahmekapazität des Oropharynx dürfte dem im Gegensatz zu *Palaeoperca* durchaus entsprechen haben. Größenklassen um 5 cm werden in Messel

vor allem von *Thaumaturus* und den sogenannten „Juvenilexemplaren“ repräsentiert. *Amphiperca* wurde von mir bislang nur lichtmikroskopisch auf Mageninhalte untersucht. Identifizierbare Reste scheinen im direkten Visceralbereich ziemlich selten. Auffällig ist jedoch eine andere Beobachtung: Bei zahlreichen Exemplaren von *Amphiperca* finden sich, vor allem in Nähe der Analis, kleine, kugelig bis schwachkonische Gebilde (vgl. Abb. 44: Z). Hierbei handelt es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um Schlundzähne der besagten „Juvenileformen“ (vgl. 3.4). Die entsprechenden buccalen Zähne von *Amia* sind insgesamt langgestreckter und distal stärker abgerundet.

Derartige „Einlagerungen“ scheinen gleichgroßen Exemplaren von *Palaeoperca* weitgehend zu fehlen. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hierbei um für *Amphiperca* charakteristische Nahrungsreste handelt. Gerade Zähne sollten auf Grund der Schmelzaufgabe eine relativ hohe Widerstandsfähigkeit gegen Verdauungsprozesse haben.

Als Erklärung, warum diese nicht ebenso häufig direkt im Magen gefunden werden, kann ich allerdings nur Spekulationen anbieten:

Heutige Süßwasserpercoidei, beispielsweise der Zander, nehmen erst neue Nahrung auf, nachdem bereits ein Großteil des Mageninhaltes verflüssigt ist. Letzteres erfolgt bei hohen Temperaturen ziemlich rasch¹⁹. Bei einem vermutlich diurnalen Räuber wie *Amphiperca* mit gewisser Regelmäßigkeit in der täglichen Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden (auch diese ist von Rezentformen wie *Perca fluviatilis* bekannt) wäre somit – ausreichendes Nahrungsangebot vorausgesetzt – ebenfalls eine Periodizität im Füllungszustand des Magen-Darm-Traktes vorstellbar. Demnach sollte es Zeitpunkte geben, zu denen ein Großteil der Population wenig oder kaum Mageninhalt zeigt. Entsprechendes wäre natürlich bei einer generellen Mangelsituation zu erwarten. Eine solche ist trotz vermeintlich starker Konkurrenz durch ebenfalls großräuberische Holosteii – angesichts der (wahrscheinlich nicht nur fossil) hinlänglich vorhandenen „Kleinfische“ – kaum anzunehmen. Auch die Wasserqualität (O₂-Gehalt der tieferen Schichten etc.) unterliegt rhythmischen Veränderungen im Tagesablauf. Daher könnte der Todeszeitpunkt zahlreicher Tiere (auch über mehrere Generationen) möglicherweise häufig mit solchen „Minima“ an Magenfüllung zusammengefallen sein. Die wenigen, im Visceralabschnitt verbliebenen Reste gelangten dann beim Entgasen nach außen. Vielleicht waren Tiere mit gefülltem Magen-Darm-Trakt jedoch auch lediglich zerfallsanfälliger.

Neben den diskutierten „Kugelzähnen“ konnte ich bislang in nur 2 Fällen potentiellen Mageninhalt identifizieren: Bei einem Exemplar (SMF Me. 636; Taf. 12, Fig. 9) liegen im Abdominalbereich wahrscheinlich 2 kleinere Ganoidschuppen eines *Atractosteus*. Bei einem Privatsammlungsexemplar ist zwischen den Schädelknochen im Buccalabschnitt ein längliches, spitz bezahntes Element zu erkennen (Taf. 14, Fig. 12), das mit Sicherheit nicht zum Tier selbst gehört. Es könnte sich um das Praemaxillare eines *Thaumaturus* handeln (vgl. OBRHE-

¹⁹ Laut MOLNAR (1967: 141) verdaut der Zander gleichgroße Beuteobjekte bei 20 °C etwa 5,7 mal schneller als bei 5 °C.

LOVÁ 1975: Abb. 4; VOIGT 1934: Abb. 13). Während im letztgenannten Fall auch sekundäres Einschwemmen nicht auszuschließen ist, scheint es sich beim ersten Beispiel um „echten“ Mageninhalt zu handeln: Die Schuppen liegen medial der Epipleuralia und ziemlich genau an der Stelle des ursprünglichen Magen-Darmtraktes.

3.3.14 Erläuterung zur Beschriftung der Textabbildungen

Kopf, Schultergürtel und Pectoralis

(Abb. 29–33)

Neurocranium

- 1 Mesethmoid
 - a. Crista medialis
 - b. Proc. latero-rostralis (ad Ligamentum praemaxillo/maxillo-ethmoidale)
- 2 Vomer
 - a. Caput Vomeris
 - b. Bezahnung
- 3 Lateroethmoid
 - a. Proc. praeorbitalis
 - b. Foramen nervi olfactorii (I)
 - c. Articulatio ethmo-lacrimale
 - d. ? Articulatio rostro-palatinala
- 4 Frontale
 - a. Sutura interfrontalis
 - b. Margo supraorbitalis
 - c. Proc. postorbitalis
 - d–f. Sinnesporen des Supraorbitalkanals
 - g. Commissura supraorbitalis
 - h. ? Sinnesporen superfizieller Neuromasten („ppo“ v. JAKUBOWSKI, 1966)
- 4' Frontale der gegenüberliegenden Seite (nur Abb. 30)
- 5 Suborbitalia
 - a. Lacrimale
 - b. ? Reste der Lamina subocularis („sobocular shelf“)
- 6 Sphenoticum
 - a. Proc. postorbitalis
 - b. Crista lateralis
 - c. ? Foramen f. Ramus oticus VII
 - d. Articulatio cranio-hyomandibularis anterior: Rostral-hyomandibulade Facette d. Craniohyomandibulargelenks
- 7 Parietale
 - a. Fossa temporalis
 - b. ? Sinnespore superfizieller Neuromasten („pst“ v. JAKUBOWSKI, 1966)
- 8 Pteroticum
 - a. Crista lateralis („lateral line crest“)
 - b. Sinnespore des Temporalkanals
 - c. ? Tuberculum für Trapezius externus
 - d. Fossa superior („dilator groove“)
 - e. Fossa inferior: Caudal-hyomandibulade Facette des Craniohyomandibulargelenks
- 9 Prooticum
 - a. Commissura lateralis („lateral commissure“)
 - b. Trigemino-Facialis-Foramen; praecommissural
 - c. ? Foramina für superfizielle Nervenzweige (V, VII)

- d. Trigemino-Facialis-Foramen; postcommissural („chamber floor foramen“)
- e. Bulla sacculi
- f. ? Knorpel
- g. ? Foramen nervi glossopharyngei (VII)
- 10 ? Extrascapulare
 - a. medial
 - b. lateral
- 11 Epioticum
 - a. Proc. posttemporalis
 - b. Proc. medio-ventralis („epiopic pillar“)
 - c. Fossa temporalis
- 12 ? Intercalare
- 13 Supraoccipitale
 - a. Crista supraoccipitalis
 - b. Crista longitudinalis („lateral shelf“)
 - c. Fossa supratemporalis
- 14 Exoccipitale
 - a. Condylus exoccipitalis
 - b. Proc. rostro-dorsalis („epiopic pillar“)
 - c. ? Foramen nervi occipitalis
 - d. Foramen nervi vagi (X)
 - e. ? Foramina f. Accessorius (XI), Hypoglossus (XII)
- 15 Parasphenoid
 - a. Incisura vomeris
 - b. Crista medio-dorsalis
 - c. Proc. ascendens („parasphenoid wing“)
 - d. Proc. pharyngealis
 - e. ? Apertura caudalis myodomi
- 16 Basisphenoid
- 17 Basioccipitale
 - a. Condylus basioccipitalis
 - b. ? foraminös/spongiöse Oberflächenstruktur

Suspensorium

- 18 Palatinum
 - a. Proc. maxillaris (ad Ligamentum palato-maxillare)
 - b. Bezahnung
- 19 Ectopterygoid
- 20 ? Entopterygoid
- 21 Metapterygoid
 - a. Lamina externa
 - b. Oberflächenstruktur des Corpus
- 22 Quadratum
 - a. Proc. glenoidalis
 - b. Proc. posterioris („lateral ledge“)
- 23 Hyomandibulare
 - a. Crista praepercularis
 - b. Rostral-neurocraniader Condylus zur Craniohyomandibulargelenkung
 - c. Caudal-neurocraniader Condylus zur Craniohyomandibulargelenkung
 - d. Proc. opercularis
- 24 Symplecticum
- 25 Praeoperculum
 - a. Lamina anterioris
 - b. Lumen d. Canalis praeperculo-mandibularis

Kieferapparat

- 26 Praemaxillare
 - a. Proc. alveolaris
 - b. Proc. ascendens
 - c. Proc. articularis
 - d. Proc. maxillaris
 - e. Foramen

- 27 Maxillare
 a. Linea anterioris
 b. Proc. rostralis
 c. Proc. dorsalis
- 28 Supramaxillare
- 29 Dentale
 a. Proc. coronoideus
 b. Crista ventralis
 c. Sinnespore des Mandibularkanals
- 30 Articulare
 a. Proc. primordialis
 b. Fossa articularis
 c. Sinnespore des Ramus mandibularis (Seitenliniensystem)
 d. Foramen obturatum
 e. Proc. retroarticularis (Proc. postarticularis)
- 31 Angulare

Hyoid und Branchiostegalapparat (Bez. nach OBRHELOVÁ 1971: 379, 380)

- 32 Epihyale
- 33 Ceratohyale
 a. Ramus hypophyalis superioris
 b. Proc. arcuatus
 c. Foramen ceratohyalis („berycoid foramen“)
 d. Ramus hypophyalis inferioris
- 34 Hypohyale
 a. superioris
 b. inferioris
- 35 Glossohyale
- 36 Urohyale
 a. Proc. hyalis
 b. Ala verticalis („lamella“)
 c. Ala horizontalis („wing“)
- 37 Branchiostegale

Opercularapparat

- 38 Operculum
 a. Proc. articularis
- 39 Suboperculum
- 40 Interoperculum

Branchialskelett

- 41 ? Pharyngobranchiale 1
- 42 Bezahnungsreste oberer Pharyngealzahnplatten

Schultergürtel und Pectoralis

- 43 Posttemporale
 a. Proc. dorsalis
 b. Sinneskanalpore
 c. Proc. ventralis
- 44 Supracleithrum
- 45 Cleithrum (Bez. n. OBRHELOVÁ 1971: 385):
 a. Lamina externa
 b. Ramus ventralis
 c. Lamina interna
 d. Facies antero-dorsalis
- 46 Scapula
 a. Foramen scapulare
 b. Sattelgelenk f. oberste Lepidotrichia
- 47 Coracoid
- 48 Postcleithrum (= Postclavicula)
- 49 Radiale (Pectoralpterygophor)
- 50 Pectoralflossenstrahl

Wirbelsäule

- (Abb. 35, 36)
- 1 Corpus vertebralis
 a. Spongiosa externa
 b. Crista longitudinalis
- 2 Neuralbogen (Basidorsale)
 a. Proc. spinosus dorsalis
- 3 Hämalbogen (Basiventrale)
 a. Proc. spinosus ventralis
- 4 Praezygapophyse
 a. dorsad
 b. ventrad
- 5 Postzygapophyse
 a. dorsad
 b. ventrad
- 6 Parapophyse (Basapophyse)
- 7 Ventralrippe
- 8 Epipleurale
- A. zur Analsis gehörige Elemente, siehe dort

Beckenknochen, Pelvis

- (Abb. 37, 38; Bez. nach LIEM 1970: 42)
- 1 Basipterygium
 a. Symphyse
 b. Rachis
 c. Proc. medialis anterior
 d. Proc. medialis
 e. Proc. medialis posterior („postpelvic/ischiac process“)
 f. Proc. lateralis
- 2 Stachelstrahl
 a. arrectorader Proc.
- 3 Weichstrahl
 a. adductorader Proc.

Dorsalis

- (Abb. 39, 40; Bez. nach EATON aus LINDSEY 1956: 37, 39)
- 1 Stachelstrahl
 a. Proc. rostralis (ad M. errector pinnae dorsalis)
 b. Proc. posterioris (ad M. depressor pinnae dorsalis)
 c. Proc. lateralis (ad M. inclinor pinnae dorsalis)
 d. Proc. latero-articularis
- 2 Weichstrahl
 a–c. siehe 1
- 3 Basale (= proximales Radiale des Pterygophors)
 a. Lamina medialis anterior (ad M. depressor pinnae dorsalis)
 b. Lamina medialis posterior (ad M. errector pinnae dorsalis)
 c. Crista lateralis
 d. Gelenkfacetten
- 4 distales Radiale
- 5 Praedorsale
- 6 Proc. spinosus d. vordersten Abdominalwirbels

Uropterygophorkomplex und Caudalis

- (Abb. 41, 42; Bez. nach MONOD, 1968: 21–129)
- 1 praeurales Zentrum
 a. Spongiosa externa
 b. Crista longitudinalis
 c. Pseudourostyl
- 2 Neuralbogen (Basidorsale)
 a. Proc. spinosus dorsalis
- 3 Hämalbogen (Basiventrale)
 a. Proc. spinosus ventralis

- 4 Praezygapophyse
 - a. dorsad
 - b. ventrad
- 5 reduzierter Neuralbogen des praeuralen Zentrums 2
- 6 Epurale
- 7 Stegurale
- 8–12 Hypuralia V–I
- 13 Parhypurale
 - a. Proc. parhypuralis
 - b. Foramen prahypurale
- 14 epaxiale Randstrahlen
- 15 hypaxiale Randstrahlen
 - a. Proc. ventralis („procurrent spur“)
- 16 unverzweigter Randstrahl
- 17 verzweigter Hauptstrahl
 - a. Proc. basalis (? ad M. flexor dorsalis/ventralis)
 - b. verheilte Fraktur

Hämamaxalkomplex und Analis

(Abb. 44, 45; Bez. nach EATON aus LINDSEY 1956: 37, 39)

- 1 Proc. spinosus ventralis d. praeuralen Zentrums 16
- 2 vorderster Pterygophor (I+II+III)
- 3 Folgepterygophor (Basale)
 - a. Lamina medialis anterior (ad M. depressor pinnae analis)
 - b. Lamina medialis posterior (ad M. erector pinnae analis)
 - c. Crista lateralis
- 4 ? Teile des distalen Radiales
- 5 Hartstrahl (Stachel)
 - a. ? Proc. anterioris (ad M. erector pinnae analis)
 - b. ? Proc. lateralis (ad M. inclinator pinnae analis)
 - c. ? Proc. posterioris (ad M. depressor pinnae analis)
- 6 ? Kugelzahn (nicht z. Tier gehörig)

3.4 „Juvenilformen“

3.4.1 Vorbemerkung

Die überwiegende Zahl Messeler Barschfunde besteht aus Exemplaren unter 10 cm Gesamtlänge (meist 2–5 cm). Diese wurden bislang als Jungtiere der Gattung *Amphiperca* zugeordnet und gingen als solche sowohl in die Statistiken wie auch die darauf basierenden Überlegungen ein (vgl. FRANZEN 1979: 41–49, 60–65, 70, 73).

Darüber hinausgehende Vermutungen führten sogar den offensichtlichen Polymorphismus der Gruppe (es kommen gedrungener neben stark gestreckten Formen vor) auf taxonomische Unterschiede (Angliederung an die beiden adult bekannten Messeler Percoidei) zurück.

Grundsätzlich möchte (und kann) ich das Vorkommen von Jungtieren, besonders der Gattung *Amphiperca* für Messel nicht ausschließen. Tatsächlich dürften zumindest 2 der von mir untersuchten kleineren Exemplare (Taf. 15, Fig. 7) mit ziemlicher Sicherheit solchen entsprechen. Als *Palaeoperca* konnte hingegen keines bestimmt werden. Der Großteil sämtlicher „juvenilen“ Barsche zeichnet sich durch etliche, deutlich von *Amphiperca* und *Palaeoperca* abweichende Diagnosemerkmale aus. Es dürfte sich daher mit Sicherheit um mindestens eine weitere, für Messel bislang unbekannt, Gattung und Art handeln.

3.4.2 Abgrenzungsmöglichkeiten gegenüber den anderen Messeler Barschgattungen

Eine eingehendere Bearbeitung der neuen Gruppe ist für die nächste Zeit (zusammen mit J. GAUDANT, Université de Paris) geplant. An dieser Stelle wird auch eine detaillierte Diagnose als Vergleichs- und Abgrenzungsgrundlage gegenüber anderen Gattungen gegeben werden. Um dem nicht zu stark vorzugreifen, möchte ich lediglich auf besonders markante Unterscheidungsmerkmale von den anderen Messeler Percoidei aufmerksam machen:

(1) Proportionen. Einige Körpermaße (wie beispielsweise die Praedorsal- oder Maxillarlänge, vgl. Abb. 49) weichen klar von den anderen Gattungen ab. Die Unterschiede könnten grundsätzlich jedoch auch als intragenerische Verschiebungen während der Individualentwicklung interpretiert werden (vgl. 3.3.13), brauchen also taxonomisch nicht unbedingt signifikant zu sein.

(2) Gesamtwirbelzahl. Es sind in der Regel 24 Zentren zu zählen, ein Wert der dem „basaler“ Percoidei (vgl. PATTERSON 1964: 453, 454) – im Gegensatz zu den Wirbelzahlen der anderen Gattungen – entspricht.

(3) Wirbelverteilung. Auch hier scheint das typisch „serranide“ Verteilungsmuster (10 + 14) realisiert.

(4) Zähnung des Vorkiemendeckels. Das Praeoperculum war bei sämtlichen untersuchten Exemplaren glattrandig. Die der Gattung *Amphiperca* zugewiesenen Exemplare vergleichbarer Größenordnung zeigten jedoch die für diese Form typische Zähnung (und die

zu fordernden Wirbelzahlverhältnisse). Wachstumsbedingte Veränderungen scheiden somit als Erklärung aus. Zudem scheint bei rezenten Percoidei gerade der Vorkiemendeckel größerer, älterer Tiere eher glattrandig als der von jungen.

(5) Pharyngealbezahnung. Im Branchialbereich zahlreicher Exemplare der neuen Gruppe sind deutlich kugelige bis schwachkonische, wahrscheinlich auf jeweils 2 (dorsal und ventral) getrennten Kauplatten sitzende Schlundzähne zu erkennen (Taf. 15, Fig. 10–12). Derartiges ist von den beiden anderen Gattungen nicht bekannt (vgl. 3.2.2, 3.3.2; Taf. 12, Fig. 5, 6).

(6) Dorsalis. Die Rückenflosse ist nicht in zwei Abschnitte unterteilt, Hart- und Weichstrahlteil gehen kontinuierlich ineinander über. Da der vordere, stachelige Anteil jedoch mitunter abgefaltet liegt, wird eine Trennung vorgetäuscht. Es sind 10 Stachelstrahlen und 3 Praedorsalia vorhanden.

(7) Caudalis. Die Schwanzflosse scheint im Gegensatz zu den beiden anderen Formen eher gerade als gabelig oder abgerundet.

3.4.3 „Variabilität“

Die neue Barschgruppe wirkt bereits vom Habitus her ziemlich heterogen: Wie erwähnt, treten neben breiten, gedungenen Exemplaren auch schlanke, gestreckte auf (Taf. 15, Fig. 1–5). Die Unterschiede sind weitaus auffälliger als beispielsweise bei *Amphiperca*. Bei anderen Tieren scheint wiederum die Dorsalis weit hinter den Schädel versetzt (Taf. 15, Fig. 3). Zusätzlich fallen folgende Unterschiede auf:

(1) Neben Exemplaren mit einer Gesamtwirbelzahl von 24 existieren auch solche mit abweichenden Werten (25–26).

(2) Mitunter können 15 Schwanzwirbel gezählt werden.

(3) Möglicherweise ist die „kugelige“ Pharyngealbezahnung nicht bei allen Tieren ausgeprägt.

(4) Die relativen Längen der Flossenstacheln variieren (Analis).

(5) Es deuten sich Ausbildungsunterschiede einzelner Elemente an (? Operculum, Proc. medialis des Basipterygiums; vgl. Taf. 15, Fig. 8, 9).

Eine der kommenden Hauptaufgaben (und Schwierigkeiten) dürfte daher in der Überprüfung der neuen Gruppe auf interne, taxonomische Unterschiede bestehen.

3.4.4 Bemerkungen zur Ökologie

Bezüglich der „Feinde“ sei auf 3.3.13 (B) verwiesen. Besonderes Augenmerk, nicht nur im Hinblick auf die Ernährung, ist dem Schlundbezahnungsmuster zuzumessen²⁰.

Eine ähnliche Differenzierung, allerdings mit wesentlich intensiverem medianen Kontakt der jeweils paarigen Kauplattenhälften,

ist rezent u. a. von Cichliden bekannt und gilt in der Regel als Zeichen durophager Ernährungsweise (vgl. FRYER & ILES, 1972). HASEMAN (1912: 98, 99) sieht in den suturverbundenen, dreieckigen pharyngealen Kauplatten und kugeligen Schlundzähnen der eoazänen, nordamerikanischen Gattung *Priscacara* COPE 1877 sogar einen wesentlichen Anhaltspunkt für eine Zuordnung zu den Cichliden.

Eine entsprechende Schlundbezahnung wird jedoch auch von PATTERSON (1964: 420, 421) für die paleozäne, marine Serranidengattung *Prolates* (PRIEM 1899) beschrieben. Auch hier wird sie als Kennzeichen fortgeschrittener Spezialisierung auf Knakken und Zermahlen benthischer, hart(schaliger) Organismen gewertet.

Schließlich konnte ich mich selbst an einigen Exemplaren der oligozänen Gattung *Dapalis* GISTEL 1848 („*Smerdis*“) davon überzeugen, daß auch hier nahezu identische Schlundzähne vorhanden waren.

