

Geol. Paläont. Westf.	47	5 - 42	12 Abb. 1 Tab.	Münster März 1997
--------------------------	----	--------	-------------------	----------------------

***Hagenoselache sippeli* n. gen. n. sp., ein früher xenacanthider
Elasmobranchier aus dem Oberkarbon (Namurium B) von Hagen-Vorhalle
(NW-Sauerland/Deutschland)**

Hagenoselache sippeli n. gen. n. sp., an early xenacanthid elasmobranch from the Upper Carboniferous (Namurian B) of Hagen-Vorhalle (NW-Sauerland/Germany)

Oliver Hampe und Ulrich H.J. Heidtke*

K u r z f a s s u n g: Aus dem Namurium B des nordwestlichen Sauerlandes wird mit *Hagenoselache sippeli* n.gen. n.sp. ein neuer Xenacanthide beschrieben. Bekannt ist bislang nur das relativ vollständige, artikulierte Exemplar des Holotypus. *Hagenoselache sippeli* weicht in mehreren Merkmalen von den bisher bekannten Gattungen der Xenacanthida, wie zum Beispiel im Bau der Flossen oder in der Bezahlung, ab. Unglücklicherweise ist weder der für die Xenacanthida charakteristische Dorsalstachel erhalten, noch seine Position ermittelbar. Somit bleibt unklar, ob es sich um einen cephalen oder um einen im Bereich der Schultergürtelregion inserierten Stachel handelt.

A b s t r a c t: A new xenacanthid, *Hagenoselache sippeli* n.gen. n.sp., is described from the Namurian B of NW Sauerland. Only the relatively complete articulated specimen of the holotype is known so far. In some characteristics *Hagenoselache sippeli* differs from other recognized genera of the Xenacanthida, e.g. in the structure of the pectoral fin and in the dentition. Unfortunately, the distinctive dorsal spine as well as its possible position is not preserved. It remains unclear if the spine had a cephalic origin, or if it was instead inserted in the neighborhood of the shoulder girdle.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Kurzfassung	5
Abstract	5
1. Einleitung	6
1.1. Fundgeschichte und Stratigraphie	6

Anschriften der Verfasser:

Dr. Oliver Hampe, Museum für Naturkunde, Zentralinstitut der Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Paläontologie, Invalidenstr. 43, D-10115 Berlin

Ulrich H.J. Heidtke, Pfalzmuseum für Naturkunde (POLICHIA-Museum), Hermann-Schäfer-Str. 17, D-67098 Bad Dürkheim

1.2.	Material	8
1.3.	Arbeitsmethodik	8
2.	Systematische Paläontologie	9
3.	Diskussion	27
3.1.	Cranialskelett	27
3.2.	Bezahnung	29
3.3.	Postcranialskelett	32
4.	Zur Phylogenie des <i>Hagenoselache</i>	35
5.	Zusammenfassung	39
6.	Dank	40
7.	Literatur	40

1. Einleitung

1.1. Fundgeschichte und Stratigraphie

Die Ziegeleigrube der ehemaligen Firma SCHÜTTE & TÜCKING südlich des Sporbecker Weges in Hagen-Vorhalle befindet sich seit 1964 in Abbau. Innerhalb der Grube ist eine fossilhöffige Sequenz aus siltigen Tonsteinen angeschnitten, in der die Ammonoidea-Art *Bilinguites metabilinguis* (= *Reticuloceras superbitilingue metabilingue* WRIGHT 1927, s. PATTEISKY 1959: Taf. 7, 8, 9, Fig. 19-33, 36, 37, 39; BRAUCKMANN et al. 1985: Taf. 23) auf denselben Schichtflächen vielfach auftritt. Aufgrund des Fehlens weiterer Leitfossilien der Ammonoideen, wird die Abfolge in das Namuriump B (R2c der Goniatiten-Stratigraphie), mittleres Marsdenium, Vorhalle-Schichten, gestellt.

