



Bayerische
Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

- Zitteliana A 54, 147 – 164
- München, 31.12.2014

- Manuscript received
30.07.2014; revision
accepted 29.09.2014

- ISSN 1612 - 412X

***Parasquatina zitteli* nov. sp. (Elasmobranchii: Orectolobiformes) aus dem Maastricht von Oberbayern (Gerhartsreiter Schichten, Siegsdorf) und Bemerkungen zur Verbreitung der Ordnung Orectolobiformes.**

Jürgen Pollerspöck^{1*} & Bernhard Beaury²

¹Benediktinerweg 34, D-94569 Stephansposching, Deutschland

²Seerosenweg 10 B, D-83236 Übersee, Deutschland

*Author for correspondence and reprint requests; E-mail: juergen.pollerspoeck@shark-references.com

Zusammenfassung

Aus dem Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf wird der erste Nachweis der Gattung *Parasquatina* dokumentiert und aufgrund der morphologischen Unterschiede zu den bisher bekannten Arten die Art *Parasquatina zitteli* nov. sp. beschrieben. *Parasquatina zitteli* nov. sp. unterscheidet sich von allen beschriebenen Arten dieser Gattung insbesondere durch das Fehlen des labialen Aprons. Die bisher bereits zweifelhafte taxonomische Zuordnung von *Parasquatina* zur Ordnung der Squatiniformes wird aufgegeben und die Gattung zur Ordnung der Orectolobiformes gestellt. Neben einer Zusammenfassung über die bisher in der Literatur dokumentierten Funde von *Parasquatina* wird eine aktuelle Übersicht über die stratigraphische Verbreitung der Ordnung Orectolobiformes vorgestellt und die sich daraus ergebenden Fragen diskutiert.

Schlüsselwörter: Chondrichthyes, Helvetikum, Oberkreide, Paläozoologie, Squatiniformes

Abstract

Pollerspöck J, Beaury B: *Parasquatina zitteli* nov. sp. (Elasmobranchii: Orectolobiformes) from the Maastrichtian of Upper Bavaria (Gerhartsreiter Ditch, Siegsdorf), with remarks on the distribution of the order Orectolobiformes.

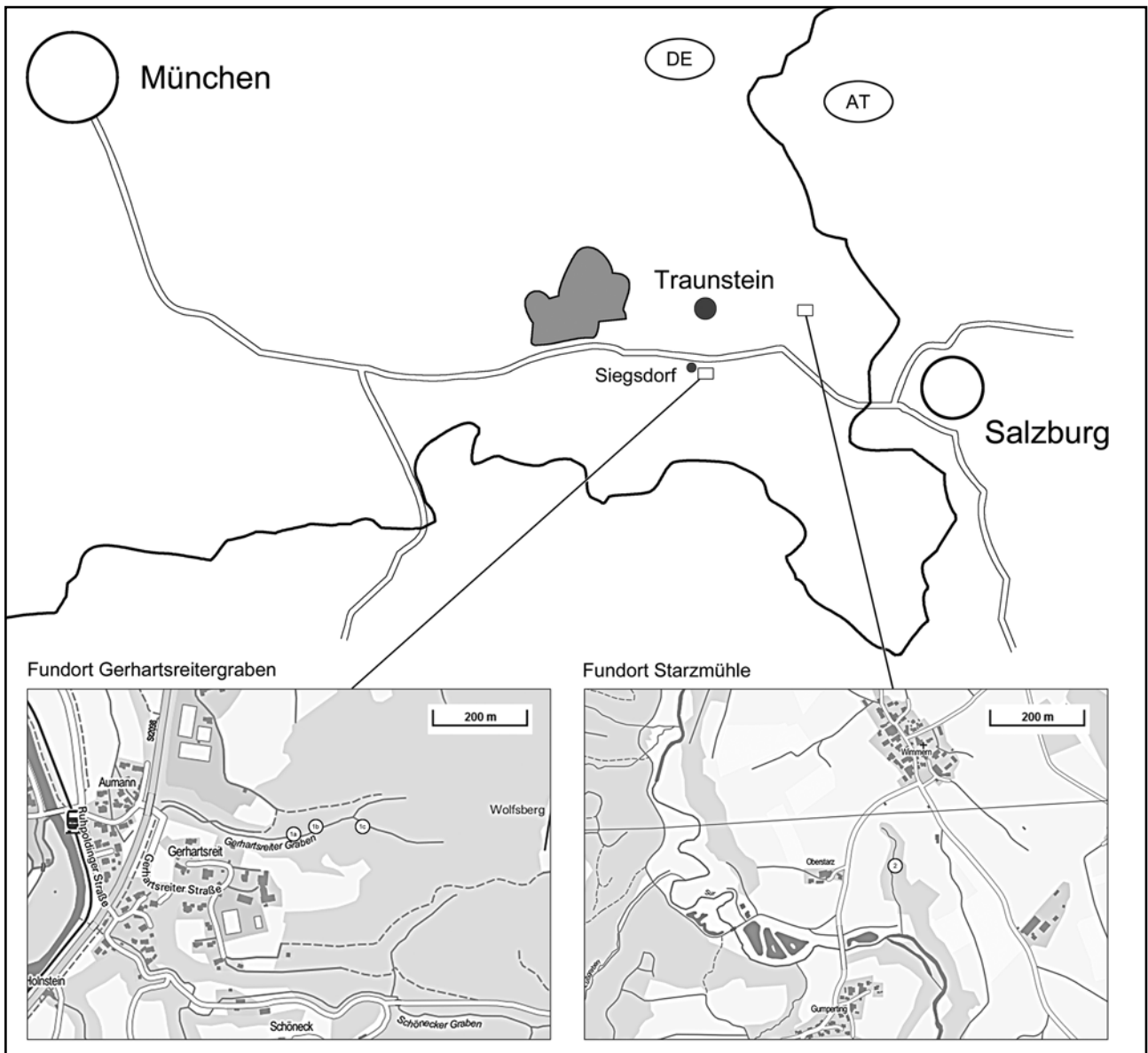
The genus *Parasquatina* is documented for the first time from the Gerhartsreiter Ditch near Siegsdorf (Upper Bavaria, Germany). The fossils are interpreted as a new species, for which the name *Parasquatina zitteli* nov. sp. is proposed, because they differ in morphology from all other species in that genus, especially with regard to the labial apron, which is absent in *P. zitteli*. Assignment of the genus *Parasquatina* to the order Squatiniformes is reversed, and the genus now placed in the order Orectolobiformes. In addition, a survey of recent records of *Parasquatina* is given, together with an up-to-date overview of the stratigraphic distribution of the order Orectolobiformes, and resulting questions are discussed.

Key words: Chondrichthyes, Helvetikum, Late Cretaceous, Paleozoology, Squatiniformes

1. Einleitung

Die Gattung *Parasquatina* mit der Typus-Art *Parasquatina cappettai* wurde von Herman (1982) aus dem Maastricht von Hemmoor, Niederelbe beschrieben. Herman stand für die Gattungs- und Artdiagnose nur ein einziger Zahn zur Verfügung. Der Holotyp wird heute in der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe Hannover (NLfB, Sammlungsnummer: kma 249) aufbewahrt. Im Rahmen dieser Arbeit konnten von der NLfB vom Holotyp neue rasterelektronische (REM) Aufnahmen gefertigt werden, die nun auch die Basal- und Occlusalansicht zeigen (siehe Textfig. 2). Erst rund 30 Jahre später wurden durch Guinot et al. (2012) zwei weitere Arten dieser Gattung beschrieben.

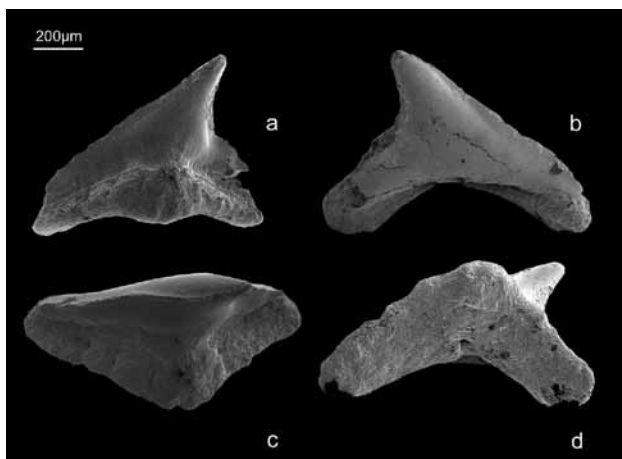
Seit der Erstbeschreibung von *Parasquatina* nov. gen. hat sich eine Reihe von Autoren mit der taxonomischen Stellung der Gattung beschäftigt. Herman (1982) und Herman & Van Waes (2012) stellten die Gattung zur Familie Squatinidae, verwies jedoch bereits bei der Erstbeschreibung auf eine mögliche Zugehörigkeit zu den orectolobiden bzw. zu scyliorhiniden Haien. Inzwischen vertritt er jedoch die Auffassung der Autoren, dass es sich bei *Parasquatina* um eine orectolobide Haigattung handelt (persönliche Mitteilung, 2014). Müller & Diedrich (1991) verglichen die von ihnen neu errichtete Gattung *Cretascyllium* aufgrund der vorhandenen Ähnlichkeiten, insbesondere des squatinoiden Wurzeltyps, unter anderem mit der Gattung *Parasquatina* und wiesen auf deren unsichere systematische Stellung hin.



Textfigur 1: Lage der Fundpunkte.

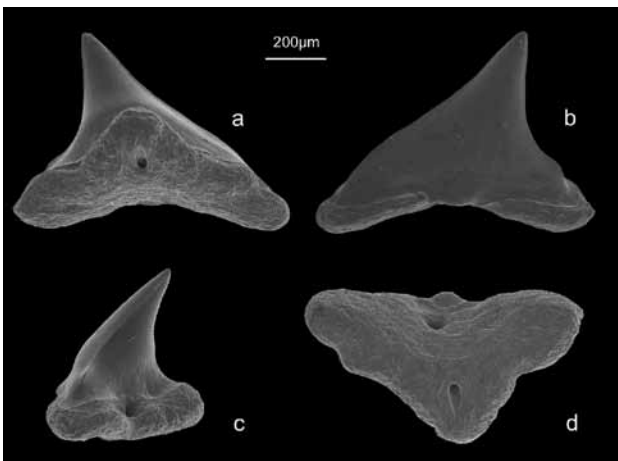
Guinot et al. (2012) beschreiben zwei weitere Arten von *Parasquatina* (*P. justinensis* und *P. jarvisi*) und

belassen die Gattung vorläufig in der Familie Squatinidae. Cappetta (2012: S. 325) und Maisey (2012) halten eine Zuordnung zu der Familie Squatinidae ebenfalls für zweifelhaft. Klug & Kriwet (2013a: S. 7, 17) kommen nach Untersuchung des Holotyps von *Parasquatina cappettai* zu dem Ergebnis, dass eine Zuordnung zu den orectolobiden Haien wahrscheinlicher sei. Adolfssen (2012) und Adolfssen & Ward (2013, 2014) verweisen bei der Beschreibung der Funde von *P. cappettai* aus dem Paläozän auf die Ausführungen von Guinot et al. (2012).