Zumindest eine gattungsmäßige Übereinstimmung der genannten Formen ist sicher auszuschließen. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei der diskutierten Charakteristik um eine auch fossil weitverbreitete Ausbildung handelt, deren obligatorische Korrelation mit „hartschaliger“ Ernährung jedoch zumindest für das Messeler Material fraglich ist:

Einige der derart „spezialisierten“ Exemplare bevorzugten offenbar eine ganz und gar nicht den Erwartungen entsprechende Kost, sondern ernährten sich von den eigenen, kleineren Artgenossen. Die Beutefische sind entweder zwischen den Kiefern oder als Mageninhalt recht deutlich zu erkennen (Taf. 15, Fig. 4, 5). Ganz entsprechende Fälle sind auch von *Dapalis* bekannt. Beide Beobachtungen sind durchaus von genealogischem Interesse:

Prolates wurde von PATTERSON gerade wegen seiner Schlundbezahnung einem spezialisierten „offshoot“ der Serranidenentwicklung zugerechnet. Ebenso gut wäre auch eine der Individualentwicklung heutiger Percoidei (vgl. POPOVA 1967: 360, 368) entsprechende, der GÜNTHERSchen (1953: 159, 160) Annahme aber entgegengesetzte Leserichtung vorstellbar: (Littoral-benthischer) Kleintierfresser ▷ (omnivorer) Räuber. In diesem Fall wäre die Schlundbezahnung der stratigraphisch jüngeren Formen möglicherweise symplesiomorph und *Prolates* bräuchte durchaus nicht einem Seitenzweig der Entwicklung zugestellt werden.

Allerdings sind mir keine rezenten Gattungen bekannt, bei denen der „ontogenetische“ Ernährungswechsel mit ähnlich markanten Umbildungen der Schlundbezahnung verbunden wäre. Zudem ist Kannibalismus (wie omnivore Ernährung) bei heutigen Barschartigen durchaus nicht selten. Angesichts des offensichtlichen „Überangebots“ kleinerer Fische in Messel könnten auch „normalerweise“ anderweitig spezialisierte Formen die am leichtesten erreichbare Nahrung bevorzugt haben. Entsprechendes wäre bei mangelnder Hauptnahrungsquelle anzunehmen.

Ebenso bemerkenswert erscheint das im Vergleich zu *Amphiperca* häufige Auftreten von Mageninhalt. Hierbei ist jedoch folgendes zu bedenken: Zum einen sind die interessanten Körperabschnitte bei den kleineren Exemplaren ohne größeren präparatorischen Aufwand gut einzusehen. Zum anderen dürfte der Nahrungsbedarf eine wesentliche Rolle spielen. Der Nahrungskoeffizient (die pro kg Eigengewichtszunahme notwendige Nahrungsmenge) ist sowohl von der vorherrschenden Ernährungsweise als auch von der Körpergröße abhängig. Kleine, omnivore

²⁰ Bereits WEITZEL (1933: Taf. 8) bildet in seiner Beschreibung der Gattung *Amphiperca* einen Kauplattenausschnitt ab, der auf Grund der kugeligen Einzelzähnen zweifellos der neuen Gruppe zuzuschreiben ist.

Arten brauchen mehr Nahrung als große räuberische (vgl. POPOVA 1967: 371). Dementsprechend größer ist die Wahrscheinlichkeit bei einer „Stichprobe“ in der erstgenannten Gruppe Exemplare mit gefülltem Magen zu finden.

4. Morphologischer Teil B: Krankhafte Veränderungen, Wachstum

4.1 Palaeopathologische Befunde

Ausbildungsanomalien des Fischeskelettes als Folge von Verletzungen, Krankheit, geänderter Gewässerqualität oder auch als Degenerationen sind in zahlreichen Rezentbeispielen belegt. Ebenso bekannt ist die oftmals außerordentliche Toleranz gegenüber derartigen Einflüssen: Unter bestimmten Voraussetzungen können sie sogar wachstumssteigernd wirken (vgl. WUNDER 1957, 1976; hier auch ausführliches Literaturverzeichnis).

4.1.1 Veränderungen der Wirbelsäule

Deformationserscheinungen, unvollständig ausgebildete Zentren, Verdoppelung oder Verschmelzung oberer/unterer Bögen sind auch bei heutigen Formen durchaus nicht selten. Besonders häufig scheinen sie nach infektiöser Bauchwassersucht (STERBA 1972: 104, 110). Zudem wurden sie sowohl als Regenerationserscheinung nach Brüchen als auch als Reaktion auf verschiedenartig veränderte Außenfaktoren beobachtet (WUNDER 1957; vgl. auch 3.2.13, 3.3.13).

Wirbelsäulenverkrümmungen sind bei Messeler Teleostern sehr häufig zu beobachten und könnten grundsätzlich durchaus pathogene Ursachen haben. Wie in den Arbeiten von WEILER (1929), PAUCA (1934: 390–395) oder VOIGT (1934: 33–41) klargestellt wird, sind derartige Phänomene im Fossilbereich jedoch mit größerer Wahrscheinlichkeit auf postmortale, sekundäre Veränderungen zurückzuführen.

Diese sind auch beim Messeler Material wahrscheinlich: Exemplare mit aufgekrümmten Axialskelett zeigen zumeist auch Verschiebungen im Occipitalbereich, dürften also im WEILERSchen Sinn gestaucht sein. Anomale Ausbildung an Bogenelementen scheint zudem völlig zu fehlen.

„Natürliche“ Ursachen, jedoch nicht im streng pathologischen Sinn, kommen am ehesten für die Verkürzung praeauraler Zentren bei *Amphiperca* in Frage. Jedoch sind auch hier postmortale Mechanismen nicht auszuschließen (vgl. 3.3.13 A).

4.1.2 Lepidotrichia

Verletzungen der Flossenweichstrahlen treten rezent recht häufig auf, verteilen jedoch zumeist sehr rasch. Es verbleiben knotige, manchmal auch geknickte Stellen (SCHINDLER 1975: 21). Besonders Verdickungen an Weichstrahlen des hinteren Abschnitts von Rücken- und Afterflosse sind bei *Amphiperca* fast die Regel. Sie dürften mit Sicherheit auf ausgeheilte Verletzungen, wie etwa Frakturen, zurückzuführen sein. Bei *Palaeoperca* scheinen sie seltener.

Die unterschiedliche Häufigkeit bei beiden Gattungen

ist zunächst schon rein morphologisch verständlich: Die langausgezogenen weichstrahligen Flossenabschnitte von *Amphiperca* sollten wesentlich verletzungsanfälliger gewesen sein als die vergleichsweise kurzen von *Palaeoperca*. Zudem wäre eine höhere Gefährdung bei hindernisreicher Umgebung (wie sie für *Amphiperca* nahegelegt wurde) zu erwarten.

4.1.3 Pathologische Schuppenskulpturen

Das Schuppenkleid stellt nicht nur einen äußeren Schutz des Fischkörpers dar, sondern dient wie andere Skeletteile auch, zusätzlich als wichtiges Mineralstoffreservoir zur Überbrückung etwaiger Mangelsituationen. Dementsprechend groß ist das Spektrum möglicher Modifikationen (ausführliche Zusammenstellung und Erörterung siehe CREASER 1926: 46–49; WALLIN 1937: 406–414). Einige der typischsten Erscheinungen sind auch am Messeler Barschmaterial zu erkennen.

Schuppenregeneration

Erneuerte Schuppen zeichnen sich durch einen atypisch großen Focus mit unregelmäßig reticulärer Struktur und anschließend weiträumige Circuli aus. Sie sind auch bei heimischen Formen wie dem Flußbarsch durchaus nicht selten. TESCH (1956) konnte für die Bachforelle (*Salmo trutta fario*) einen Zusammenhang zwischen geringem Gewässerquerschnitt und erhöhtem Anteil an regenerierten Schuppen nachweisen. Dieser soll Extremwerte bis zu 73 % erreichen können (SCHINDOWSKI & TESCH 1957: 499). Ein verringerter Querschnitt des freien Wasserraumes wäre jedoch nicht nur in kleineren Bächen, sondern auch bei anderweitiger Beeinträchtigung (Wurzeln, Steine, Pflanzendickicht o. ä.) gegeben.

Auch in diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß erneuerte Schuppen gerade bei *Amphiperca* besonders häufig auftreten (Taf. 17, Fig. 6), bei *Palaeoperca* jedoch seltener sind: Derartige Beobachtungen stehen mit der Annahme unterschiedlicher Lebensraumpräferenzen in gutem Einklang.

Avitaminosen (C, D), Mineralstoffmangel

Diese stehen in keinem obligatorischen Zusammenhang mit negativen Umwelteinflüssen. Sie können beispielsweise auch während der Paarungs- und Laichzeit (bei sonst optimalen Bedingungen) als Folge verringerter Nahrungsaufnahme auftreten und „ersetzen“ auf diese Weise in wärmeren Regionen die Annull gemäßigter Arten (vgl. HOLDEN 1954/1955; GARROD & NEWELL 1958). Strukturell sind sie bei einmaligem Auftreten als periphere Abwandlungen der Schuppenskulptur zu erkennen: Es erfolgt ein Anwachsstopp bzw. im Extremfall eine Resorption von Randmaterial. Der erste Circulus der anschließenden Erholungsphase schneidet eine größere Anzahl der (unvollständigen) vorangehenden in mitunter fast rechtem Winkel.

Die gleichen Phänomene sind an Schuppen beider Messeler Barschgattungen festzustellen (Taf. 16: Fig. 3; Taf. 17, Fig. 4 in dieser typischen Form jedoch weitaus seltener als verletzungsbedingte Regenerationen). Dies kann zum einen präparationsbedingt sein; die Randzone der Schuppen sind sehr schwer vollständig freizulegen. Oder – was zumindest für *Amphiperca* angesichts des offenbar reichen Nahrungsangebotes wahrscheinlich ist – entsprechende „Mangelsituationen“ lagen

kaum vor. Unter den für Messel angenommenen Klima-verhältnissen wären sie ohnehin vorrangig als Folgeerscheinung reduzierter Nahrungsaufnahme während der Fortpflanzungsperiode zu erwarten (Bildung von „Laichringen“).

Befall mit Ektoparasiten

Ist meist als punktuell-kreisförmige Aussparung in der Schuppenoberfläche zu erkennen und in Opercularnähe mitunter häufig (vgl. CREASER 1926: 48, 49; STERBA 1972: 71–116). In dieser Hinsicht „verdächtige“ Strukturen sind in einigen Fällen auch beim Messeler Barschmaterial zu finden (Taf. 16, Fig. 6, 7).

4.2 Wachstumsanalysen anhand der Schuppenoberflächenskulptur

4.2.1 Vorbemerkungen

Alters- und Wachstumsbestimmungen an Schuppen und Otolithen scheinen – im Gegensatz zum Rezentmaterial – bei fossilen Barschartigen selten. Mir sind lediglich zwei derartige Versuche bekannt (VOIGT, 1934; MCGREW 1975). Ergebnisse liegen offenbar nur von den Geiseltal-Funden vor. Hier schließt VOIGT aus der Feinschichtung von Otolithen (u. a. der Gattung *Antracoperca*), daß im mitteldeutschen Eozän ein jahreszyklischer Wechsel von zwei Regen- und Trockenzeiten vorgelegen haben muß. Eine derartige Annahme ist kaum zu widerlegen, aber dennoch nicht die einzig mögliche Erklärung der strukturellen Befunde:

Zahlreiche heutige Knochenfische zeigen im Bau ihrer Gehörsteine und der Schuppenskulptur eine recht ähnliche Zonierung. Diese ist jedoch meist auf die Ausbildung zusätzlicher, „falscher“ Annuli zurückzuführen (vgl. COBLE 1970; FAGADE 1974; LIEW 1974; PANELLA 1974; WILLIAMS & BEDFORD 1974). Bei tropisch/subtropischen Formen ist hierbei besonders an die sogenannten „Laichringe“ („spawning marks“), häufig inmitten der eigentlichen Wachstumsperioden, zu denken (vgl. LARRAÑETA 1963). Selbst der von GARROD (1959: 281) geschilderte (in tropischen Regionen nicht einmal seltene) „Extremfall“ von zwei, jeweils mit der Regenzeit zusammenfallenden Laichperioden pro Jahr könnte ein den fossilen Geiseltalotolithen ähnliches Anwachsmuster bedingen²¹.

Angesichts eines derart breiten Spektrums an Interpretationsmöglichkeiten sollte bei jedwedem Deutungsversuchen größte Vorsicht geboten sein.

4.2.2 Wachstumsmarken auf Schuppen Messeler Percoidei

Fälle von Otolithenerhaltung sind von Messeler Knochenfischen bislang nicht bekannt. Sämtliche Wachstumsanalysen basieren daher auf Schuppenmaterial. Dieses scheint gegenüber den Gehörsteinen mitunter sogar begünstigt: Ausschließlich durch Laichringe begrenzte Wachstumsschübe sind an Otolithen nicht immer zu erkennen (vgl. GARROD 1959: 271). Im umge-

kehrten Fall zeigen Exemplare mit zonierten Otolithen fast stets eine – wenn auch durch Zusatzeffekte häufig weniger klare – identische Periodizität in der Schuppenskulptur. Diese tritt bei beiden Messeler Barschgattungen (wie schon bei *A. ignota*) im Gegensatz zum Geiseltalmaterial (wo sie nach Aussage von VOIGT erstaunlicherweise auf die Gehörsteine beschränkt bleiben soll) recht klar hervor (vgl. Taf. 16, Fig. 1–3; Taf. 17, Fig. 1–5; mit TESCH 1955: 343, HELLAWELL 1974: Taf. I–V; BAGENAL & TESCH 1978: 110–111): Die Grundcharakteristik bleibt hierbei für Schuppen unterschiedlicher Körperregionen ein- und desselben Tieres gleich (Taf. 17, Fig. 3, 4), variiert jedoch (erwartungsgemäß) zwischen den einzelnen Exemplaren. Besonders an (nicht regenerierten) Schuppen der Gattung *Amphiperca* sind die Anwachsmarken mitunter sehr schön zu erkennen, bei *Palaeoperca* scheinen sie hingegen entweder weniger zahlreich oder nicht immer gleich intensiv ausgeprägt.

Anzeichen einer „doppelten“ Jahresrhythmik im Sinne von VOIGT (1934: 120) sind nicht zu erkennen. Die Ausbildungsstärke der „Messeler“ Wachstumsmarken erinnert bisweilen an Annuli heutiger „gemäßigter“ Arten. Die periodisch wiederkehrenden Negativbedingungen (für „normales“ Wachstum) sollten daher zumindest für *Amphiperca* ähnlich einschneidend gewesen sein. Inwieweit es sich dabei um Folgen von Fortpflanzungsperioden ohne (bzw. mit stark eingeschränkter) Nahrungsaufnahme, generelle oder wohngewässerspezifische Phänomene wie Regen- und Trockenzeiten oder sonstige Außeneinflüsse gehandelt haben könnte, ist kaum zu entscheiden. Eine alleinige Deutung als Laichringe scheint mir jedoch nicht ausreichend: Zum einen sind sie wesentlich intensiver als solche (vgl. HOLDEN 1954; GARROD 1959: Abb. 1), zudem sind sie auch auf der Aalschuppe zu erkennen (rezente Arten der Gattung *Anguilla* laichen jedoch nur einmal, direkt vor ihrem Tod).

Bemerkenswert ist zudem die bei *Palaeoperca* von *Amphiperca* abweichende Dichte klarer Wachstumsmarken: Es sind in der Regel nur wenige deutliche „Annuli“ zu unterscheiden, getrennt von breiten Zonen relativ ungestörten Wachstums. Erst bei genauerem Hinsehen sind auch hier Anzeichen vorübergehend verlangsamer Wachstumsraten zu lokalisieren (Taf. 16, Abb. 1). Wiederum kommen verschiedene Erklärungsmöglichkeiten in Frage:

- Sehr rasches Wachstum. Die zwischen den klar hervortretenden Marken gelegenen (undeutlichen) „Annuli“ kennzeichnen Fortpflanzungsperioden. In diesem Fall müßte die Geschlechtsreife schon während der ersten Wachstumsphase eingetreten sein; zudem scheint die Anzahl derartig eingeschalteter „Laichringe“ für die verschiedenen Perioden nicht konstant. Ferner wären zusätzlich ausgesprochene „Ruhephasen“ (Wachstumsstop) zu fordern.
- Weniger rasches Wachstum bei unterschiedlich intensiven „Ruhezeiten“ Die Tiere waren entweder nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit wie *Amphiperca* Negativeinflüssen ausgesetzt und/oder deren Auswirkungen waren nicht immer gleich gravierend. Als Ursache wäre die mutmaßlich

²¹ Der eigentliche Wachstumsstop (Regenzeit = Laichzeit) entspräche dann sogar den Trockenzeiten (T, t) in den Darstellungen von VOIGT.

von *Amphiperca* unterschiedliche Habitat- oder Hauptnahrungspräferenz vorstellbar. Wahrscheinlich spielte, wie auch bei heutigen tropisch/subtropischen Formen, die Körperkonstitution ebenfalls eine Rolle.

Die Beurteilung wird auch bei Zuhilfenahme rezenter Vergleichsformen kaum erleichtert:

Roccus [Dicentrarchus] labrax nimmt während der Fortpflanzungsperiode keine Nahrung zu sich. Mit der Ausbildung von „Laichringen“ ist daher zu rechnen. An Schuppenpräparaten eines in der Standardlänge den Messeler *Palaeoperca*-Funden vergleichbaren Exemplares von *Roccus [Dicentrarchus] punctatus* glaube ich zwei Wachstumsschübe voneinander trennen zu können (was bei einer zu erreichenden Gesamtlänge von

25–40 cm – siehe Tab. 14 – nicht abwegig erscheint). Diese liegen relativ dicht beieinander, Anzeichen zwischengeschalteter, weiterer Störungen fehlen. Die Markierungen dürften daher vermutlich tatsächlichen Laichringen entsprechen, anderweitige Mangelsituationen waren offenbar nicht gegeben.

Derartige Verhältnisse entsprechen weitgehend den Forderungen von b). Als zusätzlicher „Stützpunkt“ können die Beobachtungen von 3.2.6 gelten: Demnach sollte es sich bei den in Messel gefundenen Exemplaren von *Palaeoperca* um ziemlich ausgewachsene Tiere handeln. Das nach a) zu fordernde „physiologische“ Alter von ca. 2 Wachstumsperioden erscheint dann (im

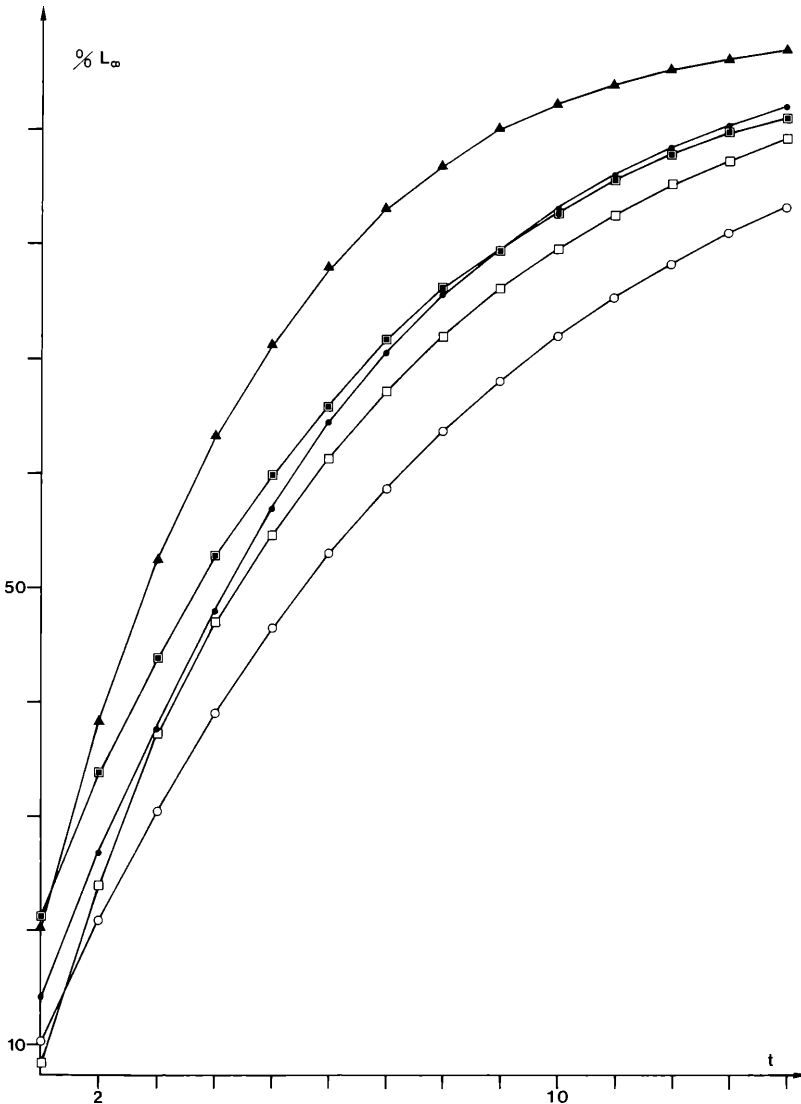


Abbildung 48. Vergleich von Wachstumskurven Messeler Percoidei mit Rezentformen. Abszisse = Anzahl der Wachstumsperioden (t); Ordinate = Länge zum Zeitpunkt t als % L_∞; Punkte (schwarz) = *Amphiperca multiformis*, Resultierende aus den BERTALANFFY-Formeln von 6 verschiedenen Exemplaren; Punkte (hell) = *Palaeoperca proxima*, Resultierende aus den BERTALANFFY-Formeln von 4 verschiedenen Exemplaren; Quadrate (hell) = *P. fluviatilis* transformierte²² Wachstumskurve nach durchschnittlichen Wachstumswerten von Exemplaren aus 25 verschiedenen Seen (BAUCH 1961: 61); Dreiecke (schwarz) = *Lucioperca lucioperca*, transformierte Wachstumskurve nach durchschnittlichen Wachstumswerten von Exemplaren aus 24 norddeutschen Seen (BAUCH 1961: 63); Quadrate (dunkel) = *Tilapia zillii* GERVAS (♀♀), transformierte Wachstumswerte nach Angaben von ELBOLOCK & KOURA (1960).