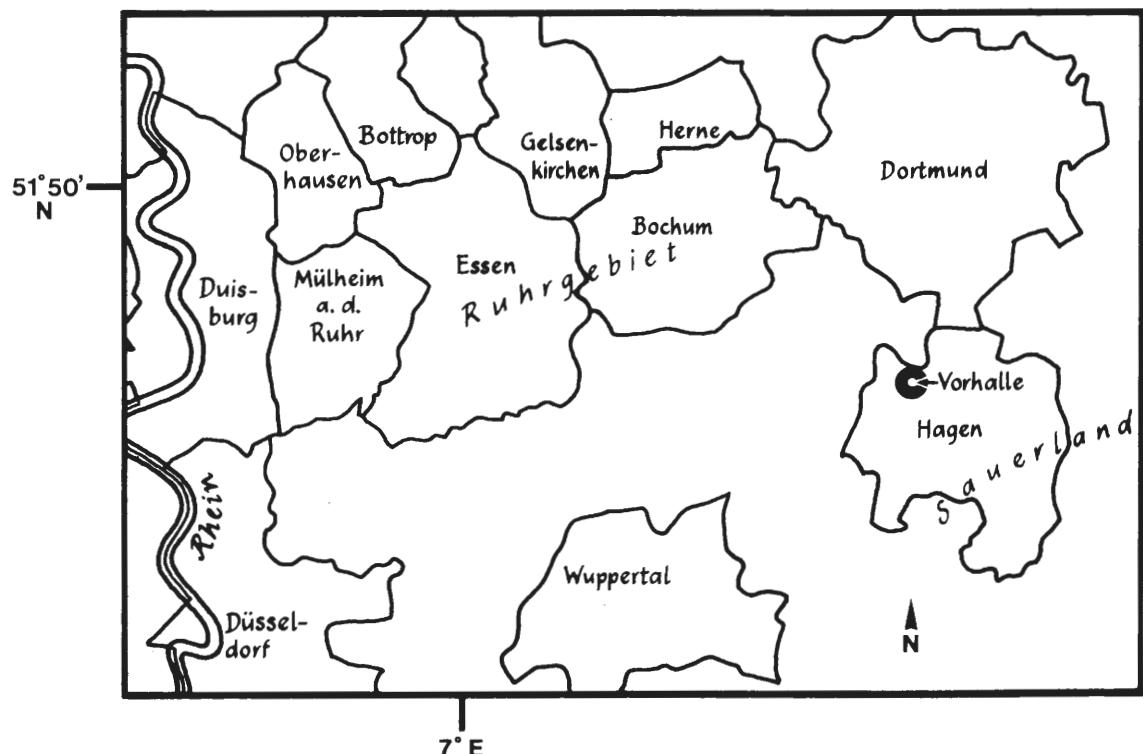


Abb. 1: Schematische Karte der Umgebung des Fundgebietes Hagen-Vorhalle.

fig. 1: Schematic map of the Ruhr region showing location of Hagen-Vorhalle/West-Germany.



Abb. 2: Fundstelle des *Hagenoselache sippeli* (Pfeil) in der Ziegeleigrube Hagen-Vorhalle. Das Alter der Schichten wurde durch das häufige Auftreten des Goniatiten *Bilinguites metabilinguis* auf das mittlere Marsdenium (Namurian B) bestimmt. Die Länge des abgebildeten Brecheisens beträgt 1 m.

fig. 2: Point of discovery of *Hagenoselache sippeli* (arrow) in the brickyard pit of Hagen-Vorhalle. Based on the common appearance of the goniatite *Bilinguites metabilinguis* the age of the deposits can be determined as the Middle Marsdenian (Namurian B). The scale of the crowbar is 1 m.

In der Folgezeit wurden in der Grube sporadisch Arachniden und Insekten in ungewöhnlich guter Erhaltung gefunden. Die ausgezeichnete Qualität dieser Fossilien, teilweise sind selbst Farbstreifen der Flügel überliefert, sowie zahlreiche Erstnachweise machten die Grube schnell in Fachkreisen bekannt. Eine Zusammenfassung der nachgewiesenen Arachniden und Insekten nebst Befunden, stellt BRAUCKMANN (1991) vor. Neben den Invertebraten erbrachten die systematischen Grabungen des Westfälischen Museums für Naturkunde in Münster in den letzten Jahren eine reichhaltige Sammlung an Flora und auch Überreste von Vertebraten, darunter ein Tetrapode und diverse Fische, hervor. Die bislang belegte Ichthyofauna umfaßt disartikulierte Skelette von Palaeonisciden, ein artikuliertes Exemplar eines noch unbearbeiteten Sarcopterygiers, mehrere Acanthodier (s. HEIDTKE 1995), vermutlich ein weitgehend vollständiges Exemplar eines Myxinoiden sowie das hier neu vorgestellte Skelett eines Xenacanthiden.