Textfigur 2: *Parasquatina cappettai* Herman, 1982, Holotyp, NLFb Hannover, kma 249. (a) lingual; (b) labial; (c) occlusal; (d) basal.

Herman et al. (1992) haben sich intensiv mit den zahnmorphologischen Details bzw. Unterschieden von rezenten Vertretern der beiden Ordnungen Orectolobiformes und Squatiniformes beschäftigt und kommen unter anderem zu dem Ergebnis, dass aufgrund der großen Ähnlichkeiten die zwischen den Zähnen der Familie Orectolobidae und der Ordnung Squatiniformes bestehen, aus zahnmorphologischer Sicht eine taxonomische Aufteilung in zwei



Textfigur 3: *Parasquatina justinensis* Guinot et al., 2012, Holotyp, JUH1-4. (a) lingual; (b) labial; (c) distal; (d) basal.

unterschiedliche Ordnungen nicht gerechtfertigt sei. Im Gegensatz zu den Zähnen der monotypischen Gattung/Familie *Squatina*/Squatinae, deren unverwechselbare Zahnform bis in den Oberen Jura (Cappetta 2012: S.146) nachgewiesen ist, ist die Ordnung der *Orectolobiformes* dagegen insbesondere innerhalb der morphologischen Merkmale der Krone sehr inhomogen. So kommen neben den mehrspitzigen Zahntypen (*Ginglymostoma*, *Nebrius*) auch Kronenformen mit paarigen seitlichen Nebenspitzen (z.B. *Hemiscyllium*, *Brachaelurus*, *Chiloscyllium*) und einspitzige Zahnformen (z.B. *Orectolobus*, *Eucrossorhinus*) vor. Obwohl bei den meisten Gattungen das typische labiale Apron ausgebildet ist (z.B.: *Orectolobus*, *Hemiscyllium*, *Brachaelurus*, *Chiloscyllium*) kann es aber auch vollständig fehlen (*Cirrhoscyllium*, *Parascyllium*). Die Zähne der Gattung *Squatina* werden durch die glatte, deutlich konvexe, einspitzige Krone, das Vorhandensein eines über den Wurzelrand hinausragenden, zapfenförmigen Aprons, die flache und sehr breite Wurzel, mit einer deutlichen basalen Depression mit meist ein oder zwei deutlichen Foramen und einer lingualen Wurzelprotuberanz mit zentralen Formamen gekennzeichnet. Taxonomisch wurde die Gattung *Squatina* (Meerengel) aufgrund der innerhalb der Haie einzigartigen rochenförmigen Körperform abgetrennt und einer eigenen Ordnung zugewiesen, was genetisch auch belegt ist (Naylor et al. 2012a, 2012b).

Das vorliegende Material und die neu beschriebene Art *Parasquatina zitteli* nov. sp. aus dem Maastricht des Gerhartsreiter Grabens erweitert die Kenntnisse über die morphologische Variationsbreite der Gattung und trägt zur Klärung der bisher unsicheren taxonomischen Stellung der Gattung bei.

2. Material und Methoden

2.1 Fundortbeschreibung, Material

Die Gerhartsreiter Schichten sind Bestandteil des Nordhelvetikums, jenes eher flachmarinen Bereichs

des helvetischen Ablagerungsraums, der im Norden an das europäische Festland grenzte und im Süden, getrennt durch eine Inselkette, ins Südhelvetikum überging.

Die Gerhartsreiter Schichten selbst treten als „schwarze bis schwarzgraue, feinstsandig-glimmerige, lagenweise auch glaukonitreiche tonige Mergel“ (Hagn et al. 1981) auf. Sie werden als Sedimente eines eher flachen, ruhigen, wahrscheinlich küstennahen Areals gedeutet. Ihr Alter wird für die Typlokalität „Gerhartsreiter Graben“ auf Basis mikropaläontologischer Untersuchungen als Mittelmaastricht (*Globotruncana gansseri*-Zone bzw. Nannoplankton-Zone *Lithravidites quadratus*, Hagn et al. 1981) angegeben.

Die Gerhartsreiter Schichten bilden das Hangende der Pattenauer Schichten und stellen den höchsten Horizont der nordhelvetischen Kreideablagerungen dar. Durch Regression des Helvetikummeeres während des Maastrichts, kam es zur Trockenlegung und somit zu einer Sedimentationslücke, die bis ins mittlere Eozän reicht.

Die Gerhartsreiter Schichten treten in einer Vielzahl von kleineren Aufschlüssen, mit Verbreitungsschwerpunkt in der Umgebung von Siegsdorf, zu Tage.

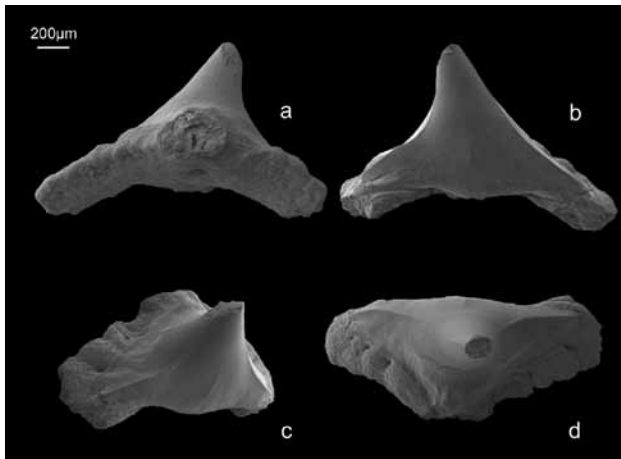
Die in Textfigur 1 bezeichneten Fundorte wurden unter Berücksichtigung folgender Kriterien ausgewählt: Makrofossilreichtum, zuverlässige Zuordnung zu den Gerhartsreiter Schichten und hohe Wahrscheinlichkeit, dass diese auch in Zukunft zugänglich sein werden.

Die Typlokalität der Gerhartsreiter Schichten liegt in dem gleichnamigen Gerhartsreiter Graben ca. 1,5 km südöstlich von Siegsdorf (Gümbel 1861 „Gosau-mergel von Götzreuth“; Böhm 1891; Egger 1899; Hagn & Hölzl 1952; de Klasz 1956; Hagn 1961; Hagn et al. 1981).

Während der Unterlauf durch pleistozäne Kieserschüttungen geprägt ist (bekannt auch als Fundort des Siegsdorfer Mammuts), findet man im anschließenden mittleren Teil des Hauptgrabens die kreidezeitlichen Gerhartsreiter Schichten, woran sich im verzweigenden Oberlauf eozäne Ablagerungen (Adelholzener Schichten und Stockletten) anschließen.

Die Probenentnahme erfolgte sowohl im Mittelteil des Grabens (1a; Koordinaten: 47°48'40" N, 12°39'26" E) als auch im linken Hauptseitengraben oberhalb der Gabelung (1c; Koordinaten: 47°48'40" N, 12°39'35" E). Für die Otolithenaufsammlungen von Schwarzrhans (2010) wurde neben diesen beiden Fundstellen ein weiterer Aufschluss (1b; Koordinaten: 47°48'40" N, 12°39'28" E) verwendet. Dieser ist inzwischen jedoch stark verrutscht und wurde deswegen nicht beprobt.

Vom Fundpunkt 1a wurden im Jahr 2013 ca. 560 kg und vom Fundpunkt 1c ca. 40 kg Sediment geborgen und abtransportiert. Das Material wurde anschließend getrocknet. Nach vollständiger Trock-



Textfigur 4: *Parasquatina jarvisi* Guinot et al., 2012, Holotyp, P. 66885. (a) lingual; (b) labial; (c) schräg lateral; (d) occlusal.

nung wurde das Sediment in Wannen mit Wasser und unter Zugabe von Wasserstoffperoxid für mehrere Stunden eingeweicht. Dieser Vorgang wurde 3–4 mal wiederholt. Das gelöste Sediment wurde gesiebt (Maschenweite: 1,0 mm, 0,5 mm, 0,25 mm) und der verbleibende Rückstand, ca. 0,35% der Ausgangsmenge, ausgelesen.

Der Aufschluss Starzmühle (Koordinaten: 47°52'8" N, 12°49'54" E) befindet sich ca. 2 km nordöstlich von Teisendorf in der Nähe des Gehöfts Oberstarz. Er zeigt hinsichtlich der Fauna große Übereinstimmung mit der Typlokalität des Gerhartsreiter Grabens (Fundpunkt 1, Hagn & Hölzl 1952). Von diesem Fundpunkt wurde lediglich eine Probe von ca. 15 kg geborgen und ausgelesen.

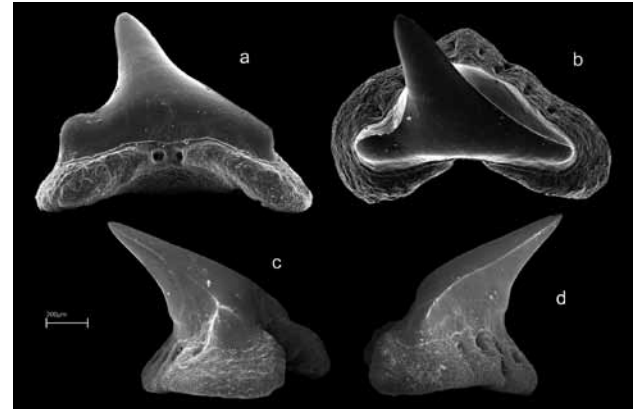
Bei der Bezeichnung der morphologischen Merkmale der Haizähne folgen wir Cappetta (2012). Das hier abgebildete und bearbeitete Material des Gerhartsreiter Grabens (ex. coll. Pollerspöck, ex. coll. Beury) ist bei der Bayerischen Staatssammlung München (SNSB-BSPG) unter den Sammlungsnummern SNSB-BSPG 2014 IX 1–37 hinterlegt (Details siehe Appendix „Begleitfauna Gerhartsreiter Schichten“).

2.2 Sammlung der Informationen zur stratigraphischen Verbreitung der Orectolobiformen

In Tafel 3 wurde versucht, einen möglichst vollständigen Überblick über die stratigraphische Verbreitung der einzelnen Gattungen der Ordnung Orectolobiformes zu geben.