²² Aus den Meßwerten wurde entsprechend zu 2.2.5 die prozentuale BERTALANFFY-Formel errechnet.

Vergleich zu Rezentformen) viel zu gering²³. Ich orientiere mich daher beim Erstellen von Wachstumskurven an den in b) dargestellten Verhältnissen.

4.2.3 Berechnung und Beurteilung von Wachstumskurven

Für die derart bestimmten „Annuli“ wurden nach der unter 2.2.5 beschriebenen Methode erste Wachstumskurven für beide Messeler Perciformes ermittelt.

Diese wurden in Abb. 48 für mehrere Exemplare jeder Gattung (über die Medianwerte) zu jeweils einer Resultierenden zusammengefaßt und entsprechend transformierten Kennlinien einiger Rezentformen gegenübergestellt.

Die Wachstumscharakteristik von *Amphiperca* scheint hierbei dem heutigen Flußbarsch ähnlich, während sich bei *Palaeoperca* gewisse Parallelitäten zur pflanzenfressenden *Tilapia*-Art erkennen lassen (als Erklärungsmöglichkeit wäre z. B. an erhöhte Umsatzraten bei vermutlich gemeinsam bevorzugter Kleinnahrung; vgl. 3.4.4 zu denken): Das Wachstum erfolgte langsamer, die Sättigung wurde später erreicht. Eine exakte Zuordnung derartiger Unterschiede zu bestimmten Ökobedingungen bleibt jedoch äußerst problematisch.

Wie TESCH (1955) für *Perca fluviatilis* zeigen konnte, ist bereits das innerartliche Variationsspektrum im Wachstum bei differierenden Umweltverhältnissen erstaunlich breit. Sichere Rückschlüsse aus Vergleichen zwischen höheren taxonomischen Einheiten scheinen daher kaum möglich.

Bereits die alleinige Beurteilung des Wachstumsverlaufs kann jedoch recht informativ sein: Hierdurch eröffnen sich gerade im Fossilbereich Vergleichs- bzw. Wertungsmöglichkeiten für die Lebensbedingungen verschiedener Teilpopulationen einer Gattung/Art (beispielsweise zwischen unterschiedlichen Schichtpaketen, Fundstellen oder Fossilagerstätten). Derartige Fragen sollen in nachfolgenden Untersuchungen intensiver zur Sprache kommen, dem hier gegebenen Anriß bleibt momentan nichts hinzuzufügen.

5. Schlußbemerkung

Ich möchte an dieser Stelle an einen von WEIGELT (1927: 178) angeregten Vergleich erinnern: Er parallelisierte die eozänen Messeler Verhältnisse mit den heutigen Küstensümpfen des Mississippi. In diesem Zusammenhang verdient die Frage nach der Salztoleranz der autochthonen Messeler Fossilien verstärkte Beachtung. Hierzu einige Ergänzungen hinsichtlich der Ichthyofauna:

Deltaähnliche Verhältnisse mit unmittelbarer Meeresnähe sind nach dem heutigen Stand der Forschungen für Messel natürlich nicht anzunehmen. Dennoch scheinen (temporär?) schwach brackische Einflüsse (d. h. erhöhter Salzgehalt des Außenme-

diams) – legt man das angetroffene Artenspektrum zugrunde – nicht unwahrscheinlich. Die mutmaßlich nächsten heutigen Verwandten der Barschartigen sind marin bzw. zeichnen sich durch Euryhalinität aus. Eine dementsprechende Toleranz ist auch für die Aalart anzunehmen. Thaumaturidae sind nur fossil bekannt und werden zumeist in Süßwassersedimenten gefunden. Einige Belege aus dem Tertiär des Mainzer Beckens stammen jedoch vermutlich aus leicht brackischen Verhältnissen (WEILER 1963: 7, 18, 19, 53, 65, 66). Lepisosteidae sind marinen Ursprungs (JERZMAŃSKA 1977: 67) und auch rezent gegen wechselnde osmotischen Werte relativ widerstandsfähig. Die Gattung *Amia* gilt als ausgesprochene Süßwasserform. Ich möchte hier jedoch an die Funde von *Lehmanamia* aus den (marinen) London-Tonen (JERZMAŃSKA 1977: 68) oder nahestehende Meeresformen wie beispielsweise *Urocles* erinnern. GAUDANT (1981: 292) erwähnt außerdem einen *Amia*-Rest aus dem „eher brackischen“ Wasser des Gipses von Aix-en-Provence (und vermutet auch hier eine Resistenz gegenüber „schlechter“ Wasserqualität). Brackischer Einfluß würde zudem (höhere Dichte des salzhaltigeren Wassers) die Durchmischung und (somit gleichmäßige Durchlüftung) der Wasserkörper erschweren, sowie (vgl. STERBA 1978: 14–19, 117) die relative Artenarmut der Messeler Fischfauna verständlicher machen. Lokal unterschiedliche Intensität derartiger Einwirkungen wäre auch als Erklärung der Häufigkeitsmaxima bzw. des Fehlens bestimmter Gattungen an einigen Fundstellen zu diskutieren.

6. Zusammenfassung

(1) Es wurden Differentialdiagnosen und morphologische Beschreibungen von drei Messeler Knochenfischarten und -Arten gegeben, eine weitere wurde kurz charakterisiert. Eine Übersicht wichtiger Körpermaße sämtlicher Messeler Perciformes findet sich in Abb. 49.

(2) Es wurden systematische, phylogenetische, biogeographische sowie funktionelle bzw. ökologische Fragestellungen zu den vorgestellten Formen diskutiert: Die genealogische Beziehung der Aalart bleibt unsicher, die größte Übereinstimmung „trivialer“ Merkmale scheint zu indopazifischen Rezentformen gegeben. Für die Barschartigen ist eine relativ enge Verwandtschaft mit heutigen Percichthyiden bzw. Serraniden zu vermuten. Offenbar lagen unterschiedliche Anpassungstypen vor: Eine Gruppe scheint besser an großräuberische Ernährung in hindernisreicher Umgebung angepaßt, eine andere an Kleinnahrung und freie Wasserzonen. Eine Toleranz gegenüber wechselnden osmotischen Verhältnissen ist für alle Arten zu vermuten.

(3) Verschiedene Variabilitätserscheinungen wurden auf ihre eventuell taxonomische Signifikanz überprüft: Ansätze zur Unterscheidung von „Unterpopulationen“ sollten vor allem bei *Amphiperca* weiter verfolgt werden, von einer Trennung in verschiedene Taxa wurde momentan abgesehen.

(4) Pathologische Veränderungen, insbesondere des Hautskeletts wurden beschrieben und in bezug zur unterschiedlichen Ökologie der Arten diskutiert.

(5) Es wurde versucht die Oberflächenskulptur von Perciformes-Schuppen zur ersten Erörterung von Wachstumsfragen zu nutzen: Anzeichen einer „doppelten“

²³ *Roccus lineatus* wird nach Angaben von FLOWER (1925) über 21 Jahre alt.

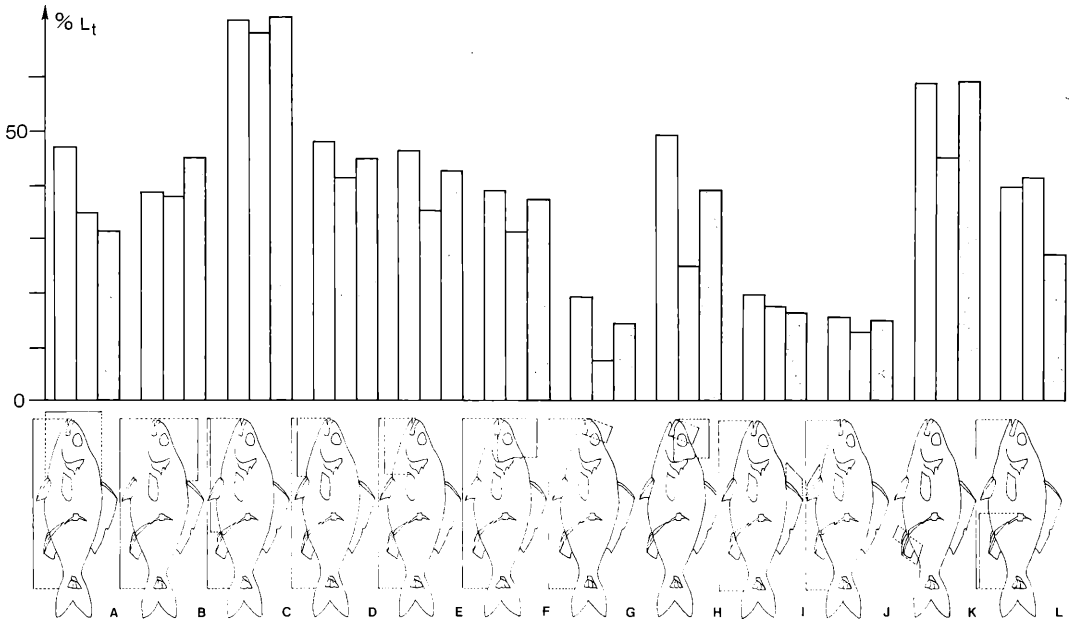


Abbildung 49. Übersicht zu einigen Körpermaßen/Proportionen Messeler Percoidei (Mittelwerte). Hell = *Amphiperca multiformis* (24 Exemplare), hell gerastert = *Palaeoperca proxima* (17 Exemplare), dunkel gerastert = Percoidei indet. = „Juvenilmformen“, total (31 Exemplare). A = max. Körperbreite als % der Standardlänge (Lt); B = Praedorsallänge (D1) als % Lt; C = Praeanallänge als % Lt; D = Praepelvislänge als % Lt; E = Praepectorallänge als % Lt; F = Kopflänge als % Lt; G = Maxillarlänge als % Lt; H = Maxillarlänge als % der Kopflänge; I = Max. Stachellänge D1 als % Lt; J = Stachellänge, Pelvis als % Lt; K = Länge des 1. Analflossenstachels als % des 2.; L = Ausdehnung der Schwanzwirbelsäule als % Lt.

Jahresrhythmik (VOIGT 1934: 120) waren nicht zu erkennen, bei den Wachstumsmarken dürfte es sich nicht um ausschließliche Laichringe handeln. Die Anwachsmuster auf *Amphiperca* und *Palaeoperca*-Schuppen sind unterschiedlich klar ausgeprägt.

7. Danksagung

Herrn Prof. Dr. S. RIETSCHEL und Herrn Prof. Dr. W. HIMSTEDT danke ich für die Anregung, das Interesse und die Geduld während der Durchführung dieser Arbeit sowie die Hilfe bei der Beschaffung von Arbeitsmaterialien.

Arbeitsplatz und ein Großteil des Fossilmaterials wurden vom Forschungsinstitut Senckenberg/Frankfurt zur Verfügung gestellt. Finanzielle Unterstützung erhielt ich durch ein Graduiertenstipendium der TH Darmstadt.

Ein Abschluß der Dissertation wäre ohne das Interesse und die Hilfe folgender Damen und Herren kaum möglich gewesen:

M. Ackermann, E. Bettag, Dr. A. Dörsam, G. Eisvogel, O. Feist, Dr. J. Franzen, Dr. J. Gaudant, Dr. P. Greenwood, U. Hänig, Dr. G. Jores, Fa. Kalle, M. Keller, E. Kessler, A. Keurleber, Dr. W. Klausewitz, H. Klein, Dr. W. von Koenigswald, Dr. A. Lelek, Dr. H. Malz, W. Munk, Dr. E. Okemwa, Dr. L. Piasa, Dr. G. Plodowski, H. von Prosch (Fa. Röntgen-Schnitzer), C. Schmidt, Dr. U. Sommer, P. Stock, Dr. G. Storch, Dr. W. Struve, Prof. Dr. W. Stürmer, Dr. S. Tuengerthal, K. Walch, R. Wald, W.-D. Walther, J. Weber, S. Weigelt, Dr. R. Werner, M. Wuttke, Dr. S. Young, H. Zetsche.

Mein ganz besonderer Dank gilt auch Frau R. Frank-Bauer für die Fotos und Abzüge der Textabbildungen sowie meinen Eltern, nicht nur für finanzielle Opfer und das Erstellen der Reinschrift, sondern vor allem für die zahllosen kleinen Hilfen und die ständige Unterstützung auch während „erfolgreicher“ Phasen. Nochmaliger Dank gebührt ferner Herrn Dr. J. GAUDANT für die Durchsicht des Manuskriptes.

8. Literatur

- AGASSIZ, L. (1833–1843): Recherches sur les poissons fossiles. – 4 (1, 6, 12): I–XVI, 1–291; Neuchâtel. [Tableau général: 1844].
- ALLIS, E. P. (1905): The latero-sensory canals and related bones in fishes. – Internat. Mschr. Anat. Physiol., **21**: 401–503, 13 Taf.; Leipzig.
- ARAMBOURG, C. (1952): La paléontologie des vertébrés en Afrique du Nord. – Serv. géol. Maroc., Not. Mem., **92**: 1–372, 62 Abb., 7 Tab., 14 Taf.; Paris.
- ASANO, H. (1962): Studies on congrid eels of Japan. – Bull. Mtsaki mar. biol. Inst. Kyoto Univ., **1**: 1–143, 60 Abb., 10 Tab.; Kyoto.
- BAGENAL, T. B. & TESCH, F. W. (1978): Age and growth. – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Methods for assessment of fish production in fresh waters: 101–136, 21 Abb., 1 Tab.; Oxford, Edinburgh, Melbourne (Blackwell).
- BAILEY, M. & GOSLINE, W. A. (1955): Variation and systematic significance of vertebral counts in the American fishes of the family Percidae. – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, **93**: 5–44, 4 Abb., 3 Tab.; Ann Arbor.
- BALON, E. K. (1959): Die Beschuppungsentwicklung der Texas-Cichlide (*Herichthys cyanoguttatus* BAIRD & GIRARD). – Zool. Anz., **163**: 82–89, 7 Abb.; Leipzig.
- BAREL, C. D., WITTE, F.; OIJEN, M. J. VAN (1976): The shape of skeletal elements in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* TREWAVAS 1933 (Pisces, Cichlidae). – Netherl. J. Zool., **26** (2): 163–265, 53 Abb., 3 Tab., 5 Taf.; Leiden.
- BAUCH, G. (1961): Die einheimischen Süßwasserfische, 4. Aufl. – 1–197, 106 Abb.; Radebeul & Berlin (Neumann).
- BEAUFORT, L. F. DE (1925): On a collection of marine fishes from the miocene of South Celebes. – Jb. Mijnezen Nederl. Oost-Indie, Verh., **1**: 1–148, 9 Taf.; S'Gravenhage.
- BERG, L. S. (1958): System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. – Hochschb. Biol., **4**: 1–310, 263 Abb.; Berlin (Dt. Verl. Wiss.).
- BERTIN, L. (1942): Ostéologie du genre *Avocettinops* (apode abyssal) et révision du sous-ordre des Nemichthyiformes dont il fait partie. – Bull. Soc. zool. France, **67**: 101–111, 2 Abb.; Paris.
- BERTIN, L. (1951): Les anguilles. – 1–191, 55 Abb., 8 Taf.; Paris (Payot).
- BERTIN, L. & ARAMBOURG, C. (1958): Super-ordre des téléostéens. – In: GRASSÉ, P. Ed.: Traité de Zoologie, **13**: 2204–2500. 227 Abb.; Paris (Masson).
- BLACHE, J. (1967): Contribution à la connaissance des poissons anguilliformes de la côte d'Afrique occidentale. 2ème note: Le genre *Muraena* (ARTEDI) LINNÉ 1758. – Bull. I.F.A.N., **A**, **29** (1): 178–217, 19 Abb.; Dakar, Paris.
- BLACHE, J. (1968): Contribution à la connaissance des poissons anguilliformes de la côte occidentale d'Afrique. 7ème note: La famille des Muraenesocidae. – Bull. I.F.A.N., **A**, **30** (2): 690–736, 31 Abb.; Dakar, Paris.
- BLACHE, J. (1968): Contribution à la connaissance des poissons anguilliformes de la côte occidentale d'Afrique. 9ème note: Les Heterenchelidae. – Bull. I.F.A.N., **A**, **30**: 1540–1581, 19 Abb., 1 Tab.; Dakar, Paris.
- BLAIR, C. B. & BROWN, W. N. (1961): The osteology of the red eye bass *Micropterus coosae* (HUBBS & BAILEY). – J. Morphol., **109**: 19–36, 14 Abb.; Philadelphia/Pa.
- BLEEKER, P. (1864): Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises. – **4**: 1–132, 49 Taf.; Leiden (De Breuk & Smits).
- BLOT, J. (1969): Les poissons fossiles du Monte Bolca: Carangidae Menidae, Ephippidae et Scatophagidae. – Mus. Stor. nat. Verona, Mem. fuori ser. (2), **1**: 1–540, 160 Abb., 58 Tab., 100 Taf.; Verona.
- BLOT, J. (1975): A propos des téléostéens primitifs: L'origine des Apodes. – Colloque intern. C.N.R.S., **218**: 281–292, 1 Abb.; Paris.
- BLOT, J. (1978): Les apodes fossiles du Monte Bolca I. – Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca III (1): 1–123, 120 Abb., 21 Tab., 39 Taf.; Verona.
- BÖHLKE, J. (1956): A synopsis of the eels of the family Xenocoelidae (including the Chlopsidae and Chilorhinidae). – Proc. Acad. natur. Sci., **108**: 61–95, 8 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; Philadelphia.
- BÖHLKE, J. & CLIFF, F. S. (1956): A discussion of the deep-sea eel genus *Avocettinops*, with notes on a newly discovered specimen. – Copeia, 1956 (2): 95–99, 1 Taf.; New York.
- BOETIUS, L. & BOETIUS, J. (1967): Eels. *Anguilla rostrata* LE SUEUR in Bermuda. – Vidensk. medd. Dansk. naturhist. forening København, **130**: 63–84, 8 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Kopenhagen.
- BONDE, N. (1977): Cladistic classification as applied to vertebrates. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G.; HECHT, B. M. [Ed.]: Major patterns in vertebrate evolution: 741–804, 5 Abb.; New York, London (Plenum).
- BOULENGER, G. A. (1895): Catalogue of Perciform fishes in the British Museum, 2nd ed., Vol. I: Centrarchidae, Percidae and Serranidae. – I–XIX, 1–394, 15 Taf.; London.
- BRANSON, B. A. & MOORE, G. A. (1962): The lateralis components of the acoustico lateralis system in the sunfish family Centrarchidae. – Copeia, 1962 (1): 1–108, 149 Abb.; New York.
- BURDACK, V. D. (1968): Changes in the relative size of the jaw apparatus in fishes in relation to age. – Voprosy ichtiol., **8** (6): 870–872, 8 Abb.; Moskva.
- BUSCHKIEL, A. L. (1932): Studien über das Wachstum der Fische in den Tropen. – Internat. Rev. Hydrol. & Hydrogr., **27**: 427–470, 8 Abb., 7 Tab.; Leipzig.
- CASTLE, H. J. & WILLIAMSON, G. R. (1974): On the validity of the freshwater eel species *Anguilla ancestralis* EGE from Celebes. – Copeia, 1974 (2): 569–570, 1 Tab.; Washington.
- COBLE, D. W. (1970): False annulus formation in bluegill scales. – Trans. Amer. Fish. Soc., **99**: 363–368; Ann Arbor.
- CORBET, D. S. (1960): The food of a sample of crocodils from Lake Victoria. – Proc. zool. Soc. London, **133**: 561–572, 2 Tab.; London.
- CRACRAFT, J. (1978): Science, philosophy and systematics. – Syst. Zool., **27** (2): 213–216; Washington.
- CREASER, C. W. (1926): The structure and growth of the scales of fishes in relation to the interpretation of their life-history, with special reference to the sunfish *Eupomotis gibbosus*. – Misc. Publ. Mus. Zool. Michigan, **17**: 1–76, 12 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; Ann Arbor.
- DAVID, L. R. (1943): Miocene fishes of southern California. Geol. Soc. America, Spec. Pap., **43**: 111–193, 39 Abb., 9 Tab., 16 Taf.; Baltimore.
- DAVID, L. R. (1946): Some typical Upper Eocene fish scales from California. – Publ. Carnegie Inst. Washington, **551**: 45–79, 10 Abb., 1 Taf.; Washington.
- DIETZ, P. A. (1914): Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. – Mitt. zool. Stat. Neapel, **22** (4): 99–162, 45 Abb.; Berlin.
- DINEEN, C. F. & STOKELY, P. S. (1956): The osteology of the sacramento perch *Archopites interruptus* (GIRARD). – Co-