Die Sedimente der Lokalität sind mariner Herkunft, unter anderem belegt durch die zahlreichen Funde des Goniatiten *Bilinguites metabilinguis*. Die relative Häufigkeit von Wedeln terrestrischer Pflanzen, von Arachniden und Insekten lassen ein ufer- bzw. küstennahes Milieu annehmen (BRAUCKMANN 1991). Jene Komponenten der fossilen Fazies sind allochtonen Ursprungs, können eingeweht, aber auch eingeschwemmt worden sein. Der Beleg eines vermutlich aquatischen Amphibiums sowie die bis jetzt gefundene Fischfauna können auf eine Einschwemmung aus fluvio-lakustrinem Milieu hinweisen. So sind Xenacanthiden hauptsächlich aus Süßwasserablagerungen bekannt (vergl. ZANGERL 1981, HAMPE 1993).

1.2. Material

Das im folgenden bearbeitete Stück wurde 1985 von W. SIPPEL, Ennepetal, gefunden und über Monate unter schwierigsten Bergungsverhältnissen nach und nach freigelegt (Abb. 2). Nunmehr liegt das Exemplar in 14 Einzelplatten vor, wobei einige Teile des Cranialskeletts, der Wirbelsäule und des Schultergürtels sowie der Dorsalstachel nicht überliefert sind.

- N 717 A: Vollständige Caudalis, der posteriore Appendix befindet sich in einer „sandigen Geode“ und ist plastisch erhalten
- N 717 B: Präcaudaler Abschnitt der Wirbelsäule
- N 717 C: Saum der Dorsalis
- N 717 D: Pelvicalgürtel in „sandiger Geode“ plastisch erhalten
- N 717 E: Analis mit einigen Basiventralia mit dünner Sedimentschicht überzogen
- N 717 F: Gegendruck zu N 717 C
- N 717 G: Mittlerer Körperabschnitt mit Fragmenten der Dorsalis, Basidorsalia und vereinzelte Bereiche dermaler Bedeckung
- N 717 H: Fragmente des posterioren Abschnittes der Dorsalis
- N 717 I: Fragment der Dorsalis
- N 717 J: Gegenstück zu N 717 H
- N 717 K: Pectoralis mit Teilen des Schultergürtels und einigen Basiventralia
- N 717 L, M: Gegendrucke zu N 717 K
- N 717 O: Cranialfragment mit Visceralskelett und teilweiser überliefelter Bezahlung

Das gesamte Material gehört in die Sammlung Wolfgang SIPPEL/Ennepetal.

1.3. Arbeitsmethodik

Die Rekonstruktion der Schädelbereiche wurde mit Hilfe der Auswertung von Röntgenbildern vorgenommen.

Die Zähne, von denen keiner isoliert vorlag, wurden aus den artikulierten Kieferelementen gezeichnet und morphologisch beschrieben. Für die histologischen Untersuchungen wurde ein kleiner Quader mit 16 x 10 x

4 mm Kantenlänge aus dem distalen Abschnitt des Mandibularbereiches extrahiert und in verschiedenen Schnittebenen angeschliffen. Anschließend erfolgte die Analyse mit Hilfe eines Fluoreszenzmikroskops im Auflichtverfahren (s. hierzu detaillierte Beschreibung in HAMPE 1991).

Die vorliegenden Fragmente des postcranialen Skeletts wurden in geringem Umfang nachpräpariert, anschließend photographisch dokumentiert und gezeichnet. Anhand der Zeichnungen wurden die Skelettelemente bei ständigem Vergleich mit den Originalstücken rekonstruiert. Die Gesamtrekonstruktion erfolgte als Montage der Einzelzeichnungen des Skeletts. Da das überlieferte Fossil insbesondere Lücken im Bereich des Branchialskeletts, des Schultergürtels, der Wirbelsäule und der Dorsalis aufweist, mußten einige Maße interpoliert werden.

Für die cladistischen Analysen wurde zur Unterstützung das PAUP-Programm, Version 3.1.1 für Apple® Macintosh™ der Smithsonian Institution angewendet.

2. Systematische Paläontologie

Classis **Chondrichthyes** HUXLEY 1880
Subclassis **Elasmobranchii** BONAPARTE 1838
Ordo **Xenacanthida** GLIKMAN 1964
Familia incertae sedis

Genus **Hagenoselache** n. gen.