Als Grundlage dieser Zusammenfassung dienten die Angaben in Cappetta (2012). Darüber hinaus wurden insbesondere die neueren Veröffentlichungen, sowie offensichtlich fehlende Nachweise mit ein-

gearbeitet. Ausgestorbene Gattungen (Anmerkung: *Cretascyllium* Müller & Diedrich (1991) wurde von Guinot et al. (2012) zu *Squatina* (*Cretascyllium*) gestellt und ist deshalb in Tafel 3 nicht enthalten) wurden durch ein Kreuz (†) vor dem Gattungsnamen gekennzeichnet. Nach dem Gattungsnamen wurden in Klammern die derzeit bekannten gültigen Arten vermerkt. Bei rezenten Gattungen gibt die erste Zahl die Anzahl der rezent vorkommenden Arten und die zweite Zahl, die Anzahl der fossilen Arten an. Die Anzahl der fossilen Arten wurden der Datenbank www.shark-references.com (Pollerspöck, 2014, Stand: 01.05.2014) entnommen.



Textfigur 5: *Parasquatina zitteli* nov. sp., Holotyp, SNSB-BSPG 2014 IX 5. (a) labial; (b) occlusal; (c, d) lateral.

3. Ergebnisse

3.1 Revidierte Gattungsdiagnose

Ordnung: Orectolobiformes Applegate, 1972

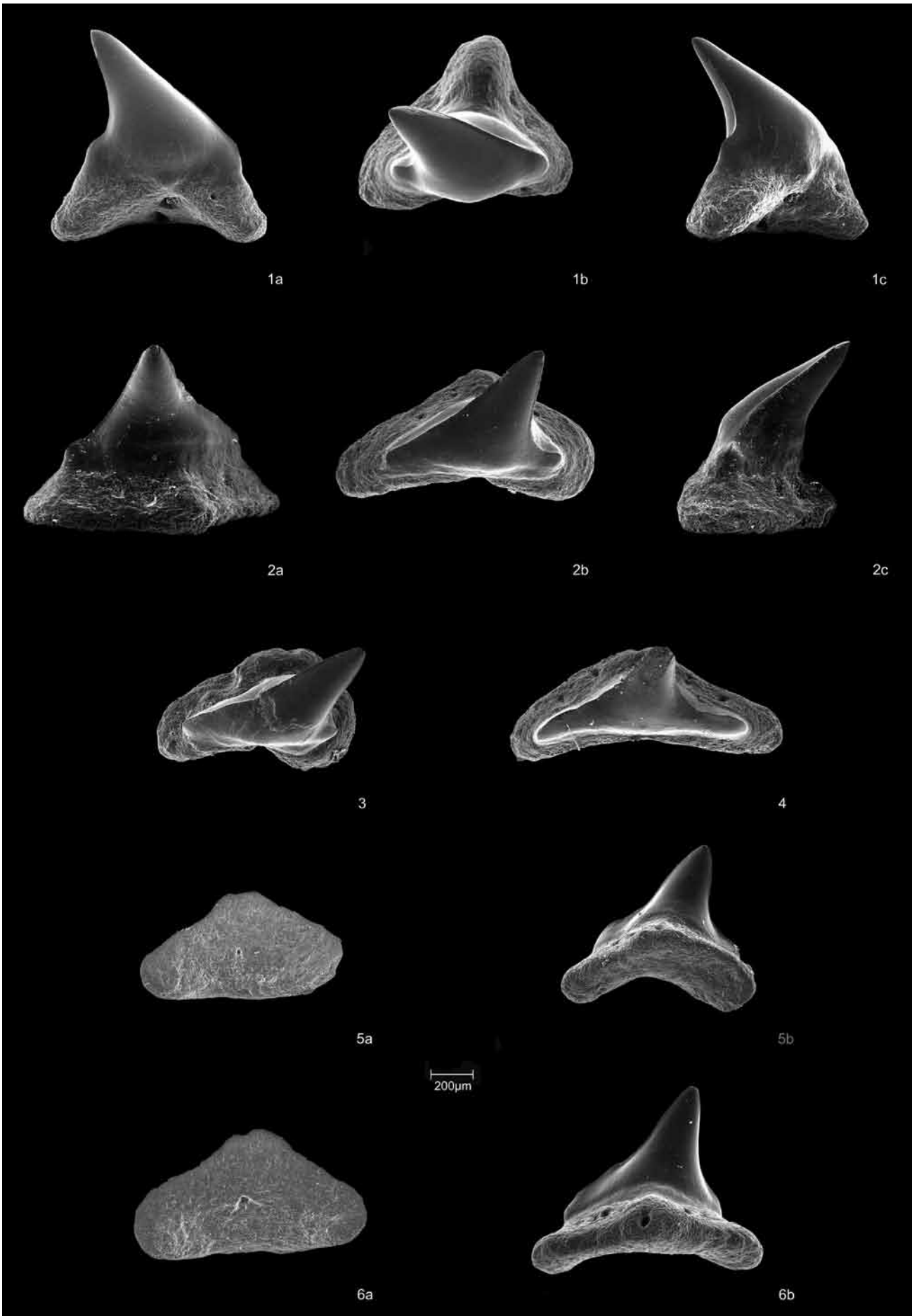
Familie incertae sedis

Gattung *Parasquatina* Herman, 1982

Typus-Art: *Parasquatina cappettai* Herman, 1982 aus dem Maastricht von Hemmoor, Niederelbe, Niedersachsen, Deutschland (Textfig. 2)

Stratigraphische Verbreitung der Gattung: Turonium: Frankreich (Guinot et al. 2012); Santonium: Frankreich und England (Guinot et al. 2012; Underwood & Ward 2008), New Mexiko (Bourdon et al. 2011); Campanium: England (Underwood & Ward 2008), Deutschland (abgebildet als *Squatina* cf. *baumbergensis* Von Der Marck, 1885: Fig. 4a–h; Hübner & Müller 2010), Texas (abgebildet als *Squatina hassei* Leriche, 1929: Fig. 1, 2; Welton & Farish

Tafel 1: *Parasquatina zitteli* nov. sp., Gerhartsreiter Graben FP 1a, Paratypen. (1) SNSB-BSPG 2014 IX 11; anteriorer Zahn, Oberkiefer, a) labial, b) occlusal, c) lateral. (2) SNSB-BSPG 2014 IX 3; antero-lateral Zahn, Oberkiefer, a) lingual, b) occlusal, c) lateral. (3) SNSB-BSPG 2014 IX 1; antero-lateral Zahn, Oberkiefer, occlusal. (4) SNSB-BSPG 2014 IX 2; lateraler Zahn, occlusal. (5) SNSB-BSPG 2014 IX 10; antero-lateral Zahn, Oberkiefer, a) basal, b) lingual. (6) SNSB-BSPG 2014 IX 8; antero-lateral Zahn, Oberkiefer, a) basal, b) lingual.



1993); Maastricht: Deutschland, (Herman 1982; diese Arbeit), Dänemark (Adolfssen & Ward 2014); Dan: Dänemark (Adolfssen & Ward 2013, 2014).

Revidierte Gattungsdiagnose: Aufgrund der neu beschriebenen Arten und aller neu dokumentierten Funde wird für die Gattung *Parasquatina* folgende, neue Gattungsdiagnose vorgeschlagen:

Kleinwüchsige Zahnform (Breite/Höhe: max. 2–3 mm), mit dreieckiger, einspitziger Krone die annähernd senkrecht auf einer im Umriss in der Regel dreieckigen, flachen Wurzel steht. Auf der Labialseite der Krone kann ein Apron ausgebildet sein, dass über den Wurzelrand hinausragen kann, jedoch nicht wie bei der Gattung *Squatina* zapfenförmig ausgebildet ist (siehe Textfig. 6). Die Lingualseite der Krone ist glatt und deutlich konvex gewölbt, auf der Labialseite der Krone können einzelne Schmelzfalten auftreten, die jedoch nicht bis zur Kronenspitze reichen. Die hemiaulacorhize Wurzel ist flach, auf der Basalfläche ist in der Regel zumindest ein zentrales Foramen vorhanden. Lingual befinden sich neben dem zentralen Foramen nahe der Wurzel-Schmelzgrenze meist eine Reihe von kleineren medio-lingualen Foramen; labiale Foramen sind bei Arten mit ausgebildeten Apron nur vereinzelt am äußeren mesialen bzw. distalen Rand der Wurzelloben zu erkennen, bei Arten ohne Apron jedoch deutlich ausgeprägt, wesentlich größer und näher der Wurzelmitte gelegen.

Parasquatina cappettai Herman, 1982
(Textfig. 2a–d)

- * 1982 *Parasquatina cappettai* n. g. n. sp.; Herman: S. 132–133, Text-Fig. 1; Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 2.
- 2012 *Parasquatina cappettai*; Adolfssen: S. 25, Fig. 5 A–J.
- 2013 *Parasquatina cappettai*; Adolfssen & Ward: S. 11–12, Fig. 3 K.

2014 *Parasquatina cappettai*; Adolfssen & Ward: S. 14, Fig. 5A–I.

Stratigraphische und geographische Verbreitung: Maastricht (Oberkreide) von Hemmoor (Deutschland), Oberes Maastricht (Oberkreide) von Stevns Klingt (Dänemark), Dan (Unterpaläozän) von Stevns Kridtbrud (Dänemark).

Parasquatina justinensis Guinot et al., 2012
(Textfig. 3a–d)

* 2012 *Parasquatina justinensis* sp. nov.; Guinot et al.: S. 544–546, Fig. 10.

Stratigraphische und geographische Verbreitung: Mittleres Turonium (Oberkreide) von Justine-Herbigny (Frankreich).