- peia, 1956 (4): 217–230, 13 Abb.; New York.
- DOBBEN, W. H. VAN (1937): Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. – Arch. Néerl. Zool., **2**: 1–72, 50 Abb.; Leiden.
- DULLEMEIJER, P. & BAREL, C. D. N. (1977): Functional morphology and evolution. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G. & HECHT, B. M. [Eds.]: Major patterns in vertebrate evolution: 83–117, 10 Abb., 1 Tab.; New York, London (Plenum).
- EASTMAN, M. C. R. (1905): Les types de poissons fossiles du Monte Bolca au Musée d'Histoire Naturelle de Paris. – Mém. Paléont. Soc. géol. France, **34**: 5–31, 1 Abb., 5 Taf.; Paris.
- EATON, T. H. (1935): Evolution of the upper jaw mechanism in teleost fishes. – J. Morphol., **58**: 157–169, 2 Taf.; Philadelphia.
- EGE, V. (1939): A revision of the genus *Anguilla* SHAW. A systematic phylogenetic and geographical study. – Dana-Rep., **16**: 1–256, 53 Abb., 208 Tab., 6 Taf.; Copenhagen & London.
- EL BOLOCK, A. R. & KOURA, R. (1960): Age, growth in breeding season of *Tilapia zillii* GERVAIS in Egyptian experimental ponds. – Inst. Freshwater Biol. Gizira-Cairo, Not. Mem., **49**: 1–36, 13 Abb., 17 Tab.; Cairo.
- ENGELMANN, G. F. & WILEY, E. O. (1977): The place of ancestor-descendant relationship in phylogeny. – Syst. Zool., **26**: 1–11, 4 Abb.; Washington.
- FAGADEV, S. O. (1974): Age determination in *Tilapia melanocheiron* (RUPPELL) in the Lagos Lagoon, Nigeria. – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Ageing of fish: 71–77, 4 Abb.; Old Wokin/Surrey (Unwin).
- FLOWER, S. S. (1925): Contributions to the knowledge of the duration of life in vertebrate animals, I. Fishes. – Proc. zool. Soc. London: 247–268; London.
- FORD, E. (1937): Vertebral variation in teleostean fishes. – J. mar. biol. Assoc. U. K., **22**: 1–57, 18 Abb., 16 Taf.; Cambridge.
- FOREY, P. L. (1973): Relationship of Elopomorphs. – In: GREENWOOD, P. H.; MILES, R. S.; PATTERSON, C. [Eds.]: Interrelationships of fishes: 351–367, 5 Abb.; London.
- FRANÇOIS, Y. (1959): La nageoire dorsale. Anatomie comparée et évolution. – Ann. Biol., **35** (3/4): 81–113, 18 Abb.; Paris.
- FRANZEN, J. L. (1978): Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt, 1 Probleme, Methoden, Ergebnisse 1976–1977 – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, **27**: 1–135, 69 Abb.; Frankfurt/Main.
- FRANZEN, J. L. (1979): Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt, 2. Ergebnisse 1978. – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, **36**: 1–144, 77 Abb., 4 Tab.; Frankfurt/Main.
- FRIZZELL, D. L. & DANTE, H. J. (1965): Otoliths of some early Cenozoic fishes of the Gulf Coast. – J. Paleont., **39** (2): 687–718, 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Tulsa/Okla.
- FRYER, C. & ILES, T. D. (1972): The Cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. Their biology and evolution. – I–XV, 1–641, 350 Abb., 34 Tab., 9 Taf.; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- GAFFNEY, E. S. (1979): An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. – In: CRACRAFT, J. & ELDREDGE, N. [Eds.]: Phylogenetic analysis and paleontology. Proceedings of a symposium on phylogenetic models at the North American paleontological convention 2, Lawrence, Kansas, USA, Aug. 8., 1977: 81–111, 4 Abb.; New York (Univ. Press).
- GARROD, D. J. (1959): The growth of *Tilapia esculenta* GRAHAM in Lake Victoria. – Hydrobiologia, **12**: 268–298, 11 Abb., 6 Tab.; Den Haag.
- GARROD, D. S. & NEWELL, B. S. (1958): Ring formation in *Tilapia esculenta*. – Nature, **181**: 1411–1412, 3 Tab.; Washington.
- GAUDANT, J. (1977): *Smerdis glangeaudi* PRIEM (Poisson Téléostéen), espèce mythique du Stampien des environs de Corent (Puy-de-Dôme). – Géobios, **10** (5): 671–681, 4 Abb., 1 Taf.; Lyon.
- GAUDANT, J. (1979): Mise au point sur l'ichthyofaune paléocène de Menat (Puy-de-Dôme). – C. R. Acad. Sci. Franc., **288**, D: 1451–1464; Paris.
- GAUDANT, J. (1980): Mise au point sur l'ichthyofaune miocène d'Ohningen (Baden, Allemagne). – C. R. Acad. Sci. Franc., **291**, D: 1033–1036; Paris.
- GAUDANT, J. (1980/81): Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune des gypses et des marnes supragypseuses (Eocène supérieur) des environs de Paris. – Bull. B.R.G.M., **4** (1): 57–75, 3 Abb., 3 Taf.; Orléans.
- GAUDANT, J. (1981): Mise au point sur l'ichthyofaune oligocène des anciens plâtrières d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône). – C. R. Acad. Sci. Franc., **292**, D: 1109–1112; Paris.
- GEILER, H. (1951): Fische in Bach und Teich. – 1–99, 16 Taf.; Leipzig (Wunderlich).
- GILL, T. (1860): Monograph of the genus *Labrax* of CUVIER. – Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia: 108–119; Philadelphia.
- GILL, T. (1891): The osteological characteristics of the family Anguillidae. – Proc. U. S. Nat. Mus., **13**: 157–160; Washington.
- GILL, T. (1893): Families and subfamilies of fishes. – Mem. Nat. Acad. Sci., **6**: 127–138; Washington.
- GOEDEL, W. (1974): Beiträge zur vergleichenden und funktionellen Anatomie des Kopfes von *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei) I. – Zool. Jb. Anat., **92**: 220–274, 21 Abb.; Jena.
- GOEDEL, W. (1974): Beiträge zur vergleichenden und funktionellen Anatomie des Kopfes von *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei) II. – Zool. Jb. Anat., **92**: 321–383; Jena.
- GOSLINE, W. A. (1961): The perciform caudal skeleton. – Copeia, 1961 (3): 265–270, 3 Abb.; New York.
- GOSLINE, W. A. (1966): Comments on the classification of the percoid fishes. – Pacific Sci., **20**: 409–418, 2 Abb., 2 Tab.; Honolulu.
- GOSLINE, W. A. (1966): The limits of the fish family Serranidae, with notes on other lower Percoids. – Proc. Calif. Acad. Sci., **33** (4): 91–112, 10 Abb., 1 Tab.; San Francisco.
- GOSLINE, W. A. (1967): Reduction in branchiostegal number. – Copeia, 1967 (1): 237–239, 1 Abb.; New York.
- GOSLINE, W. A. (1971): Functional morphology and classification of teleostean fishes. – I–IX, 1–208, 29 Abb.; Honolulu (Univ. Press).
- GOSLINE, W. A. & BAILEY, M. (1955): Variation and systematic significance of vertebral counts in the american fishes of the family Percidae. – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, **93**: 5–44, 4 Abb., 3 Tab.; Ann Arbor.
- GREENWOOD, P. H. (1976): A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes). – Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool., **29** (1): 1–81, 37 Abb.; London.
- GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E.; WEITZMANN, S. H.; MYERS, C. S. (1966): Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., **131** (4): 343–455, 32 Abb., 3 Taf.; New York.
- GREGORY, W. K. (1907): The orders of teleostome fishes. – Ann. Acad. Sci. New York, **17**: 437–508; New York.
- GREGORY, W. K. (1918): The structure and mechanism of fishes. In: NICHOLS, J. T. [Ed.]: Fishes of the vicinity of New York: 5–17, 7 Abb., 1 Taf.; New York (Amer. Mus. Natur. Hist.).
- GREGORY, W. K. (1933): Fish skulls: A study of the evolution of natural mechanism. – Trans. amer. philos. Soc., **23** (2): III–VII, 75–481, 302 Abb.; Philadelphia/Pa.
- GRENHOLM, A. (1923): Studien über die Flossenmuskulatur der Teleostier. – (Inauguraldissertation) Uppsala Univ. Arsskrift:

- IX+294, 168 Abb.; Uppsala.
- GÜNTHER, K. (1953): Das „Wangenproblem“ und das „Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung“ in der funktionellen Genese des Visceralarcans der Teleosteer. – Zool. Anz., **151**: 157–166, 2 Abb.; Leipzig.
- GUTMANN, W. F. (1977): Phylogenetic reconstruction: Theory, methodology and application to the chordate evolution. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G. & HECHT, B. M. [Eds.]: Major patterns in vertebrate evolution: 645–669, 3 Abb.; New York, London (Plenum).
- GUTMANN, W. F. & PETERS, D. S. (1973): Das Grundprinzip des wissenschaftlichen Procedure und die Widerlegung der phylogenetisch verbrämten Morphologie. – Aufs. Reden Senckenberg. Naturf. Ges., **24**: 7–25; Frankfurt/Main.
- HAMBLYN, E. L. (1966): The food and feeding habits of Nile perch *Lates niloticus* (LINNÉ). – Rev. Zool. Bot. Afr., **74** (1–2): 1–28, 2 Abb., 14 Tab.; Bruxelles.
- HARDER, W. (1964): Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. 2. – XI + 308, 13 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).
- HARRIS, J. E. (1937): The mechanical significance of the position and movements of the paired fins in the Teleostei. – Pap. Tortugas Lab., **31**: 173–189, 8 Abb.; Cambridge.
- HARRIS, J. E. (1953): Fin patterns and mode of life in fishes. – In: MARSHALL, S. M. & ORR, A. [Eds.]: Essays in marine biology, 17–28, 4 Abb.; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- HASEMAN, J. D. (1912): The relationship of the genus *Priscacara*. – Bull. amer. Mus. Natur. Hist., **31**: 97–101, 1 Tab.; New York.
- HAY, O. P. (1903): On a collection of upper cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with description of four new genera and nineteen new species. – Bull. amer. Mus. Natur. Hist., **19** (10): 395–452, 14 Taf.; New York.
- HECHT, M. K. (1976): Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record. – In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. [Eds.]: Evolutionary biology, **9**: 31–46, 2 Abb.; New York (Appleton).
- HECHT, M. K. & EDWARDS, J. L. (1977): The methodology of phylogenetic inference above the species level. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G. & HECHT, B. M. [Eds.]: Major patterns in vertebrate evolution: 1–51, 6 Abb., 5 Tab.; New York, London (Plenum).
- HELLAWELL, J. M. (1974): The problems of protracted check formation and the validity of the use of scales in age determination exemplified by two populations of *Leuciscus leuciscus* (L.). – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Ageing of fish: 173–180, 5 Abb., 4 Tab., 5 Taf.; Old Woking/Surrey (Unwin).
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – 1–370, 58 Abb.; Berlin (Dt. Zentr. Verl.).
- HOFER, M. (1945): Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei Knochenfischen. – Zool. Jb. (Anat.), **69**: 321–404, 21 Abb.; Jena.
- HOLDEN, M. J. (1954/55): Ring formation in the scales of *Tilapia variabilis* BOULENGER and *Tilapia esculenta* GRAHAM from Lake Victoria. – East Afric. Fish. Res. Org. Rep. 1954/55: 36–40; Kampala.
- HUBBS, C. L. (1926): The structural consequence of modifications of the developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution. – Amer. Naturalist, **60** (666): 57–81; Salem/Miss.
- JAKUBOWSKI, M. (1966): Cutaneous sense organs of fishes IV. The lateral-line organs in the perch-pike (*Lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.), their topography, innervation, vascularisation and structure. – Act. Biol. Cracov. Zool., **9**: 137–149, 4 Abb., 2 Taf.; Krakau.
- JAKUBOWSKI, M. (1967): Cutaneous sense organs of fishes VII. The structure of the system of lateral-line canal organs in the Percidae. – Act. Biol. Cracov. Zool., **10**: 69–81, 3 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Krakau.
- JAKUBOWSKI, M. (1974): Structure of the lateral-line system and related bones in the berycoid fish *Hoplostethus mediterraneus* CUV. & VAL. (Trachichthyidae, Pisces). – Act. Anat., **87**: 261–274, 6 Abb.; Basel.
- JERZMAŃSKA, A. (1977): The freshwater fishes from Middle Eocene of Geiseltal. – In: MATTHES, H. W. & THALER, B. [Eds.]: Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. – Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, 1977/2/P5: 41–66, 50 Abb., 5 Tab., 6 Taf.; Halle/Saale.
- JOHNELS, A. G. (1952): Notes on scale rings and growth of tropical fishes. – Ark. Zool., **3** (38): 363–366, 4 Taf.; Stockholm.
- JOHNSON, G. D. (1975): The procurrent spur: An undescribed perciform caudal character and its phylogenetic implications. – Occ. Pap. Calif. Acad. Sci., **121**: 1–23, 2 Abb., 1 Tab.; San Francisco.
- JORDAN, D. S. (1917–1923): The the genera of fishes and a classification of fishes. – XVI + 800; Stanford/Calif. (Univ. Press). [Reprint 1968]
- JORDAN, D. S. & EIGENMANN, CH. (1890): A review of genera and species of Serranidae found in the waters of America and Europe. – Bull. U. S. Fish. Comm., **8** (1888): 329–441, 10 Taf.; Washington.
- JORDAN, D. S. & EVERMANN, B. W. (1900): The fishes of North and Middle America. A descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. – Bull. U. S. Nat. Mus., **47**: CI + 3137–3313, Taf. 1–392; Washington.
- JUBB, R. A. (1961): The freshwater eels of Southern Africa. An introduction to their identification and biology. – Ann. Cape Prov. Mus., **1**: 15–48, 26 Abb., 2 Taf.; Grahamstown.
- KAMPF, W.-D. (1961): Vergleichende funktionsmorphologische Untersuchungen an den Viscerocranien einiger räuberisch lebender Knochenfische. – Zool. Beitr., n. F., **6**: 391–496, 56 Abb.; Berlin.
- KEAST, A. J. (1977): Zoogeography and phylogeny: The theoretical background and methodology to the analysis of mammal and bird fauna. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G. & HECHT, B. M. [Eds.]: Major patterns in vertebrate evolution: 249–312, 18 Abb.; New York (Plenum).
- KENDALL, A. W. (1976): Predorsal and associated bones in Serranid and Grammistid fishes. – Bull. Mar. Sci., **26** (4): 585–592, 1 Abb.; Miami.
- KLAUSEWITZ, W. C. (1980): Die Zoogeographie und die Kontinentalverschiebungstheorie. – Natur & Museum, **110** (11): 332–341, 11 Abb.; Frankfurt/Main.
- KRAMER, E. (1960): Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische. – Z. wiss. Zool. A, **163**: 1–36, 19 Abb.; Leipzig.
- KREJCI – GRAF, K. (1978): Organische Ablagerungen in Seen. – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, **26**: 1–56, 2 Tab.; Frankfurt/Main.
- LAERM, J. (1976): The development, function and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes. – Zool. J. Linn. Soc., **58** (3): 237–254, 9 Abb., 1 Tab.; London.
- LARRAÑETA, M. G. (1963): A criterion to locate rings in ctenoid scales. – Proc. gen. Fish. Coun. Medit., **7**: 57–61, 9 Abb.; Rom.
- LEHMAN, J.-P. (1966): Actinopterygii. – In: PIVETEAU, J. [Hrsg.]: Traité de paléontologie: **IV** (3): 1–242, 211 Abb., 9 Taf.; Paris (Masson).

- LIEM, K. F. (1970): Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces; Teleostei). – *Fieldiana*, **56**: 1–166, 66 Abb., 1 Tab.; Chicago.
- LIEW, P. K. (1974): Age determination of American eels based on the structure of their otoliths. – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Ageing of fish: 124–136, 8 Abb., 2 Tab.; Old Woking/Surrey (Unwin).
- LINDSEY, C. C. (1955): Evolution of meristic relations in the dorsal and anal fins of teleosts fishes. – *Trans. Roy. Soc. Can.*, **49** (3): 35–49, 2 Abb.; Ottawa.
- MAITLAND, P. S. (1977): Der Kosmos Fischführer: Die Süßwasserfische Europas in Farbe, 1. Aufl. – 255 S., 248 Farb., 121 Zeichn.; Stuttgart (Frankh).
- MATTHESS, G. (1966): Zur Geologie des Ölschieferorkommens von Messel bei Darmstadt. – *Abh. Hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **51**: 1–87, 11 Abb., 10 Tab.; Wiesbaden.
- MATSUI, J. & TAKAI, T. (1959): Osteology of the Japanese eel, *A. japonica*. – *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, **8**: 53–62, 7 Abb.; Tokyo.
- McALLISTER, D. E. (1968): Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. – *Bull. Nat. Mus. Can. Biol. Ser.*, **221** (77): I–XIV, 1–239, 3 Abb., 2 Tab., 21 Taf.; Ottawa.
- McCOSKER, J. E. (1977): The osteology, classification and relationships of the eel family Ophichthyidae. – *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **41** (4): 1–123, 45 Abb., 10 Tab.; San Francisco.
- McGREW, P. O. (1975): Taphonomy of eocene fish from fossil basin, Wyoming. – *Fieldiana Geol.*, **33**: 257–270, 13 Abb.; Chicago.
- McCULLY, H. H. (1961): The comparative anatomy of the scales of the Serranid fishes. – 1–208, 68 Abb., 3 Tab.; Michigan, London (Diss. Xerogr., Univ. Microfilms internat.).
- McCULLY, H. H. (1962): The relationship of the Percidae and the Centrarchidae to the Serranidae as shown by the anatomy of their scales. – *Amer. Zool.*, **2** (3): 430; Utica, N. Y.
- McDOWALL, R. M. (1978): Generalized tracks and dispersal in biogeography. – *Syst. Zool.*, **27** (1): 88–104; Washington.
- MENON, D. M. (1953): The determination of age and growth of fishes of tropical and subtropical waters. – *J. Bombay Soc. Natur. Hist.*, **51**: 623–635; Bombay.
- MERRIMAN, D. (1940): The osteology of the striped bass (*Roccus saxalis*). – *Ann. Mag. Natur. Hist.* (11), **5**: 55–64, 4 Abb.; London.
- MEYER, H. VON (1859): *Perca alsheimensis* und *Perca moguntina* aus dem Mittel-Rheinischen Tertiär-Becken. – *Palaentographica*, **7**: 19–24, 1 Taf.; Stuttgart.
- MICKLICH, N. (1978): *Palaeoperca proxima*, ein neuer Knochenfisch aus dem Mittel-Eozän von Messel bei Darmstadt. – *Senckenbergiana lethaea*, **59** (4/6): 483–501, 2 Abb., 3 Tab.; Frankfurt/Main.
- MILLS, D. H. (1967): Predation on fish by other animals. In: GERKIN, S. D. [Ed.]: The biological basis of freshwater fish production: 377–397 1 Tab.; Oxford & Edinburgh (Blackwell).
- MOE, J. W. (1969): Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (VALENCIENNES) from the eastern Gulf of Mexico. – *Florida Dep. Natur. Resour. Mar. Res. Contr.*, **X** + 95, 42 Abb., 13 Tab., 4 Taf.; Petersburg/Florida.
- MÖNCH, M. (1977): Das Kopfskelett von *Amia kehleri* ANDREAE 1892 aus dem Eozän (Lutetium) von Messel b. Darmstadt. – Unveröff. Dipl. Arb. (Paläont.) Univ. Mainz: 131 S., 70 Abb., 4 Tab., 13 Taf.; Mainz.
- MOHR, E. W. (1927): Bibliographie der Alters- und Wachstumsbestimmungen bei Fischen. – *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **2**: 258–263; Kopenhagen.
- MOHR, E. W. (1930): Bibliographie der Alters- und Wachstumsbestimmungen bei Fischen. – *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **5**: 88–100; Kopenhagen.
- MOHR, E. W. (1934): Bibliographie der Alters- und Wachstumsbestimmungen bei Fischen. – *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **9**: 377–391; Kopenhagen.
- MOLNÁR, G.; TAMÁSSY, E. & TÖLG, J. (1967): The gastric digestion of living predatory fish. In: GERKIN, S. D. [Ed.]: The biological basis of freshwater fish production: 135–149, 5 Abb., 2 Tab.; Oxford & Edinburgh (Blackwell).
- MONOD, TH. (1968): Le complexe urophore des poissons téléostéens. – *Mém. Inst. Afr. noire*, **81**: VI + 705, 989 Abb., 3 Tab.; Ifan/Dakar.
- MORALES, A. & ROSENBLUND, K. (1979): Fish-bone measurements. An attempt to standardize the measuring of fish bones from archaeological sites. – *Steenstrupia*: 1–48, 20 Abb.; Copenhagen.
- NELSON, G. J. (1966): Gill arches of the Anguilliformes. – *Pacific Sci.*, **20** (4): 391–405, 58 Abb., 1 Tab.; Honolulu.
- NELSON, G. J. (1969): Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. – *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, **141** (47): 477–551, 26 Abb., 1 Tab., 14 Taf.; New York.
- NELSON, G. J. (1970): Outline of a theory of comparative biology. – *Syst. Zool.*, **19**: 373–384; Washington.
- NELSON, G. J. (1972 a): Comments on HENNIG'S „Phylogenetic Systematics“ and its influence on ichthyology. – *Syst. Zool.*, **21**: 364–374; Washington.
- NELSON, G. J. (1972 b): Cephalic sensory canals, pitlines and the classification of esocoid fishes with notes on Galaxiids and other teleosts. – *Amer. Mus. Novitates*, **2492**: 1–49, 23 Abb., 2 Tab.; New York.
- NELSON, G. J. (1978): The perils of plesiomorphy. Widespread taxa, dispersal an phenetic biogeography. – *Syst. Zool.*, **27** (4): 474–477; Washington.
- NELSON, J. S. (1976): Fishes of the world. – I–XIII, 1–416, 475 Abb., 3 Tab.; New York, London, Sydney, Toronto (J. Wiley).
- NIKOLSKY, G. W. (1957): Spezielle Fischkunde. – I–XII, 1–632, 312 Abb.; Berlin (Dt. Verlag Wiss.).
- NOLF, D. (1977): Les otolithes des téléostéens de l'oligo-miocène Belge (1). – *Ann. Soc. roy. zool. Belge*, **106** (1): 1–119, 3 Abb., 3 Tab., 18 Taf.; Bruxelles.
- NORMAN, J. R. (1957): A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates. 1–649; London. [Unpubl. photo offset, cop. distrib. b. Brit. Mus. Nat. Hist.]
- OBRHELOVÁ, N. (1971): Über einen Serranid (Pisces) aus dem nordböhmisches Süßwassertertiär. – *Časopis Miner. Geol.*, **16** (4): 371–387, 9 Abb., 6 Taf.; Prag.
- OBRHELOVÁ, N. (1975): Osteologischer Bau von *Thaumaturus furcatus* REUSS, 1844 (Pisces) aus dem nordböhmisches Süßwassertertiär (Kučlín bei Bilina). – *Časopis Miner. Geol.*, **20** (3): 12 Abb., 8 Taf.; Prag.
- OBRHELOVÁ, N. (1976): Eine neue Percoiden-Art (Pisces) aus dem nordböhmisches Süßwassertertiär. – *Bemerkungen zur Gattung Bilinia* OBRHELOVÁ 1971. – *Časopis Miner. Geol.*, **21** (3): 233–256, 15 Abb., 4 Taf.; Prag.
- OBRHELOVÁ, N. (1977): Funktional-morphologische Analyse der im Verlaufe des Zeitintervalls Oberkreide – Rezent zur Gestaltung der heutigen Serranidae (Pisces) hinzielenden Veränderungen. In: MATTHES, H. W. & THALER, B. [Hrsg.]: Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. – *Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ.*, 1977/2/P5: 77–97, 11 Abb., 7 Tab.; Halle/Saale.
- OBRUCHEV, D. V. (1967): Agnatha, Pisces. – In: ORLOV, Y. A. [Ed.]: Fundamentals of paleont., **11**: I–X, 1–825, 671 Abb., 1 Tab., 45 Taf.; Jerusalem. [Israel Progr. sci. Transl.]
- ORSKA, J. (1956): The influence of temperature on the develop-