E t y m o l o g i e : Kombination aus der deutschen Ortsbezeichnung für die Stadt Hagen und dem griechischen Wort für Knorpelfisch, „Selachos“.

T y p u s a r t : *Hagenoselache sippeli* n.sp.

D i a g n o s e : wie für Species

E i n b e z o g e n e S p e c i e s : nur *Hagenoselache sippeli*.

***Hagenoselache sippeli* n. sp.**

Abb. 3-11

E t y m o l o g i e : zu Ehren des Finders Herrn Wolfgang SIPPEL.

H o l o t y p u s : ein artikuliertes, nicht ganz vollständiges Skelett, Nr. N 717 A-O, Sammlung SIPPEL/Ennepetal.

L o c u s t y p i c u s : Ziegeleigrube Hagen-Vorhalle, NW Hagen, Sauerland.

S t r a t u m t y p i c u m : Vorhalle-Schichten, mittleres Marsdenium des oberen Namurium B (Unteres Oberkarbon = Subzone R2c der Goniatiten-Stratigraphie).

V o r k o m m e n : bislang nur von der Typuslokalität gleichen Alters bekannt.

M a t e r i a l : ein nahezu vollständiges Skelett; der für Xenacanthiden typische Dorsalstachel ist nicht überliefert.

D i a g n o s e : Eine Art der Gattung *Hagenoselache* mit folgenden Merkmalen: Cranium klein mit einer Länge von nur ca. 1/8 bis 1/9 des Gesamtkörpers; Pars quadrata des Palatoquadratums mit gleichmäßig kreisförmig gestaltetem dorsalen Rand; Zähne tricuspid mit 2 bis 3,5 mm Höhe; Medianspitze mit 3/4 bis 4/5 Lateral spitzenlänge; Umriß der Spitzen annähernd gerundet mit ca. 3 bis 6, selten 8 kurzen Skulpturleisten im oberen Abschnitt; Zahnbasis flach und längsoval dreieckig bis birnenförmig mit linguad gerichteter Verjüngung gestaltet; Wurzeloberseite mit in der Regel 3 bis 6 Nährforamina, teilweise auch unübersichtlich genarbter Oberfläche und morphologisch sehr variabel ausgebildetem Coronaltuberkel mit möglichem Schaft;

3 bis 7 Nährforamina auf der Wurzelunterseite; Basaltuberkel rund, deutlich kreisförmig eingetieft mit möglichem Schaft; lateraler Anstellwinkel zwischen Krone und Wurzel bei 120° bis 125°; Vaskularisationssystem englumig; Krone und Wurzel aus Orthodentin bestehend, Coronaltuberkel aus Trabeculardentin; Dentintubuli parallel mit schwach zick-zack-artigen Krümmungen im peripheren Bereich; Pectoralis wahrscheinlich monobasal, axial biserial mit schlanken Axialia und kräftigen Radialia; Flossensaum der Dorsalis lang und gleichmäßig hoch; Analis kurz und breit mit vermutlich 8 einfach geteilten Radialia und ohne deutliche Reduktion durch Verschmelzung; Caudalis heterocerk, deutlich von der Dorsalis abgesetzt mit großem epicaudalen Lobus sowie mit einem posterioren Appendix als Beginn einer funktionalen Diphycerkie; hypochordaler Lobus fast doppelt so lang wie Analis, gestützt von einer Serie langer, zweifach segmentierter Radialia.

B e s c h r e i b u n g : Von dieser neuen, in vielen Details von bislang bekannten Vertretern der Xenacanthiden, abweichenden Gattung ist ein beinahe komplettes Skelett überliefert. So sind große Teile des Achsenskelettes verfügbar sowie als Körperanhänge die sinistrale Pectoralis, Fragmente der Pelvicalflossen und als unpaare Flossen Caudalis und Analis. Es handelt sich um ein männliches Individuum, anschaulich durch die Klasperbildung der distalen Bereiche der Pelvisflossen wiedergegeben. Der für die Xenacanthida typische Dorsalstachel ist nicht überliefert. Nach erfolgter Rekonstruktion des Tieres (Abb. 11) ergibt sich für *Hagenoselache sippeli* eine Gesamtlänge von etwa 1 m.