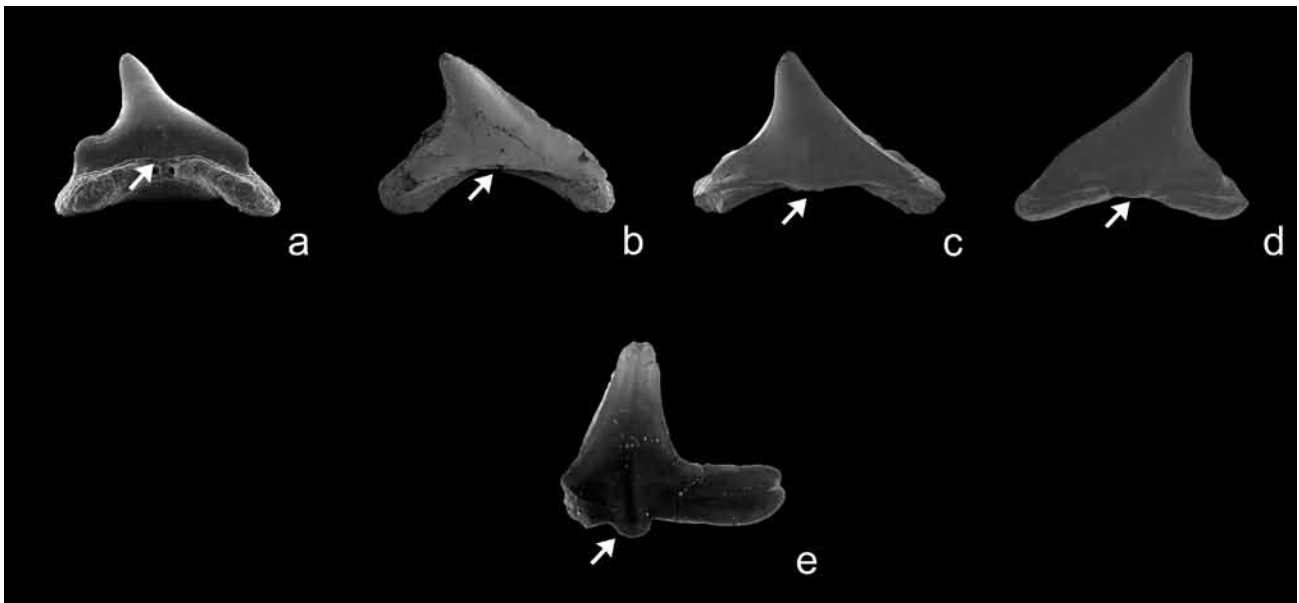
Parasquatina jarvisi Guinot et al., 2012
(Textfig. 4a–d)

? 1993 *Squatina hassei*; Welton & Farish: S. 77.

* 2012 *Parasquatina jarvisi* sp. nov.; Guinot et al.: S. 546–548, Fig. 11 A–P.

Stratigraphische und geographische Verbreitung: Unteres Santonium (Oberkreide) von Séru, Villers-devant-le-Thour und Mont-Août (Frankreich) sowie Winterbourne (England).

Bemerkung: Welton & Farish (1993: S. 77) bildet unter *Squatina hassei* Leriche, 1929 zwei kleine Zähne aus dem Campanium (Taylor Group, Ozan Formation) von Dallas Country ab, die nach unserer Auffassung zur Gattung *Parasquatina* zu stellen sind.



Textfigur 6: (a) Ohne labiales Apron: *Parasquatina zitteli* nov. sp. (b) Leichter labialer Wurzelüberhang: *Parasquatina cappettai*. (c, d) Labiales Apron ausgebildet: *Parasquatina jarvisi* und *Parasquatina justinensis*. (e) Deutliches, squatinoid zapfenförmiges Apron: *Squatina* sp. Alle Ansichten labial, nicht maßstabsgetreu.

Genau wie bei *Parasquatina jarvisi* weisen die Zähne einen deutlichen Grad auf der Labialseite der Krone auf, jedoch ist das labiale, über die Wurzel hinausragendes Apron schmaler und eher wie bei *Squatina* zapfenförmiger ausgebildet. Die Wurzel zeigt alle für *Parasquatina* typischen Merkmale. Deutlich erkennbar ist bei diesen beiden Zähnen, dass der Zahnschmelzrand nicht auf die linguale Wurzelproberanz reicht.

4. Systematische Paläontologie

Parasquatina zitteli nov. sp.
(Textfig. 5a–d; Taf. 1,2)

Derivatio nominis: Nach dem deutschen Geologen und Paläontologen Karl Alfred von Zittel (* 25. September 1839 in Bahlingen; † 5. Januar 1904 in München), der Johannes Böhm (1891) zur ersten Monographie über die Gerhartsreiter Schichten angeregt hat.

Holotypus: Textfig. 5a–d (SNSB-BSPG 2014 IX 5), Gerhartsreiter Graben FP 1a, Maße: 1,4 mm breit und ca. 1 mm hoch.

Paratypen: 11 Exemplare (Tafel 1: SNSB-BSPG 2014 IX 1, 2, 3, 8, 10, 11; Tafel 2: SNSB-BSPG 2014 IX 4, 6, 7, 9, 12), Gerhartsreiter Graben FP 1a.

Weiteres Material: Gerhartsreiter Graben FP 1a: 23 Exemplare (teilweise bruchstückhaft) (SNSB-BSPG 2014 IX 24, ex. coll. Pollerspöck), 5 Exemplare SNSB-BSPG 2014 IX 25 (ex. coll. Beury), Starzmühle FP 2: 2 Exemplare SNSB-BSPG 2014 IX 26 (ex. coll. Beury).

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1a.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana gansseri*-Zone bzw. nach Nannoplankton: *Lithraphidites quadratus*-Zone.

Diagnose: Kleine Zähne (Breite bzw. Höhe stets unter 2 mm), meist annähernd so breit wie hoch, dreieckige, bikonvexer Krone, antero-laterale Zähne mit dreieckigem Wurzelumriss, vordere antero-laterale Zähne mit fast ovalem/rundem Wurzelumriss. Krone stets und deutlich nach lingual zurückgebogen, Labialseite der Krone bei vorderen antero-lateralen Zähnen stark konvex, bei seitlichen antero-lateralen Zähnen deutlich schwächer konvex gewölbt, kein Apron entwickelt. Krone glatt, keine entwickelten Nebenspitzen, jedoch bei anterioren Zähnen deutlich ausgebildeter distaler Höcker. Deutlich entwickelte mesiale und distale Schneide, die in der Regel stets bis zur Kronenbasis reicht. Die Krone erreicht die seitlichen Enden der Wurzeläste nicht, Kronenbasis oval und deutlich von der Wurzel abgesetzt. Anteri-

ore Zähne höher als breit mit senkrechter oder nur wenig nach distal geneigter Spitze. Hemiaulacorhize, flache Wurzel, bei seitlichen antero-lateralen gut ausgeprägte Wurzelloben, lingual großes, zentrales Foramen, mit weiteren kleineren Foramina an der der lingualen Kronen/Wurzel-Grenze, labial mehrere deutliche, zur Mitte hin orientierte, Foramina.

Beschreibung: Alle Zähne dieser Art sind unter 2 mm (Breite und Höhe) und weisen die typischen morphologischen Merkmale von *Parasquatina* auf. Die grundsätzlich dreieckige Krone ist lingual immer stärker konvex gewölbt als labial. Je nach Stellung im Gebiss kann distal ein kleiner Höcker ausgebildet sein (siehe Taf. 1, Fig. 1–3; Textfig. 5). Der mesiale Kronenrand verläuft gerade (Taf. 1, Fig. 1, 2; Taf. 2, Fig. 2, 5; Textfig. 5), kann aber auch nach außen gewölbt sein (Taf. 1, Fig. 5, 6; Taf. 2, Fig. 1). Die deutliche Kronenschneide reicht mit Ausnahme von Zähnen nahe der Symphyse (Taf. 2, Fig. 1, 5) stets bis zur Kronenbasis (z.B. Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 2, 3; Textfig. 5). Die Basis des Zahnschmelzes und der Übergang vom Zahnschmelz zur Wurzel ist deutlich abgegrenzt, verläuft labial fast gerade und ist lingual halbkreisförmig ausgebildet (Taf. 2, Fig. 2, 3; Textfig. 5). Der Zahnschmelz erreicht dabei jedoch niemals die lingual Vorderkante der Wurzel. Die Zähne sind labial und lingual glatt und weisen keinerlei Schmelzstrukturen auf. Es ist kein Apron ausgebildet (Taf. 1, Fig. 1, 2, 4; Taf. 2, Fig. 1, 2; Textfig. 5). Möglicherweise liegt eine schwach ausgeprägte dignathe Heterodontie vor, da insbesondere bei den seitlichen Zähne, neben Zähne mit deutlicher distaler Kronenneigung (Taf. 1, Fig. 1–3, 5, 6; Textfig. 5) auch Zähne mit gerade aufgerichteter Hauptspitze vorkommen (Taf. 2, Fig. 2–4). Üblicherweise handelt es sich bei Zähnen mit gerader, nicht nach distal geneigter Hauptspitze, um Unterkieferzähne. Gradient monognathe Heterodontie ist erkennbar. Neben typischen anterioren Zähnen (Taf. 2, Fig. 1, 5), die durch einen fast kreisrunden Wurzelumriss deutlich erkennbar sind, liegen auch antero-laterale (Taf. 2, Fig. 2, 3; Textfig. 5) bzw. posteriore (Taf. 1, Fig. 4) Zähne vor. Antero-laterale Zähne weisen die typisch dreieckige Wurzelform auf (Verhältnis Breite/Tiefe fast 1:1), bei posterioren Zähnen wird die Wurzel deutlich schmaler als breit (Verhältnis Breite/Tiefe fast 3:1). Die flache Wurzel weist labial eine deutlich erkennbare Depression auf (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 2; Textfig. 5). Labial sind stets mehrere (bis zu drei) große, zentral liegende, Foramina ausgebildet. Lingual sind zahlreiche Foramina entlang des Wurzel-/Kronenübergangs vorhanden. Auf der Basalfläche der Wurzel können bis zu drei Foramina vorhanden sein (Taf. 1, Fig. 5, 6: ein zentrales Foramen, Taf. 2, Fig. 4: drei Foramina). Bei seitlichen Zähnen sind zwei gut entwickelte Wurzelloben erkennbar (Taf. 1, Fig. 5, 6; Taf. 2, Fig. 2; Textfig. 5). Diskussion: *Parasquatina zitteli* nov. sp. erweitert erneut die Variationsbreite dieser Gattung. Erstmals konnte eine Art von *Parasquatina*

nachgewiesen werden, die über kein labiales Apron verfügt. Im Gegensatz zu Zähnen von Vertretern der Ordnung Squatiniformes, die stets über ein deutlich ausgeprägtes labiales Apron verfügen und das als morphologisches Merkmal für die squatiniforme Gattung gilt (siehe Textfig. 6), kann damit nach Auffassung der Autoren die bisherige fragliche Stellung dieser Gattung durch den Nachweis dieser Art eindeutig geklärt werden.

Aufgrund dieses fehlenden markanten Merkmales ist *Parasquatina zitteli* nov. sp. leicht von Zähnen der bisher bekannten drei *Parasquatina* Arten zu unterscheiden. Von *Parasquatina jarvisi* unterscheidet sich die neue Art darüber hinaus durch das Fehlen der labialen Schmelzstreifen der Krone.

5. Diskussion

5.1 Geographische Verbreitung der rezenten Arten der Ordnung Orectolobiformes

Die Ordnung Orectolobiformes (Ammenhaiartige bzw. Teppichhaiartige) wurde von Applegate (1972) aufgestellt. Verschiedene Autoren, wie z.B. Bourdon et al. (2011: S. 7), WoRMS (2014), Wroblewski (2004: S. 252), Bourdon & Everhart (2010: S. 239) aber auch Ebert (2013: S. 138) geben als Autor der Ordnung „Compagno, 1973“ an. Zutreffend ist nach Ansicht der Autoren jedoch Applegate (1972: S. 743), da in dieser Arbeit für die neue Ordnung „Orectolobiformes“ eine Ordnungs-Diagnose aufgestellt wurden. Diese Ordnung beinhaltet heute (Pollerspöck 2014) 7 Familien mit 13 Gattungen und 43 Arten.