- ment of the skeleton in teleosts. – Zool. Poloniae, **7** (3): 271–325, 7 Tab., 3 Taf.; Wrocław.
- ORTON, G. L. (1962): Corrected list of published vertebral counts for certain eels (Apodes). – Copeia, 1962 (3): 664–665, 1 Tab.; New York.
- OSSE, J. W. (1969): Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): An electromyographic study. – Netherl. J. Zool., **19**: 289–393, 24 Abb., 14 Taf.; Leiden.
- PANELLA, G. (1974): Otolith growth patterns: An aid in age determination in temperate and tropical fishes. – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Ageing of fish: 28–39, 3 Abb., 2 Tab., 6 Taf.; Old Woking/Surrey (Unwin).
- PATTERSON, C. (1964): A review of mesozoic Acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. – Philos. Trans. roy. Soc. London, (B), **242**: 213–482, 103 Abb.; London.
- PATTERSON, C. (1977): The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. – In: HECHT, M. K.; GOODY, P. G. & HECHT, B. M. [Eds.]: Major patterns in vertebrate evolution: 579–643, 19 Abb.; New York & London.
- PATTERSON, C. & ROSEN, D. E. (1977): Review of the ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practise of classifying fossils. – Bull. amer. Mus. natur. Hist., **158** (2): 85–172, 54 Abb.; New York.
- PAUCA, M. (1934): Die fossile Fauna und Flora aus dem Oligozän von Suslanesti-Muscel in Rumänien. – Anu. Inst. Geol. Romaniei XVI: 575–668, 30 Abb., 4 Tab., 7 Taf.; Bukarest.
- PETERS, D. S. (1976): Evolutionstheorie und Systematic. – J. Ornithol., **117**: 329–344, 2 Abb.; Berlin.
- PLATNICK, N. J. (1978): Classification, historical narratives and hypotheses. – Syst. Zool., **27** (3): 365–369, 1 Abb.; Washington.
- PLATNICK, N. J. & HARPER, C. W. (1978): Phylogenetic and cladistic hypotheses: A debate. – Syst. Zool., **27** (3): 354–362, 1 Abb.; Washington.
- POPOVA, O. A. (1967): The „Predator-Prey“ relationship among fish. In: GERKING, S. D. [Ed.]: The biological basis of freshwater fish production: 359–376, 5 Abb., 3 Tab.; Oxford & Edinburgh (Blackwell).
- PRIEM, F. (1898): Sur la faune ichthyologique des Assises Montiennes du Bassin de Paris et en particulier sur *Pseudolates heberti* GERVAIS. – Bull. Soc. géol., (3), **26**: 399–412, 2 Taf.; Paris.
- PRIEM, F. (1899): Sur les poissons fossiles éocènes d'Égypte et de Roumanie et rectification relative à *Pseudolates heberti* GERVAIS. – Bull. Soc. géol. Fr. (3), **27**: 241–252, 1 Taf.; Paris.
- RAHN, J. (1955): Untersuchungen über Alter und Wachstum des Aalbestandes im Sakrower See. – Z. Fisch., n. F., **4** (1–8): 235–256, 15 Abb., 11 Tab.; Radebeul & Berlin.
- REGAN, C. T. (1904): The phylogeny of the teleostei. – Ann. Mag. natur. Hist., **13** (7): 329–349, 4 Abb., 1 Taf.; London.
- REGAN, C. T. (1912): The osteology and classification of the teleostean fishes of the order Apodes. – Ann. Mag. natur. Hist., **10** (8): 377–387, 2 Abb.; London.
- REGAN, C. T. (1913): The classification of the percoid fishes. – Ann. Mag. natur. Hist., (8) **12**: 111–145; London.
- REIF, W.-E. (1981): Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer. – Paleont. Kb., **1**: 233–260, 19 Abb., 1 Tab.; München.
- RICKER, W. E. (1958): Handbook of computations for biological statistics of fish populations. – Bull. Fish. Res. Board Canada, **119**: 1–300, 42 + 2 Abb., 43 + 2 Tab.; Ottawa.
- RIEDL, R. (1970): Fauna und Flora der Adria, 1. Aufl. – 1–702, 2950 Abb.; Hamburg, Berlin (Parey).
- RIEPEL, O. (1980): Why to be a cladist. – Die Prinzipien des Kladismus. – Z. zool. Syst. Evol. Forsch., **18** (2): 81–90, 4 Abb.; Hamburg & Berlin (Parey).
- ROBINS, C. R. & STARCK, W. (1961): Materials for a revision of *Serranus* and related genera. – Proc. Acad. natur. Sci., **113** (11): 259–314, 8 Abb.; Philadelphia.
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate paleontology. – I–VIII, 1–468, 443 Abb., 4 Tab.; Chicago, London (Univ. Chicago).
- ROSEN, D. E. (1978): Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. – Syst. Zool., **27**: 159–188, 24 Abb.; Washington.
- SCHAEFFER, B.; HECHT, M. K. & ELDREDGE, N. (1972): Phylogeny and paleontology. – In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K. & STEERE, W. C. [Eds.]: Evolutionary biology: 31–46, 2 Abb.; New York (Appleton).
- SCHINDLER, O. (1975): Unser Süßwasserfische, 5. Aufl. – 1–236, 54 Abb., 32 Taf.; Stuttgart (Frankh).
- SCHINDOWSKI, E. & TESCH, F. W. (1956): Methodisches zur Wachstumsrückberechnung, erläutert am Beispiel *Perca fluviatilis* L. und *Salmo trutta fario* L. – Z. Fisch., n. F., **5** (1–8): 247–267, 5 Abb.; Radebeul & Berlin.
- SCHLEE, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNING's Prinzip. – Aufs. Reden Senckenberg. Naturf. Ges., **20**: 3–62, 22 Abb.; Frankfurt/Main.
- SMITH, C. L. (1965): The patterns of sexuality and the classification of serranid fishes. – Amer. Mus. Novitates, **2207**: 1–15, 12 Abb.; New York.
- SMITH, C. L. & BAILEY, N. M. (1961): Evolution of the dorsal fin supports of Percoid fishes. – Pap. Michigan. Acad. Sci. **46**: 345–363, 1 Abb., 1 Taf.; Ann Arbor/Michigan.
- SMITH, C. L. & BAILEY, R. M. (1962): The subocular shelf of fishes. – J. Morphol., **110**: 1–17, 1 Tab., 3 Taf.; Philadelphia.
- SMITH, D. G. & CASTLE, P. H. (1972): The eel genus *Neoconger* GIRARD: Systematics, osteology and life history. – Bull. mar. Sci., **22** (1): 196–249, 27 Abb., 4 Tab.; Florida.
- SORBINI, L. (1970): A new fossil genus in the ichthyofauna of Monte Bolca, *Eolates gracilis*. – Mem. Civ. St. Natur. Verona, **18**: 11–29; Verona.
- STARCK, E. (1930): The primary shoulder girdle of the bony fishes. – Stanford Univ. Publ., **6** (2): 149–239, 38 Abb.; Stanford/California.
- STARCK, E. C. (1901): Synonymy of the fish skeleton. – Proc. Wash. Acad. Sci., **3**: 507–539, 2 Abb., 3 Taf.; Washington.
- STERBA, G. (1961): Aquarienkunde **1**, 3. Aufl. – 1–375, 314 Abb., 48 Taf.; Leipzig, Jena, Berlin (Urania).
- STERBA, G. (1970): Süßwasserfische **2**. – 357–688, 260 Abb., 135 Taf.; Melsungen, Berlin, Basel, Wien (Neumann-Neudamm).
- STERBA, G. (1978): Enzyklopädie der Aquaristik und speziellen Ichthyologie. – 1–609; Melsungen, Berlin, Basel, Wien (Neumann-Neudamm).
- STINTON, F. C. (1971): Fish otoliths from the English eocene, Part. I. – Paleont. Soc. Monogr.: 1–56, 12 Abb., 5 Tab., 3 Taf.; London.
- STORMS, R. (1887): Première note sur les poissons fossiles du terrain rupélien. – Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol., **1**: 98–112, 15 Abb., 1 Taf.; Bruxelles.
- STORMS, R. (1893): Deuxième note sur les poissons du terrain rupélien. – Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol., **7**: 161–171, 1 Abb., 1 Taf.; Bruxelles.
- STORMS, R. (1896): Première note sur les poissons Wemmelien (éocène supérieur) de la Belgique. – Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont., Hydrol., **10**: 198–240, 2 Abb., 3 Taf.; Bruxelles.
- TAKAI, F. (1942): *Avitolabrax denticulatus*, a new Serranid fish from the Early Miocene of Jöbon Coal-Field, Japan. – J. Fac.

- Sci. imp. Univ. Tokyo, **6** (9): 135–139; Tokyo.
- TAVERNE, L. (1974): L'ostéologie d'*Elops* LINNÉ 1766 (Pisces, Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. – Acad. roy. Belg., Mem. Cl. Sci., **202**, **16**: 1–96, 40 Abb., 1 Taf.; Bruxelles.
- TESCH, F. W. (1955): Das Wachstum des Barsches (*P. fluviatilis*, L.) in verschiedenen Gewässern. – Z. Fisch., n. F., **4**: 321–420, 26 Abb., 21 Tab.; Radebeul & Berlin (Neumann).
- TESCH, F. W. (1956): Über Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens von regenerierten Schuppen bei der Bachforelle (*Salmo trutta fario* L.) unter verschiedenen Umweltverhältnissen. – Biol. Zentr.-Bl., **75**: 625–631, 1 Abb., 2 Tab.; Leipzig.
- TESCH, F. W. (1973): Der Aal. Biologie und Fischerei. – 1–306, 127 Abb., 43 Tab.; Hamburg & Berlin (Parey).
- THOMSON, J. (1971): The adaptation and evolution of early fishes. – Quart. Rev. Biol., **46**: 139–166; Baltimore.
- THUROW, W. (1958): Untersuchungen über die spitz- und breitköpfigen Varianten des Flußaales. – Arch. Fischereiwiss., **9**: 79–97, 12 Abb., 6 Tab.; Berlin.
- TREWAVAS, E. (1932): A contribution to the classification of fishes of the order Apodes, based on the osteology of some rare eels. – Proc. zool. Soc. London: 639–659, 9 Abb., 4 Taf.; London.
- UBITSCH, L. VON (1924): Stimmen die Ergebnisse der Aalforschung mit WEGENER's Theorie der Kontinentalverschiebung überein? – Naturwiss., **18**: 345–348, 3 Abb.; Berlin.
- VOIGT, E. (1934): Die Fische aus der mitteozänen Braunkohle des Geiseltales. – Nova Acta Leopoldina **2** (1–2): 1–146, 23 Abb., 13 Taf.; Halle/Saale.
- WALLIN, O. (1957): On the growth structure and developmental physiology of the scale of fishes. – Inst. Freshwater Res. Drottningholm, **38**: 385–457, 5 Abb., 32 Taf.; Lund.
- WEIGELT, J. (1927): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. – I–XVI, 1–227, 28 Abb., 27 Taf.; Leipzig (Weg).
- WEILER, W. (1928): Beiträge zur Kenntnis der tertiären Fische des Mainzer Beckens II. Die Fische des Septarientones. – Abh. hess. Geol. L.-Anst., **8** (3): 1–63, 6 Taf.; Darmstadt.
- WEILER, W. (1929): Über das Vorkommen isolierter Köpfe bei fossilen Clupeiden. – Senckenbergiana lethaea **11** (1/2): 40–47, 9 Abb.; Frankfurt/Main.
- WEILER, W. (1963): Die Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintales und der Wetterau unter besonderer Berücksichtigung des Untermiozäns. – Abh. senckenb. naturforsch. Ges., **504**: 1–75, 258 Abb., 2 Taf., 1 Kt.; Frankfurt/Main.
- WEITZEL, K. (1933): *Amphiperca multiformis* n. g. n. sp. und *Thaumaturus intermedius* n. sp., Knochenfische aus dem Mitteleozän von Messel. – Notizbl. Ver. Erdkde. & hess. geol. L.-Anst., **5** (14): 89–97, 8 Taf.; Darmstadt.
- WEITZMAN, S. H. (1962): The osteology of *Brycon meeki* a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. – Stanford Ichthyol. Bull., **8** (1): 1–77, 21 Abb.; Stanford/Calif.
- WHITE, E. J. (1936): On certain Eocene percoid fishes. – Ann. Mag. natur. Hist. (10), **18** (103): 44–54, 3 Abb.; London.
- WIEHR, H. (1932): Über die Chemie und Biologie der Fettsubstanzen vom Aal. – Z. Fisch., **30**: 169–196, 9 Abb., 5 Tab.; Leipzig.
- WILEY, E. O. (1976): The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). – Kansas Univ. misc. Publ. Mus. natur. Hist., **64**: 1–111, 72 Abb., 4 Tab.; Lawrence/Kansas.
- WILEY, E. O. (1980): Is the evolutionary species a fiction? – A consideration of classes, individuals and historical entities. – Syst. Zool., **29** (1): 76–80; Washington.
- WILLIAMS, T. & BEDFORD, B. (1974): The use of otoliths for age determination. – In: BAGENAL, T. B. [Ed.]: Ageing of fish: 114–123, 2 Abb., 3 Taf.; Old Woking/Surrey (Unwin).
- WINKLER, T. C. (1861): Description de quelques espèces des poissons fossiles des calcaires d'eau douce d'Oeningen. – Mém. couronné Soc. holl. Sci., Haarlem: 1–65, 7 Taf.; Haarlem.
- WOODWARD, A. S. (1900): Evidence of an extinct eel (*Urechelys anglicus*, sp. n.) from the English chalk. – Ann. Mag. natur. Hist., **5** (7): 321–323, 1 Taf.; London.
- WOODWARD, A. S. (1901): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (natur. Hist.), **4**: 497–523; London.
- WOODWARD, A. S. (1908): On some fish remains from the Lameta Beds at Dongargaon, Central Provinces. – Paleont. Indica, n. S., **3** (3): 1–6, 1 Taf.; Calcutta.
- WOOLCOTT, W. S. (1957): Comparative osteology of serranid fishes of the genus *Roccus* (MITCHILL). – Copeia, 1957 (1): 1–10, 1 Tab., 2 Taf.; New York.
- WUNDER, W. (1957): Ungewöhnliche Veränderungen an der Wirbelsäule des Karpfens, ihre Einwirkung auf Körperform und Wachstum der Fische. – Zool. Anz., **158** (1–2): 1–11, 8 Abb.; Leipzig.
- WUNDER, W. (1968): Hochrückigkeit beim Aal (*Anguilla anguilla* L.), bedingt durch Wirbelsäulenverkürzung. – Biol. Zbl., **87**: 325–331, 8 Abb.; Leipzig.
- WUNDER, W. (1976): Wirbelsäulenkrümmung und Flossenverkürzung beim Zander (*Lucioperca sandra* L.) als Folgeerscheinung einer starken Eutrophierung durch häusliche Abwässer in der Edertalsperre. – Zool. Anz., **197** (5/6): 356–376; Jena.
- YAMADA, T. (1961): On the vertebral length curve of teleosts. – Bull. japan. Soc. Fish., **27**: 510–515, 3 Abb.; Tokyo.

Tafeln 1–17

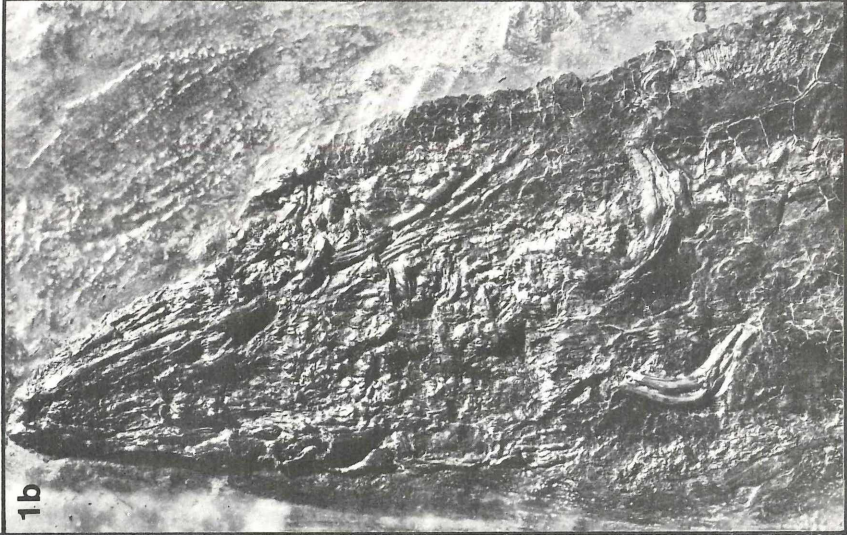
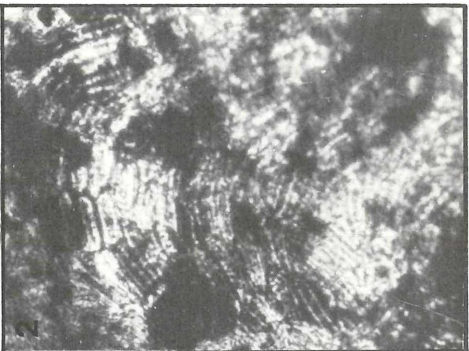
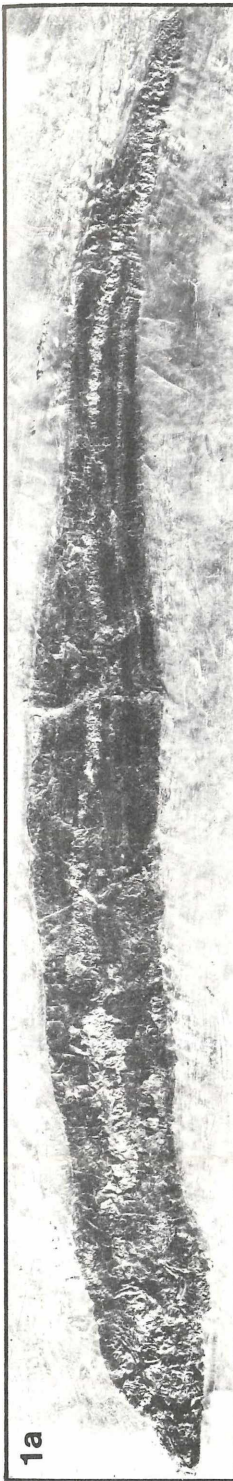
Alle abgebildeten Exemplare stammen aus dem Mittel-Eozän (Lutetium), Messeler Ölschiefer, der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland).

Sofern nicht anders vermerkt, wurden die Aufnahmen vom Verfasser angefertigt.

Tafel 1

Fig. 1–2 *Anguilla ignota* n. sp.

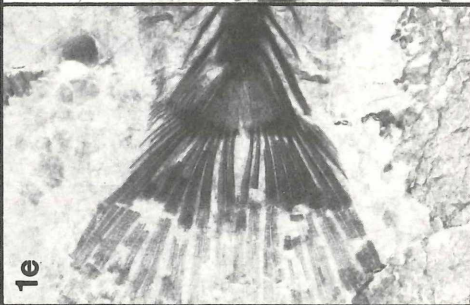
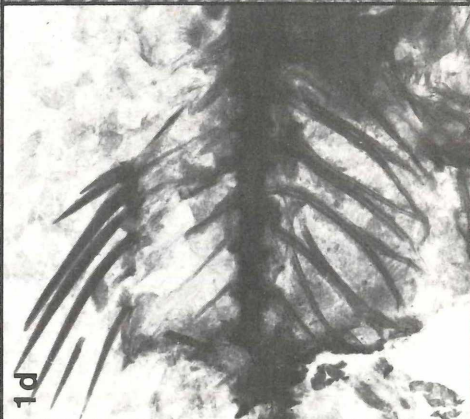
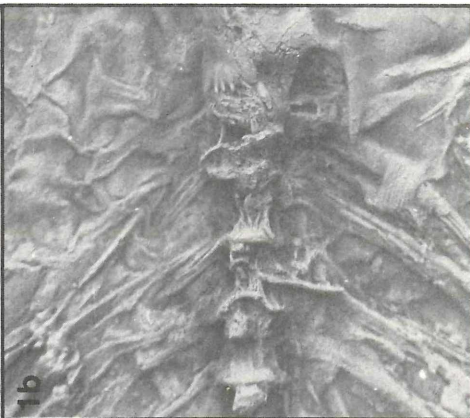
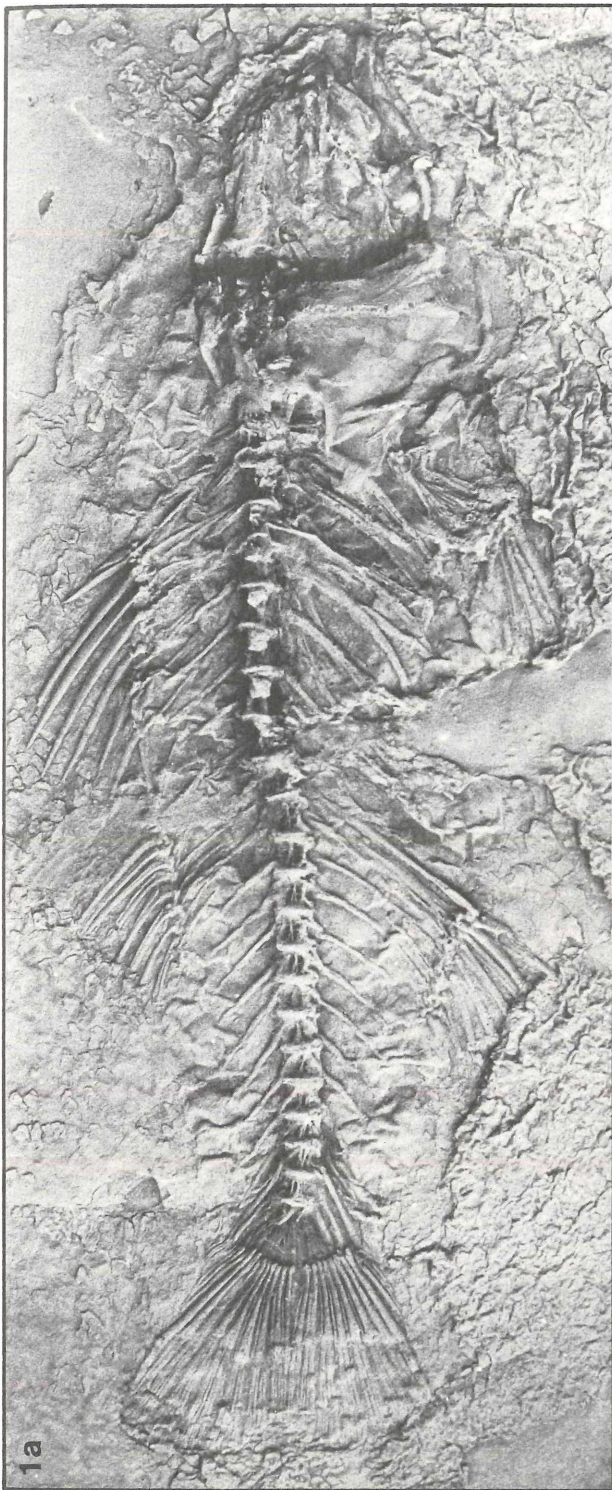
- 1a. Holotypus (Naturhist. Mus. Mainz, PW. 1981/4), Übersicht; x 0,3 (Foto: E. Haupt).
- 1b. Holotypus, Detail: Kopf und vorderster Rumpfabschnitt, ventral; x 1 (Foto: E. Haupt).
- 1c. Holotypus; Röntgenbild, Detail: Schädel, ventral; x 2 (Foto: W. Stürmer, Log_e-Überarbeitung Fa. Röntgen-Schnitzer).
- 1d. Holotypus; Röntgenbild, Detail: Schultergürtel und Pectoralis; x 1,5 (Foto: W. Stürmer, Log_e-Überarbeitung Fa. Röntgen-Schnitzer).
2. Holotypus, Gegenplatte (SMF P. 6076), Ausschnittsvergrößerung einer Schuppe; x 175.