Cranialskelett: Das Kopfskelett (Abb. 3) ist relativ klein im Vergleich mit bereits bekannten Xenacanthiden. Es macht bei *Hagenoselache sippeli* nur ungefähr 1/8 bis 1/9 der Gesamtkörperlänge aus. 1/6 bis 1/7 entspricht der Norm anderer Genera, lediglich *Orthacanthus* (gemessen an *O. senkenbergianus*) zeigt eine Längenrelation von ca. 1/8.

Das Neurocranium ist stark zerdrückt, ohne klar rekonstruierbare Konturen. Erhalten ist hier nur der anteriore Bereich, die Regio ethmoidalis und Regio orbitotemporalis umfassend. Der posteriore Abschnitt mit Regio oticalis und Regio occipitalis fehlt. Auffällig ist die große Orbita mit einem Durchmesser von etwa 3,5 bis 4 cm. Die Länge des überlieferten, anterioren Teils des Neurocraniums beträgt 8 cm.

Am Hinterrand der Orbita ragt, besonders im Röntgenbild sichtbar, der Processus postorbitalis deutlich in einer abwärts gerichteten Orientierung hervor.

Abb. 3: Das überlieferte Cranialskelett des *Hagenoselache sippeli* (oben) und seine Rekonstruktion (unten) in Lateralansicht (sinistral).

Für die Darstellung der relativen Proportionen (nicht maßstabsgetreu!) des Neurocraniums wurden als Vergleich die Umrisse dreier sehr gut bekannter Xenacanthiden-Hirnschädel in unterschiedlicher Schattierung eingefügt: *Triodus sessilis* (Unter-Rotliegend des Saar-Nahe-Gebietes, hellgrau), *Orthacanthus texensis* (Unterperm von Texas, mittelgrau), *Tamniobatis* sp. (Lower Mississippian von Kentucky, dunkelgrau); nähere Erläuterungen, siehe Text.

Maßstab = 3 cm.

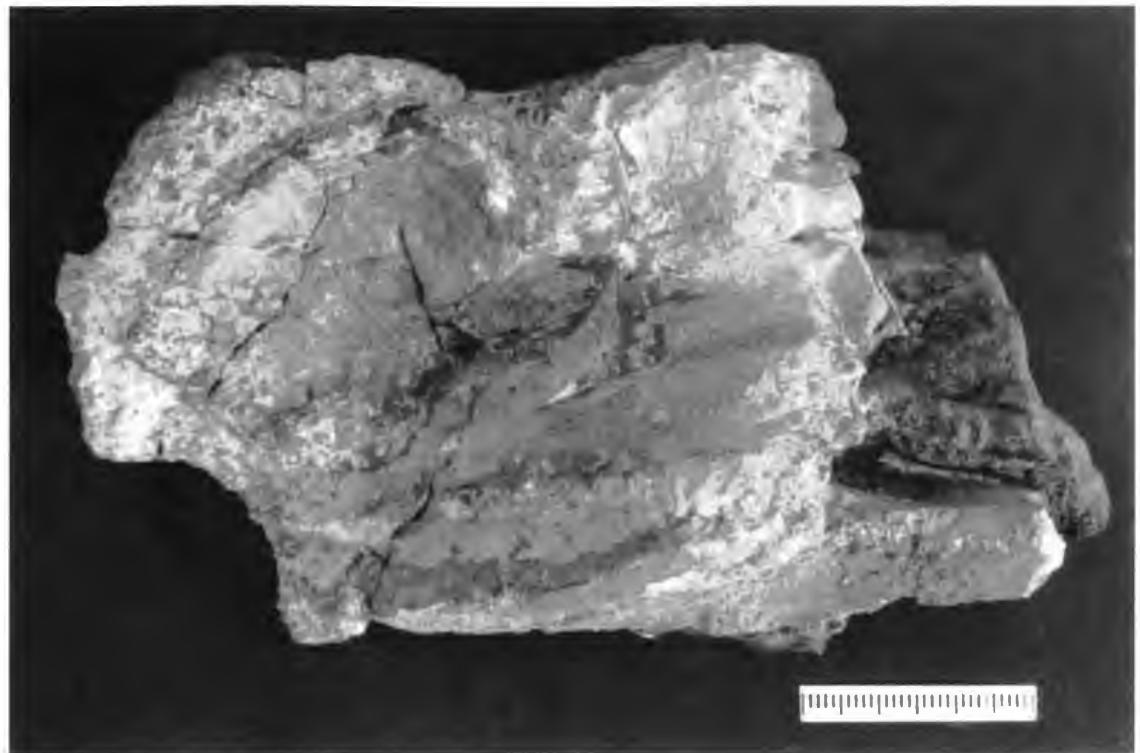
Abkürzungen: Md - Mandibulare
 Nc - Neurocranium
 Pq - Palatoquadratum

fig. 3: Preserved skeleton of the cranium of *Hagenoselache sippeli* (above) plus reconstruction (below) in lateral (sinistral) view.