Das Verbreitungsgebiet der Ammenhaiartigen (Orectolobiformes) beschränkt sich heute fast ausnahmslos auf den tropischen Indo-West Pazifik (insbesondere im Bereich Thailand, Indonesien, Philippinen, Papua-Neuguinea und Australien, 41 von 43 derzeit bekannten Arten). Die meisten Arten sind endemisch (29 von 43) bzw. haben eine geringe räumliche Verbreitung. Diese Konzentration auf den tropischen Indo-Pazifik und die hohe Anzahl der Endemiten könnte in erster Linie eine Folge der geographischen Verhältnisse dieser Region sowie der typischen Lebensweise dieser Haie sein. Nachfolgende Faktoren könnten die Entstehung und die auffällige Häufung von endemischen Arten gefördert haben:

- Ammenhaiartige, sind als typische bodenbewohnende Haie überwiegend in küstennahen und flachen Bereichen anzutreffen. Sie sind in der Regel eher passive Räuber, die aufgrund ihrer typischen Färbung gut getarnt nach nahe vorbeis-

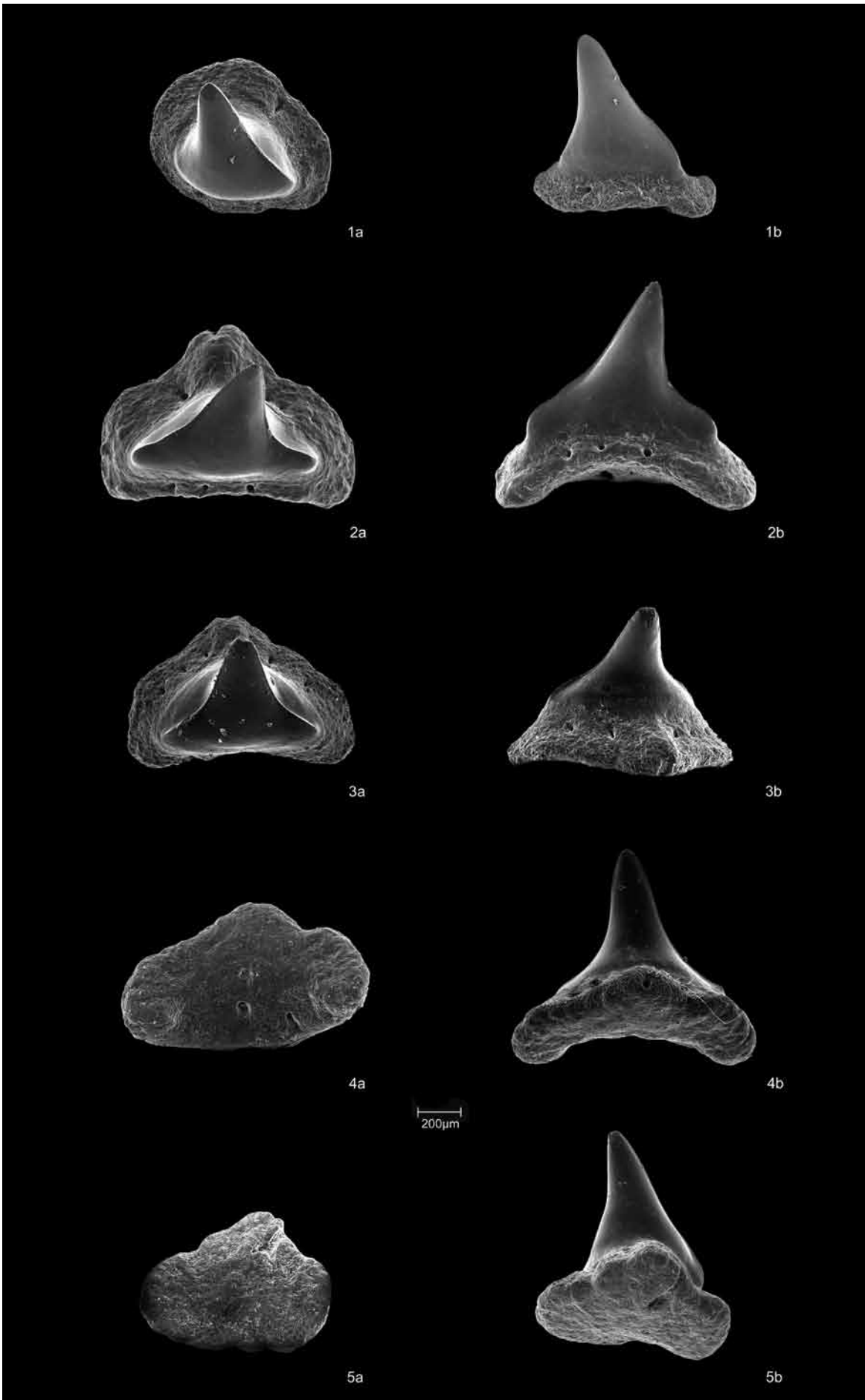
schwimmender Beute schnappen (Ebert 2013; Ebert et al. 2013; Last & Stevens 2009). Leider gibt es bis heute fast keine Studien, die sich mit den Wanderbewegungen bzw. mit der Größe der Jagdreviere dieser Haigruppe beschäftigen. Lässt man die Arbeiten über die Walhaie außer Betracht, so beschäftigt sich lediglich 1 von 258 gesichteten Arbeiten, die Untersuchungen über die Wanderbewegungen bzw. Lebensraumgröße zum Gegenstand haben, mit einem Vertreter dieser Gruppe (*Orectolobus halei* Huvneers et al., 2006). Die Autoren dieser Studie konnten u.a. die regelmäßige Anwesenheit dieser Haiart über einen Zeitraum von bis zu 20 Monaten in einem verhältnismäßig kleinen Gebiet nachweisen.

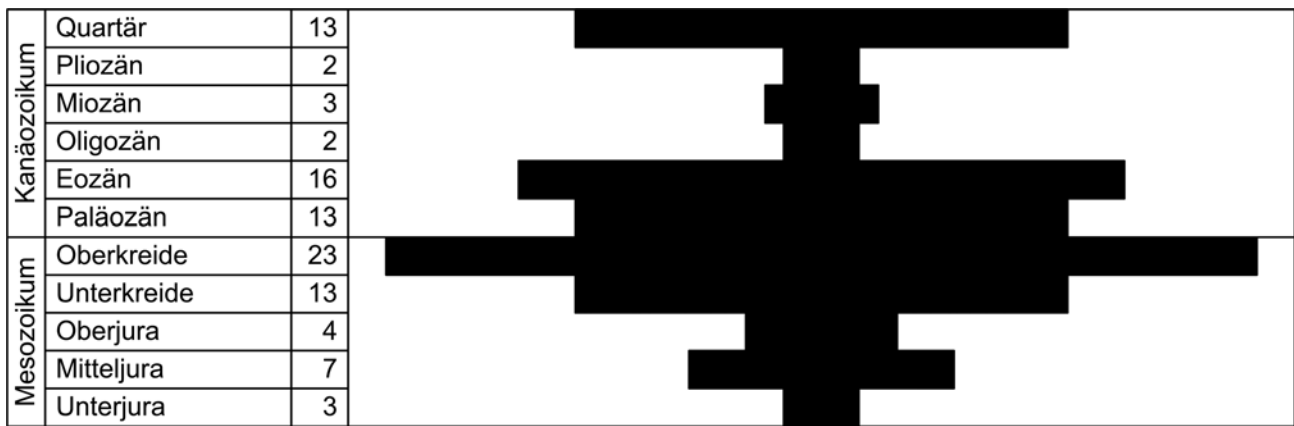
- Der gesamte Bereich (Indonesien, Philippinen, Neu Guinea, Australien) ist gekennzeichnet von einer Vielzahl von Tiefwassergräben (z.B. Philippinengraben bis 10.540 m, Java- oder Sundagraben bis 7.450 m, Bandagraben bis 7.440 m), die das Gebiet begrenzen, und einen genetischen Austausch mit benachbarten Populationen bzw. die räumliche Ausbreitung dieser Haiarten (Bodenbewohner, langsame Schwimmer, reviertreu) stark einschränken,
- Der Bereich innerhalb des Hauptverbreitungsgebietes (Meeresbereich zwischen Java, Sumatra, Thailand und Borneo = Sunda bzw. Australien und Neu Guinea = Sahul) ist geprägt von Flachwasserbereichen mit Meerestiefen bis zu ca. 130 m und bietet somit ideale Lebensbedingungen (Lucifora et al. 2011),
- Diese Flachwasserbereiche (Sunda und Sahul) waren während der letzten Eiszeit zum größten Teil aufgrund des bis zu 130 m niedrigeren Meeresspiegels trockengefallen und konnten erst wieder vor rund 11.000 Jahren von Meerestieren erneut besiedelt werden (Hantoro et al. 1995; Interaktive Karte der Monash Universität, Melbourne, Australien: <http://sahultime.monash.edu.au/explore.html>, Stand: 01.05.2014).

5.2 Stratigraphische Verbreitung der Ordnung Orectolobiformes

Deutlich erkennbar ist der markanten Rückgang der nachgewiesenen Gattungen im Bereich der Kreide/Paläozän-Grenze und das erstmalige Auftreten neuer Gattungen im Paläozän (Textfig. 7).

Dieser Rückgang von Gattungen und Arten an





Textfigur 7: Diversitätsentwicklung der Ammenhaiartige (Ordnung Orectolobiformes) anhand der nachgewiesenen Gattungen; x-Achse: Anzahl der fossil nachgewiesenen Gattungen, y-Achse: Zeitachse.

der Kreide-Paläozän-Grenze ist eine offensichtliche Folge der zu dieser Zeit stattgefundenen Meteoriteneinschläge und verstärkten Vulkantätigkeit, die zu der weltweit nachweisbaren Massenextinktion geführt hat (Schulte et al. 2010). Inzwischen konnte auch erstmals nachgewiesen werden, dass nach dem Chicxulub-Meteoriteneinschlag und den daraus resultierenden weltweiten Naturereignissen (verstärkte Erdbebentätigkeit, Tsunamis, weltweite Waldbrände, Robertson et al., 2004) eine kurzzeitige Phase deutlicher Abkühlung folgte (Vellekoop et al. 2014).