Tafel 2

Fig. 1 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Holotyp (SMF P. 4297).

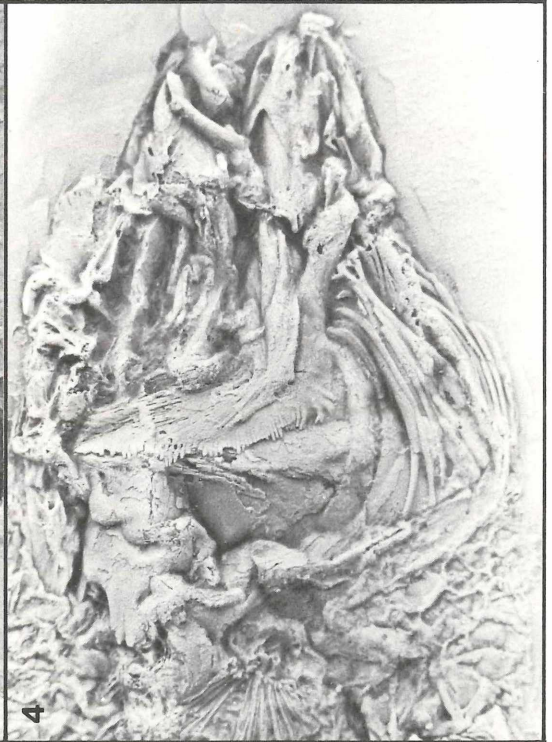
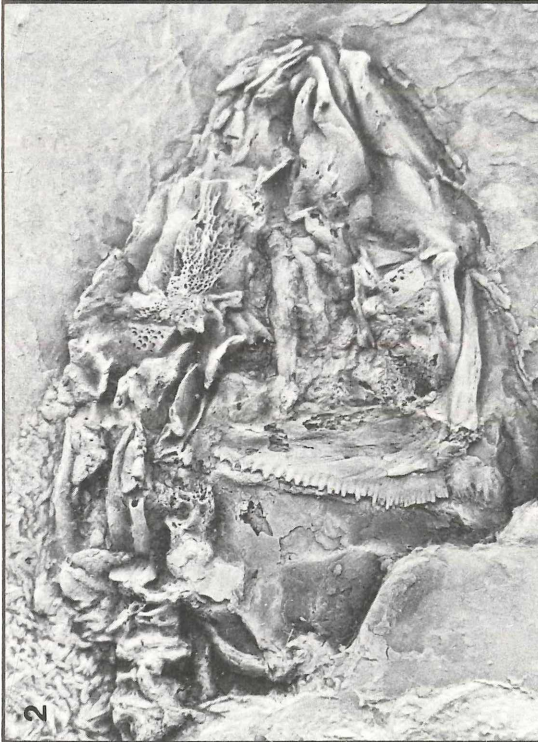
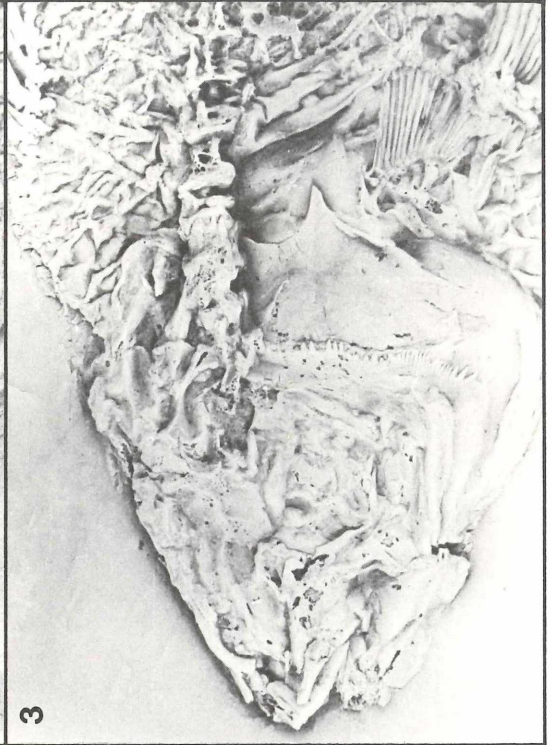
- 1a. Übersicht, lateral; x 1.
- 1b. Detailvergrößerung: Vorderster Rumpfbereich, Praedorsalabschnitt; x 1,7.
- 1c. Detailvergrößerung: Uropterygophorkomplex, Schwanzflossenbasis; x 2,5.
- 1d. Detailvergrößerung: Röntgenbild zu 1b; x 1 (Foto: W. Stürmer).
- 1e. Detailvergrößerung: Röntgenbild zu 1c; x 1 (Foto: W. Stürmer).



Tafel 3

Fig. 1–4 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Kopf, Schultergürtel und Pectoralis sowie Teile von Beckenknochen und Pelvis, vorwiegend lateral.

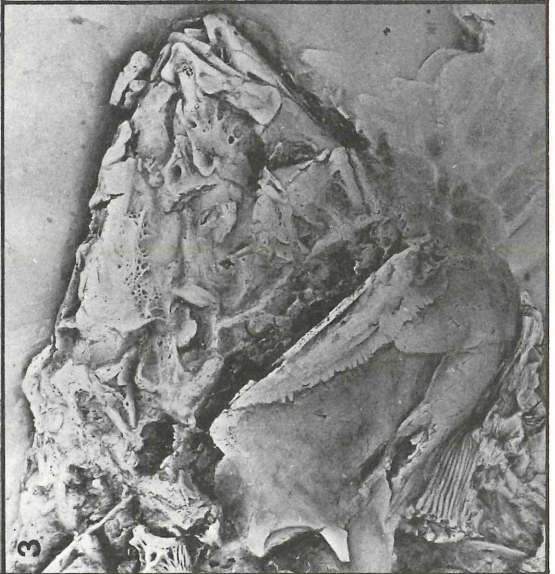
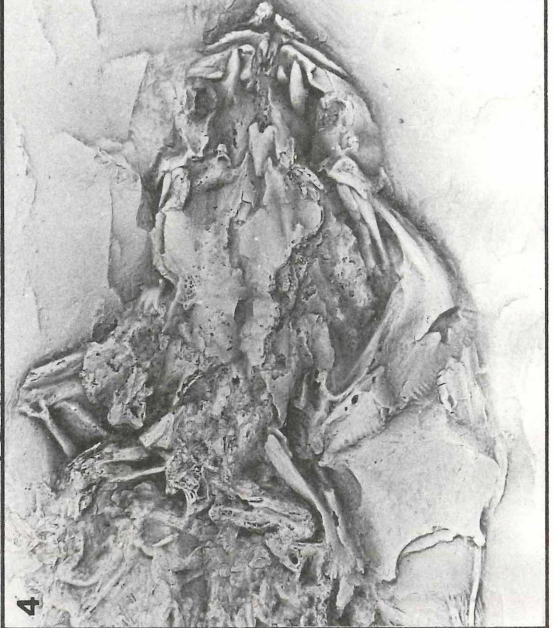
1. SMF P. 7077; x 1,6.
2. SMF P. 7076; x 1,8.
3. SMF Me. 618; x 1,5.
4. SMF Me. 626; x 1,4.



Tafel 4

Fig. 1–5 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Kopf, Schultergürtel und Pectoralis sowie Becken und Ansatz der Pelvis; Übersichtsaufnahmen.

1. SMF Me. 655, lateral; x 1,5.
2. SMF Me. 658 b, lateral; x 2,1.
3. SMF Me. 737, lateral; x 1,5.
4. SMF Me. 639, dorsal; x 1,3.
5. SMF Me. 627, Röntgenbild, vorwiegend dorsal; x 1. Markiert: Reste des Oberkiefers (Vomer; Foto: S. Tuengerthal).



Tafel 5

Fig. 1–12 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Detailvergrößerungen aus dem Schädelbereich

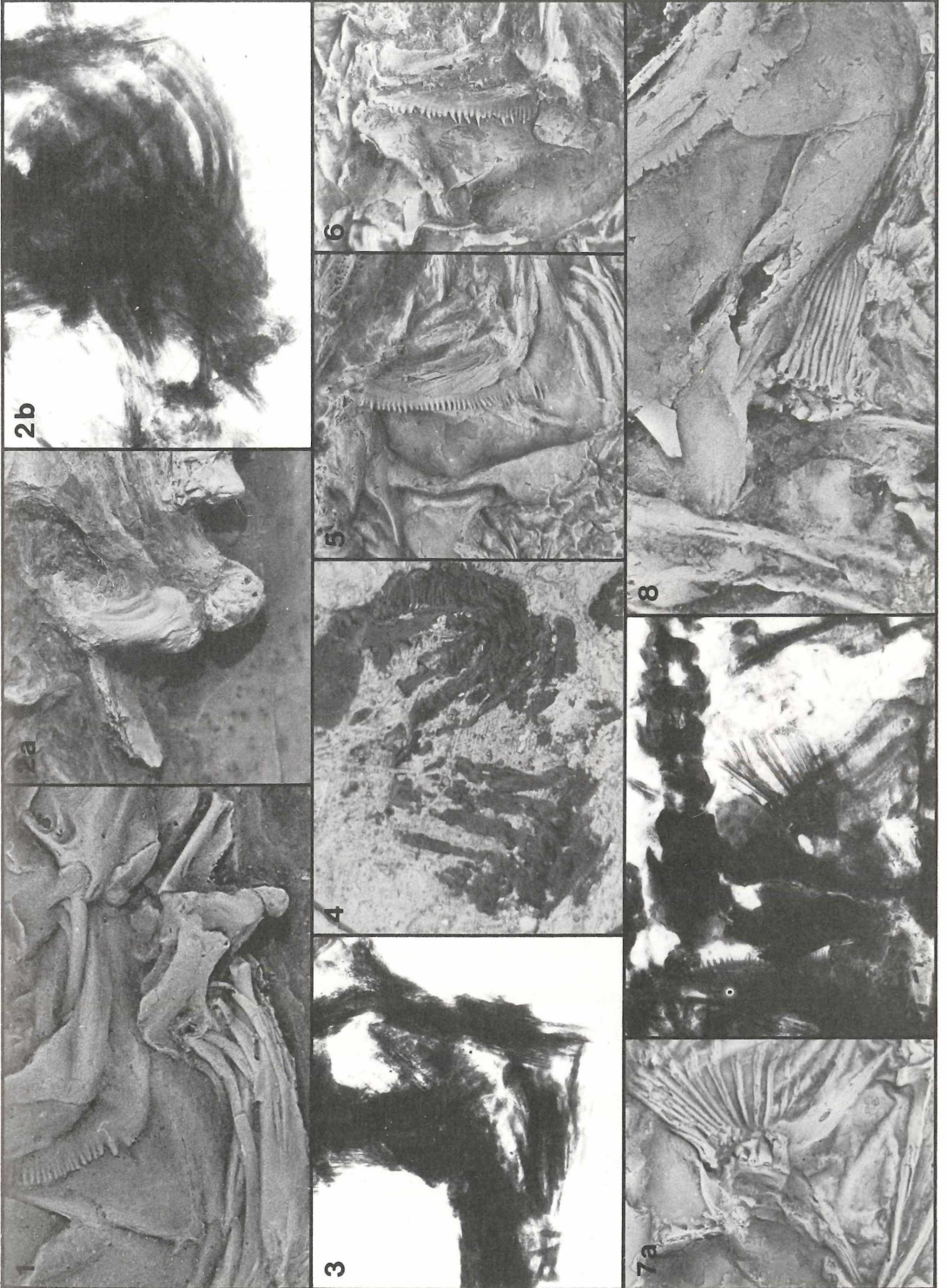
1. SMF Me. 618: Vorderschädel mit Nasale (?), Praemaxillare; lateral; x 2,4.
2. SMF P. 7077: Vorderschädel, Schädeldach; lateral (Mesethmoid, Frontale, Lacrimale, Rostralfortsatz des Palatinums, Proc. ascendens des Praemaxillares, Gelenkkopf des Maxillares); x 2,4.
3. SMF Me. 639: Supraorbitalkommissur (markiert), oberstes Circumorbitale; dorsal; x 2,8.
4. SMF Me. 658 b: Quadratoarticulargelenk, Circumorbitalbereich; lateral; x 3,2.
5. SMF Me. 737: Hinterer Teil des Frontales, Sphenoticum, oberstes Circumorbitale; latero-dorsal; x 3,0.
6. SMF P. 7076: Bereich des Craniohyomandibulargelenks (Sphenoticum, Prooticum), Vorderteil des Posttemporales; lateral; x 3,4. Markiert: „Dilatogrube“
7. SMF P. 7077: Praemaxillare, Palatinum; Röntgenbild, lateral; x 1,4 (Foto: S. Tuengerthal).
8. SMF Me. 620: Hyomandibulare, Bereich des Craniohyomandibulargelenks; vorwiegend lateral; x 1,8.
9. SMF Me. 655: Praemaxillare (Proc. ascendens), Maxillare (Gelenkkopf) und Vorderabschnitt des Palatinums; lateral, x 2,9. Markiert: Tuberculum medio-dorsalis (? ad Ligamentum cruciforme/f. Articulatio rostro-palatinale).
10. SMF Me. 658 b: Unterkiefer, Quadratum; lateral; x 3,4.
11. SMF P. 7077: Innerer Praeopercularwinkel, Symplecticum; lateral; x 2,5.
12. SMF P. 7076: Unterkiefer; Röntgenbild, lateral; x 3,3. Markiert: Sinneskanal (Foto: S. Tuengerthal).



Tafel 6

Fig. 1–8 *Palaeoperca proxima* (MICKLICH 1978; Detailvergrößerungen von Kopf, Schultergürtel und Pectoralis.

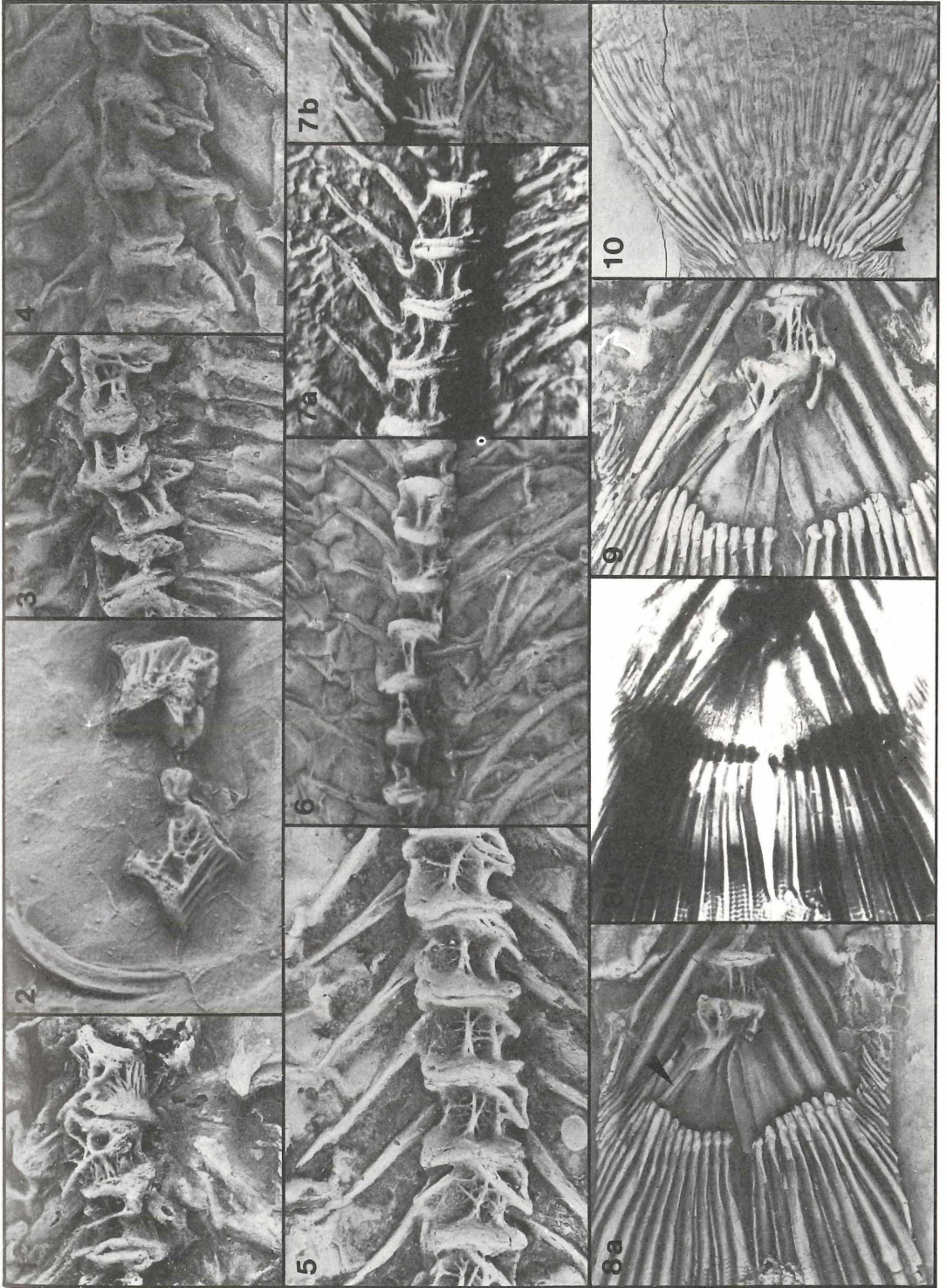
1. SMF Me. 658 b: Hyoid, Branchiostegalia; lateral; x 3,3.
- 2a. SMF Me. 622: Vorderstes Ceratohyale, Hypo- und Glossohyalia; lateral; x 3,0.
- 2b. SMF Me. 622: Hyoid, Branchiostegalia; Röntgenbild, lateral; x 1,6 (Foto: S. Tuengerthal).
3. SMF Me. 664: Urohyale; Röntgenbild, lateral; x 1,5 (Foto: S. Tuengerthal).
4. SMF Me. 628: Branchialskelett (vermutl. Reste der Hypo- und Ceratobranchialia I–IV mit anhaftenden Kiemenblättchen); ventral; x 1,9.
5. SMF Me. 635: Opercularapparat; lateral; x 2,5.
6. SMF Me. 631a: Opercularapparat; lateral; x 1,5.
- 7a. SMF Me. 624: Unterer Abschnitt von Schultergürtel und Pectoralis; lateral; x 1,8.
- 7b. Desgleichen; SMF Me. 620; Röntgenbild; x 2,3 (Foto: S. Tuengerthal).
8. Desgleichen; SMF Me. 737; x 2,5 (Pectoralis vorgeklappt).



Tafel 7

Fig. 1–10 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Detailvergrößerungen von Wirbelsäule, Uropterygophorkomplex und Caudalis.