Betrachtet man die derzeit bekannten, durch Fossilfunde nachgewiesenen Gattungen im Maastricht/Dan ergibt sich folgendes Bild:

Von den 22 bisher im Maastricht, Paläozän nachgewiesenen Gattungen,

- fehlen 7 Gattungen (Brachaeluridae: †*Palaeobrachaelurus*, †*Paraginglymostoma*; Ginglymostomatidae: †*Cantioscyllium*, †*Ganntouria*, †*Plicatoscyllium*; Orectolobidae: †*Cretorectolobus*, †*Restesia*) ab dem Paläozän/Dan vollständig,
- konnte 1 Gattung (*Parasquatina*) noch im Dan nachgewiesen werden und fehlt dann ab dem Seelandium (Paläozän). Diese Gattung wurde bisher einzig im Paläozän von Dänemark nachgewiesen. Im Helvetikum Süddeutschlands wurden

trotz umfangreicher Sammlungstätigkeiten weder im Paläozän noch im Eozän Funde von *Parasquatina* bekannt,

- sind 6 rezente Gattungen (Brachaeluridae: *Brachaelurus*; Ginglymostomatidae: *Ginglymostoma*, *Nebrius*, *Pseudoginglymostoma*; Hemiscylliidae: *Chiloscyllium*, *Hemiscyllium*) enthalten,
- tauchen 2 Gattungen (Brachaeluridae: †*Eostegostoma*; Ginglymostomatidae: †*Delpitoscyllium*) erstmals im Dan und 4 weitere (Ginglymostomatidae: †*Hologinglymostoma*; Orectolobidae: †*Eometlaouia*, †*Squatiscyllium*, †*Palaeorhincodon*) erstmals im auf Thanetium auf.

Vergleichbare Ereignisse, also eine Massenextinktion mit einer darauffolgenden Wiederbesiedelung, wurden von Price et al. (2014) in Bezug auf Riff-Fische beschrieben. Die Autoren kommen zu dem Ergebnis, dass zwei Besiedlungswellen, eine während der späten Oberkreide und eine weitere unmittelbar nach dem Massensterben an der Kreide/Paläozän-Grenze für die Entstehung und Diversität der heutigen Riff-Fischfaunen verantwortlich sind. Die Autoren begründen diese beiden Besiedlungswellen mit Veränderungen der Riffstrukturen, dem globalen Massensterben an der KP-Grenze sowie und den darauf folgenden positiven Klimabedingungen. Entsprechende Besiedlungswellen sind auch bei den orectolobiformen Haien erkennbar (siehe Textfig. 7).

Die lediglich vereinzelt Nachweise von Haien

Tafel 3: Stratigraphische Verbreitung der Ordnung Orectolobiformes. Verwendete Abkürzungen: Hol = Holozän, Ple = Pleistozän, Pia = Piacenzium, Zan = Zancleum, Mes = Messinium, Tor = Tortonium, Srv = Serravallium, Lan = Langhium, Bur = Burdigalium, Aqt = Aquitanium, Cht = Chattium, Rup = Rupelium, Prb = Priabonium, Brt = Bartonium, Lut = Lutetium, Ypr = Ypresium, Tha = Thanetium, Sel = Seelandium, Dan = Danium, Maa = Maastrichtium, Cmp = Campanium, San = Santonium, Con = Coniacium, Tur = Turonium, Cen = Cenomanium, Alp = Albium, Apt = Aptium, Brm = Barremium, Hau = Hauterivium, Vlg = Valanginium, Ber = Berriasium, Tth = Tithonium, Kim = Kimmeridgium, Oxf = Oxfordium, Clv = Callovium, Bth = Bathonium, Baj = Bajocium, Aal = Aalenium, Toa = Toarcium, Plb = Pliensbachium, Sin = Sinemurium, Het = Hettangium. Verwendete Quellen: 1) = Cappetta 2012; 2) = Underwood et al. 2011; 3) = Guinot et al. 2014; 4) = Adolfssen & Ward 2014; 5) = Guinot et al. 2013; 6) = Hamm & Cicimurri 2011; 7) = Kirkland et al. 2013; 8) = Adolfssen & Ward 2013; 9) = Canevet 2011; 10) = Pimiento et al. 2013; 11) = Schultz 2013; 12) = Carrillo-Briceño et al. 2014; 13) = Cook et al. 2014; 14) = Thies & Müller 1993; 15) = Iserbyt & De Schutter 2012; 16) = Bourdon et al. 2011; 17) = Jansen et al. 2013; 18) = Rees 2010; 19) = Delsate & Weis 2010; 20) = Kriwet 2008; 21) = Klug & Kriwet 2013b; 22) = Hübner & Müller 2010; 23) = Bourdon & Everhart 2010; 24) = Underwood & Cumbaa 2010.

der Ordnung Orectolobiformes (nur die Gattungen *Ginglymostoma*, *Nebrius*, †*Orectoloboides*, *Orectolobus* und *Rhincodon*) in Sedimenten des Oligozäns, Miozäns und Pliozäns könnten mit offensichtlichen lückenhaften Nachweisen dieser Gattungen im heutigen Verbreitungsgebiet (Indo-Pazifik, Asien) erklärt werden. Einzig die Gattung *Orectolobus* wurde bisher aus dem Miozän und Pliozän Australiens dokumentiert (Pledge 1985: S. 292; Kemp 1991: S. 514). Es ist zu erwarten, dass neogener Faunen aus Sedimenten des pazifischen Raums, soweit es sich um Flachwasserablagerungen handelt (bis max. 100–150 m Wassertiefe), noch zahl- und artenreiche Vertreter der Ammenhaiartigen enthalten. Auf Grund der beginnenden Auffaltung der Alpen und der damit einhergehenden drastischen Veränderung der Lebensbedingungen in der Parathetys bzw. Mediterran (Grunert et al. 2009) fehlen Funde dieser tropischen bzw. subtropischen Haie hier nahezu vollständig.

Danksagung

Unser Dank gilt Frau Dr. Carmen Heunisch, Landesamt für Bergbau, Energie und Geologie im Geozentrum Hannover für die neuen REM-Aufnahmen des Holotyps von *Parasquatina cappettai*, Dr. Guillaume Guinot, Département de Géologie et Paléontologie Muséum d'Histoire Naturelle, Genf für die wertvollen Hinweise zu den morphologischen Merkmalen der britischen und französischen *Parasquatina* Arten sowie die REM-Aufnahmen der Holotypen von *Parasquatina jarvisi* und *Parasquatina justinensis*, bei Dr. Roland Melzer, Dr. Ulrich Schliewen und Dr. Nicolas Straube (Zoologische Staatssammlung München) für die gewährte Unterstützung bei der Anfertigung der REM-Aufnahmen von dem bearbeiteten Material sowie an Dr. Julia Spaet, King Abdullah University of Science and Technology, Saudi Arabien und Dr. Straube für eine erste Durchsicht des Manuskriptes. Unser besonderer Dank gilt den Gutachtern (Dr. Julia Spaet, Anonymus) für die kritischen und hilfreichen Anmerkungen zum Manuskript.

6. Literatur

- Adolfsson J. 2012. Palaeoenvironment and Shark Evolution across the K/T-boundary on Southern Zealand. Phd Thesis, Faculty of Science, University of Copenhagen.
- Adolfsson J, Ward DJ. 2013. Neoselachians from the Danian (Early Paleocene) of Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica*, accepted manuscript, <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0123>.
- Adolfsson J, Ward DJ. 2014. Crossing the boundary: an elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark. *Palaeontology* 57, 591–629.
- Agassiz L. 1843. *Recherches sur les poissons fossiles*. Band 3 mit Tafeln. Neuchatel, Petitpierre.
- Applegate SP. 1972. A revision of the higher taxa of Orectoloboids. *Journal of the Marine Biological Association of India* 14, 743–751.
- Böhm J. 1891. Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern. *Palaeontographica* A 38, 1–106.
- Bourdon J, Everhart MJ. 2010. Occurrence of the extinct Carpet shark, *Orectoloboides*, in the Dakota Formation (Late Cretaceous; Middle Cenomanian) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 113, 237–242.
- Bourdon J, Wright K, Lucas SG, Spielmann JA, Pence R. 2011. Selachians from the Upper Cretaceous (Santonian) Hosta Tongue of the Point Lookout Sandstone, central New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 52, 1–52.
- Canevet JM. 2011. Les Chondrichthyens du Miocène moyen (Serravallien) de Salles (Gironde, France). *Cossmanniana* 13, 59–79.
- Carrillo-Briceño JD, Aguilera OA, Rodríguez F. 2014. Fossil Chondrichthyes from the central eastern Pacific Ocean and their paleoceanographic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 51, 76–90.
- Cappetta H. 2012. *Handbook of Paleochthyology*, Vol. 3E: Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Compagno LJV. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 53 (Supplement 1), 15–61.
- Cook TD, Newbrey MG, Brinkman DB, Kirkland JI. 2014. Euselachians from the freshwater deposits of the Hell Creek Formation of Montana. *Geological Society of America, Special Paper* 503, 229–246.
- Delsate D, Weis R. 2010. La Couche à Crassum (Toarcien moyen) au Luxembourg: stratigraphie et faunes de la coupe de Dudelange-Zoufftgen. In: R Weis, S Guérin-Franiette (Hrsg.), *Le Jurassique inférieur et moyen au Luxembourg – Nouvelles données paléontologiques et biostratigraphiques*. *Ferrantia* 62, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg, 35–62.
- De Klasz I. 1956. Zur Kenntnis der ostalpinen Oberkreidestratigraphie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1956, 410–419.
- Ebert DA. 2013. Deep-sea Cartilaginous Fishes of the Indian Ocean. Volume 1. Sharks. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 8, Vol. 1. Rome, FAO.
- Ebert DA, Fowler S, Compagno, LJV. 2013. *Sharks of the World – A fully illustrated guide*. Plymouth, Wild Nature Press, 528 p.
- Egger JG. 1899. Foraminiferen und Ostracoden aus den Kreidemergeln der Oberbayerischen Alpen. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse* 21, 230 S.
- Geyn van de W. 1937. Les élasmobranches du Crétacé marin du Limbourg Hollandais. *Natuurhistorisch Maandblad Maestricht* 26, 16–21, 28–33, 42–53, 56–60, 66–69.
- Guinot G, Cappetta H, Adnet S. 2014. A rare elasmobranch assemblage from the Valanginian (Lower Cretaceous) of southern France. *Cretaceous Research* 48, 54–84.
- Guinot G, Underwood CJ, Cappetta H, Ward DJ. 2012. Squatini-formes (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Late Cretaceous of southern England and northern France with redescription of the holotype of *Squatina cranei* Woodward, 1888. *Palaeontology* 55, 529–551.
- Guinot G, Underwood CJ, Cappetta H, Ward DJ. 2013. Sharks (Elasmobranchii: Euselachii) from the Late Cretaceous of France and the UK. *Journal of Systematic Palaeontology* 11, 589–671.
- Grunert P, Harzhauser M, Piller WE. 2009. Temperate Klimabedingungen im mittleren Burdigalium Mitteleuropas – globales oder lokales Phänomen? *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* 81, 13–14.
- Gümbel CW. 1861. *Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes*. Gotha, Justus Perthes, xx + 950 p.
- Hagn H. 1961. Klassische und neue Aufschlüsse mit Faunen der Oberkreide und des Tertiärs in den östlichen Bayerischen Alpen und angrenzenden Gebieten (unter Mitwirkung von Herrn D, Hözl O, Lühr, H, Traub F. und Volk HL.). *Paläontologische Zeitschrift* 35, 146–170.
- Hagn H, Herm D, Martini E. 1981. F 2: Gerhartsreiter Graben, in: *Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht*. *Geologica Bavarica* 82, 239–242.

- Hagn H, Hölzl O. 1952. Geologisch-paläontologische Untersuchungen in der subalpinen Molasse des östlichen Oberbayerns zwischen Prien und Sur mit Berücksichtigung des im Süden anschließenden Helvetikums. *Geologica Bavarica* 10, 208 S.
- Hantoro WS, Faure H, Djuwansah R, Faure-Denard L, Pirazzoli PA. 1995. The Sunda and Sahul continental platform: Lost land of the Last Glacial Continent in S.E. Asia. *Quaternary International* 29–30, 1995, 129–134.
- Hamm SA, Cicimurri DJ. 2011. Early Coniacian (Late Cretaceous) selachian fauna from the basal Atco Formation, lower Austin Group, north central Texas. *Paludicola* 8, 107–127.
- Herman J. 1982. Die Selachier-Zähne aus der Maastricht-Stufe von Hemmoor, Niederelbe (NW-Deutschland). *Geologisches Jahrbuch(A)* 61, 129–159.
- Herman J, Hovestadt-Euler M, Hovestadt DC. 1992. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living superspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A: Selachii. No. 4: Order: Orectolobiformes Families: Brachaeluridae, Giglymostomatidae, Hemiscylliidae, Orectolobidae, Parascylliidae, Rhiniodontidae, Stegostomatidae. Order: Pristiophoriformes – Family: Pristiophoridae Order: Squatiniformes – Family: Squatinidae. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 62, 193–254.
- Herman J, Van Waes H. 2012. Observations concernant l'Evolution et la Systématique de quelques Euselachii, Neoselachii et Batoidei (Pisces – Elasmobranchii), actuels et fossiles. *Géominpal Belgica* 2, 89 S.
- Hübner T, Müller A. 2010. Selachian teeth from Campanian sediments (Upper Cretaceous) of the Münsterland Cretaceous Basin (NW-Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 84, 437–455.
- Huveneers C, Harcourt RG, Otway N. 2006. Observations of localised movements and residence times of wobbegong sharks (*Orectolobus halei*) at Fish Rock, NSW, Australia. *Cybiurn* 30, 103–111.
- Iserbyt A, De Schutter PJ. 2012. Quantitative analysis of Elasmobranch assemblages from two successive Ypresian (Early Eocene) facies at Marke, western Belgium. *Geologica Belgica* 15, 146–153.
- Jansen KR, Shimada K, Kirkland JI. 2013. Fossil Fish Fauna from the Uppermost Graneros Shale (Upper Cretaceous: Middle Cenomanian) in Southeastern Nebraska. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 115, 145–152.
- Kemp NR. 1991. Chapter 15: Chondrichthyans in the Cretaceous and Tertiary of Australia. In: P. Vickers-Rich, JM Monaghan, RF Baird, TH Rich (Hrsg.), *Vertebrate Palaeontology of Australasia*. Melbourne, Pioneer Design Studio, 497–568.
- Kirkland JI, Eaton JG, Brinkman DB. 2013. Elasmobranchs from upper Cretaceous freshwater facies in southern Utah. In: A Loewen, L Titus, A Mark (Hrsg.), *At the top of the Grand Staircase – The Late Cretaceous of southern Utah*. Bloomington, IN, Indiana University Press, 153–194.
- Klug S, Kriwet J. 2013a. Node age estimations and the origin of angel sharks, Squatiniformes (Neoselachii, Squalomorpii). *Journal of Systematic Palaeontology* 11, 91–110.
- Klug S, Kriwet J. 2013b. An offshore fish assemblage (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Jurassic of NE Spain. *Paläontologische Zeitschrift* 87, 235–257.
- Kriwet J. 2008. A Late Jurassic carpetshark (Neoselachii, Orectolobiformes) from southern Germany. *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 443–454.
- Kriwet J, Soler-Gijón R, López-Martínez N. 2007. Neoselachians from the upper Campanian and lower Maastrichtian (Upper Cretaceous) of the southern Pyrenees, northern Spain. *Palaeontology* 50, 1051–1071.
- Last PR, Stevens JD. 2009. *Sharks and rays of Australia*, second edition. Cambridge, Harvard University Press, 644 S.
- Leriche, M. 1929. Les poissons du Cretace marin de la Belgique et du Limbourg Hollandais (note preliminaire). Les resultats stratigraphiques de leur etude. *Bulletin de la Societé Belge de Geologie, de Paleontologie et d'Hydrologie* 37, 199–299.
- Liebus A. 1927. Neue Beiträge zur Kenntnis der Eozänfauna des Krappfeldes in Kärnten. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 77, 333–393.
- Lucifora LO, García VB, Worm B. 2011. Global Diversity Hotspots and Conservation Priorities for Sharks. *PLoS ONE* 6, e19356.
- Mantell GA. 1822. *The Fossils of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex*. London, Lupton Relfe, 327 S.
- Maisey JG. 2012. What is an 'elasmobranch'? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. *Journal of Fish Biology* 80, 918–951.
- Müller A, Diedrich CG. 1991. Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland). *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 20, 3–105.
- Naylor GJP, Caira JN, Jensen K, Rosana KAM, Straube N, Lakner C. 2012a. Elasmobranch Phylogeny: A Mitochondrial Estimate Based on 595 Species. In: JC Carrier, JA Musick, MR Heithaus (Hrsg.), *Biology of Sharks and their Relatives*, Edition 2. Boca Raton, FL, CRC Press, 31–56.
- Naylor GJP, Caira JN, Jensen K, Rosana KAM, White WT, Last PR. 2012b. A DNA sequence based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 367, 262 S.
- Nolf D, Dockery DT. 1990. Fish otoliths from the Coffee Sand (Campanian) of northeastern Mississippi. *Mississippi Geology* 10, 1–14.
- Nolf D, Dockery DT. 1993. Fish otoliths from the Matthews Landing Marl Member (Porters Creek Formation), Paleocene of Alabama. *Mississippi Geology* 14, 24–39.
- Pimiento C, González-Barba G, Ehret DJ, Hendy AJW, Macfadden BJ, Jaramillo C. 2013. Sharks and Rays (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Miocene Gatun Formation of Panama. *Journal of Paleontology* 87, 755–774.
- Pledge NS. 1985. An Early Pliocene shark tooth assemblage in South Australia. *South Australia Department of Mines and Energy, Special. Publication* 5, 287–299.
- Pollerspöck J. 2014. Bibliography database of living/fossil sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali). www.shark-references.com, World Wide Web electronic publication, Version 2014.
- Price SA, Schmitz L, Oufiero CE, Eytan RI, Dornburg A, Smith WL, Friedman M, Near TJ, Wainwright PC. 2014. Two waves of colonization straddling the K–Pg boundary formed the modern reef fish fauna. *Proceedings of the Royal Society B* 281, 20140321.
- Rees J. 2010. Neoselachian sharks from the Callovian-Oxfordian (Jurassic) of Ogródzieniec, Zawiercie Region, southern Poland. *Palaeontology* 53, 887–902.
- Reuss AE. 1845. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Mit Abbildungen der neuen oder weniger bekannten Arten. Abtheilung 1. Stuttgart, Schweizerbart, 58 S.
- Robertson DS, McKenna MC, Toon OB, Hope S, Lillegraven JA. 2004. Survival in the first hours of the Cenozoic. *Geological Society of America Bulletin* 116, 760–768.
- Schulte P, Alegret L, Arenillas I, Arz JA, Barton PJ, Bown PR, Bralower TJ, Christeson GL, Claeys P, Cockell CS, Collins GS, Deutsch A, Goldin TJ, Goto K, Grajales-Nishimura JM, Grieve RA, Gulick SP, Johnson KR, Kiessling W, Koeberl C, Kring DA, MacLeod KG, Matsui T, Melosh J, Montanari A, Morgan JV, Neal CR, Nichols DJ, Norris RD, Pierazzo E, Ravizza G, Rebolledo-Vieyra M, Reimold WU, Robin E, Salge T, Speijer RP, Sweet AR, Urrutia-Fucugauchi J, Vajda V, Whalen MT, Willumsen PS. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Science* 327, 1214–1218.
- Schultz O. 2013. *Catalogus Fossilium Austriae Band 3 – Pisces*. Wien, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 576 S.
- Schwarzahns W. 2010. Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Maastricht) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern). *Palaeo Ichthyologica* 4, 100 S.
- Thies D, Müller A. 1993. A neoselachian fauna (Vertebrata, Pisces) from the Late Cretaceous (Campanian) of Höver, near Hannover (NW Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 67, 89–107.

- Underwood CJ, Cumbaa SL. 2010. Chondrichthyans from a Cenomanian (Late Cretaceous) bonebed, Saskatchewan, Canada. *Palaeontology* 53, 903–944.
- Underwood CJ, Ward DJ. 2008. Sharks of the Order Carcharhiniformes from the British Coniacian, Santonian and Campanian (Upper Cretaceous). *Palaeontology* 51, 509–536.
- Underwood CJ, Ward DJ, King C, Antar SM, Zalmout IS, Gingerich PD. 2011. Shark and ray faunas in the Middle and Late Eocene of the Fayum Area, Egypt. *Proceedings of the Geologists' Association* 122, 47–66.
- Vellekoop J, Sluijs A, Smit J, Schouten S, Weijers JWH, Sinninghe Damsté JS, Brinkhuis H. 2014. Rapid short-term cooling following the Chicxulub impact at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, in press.
- Welton BJ, Farish RF. 1993. The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas. Lewisville, Before Time.
- Voigt E. 1926. Über ein bemerkenswertes Vorkommen neuer Fischotolithen in einem Senongeschiebe von Cöthen in Anhalt. *Zeitschrift für Geschiebeforschung* 2, 172–187.
- WoRMS Editorial Board. 2014. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Last accessed 2014-03-27.
- Wroblewski AFJ. 2004. New Selachian Paleofaunas from 'Fluvial' Deposits of the Ferris and Lower Hanna Formations (Maastriachian–Selandian: 66–58 Ma), Southern Wyoming. *Palaios* 19, 249–258.