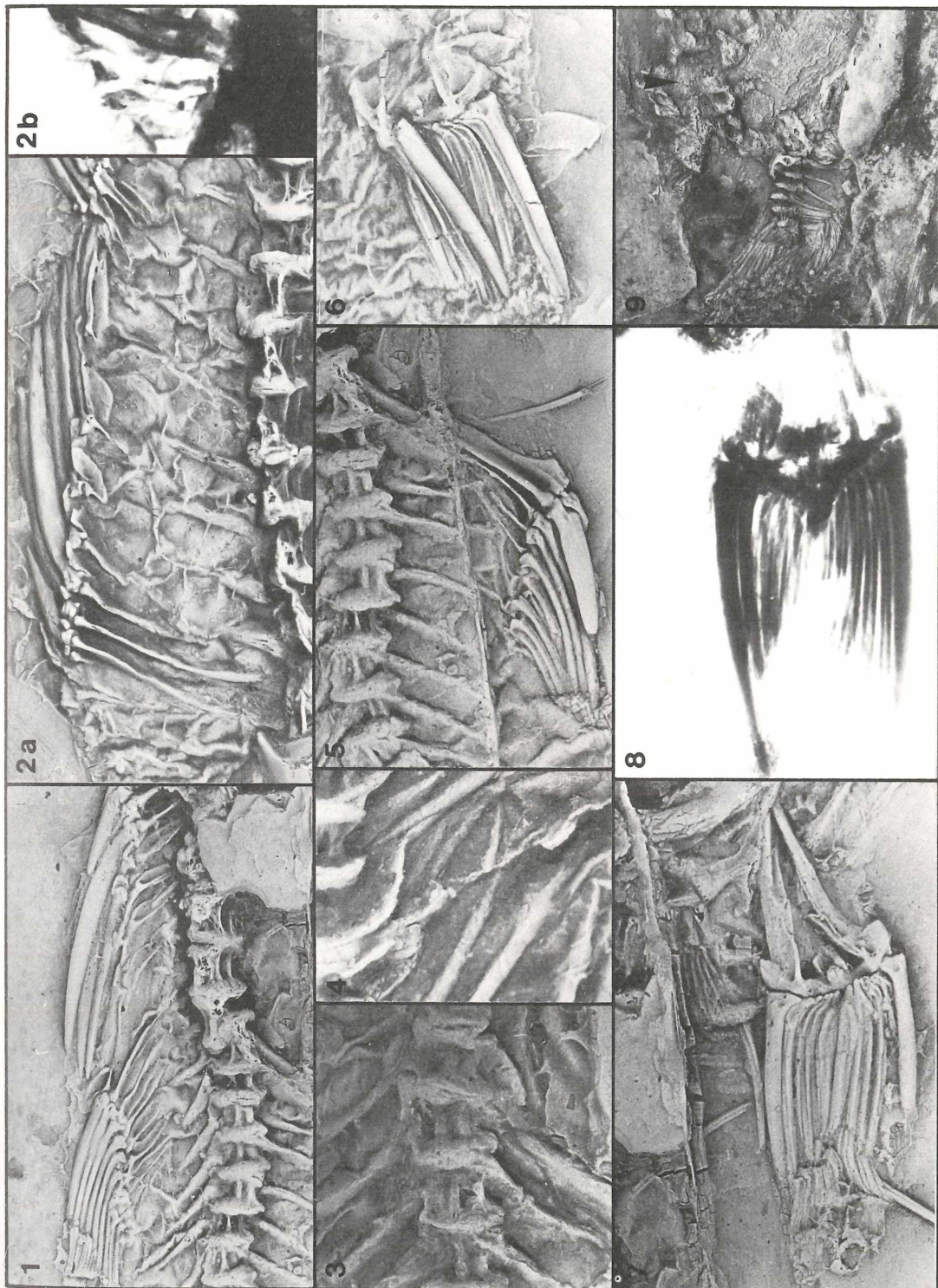
1. SMF Me. 737: Vorderste Rumpfwirbel, vorwiegend lateral; x 2,3.
2. Desgleichen; SMF Me. 628; x 2,6.
3. SMF Me. 737: Mittlere Rumpfwirbel, vorwiegend lateral; x 2,1.
4. Desgleichen; SMF Me. 655; x 2,4.
5. SMF Me. 737: Vordere Schwanzwirbel, vorwiegend lateral; x 3,3.
6. SMF Me. 624: Übergangsbereich Praehämal/Caudalwirbel, ventro-lateral; x 1,6.
- 7a. SMF Me. 664: Vordere Schwanzwirbel, vorwiegend lateral; x 2,0.
- 7b. SMF Me. 664: Praeurale Zentren 2 und 3, vorwiegend lateral; x 1,4.
- 8a. SMF Me. 655: Uropterygophorkomplex, Schwanzflossenbasis; lateral; x 2,3; Markiert: Urodermale.
- 8b. Desgleichen; Röntgenbild; x 2,1 (Foto: S. Tuengerthal).
9. SMF Me. 737: Uropterygophorkomplex, Schwanzflossenbasis; lateral; x 2,4.
10. SMF Me. 622: Pinna caudalis, lateral; x 1,2; markiert: „Procurrent spur“



Tafel 8

Fig. 1–8 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Detailvergrößerungen, Extremitätenskelett.

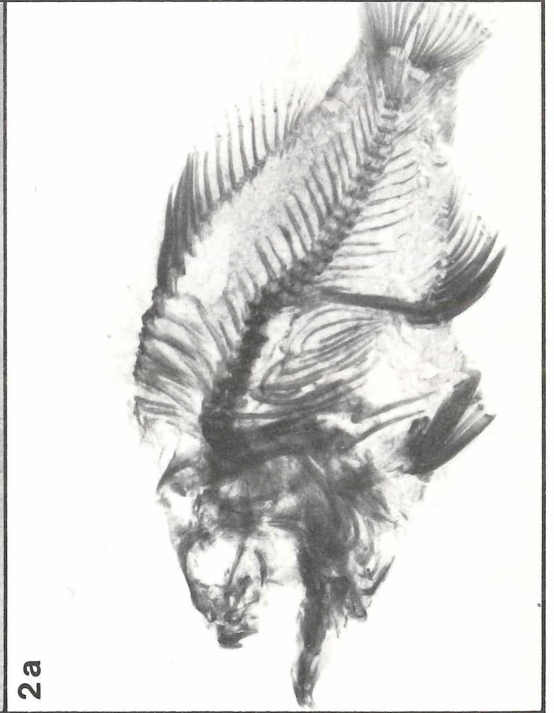
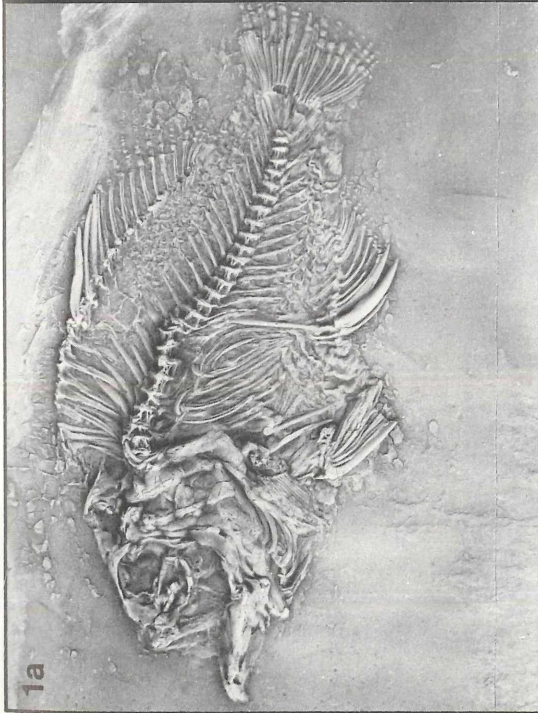
1. SMF Me. 637: Rückenflossen (Übergang D 1/D 2), lateral; x 1,4.
- 2a. SMF Me. 624: Praedorsalbereich, D 1; lateral; x 2.
- 2b. Desgleichen; Röntgenbild (Praedorsalbereich); x 1,6 (Foto: S. Tuengerthal).
3. SMF Me. 655: Vorderster Schwanzwirbel mit Ansatz des Hämaxanalkomplexes, lateral; x 2,4.
4. Desgleichen; SMF P. 7074; x 2,8.
5. SMF Me. 637: Hämaxanalkomplex und Analis; lateral; x 2,0.
6. SMF Me. 626: Pelvis, vorwiegend lateral; x 1,8.
7. SMF Me. 637: Beckenknochen, Pelvis; vorwiegend dorsal; x 2,3.
8. Desgleichen; Röntgenbild, SMF Me. 737; x 5 (Foto: A. Dörsam).
9. SMF Me. II–1336: Schädelreste einer *Amia* (Frontale markiert) mit erbeuteter *Palaeoperca* (Schwanzabschnitt sichtbar), vorwiegend lateral; x 2,1.



Tafel 9

Fig. 1–2 *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933;
Übersichtsaufnahmen, lateral.

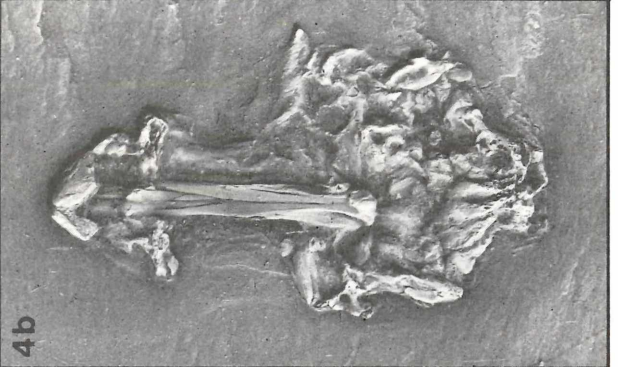
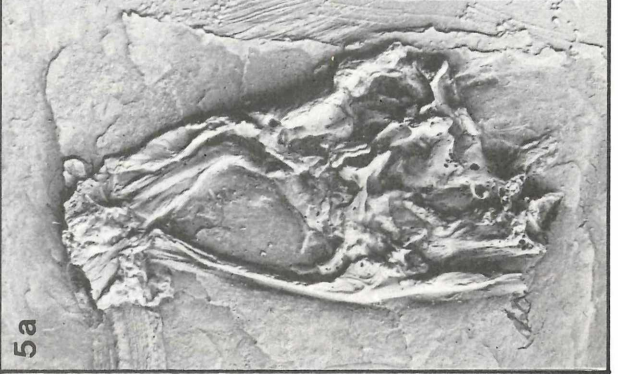
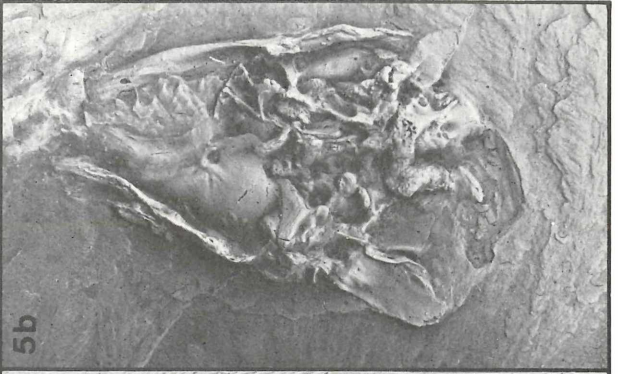
- 1a. SMF P. 7089a; x 0,8.
- 1b. Desgleichen; Röntgenbild; x 0,9 (Foto: W. Stürmer).
- 2a. SMF Me. 7089b: Kopf und vorderer Rumpf-
abschnitt; x 1,3.
- 2b. Desgleichen; Röntgenbild; x 1,2 (Foto: W.
Stürmer; Log_e-Überarbeitung Fa. Röntgen-
Schnitzer).



Tafel 10

Fig. 1–5 *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933;
Übersichtsaufnahmen von Schädel und vor-
derstem Rumpfbereich.

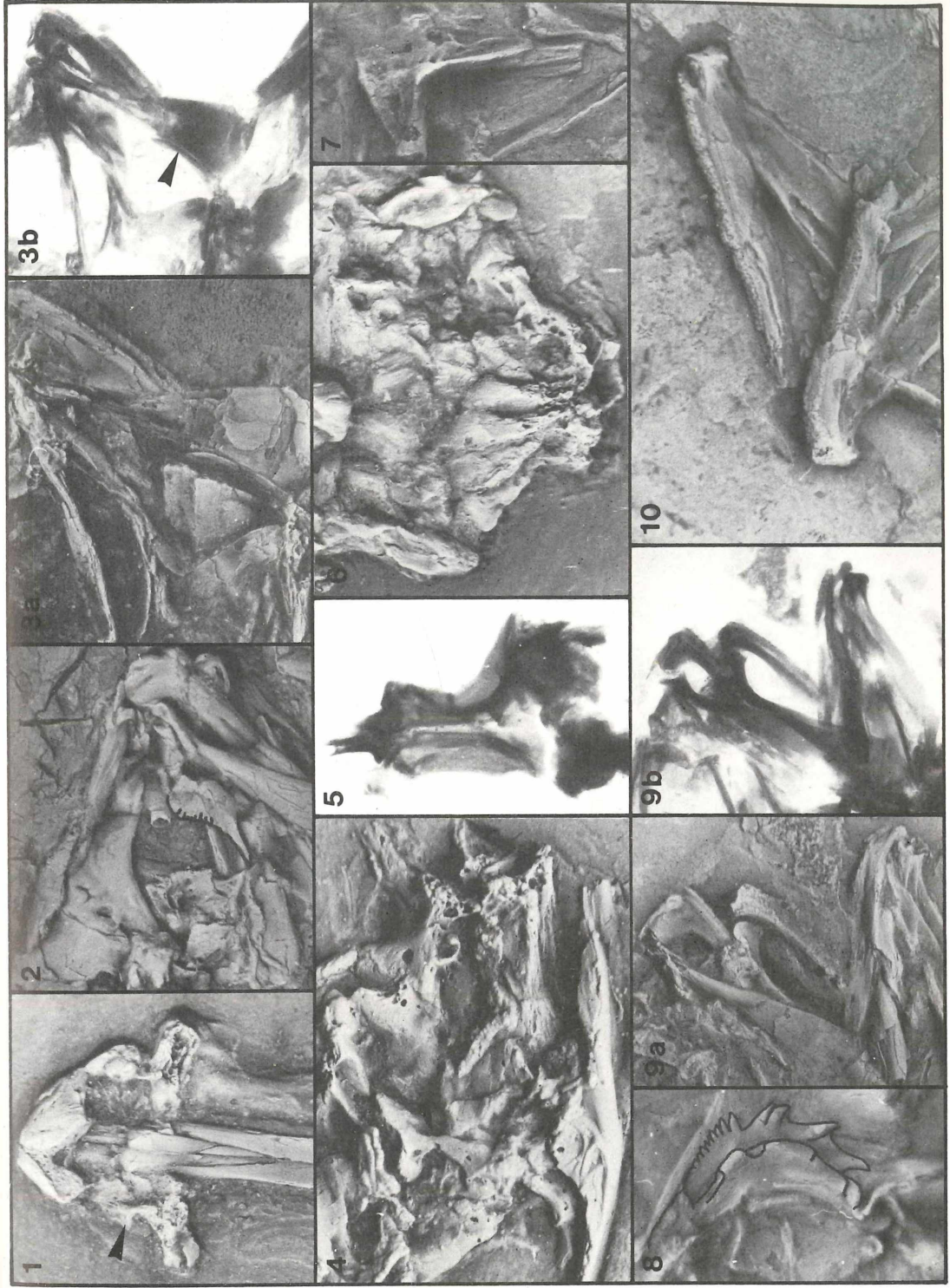
1. SMF Me. 654, lateral; x 1,2.
2. SMF P. 7085, lateral; x 1,5.
3. SMF Me. 347, lateral; x 1,3.
- 4a. SMF P. 7087: Neurocranium, dorsal; x 2,6.
- 4b. SMF P. 7086: Neurocranium, ventral; x 2,6.
- 5a. SMF P. 7082: Neurocranium lateral; x 2,2.
- 5b. SMF P. 7083: Neurocranium, lateral; x 2,1.



Tafel 11

Fig. 1–10 *Amphiperca multiformis* WEITZEL1933; Detailvergrößerungen aus dem Schädelbereich.

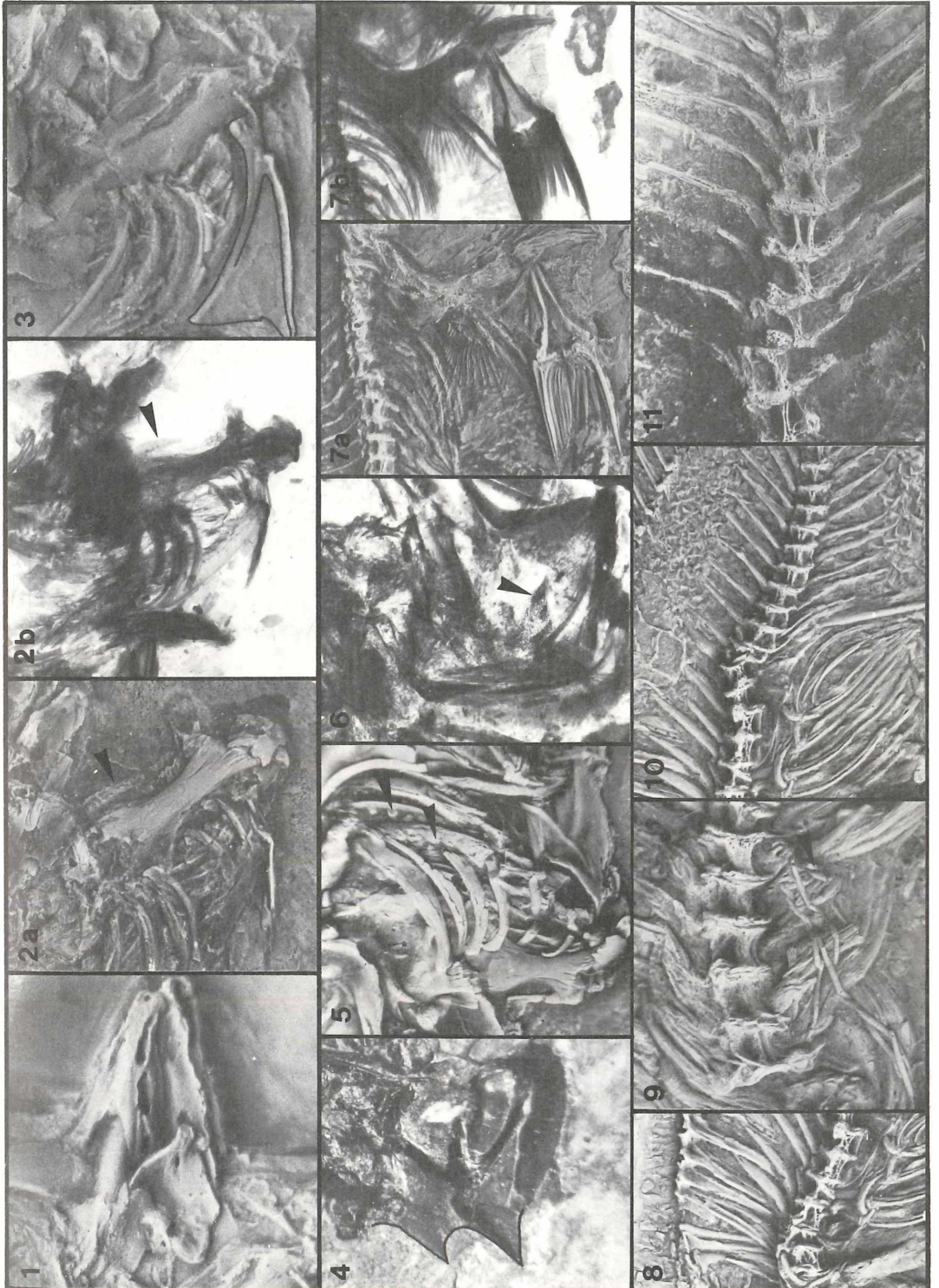
1. SMF P. 7086: Vomer, Lateroethmoidea; ventral; x 4,8. Markiert: Articulatio rostro-palatina (?).
2. SMF P. 7089b: Frontale, Circumorbitalia (Lacrimale !); vorwiegend lateral; x 2,6.
- 3a. SMF P. 7081: Orbita, Wangenregion; lateral; x 3,8.
- 3b. Desgleichen; Röntgenbild; x 2,6. Markiert: Supramaxillare (Foto: W. Stürmer).
4. SMF P. 7082: Regio otica, Regio basicranialis; lateral; x 3,9. Markiert: „lateral commissure“
5. SMF P. 7087: Sinneskanalverlauf im Schädeldach; Röntgenbild, dorsal; x 2,5 (Foto: S. Tuengerthal).
6. SMF P. 7086: Hinterhauptsbereich, ventral; x 4,5.
7. SMF Me. 257: Hyomandibulare, lateral; x 1,9.
8. SMF Me. 646: Praeoperculum (abweichender Typ), lateral; x 2,8.
- 9a. SMF Me. 390: Praemaxillare, Maxillare; lateral; x 2,9.
- 9b. Desgleichen; Röntgenbild; x 2,4 (Foto: W. Stürmer).
10. SMF Me. 257: Unterkieferäste, medial-lateral; x 2,0.



Tafel 12

Fig. 1–11. *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933; Detailvergrößerungen von Kopf, Schultergürtel und Wirbelsäule.