Appendix 1: Begleitfauna Gerhartsreiter Schichten

Diese Anlage enthält eine aktualisierte Liste der Fischreste des Gerhartsreiter Grabens sowie Abbildungen verschiedener Elasmobranchier-Reste. Die von Böhm (1891) angeführten vier verschollenen Haifischarten (*Squalicorax falcatus*, *Squalicorax pristodontus*, *Scapanorhynchus subulatus*, *Paranomotodon angustidens*) konnten trotz zahlreicher Grabungen und Fundstellenbesuche in den letzten Jahre nicht erneut nachgewiesen werden und wurden deshalb mit dem Vermerk "Nachweis fraglich" versehen. Von den im Rahmen dieser Studie gesammelten Zähnen, ist *Parasquatina zitteli* nov. sp. die häufigste Art. Ausgewählte und gut erhaltene Fundstücke anderer Arten sind in Tafel A1 zusammengestellt.

Die Otolithenfauna und die im Appendix angegebene Anzahl der Otolithen wurde aus der Publikation von Schwarzhans (2010) entnommen. Von den Autoren wurden darüber hinaus mehrere hundert weitere Otolithen gefunden, die bisher noch nicht bestimmt und bearbeitet wurden.

Aktualisierte Faunenliste des Gerhartsreiter Grabens.

| Chondrichthyes | Anzahl (FP 1a/ FP 1b/FP 2) | Quelle |
|---|-------------------------------|---|
| Ordnung Orectolobiformes | | |
| Familie incert. fam. | | |
| <i>Parasquatina zitteli</i> nov. sp. | 40/-/2 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 1-12, 24-26) |
| Ordnung Heterodontiformes | | |
| Familie Heterodontidae | | |
| <i>Heterodontus</i> sp. | 7 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 13, 14, 21, 37) |
| Ordnung Squatiniformes | | |
| Familie Squatinidae | | |
| <i>Squatina</i> sp. | 3 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 23, 36) |
| Ordnung Carchariniformes | | |
| Familie Triakidae | | |
| <i>Palaeogaleus faujasi</i> (van de Geyn, 1937) | 3 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 22, 35) |
| Familie Scyliorhinidae | | |
| <i>Scyliorhinus</i> sp. | 22/1/3 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 15-19, 32-34) |
| Ordnung Squaliformes | | |
| Familie Squalidae | | |
| <i>Squalus</i> sp. | -/1 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 27) |
| Ordnung Lamniformes | | |

| | | |
|--|----------|--|
| Familie Odontaspidae | | |
| Carcharias sp. | -/1 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 28) |
| Familie Anacoracidae | | |
| <i>Squalicorax falcatus</i> (Agassiz, 1843) Nachweis fraglich! | ? | Böhm, 1891 |
| <i>Squalicorax pristodontus</i> (Agassiz, 1843) Nachweis fraglich! | ? | Böhm, 1891 |
| Familie Mitsukurinidae | | |
| <i>Scapanorhynchus subulatus</i> (Agassiz, 1843) Nachweis fraglich! | ? | Böhm, 1891 |
| Familie Alopiidae | | |
| <i>Paranomotodon angustidens</i> (Reuss, 1845) Nachweis fraglich! | ? | Böhm, 1891 |
| Ordnung Myliobatiformes | | |
| Familie Rhombodontidae | | |
| <i>Rhombodus cf. ibericus</i> Kriwet, Soler-Gijón & López-Martínez, 2007 | 1 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 20) |
| Elasmobranchii indet. | | |
| Placoidschuppen | 5/-/3 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 29) |
| diverse Bruchstücke | //2 | diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 30) |
| Osteichthyes | | |
| Ordnung Coelacanthiformes | | |
| Familie Latimeriidae | | |
| <i>Macropoma mantelli</i> Agassiz, 1843 | ?/ca. 20 | Böhm, 1891/diese Studie (SNSB-BSPG 2014 IX 31) |
| Ordnung Osteoglossiformes | | |
| Familie indet. | | |
| <i>Kokenichthys ensis</i> (Nolf & Dockery, 1990) | 10 | Schwarzahns, 2010 |
| Ordnung Elopiformes | | |
| Familie Pterothrissidae | | |
| <i>Pterothrissus</i> sp. | 3 | Schwarzahns, 2010 |
| <i>Pteralbula foreyi</i> Schwarzahns, 2010 | 2 | Schwarzahns, 2010 |
| Familie indet. | | |
| <i>Pollerspoeckia siegsdorfensis</i> Schwarzahns, 2010 | 256 | Schwarzahns, 2010 |
| Ordnung Anguilliformes | | |
| Familie Congridae | | |
| <i>Bavariconger pollerspoECKi</i> Schwarzahns, 2010 | 164 | Schwarzahns, 2010 |
| <i>Alaconger triquetrus</i> Schwarzahns, 2010 | 25 | Schwarzahns, 2010 |
| aff. <i>Rhynchoconger piger</i> Schwarzahns, 2010 | 6 | Schwarzahns, 2010 |
| <i>Congridarum</i> sp. | 1 | Schwarzahns, 2010 |
| Familie indet. | | |
| <i>Anguilloideorum</i> sp. | 1 | Schwarzahns, 2010 |
| Ordnung Siluriformes | | |
| Familie Ariidae | | |
| <i>Arius danicus</i> Koken in Böhm, 1891 | 5 | Schwarzahns, 2010 |
| Ordnung Salmoniformes | | |
| Familie Argentinidae | | |
| <i>Argentina voigti</i> Schwarzahns, 2010 | 37 | Schwarzahns, 2010 |
| Familie Bathylagidae | | |
| <i>Protobathylagus effusus</i> Schwarzahns, 2010 | 1 | Schwarzahns, 2010 |
| Familie Enchodontidae | | |
| <i>Enchodus lewesiensis</i> Mantell, 1822 | ? | Böhm, 1891 |
| Ordnung Stomiiformes | | |
| Familie Sternoptychidae | | |
| <i>Auriculithus pattersoni</i> Schwarzahns, 2010 | 20 | Schwarzahns, 2010 |

Familie indet.

Palaeostomias praematurus Schwarzhans, 2010 6 Schwarzhans, 2010**Ordnung Aulopiformes**

Familie Chlorophthalmidae

Chlorophthalmus postangulatus Nolf & Dockery, 1993 158 Schwarzhans, 2010*Archaulopus acutus* Schwarzhans, 2010 79 Schwarzhans, 2010**Ordnung Myctophiformes**

Familie Myctophidae

Bavariscopelus bispinosus Schwarzhans, 2010 436 Schwarzhans, 2010**Ordnung Ophidiiformes**

Familie Ophidiidae

Ampheristus bavaricus (Koken in Böhm, 1891) mehrere/122 Koken in Böhm, 1891/Schwarzhans, 2010*Ampheristus traunensis* Schwarzhans, 2010 37 Schwarzhans, 2010*Ampheristus brevicauda* Schwarzhans, 2010 2 Schwarzhans, 2010*Protobythites brzobohaty* Schwarzhans, 2010 1 Schwarzhans, 2010

Familie Bythitidae

Bidenichthys crepidatus (Voigt, 1926) 801 Schwarzhans, 2010**Ordnung Beryciformes**

Familie Berycidae

Centroberyx teumeri (Voigt, 1926) 34 Schwarzhans, 2010

Familie Diretmidae

Diretmus primus Schwarzhans, 2010 2 Schwarzhans, 2010

Familie indet.

Argyroberyx dentatus (Liebus, 1927) 15 Schwarzhans, 2010*Beuryia medialis* Schwarzhans, 2010 93 Schwarzhans, 2010*Traunichthys pfeili* Schwarzhans, 2010 17 Schwarzhans, 2010*Sillaginocentrus alienus* Schwarzhans, 2010 12 Schwarzhans, 2010*Traubiella anagiformis* Schwarzhans, 2010 1 Schwarzhans, 2010*Pfeilichthys pfeili* Schwarzhans, 2010 33 Schwarzhans, 2010

Familie Holocentridae

Holocentronotus percomorphus Schwarzhans, 2010 7 Schwarzhans, 2010*Holocentridarum* sp. 1 Schwarzhans, 2010

Familie Myripristidae

Myripristidarum sp. 2 Schwarzhans, 2010

Familie Polymixiidae

Polymixiidarum beuryi Schwarzhans, 2010 22 Schwarzhans, 2010*Polymixiidarum* sp. 1 Schwarzhans, 2010**Ordnung Zeiformes**

Familie Antigoniidae

Antigonia »supracretacea« (Koken in Böhm, 1891) 1/- Koken in Böhm, 1891/Schwarzhans, 2010

Familie indet.

Isozen beateae Schwarzhans, 2010 3 Schwarzhans, 2010**Ordnung Perciformes**

Familie Acropomatidae

Plesiopoma otiosa Schwarzhans, 2010 729 Schwarzhans, 2010**Ordnung Scorpaeniformes**

Familie indet.

?Scorpaeniformorum sp. 2 Schwarzhans, 2010**Otolithen incertae sedis**genus inc. sed. *traubi* Schwarzhans, 2010 13 Schwarzhans, 2010

genus inc. sed. sp. 1 1 Schwarzhans, 2010

| | | |
|--|---|---------------------|
| genus inc. sed. sp. 2 | 1 | Schwarzhans, 2010 |
| genus inc. sed. sp. 3 | 2 | Schwarzhans, 2010 |
| genus inc. sed. sp. 4 | 1 | Schwarzhans, 2010 |
| <i>Otolithus (inc. Sedis) boehmi</i> Koken in Böhm, 1891 | ? | Koken in Böhm, 1891 |

Tafel A1: Gerhartsreiter Graben FP 1a, Begleitfauna. **(1)** SNSB-BSPG 2014 IX 17; *Scyliorhinus* sp., lingual. **(2)** SNSB-BSPG 2014 IX 16; *Scyliorhinus* sp., lingual. **(3)** SNSB-BSPG 2014 IX 15; *Scyliorhinus* sp., a) occlusal, b) labial. **(4)** SNSB-BSPG 2014 IX 18; *Scyliorhinus* sp., posteriorer Zahn, a) lingual, b) occlusal. **(5)** SNSB-BSPG 2014 IX 20; *Rhombodus* cf. *ibericus* Kriwet, Soler-Gijón & López-Martínez, 2007, a) lingual, b) occlusal. **(6)** SNSB-BSPG 2014 IX 22; *Palaeogaleus faujasi* (van de Geyn, 1937), a) lingual, b) labial. **(7)** SNSB-BSPG 2014 IX 23; *Squatina* sp., a) lingual, b) labial, c) basal.