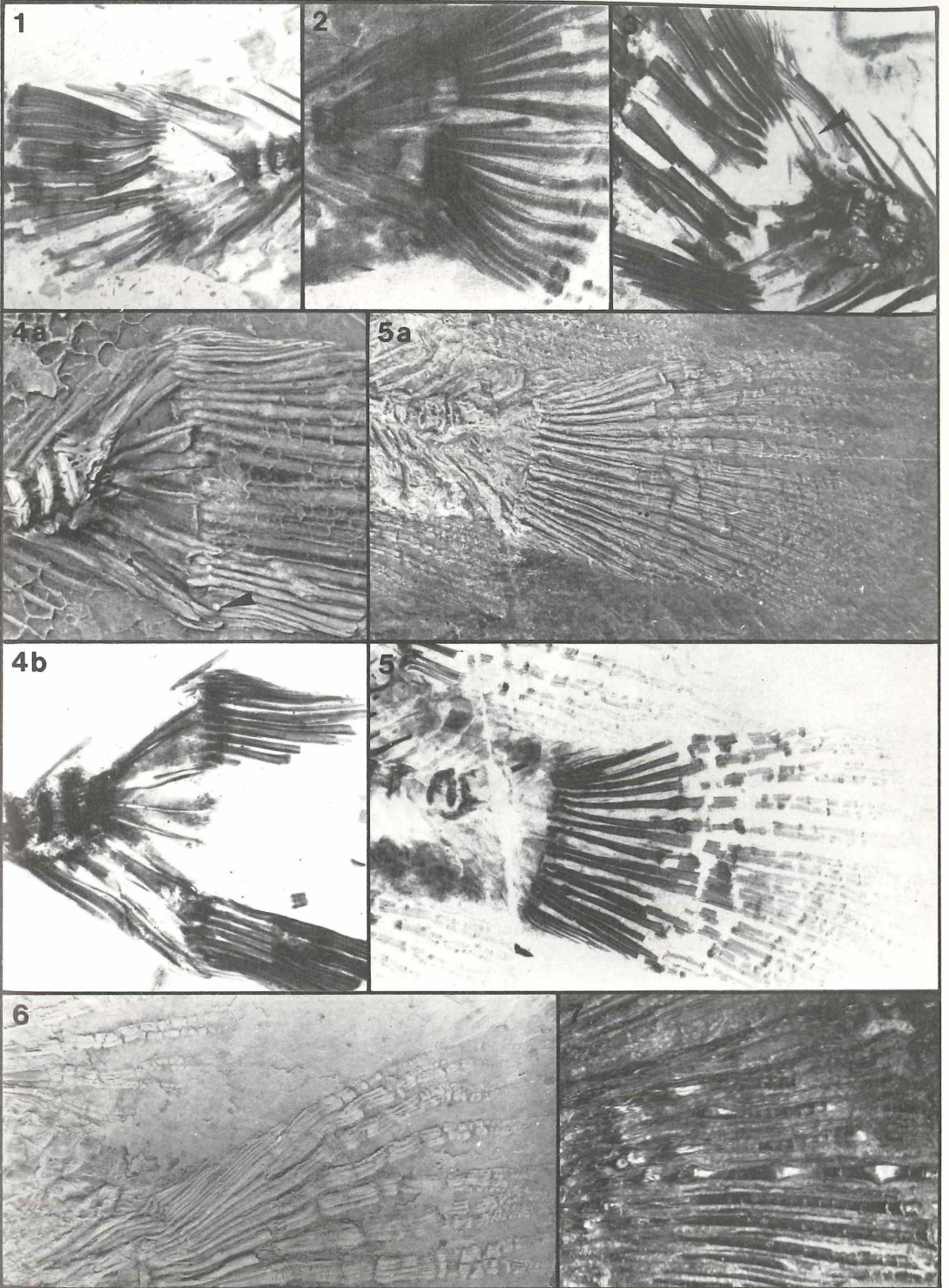
1. SMF P. 7085: Unterkiefer, lateral; x 2,9.
- 2a. SMF P. 7081: Hyoid, lateral; x 3,3. Markiert: Proc. arcuatus.
- 2b. Desgleichen; Röntgenbild; x 2,7 (Foto: W. Stürmer).
3. SMF P. 7085: Urohyale, lateral; x 3,4.
4. SMF Me. 629: Operculum (Innenseite; mit aufliegendem Posttemporale); x 3,5.
5. Ex. Slg. KESSLER: Hyoid und Branchialskelett, lateral; x 1,8. Markiert: Proc. arcuatus sowie Ceratobranchialia mit Bezahnung.
6. SMF P. 7089b: Untere Pharyngealzahnplatte mit Bezahnung (markiert); Röntgenbild; x 2,5 (Foto: W. Stürmer; Log_e-Überarbeitung Fa. Röntgen-Schnitzer).
- 7a. SMF Me. 390: Schultergürtel und Pectoralis sowie Teile von Beckenknochen und Pelvis; vorwiegend lateral; x 1,8.
- 7b. Desgleichen; Röntgenbild; x 1,7 (Foto: W. Stürmer).
8. SMF P. 7089a: Vorderste Rumpfwirbel, Praedorsalbereich; vorwiegend lateral; x 1,6.
9. SMF Me. 636: Hintere Abdominalwirbel, vorwiegend lateral; x 1,6. Markiert: Mageninhalt (? *Atractosteus*-Schuppen).
10. SMF P. 7089a: Hintere Abdominal-, vorderste Caudalwirbel, Ansatz des Hämamaxanal-komplexes; vorwiegend lateral; x 1,5.
11. Desgleichen; SMF Me. 4; x 2,6.



Tafel 13

Fig. 1–7 *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933; Uropterygophorkomplex und Caudalis.

1. SMF P. 7079: Praeaurales Zentrum 1, Basis des oberen Caudallobus mit epaxialen Randstrahlen; Röntgenbild, lateral; x 1,7 (Foto: W. Stürmer).
2. SMF P. 7089a: Basis des unteren Caudallobus mit hypaxialen Randstrahlen; Röntgenbild, lateral; x 2,3 (Foto: W. Stürmer).
3. SMF Me. 253: Praeaurale Zentren 1–7, Basis des oberen Caudallobus mit Epuralia (markiert); Röntgenbild, lateral; x 4,2 (Foto: W. Stürmer).
- 4a. SMF Me. 636: Uropterygophorkomplex, Schwanzflossenbasis; lateral; x 1,7
- 4b. Desgleichen; Röntgenbild; x 1,8 (Foto: S. Tuengerthal).
- 5a. Ex. Slg. SOMMER: Pinna caudalis, lateral; x 1,2.
- 5b. Desgleichen; Röntgenbild; x 1,2.
6. SMF Me. 4: Oberer Caudallobus, lateral; x 2.
7. SMF Me. 646: Schwanzflossenhauptstrahlen mit verheilten Bruchstellen; ca. x 5,9.

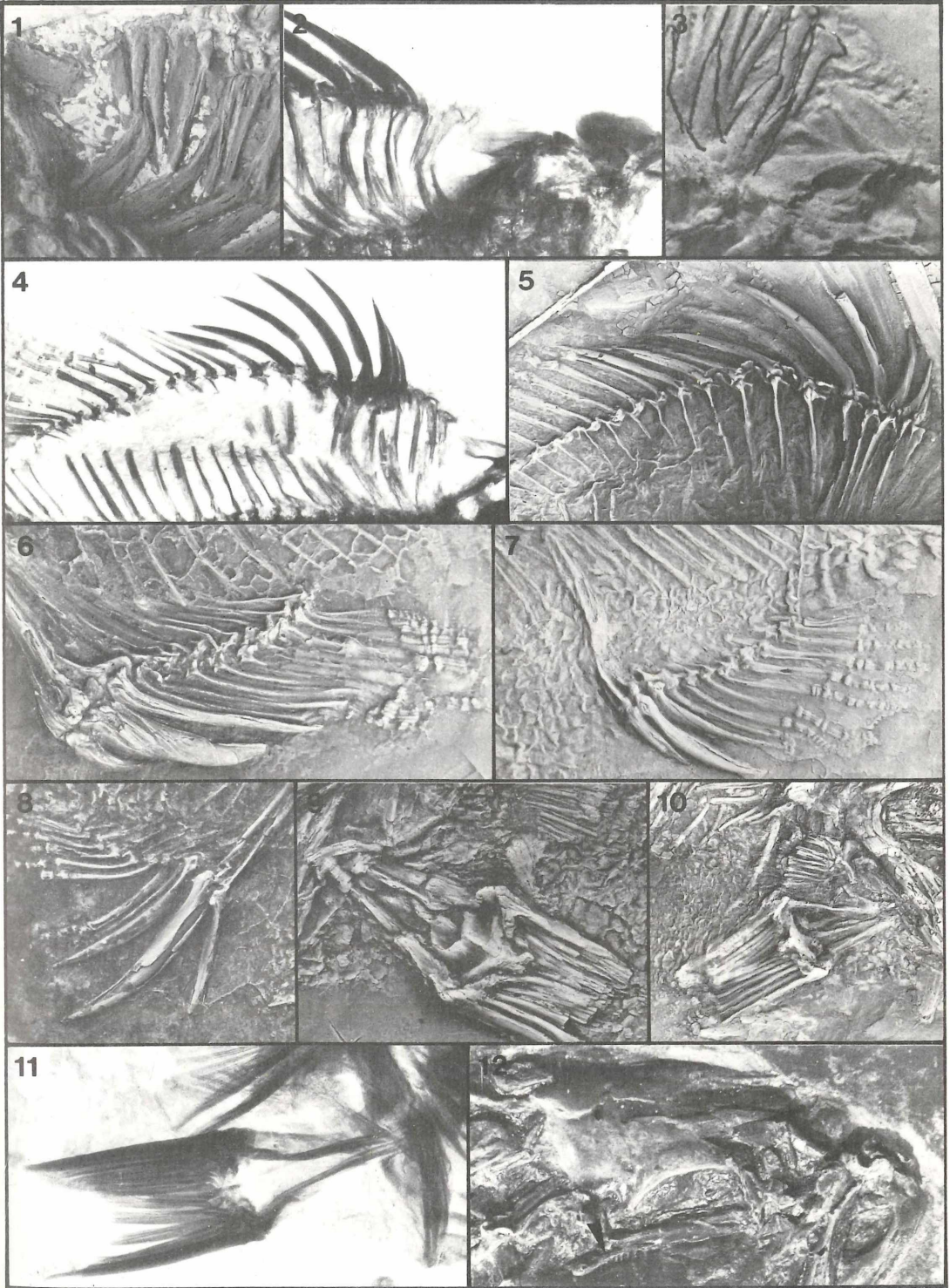


Tafel 14

Fig. 1–11 *Amhiperca multiformis* WEITZEL 1933; Detailvergrößerungen, Extremitätenskelett.

1. SMF Me. 173b: Praedorsalia, lateral; x 1,7.
2. SMF P. 7081: Praedorsalia; Röntgenbild, lateral; x 2,6 (Foto: W. Stürmer).
3. SMF Me. 91 A: Praedorsalia, lateral; x 1,6.
4. SMF P. 7079: Dorsalis; Röntgenbild, lateral; x 1,2 (Foto: W. Stürmer).
5. SMF Me. 254: Vorderabschnitt der Dorsalis, lateral; x 0,9.
6. SMF Me. 636: Hämaxanalkomplex und Analis, lateral; x 1,6.
7. SMF Me. 173b: Hämaxanalkomplex und Analis, lateral; x 1,5
8. SMF P. 7081: Analflosse mit verlängertem Stachelstrahl II, lateral; x 3,5.
9. SMF P. 7084: Beckenknochen, Pelvis; ventral; x 1,5.
10. SMF Me. 244: Beckenknochen, Pelvis; ventral; x 1,1.
11. SMF Me. 390: Beckenknochen, Pelvis; Röntgenbild, dorsal; x 3,1 (Foto: W. Stürmer).

Fig. 12 *Amhiperca multiformis* WEITZEL 1933; Ex. 74/017, Slg. WALTHER: Nahrungsrest (?), markiert), im Schädelbereich (vermutlich Praemaxillare eines *Thaumaturus*); lateral; ca. x 2,3.

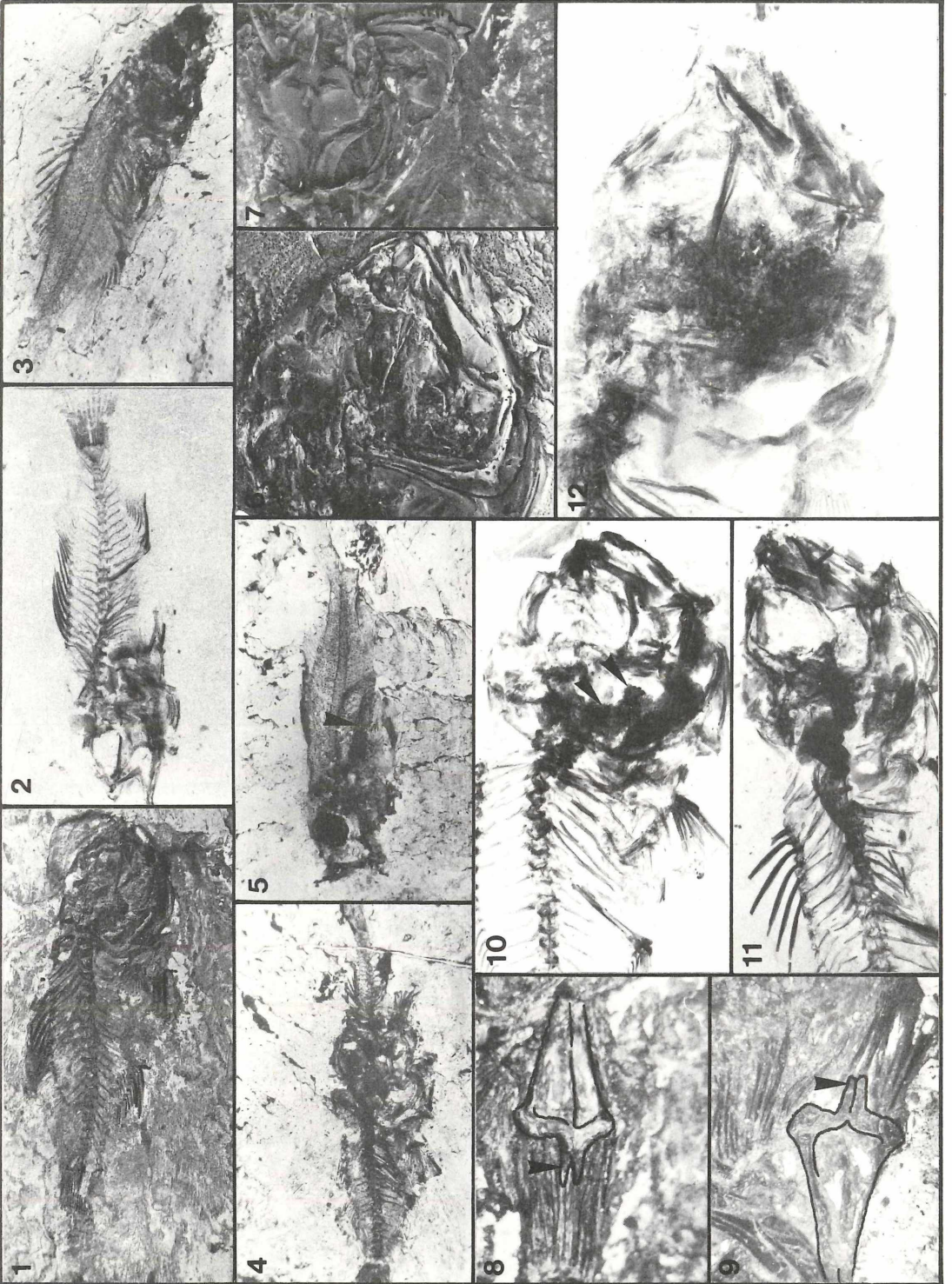


Tafel 15

Fig. 1–6, 8–12 Percoidei indet („Juvenilformen“).

1. SMF Me. 633 (gedrungener Habitus); x 1,3.
2. SMF Me. 660 (gestreckter Habitus); x 1,9 (Foto: S. Tuengerthal).
3. Ex. Slg. Keller (gestreckter Habitus, rückversetzte Dorsalis); x 1,7.
4. Ex. Slg. Keller (mit Beutfisch im Maul); x 1,9.
5. Ex. Slg. Keller (mit Beutfisch – markiert – als Mageninhalt); x 1,9.
6. SMF Me. 638: Praeoperculum (glattrandig!), lateral; x 2,8.
8. SMF Me. 528: „Postpelvic process“ (markiert), ventral; x 5,5.
9. SMF Me. 667b: „Postpelvic process“ (Alternativtyp), ventral; x 4,8.
10. SMF Me. 73: Kopf mit Pharyngealzahnplatten (markiert), lateral. Gedrungene Form mit oberständig erscheinendem Maul und vor der Orbita liegendem Quadratoarticulargelenk (möglicherweise durch Stauchung bedingter Sekundäreffekt). Röntgenbild; x 2,1 (Foto: S. Tuengerthal).
11. SMF Me. 432: Kopf mit Pharyngealzahnplatten, lateral; gestreckte Form mit end- bzw. unterständig erscheinendem Maul und etwa unter der Orbitamitte liegendem Quadratoarticulargelenk. Röntgenbild, x 2,8 (Foto: S. Tuengerthal).
12. SMF Me. II–817b: Detailvergrößerung der Schlundbezahnung; Röntgenbild; ca. x 3,9 (Foto: S. Tuengerthal).

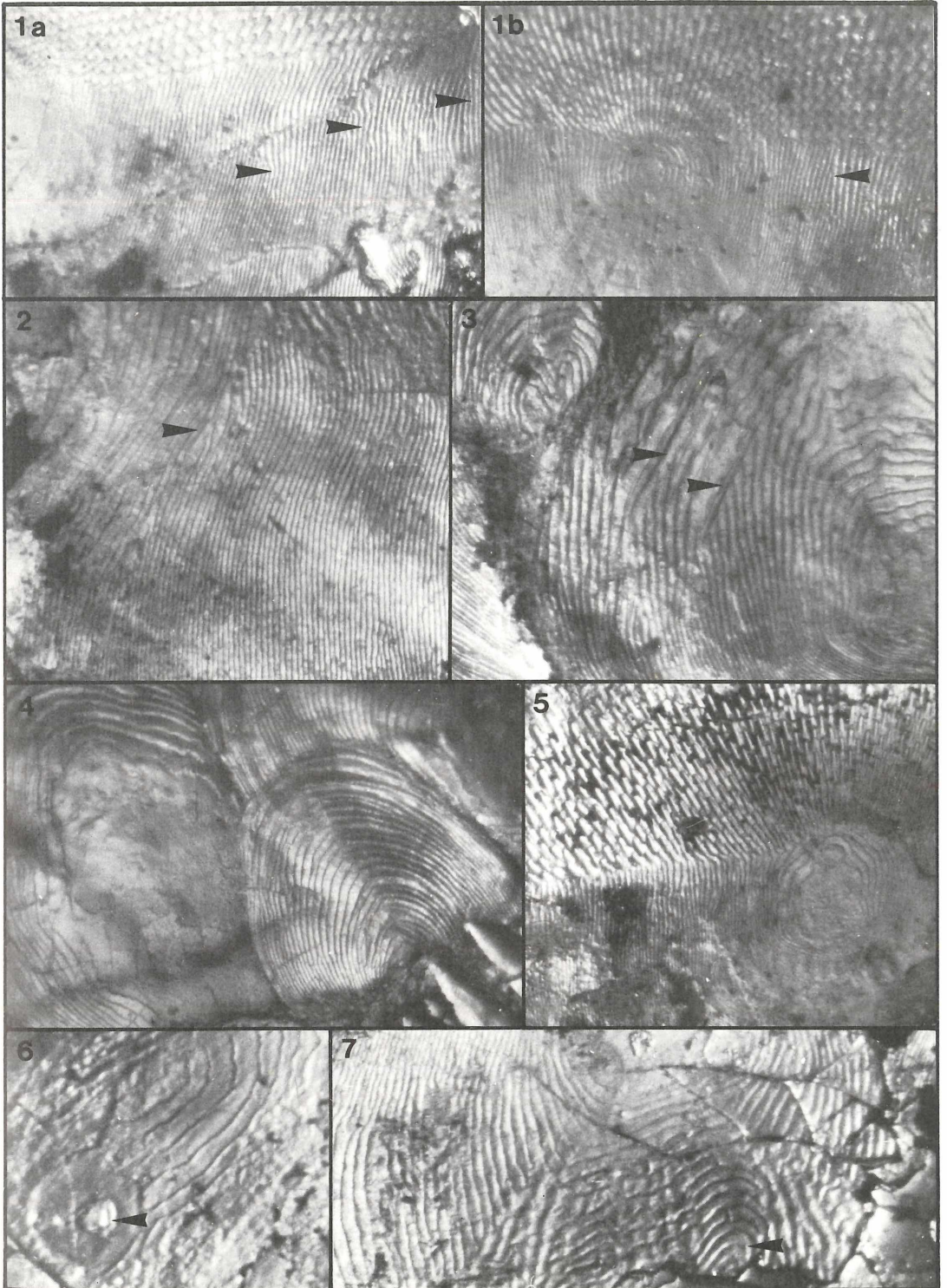
Fig. 7 *Amphiperca multiformis* WEITZEL 1933, Ex. Slg. Keller: Gezähntes Praeoperculum eines kleineren Tieres; lateral; x 2,1.



Tafel 16

Fig. 1–7 *Palaeoperca proxima* MICKLICH 1978; Schuppen.

- 1a. Übersichtsaufnahme vom Randbereich einer Körperflankenschuppe; x 29,4. Gekennzeichnet: Mutmaßliche Wachstumsmarken/Störungszonen. Zu beachten das extrem stumpfwinklige Zulaufen des Cteniielfeldes zum Zentrum.
- 1b. Zentrum (mit Nucleus) derselben Schuppe; x 33,8. Gekennzeichnet: Mutmaßliche Wachstumsmarke („Annulus“).
2. Detailvergrößerung einer Schuppe des vorderen Körperflankenbereichs (anderes Exemplar): Relativ gleichmäßiges und kaum gestörtes Wachstum in Zentralnähe; plötzliche, intensive Ruhephase (? Avitaminose, ?Ernährungsschwierigkeiten) marginal (markiert); x 30,3.
3. Detailvergrößerung regenerierter Schuppen der Opercularregion; x 32,8. Markiert: Rückresorption von Randmaterial (Avitaminose?, Ernährungsprobleme?, Störung durch Laichentwicklung/-ablage?).
4. Cycloide Schuppen der Opercularregion (links mit regeneriertem Zentrum); x 28,6.
5. Detailvergrößerung: Regeneriertes Zentrum einer Körperflankenschuppe; x 25,4.
- 6, 7. Schuppen der Opercularregion mit Spuren mutmaßlichen Parasitenbefalls/(?) marginaler Regeneration (markiert); x 31,8 (6) bzw. 31,2 (7).



Tafel 17

Fig. 1–6 *Amhiperca multiformis* WEITZEL 1933; Schuppen.

1. Übersichtsaufnahme einer Schuppe des (hinteren) Körperflankenbereichs; x 30,8. Gekennzeichnet: Wachstumsmarken („Anuli“).
2. Detailvergrößerung: Zentralfeld einer Körperflankenschuppe (anderes Exemplar); x 62,2. Zu beachten: Spitzwinklig auf das Zentrum zulaufendes Cteniielfeld am oberen Bildrand.
- 3, 5. Übersichtsaufnahmen verschiedener Körperflankenschuppen (Schwanzstielbereich) ein und desselben Exemplares mit mehreren, deutlich hervortretenden Wachstumsmarken; x 30,1 (3) bzw. 36,5 (5).
4. Detailvergrößerung des Randbereiches einer anderen Körperflankenschuppe desselben Tieres; x 44,7: Die Ruhephasen scheinen sehr intensiv und mit einer Rückresorption von Randmaterial (Avitaminose ?) verbunden gewesen zu sein.
6. Detailvergrößerung: Regeneriertes Zentrum einer Körperflankenschuppe; x 27.