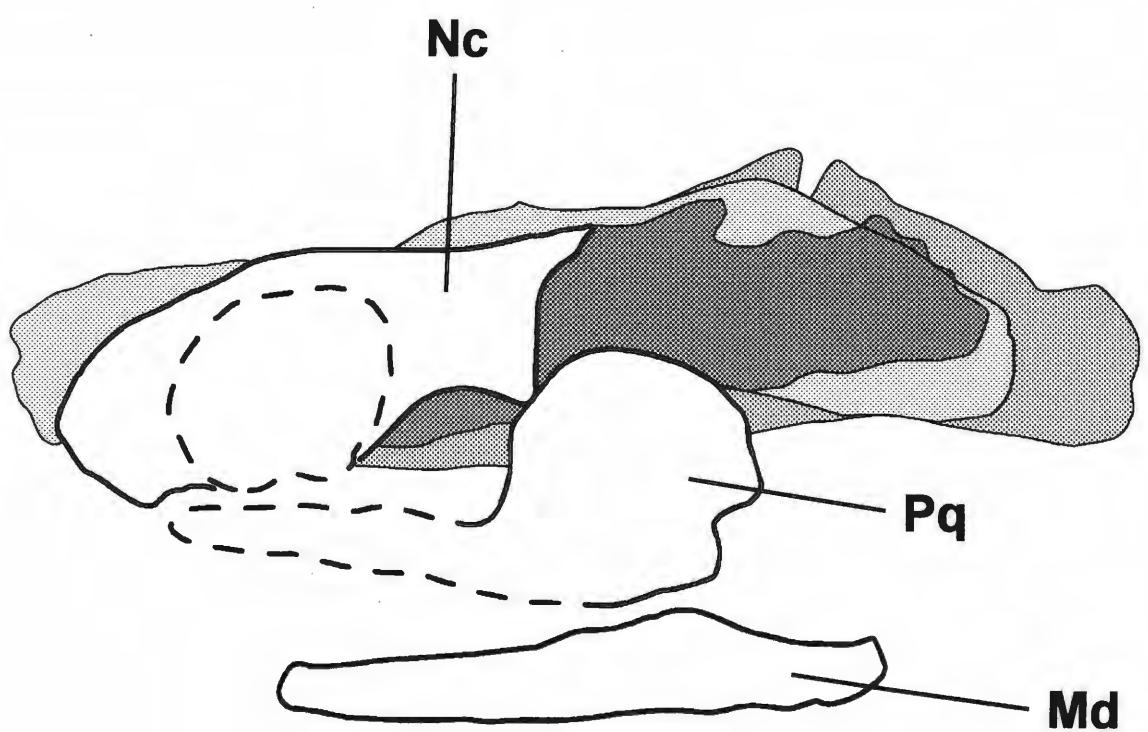
For comparison of the relative proportions of the neurocranium the outlines from three well known xenacanthids were added (not true to scale!): *Triodus sessilis* (Lower Rotliegend of the Saar-Nahe area, filled with light grey), *Orthacanthus texensis* (Lower Permian of Texas, medium grey), *Tamniobatis* sp. (Lower Mississippian of Kentucky, dark grey); for further explanations, see text.

Scale bar = 5 cm.

Abbreviations: Md - mandibular
 Nc - neurocranium
 Pq - palatoquadrate



A



B

Vom Palatoquadratum ist lediglich die relativ hohe Pars quadrata einigermaßen differenzierbar. Sie besitzt einen gleichmäßig kreisförmig gerundeten dorsalen Rand. Der in der Regel sich im oberen anterioren Bereich befindliche Proc. oticus ist nicht verifizierbar. In der posterioren ventralen „Ecke“ befindet sich der hier wenig prominente Proc. quadrati, ein Teil der Quadrato-Artikulargelenkung, unterhalb einer vermutlich mechanisch-diagenetisch induzierten Einbuchtung.

Die Pars palatina ist in ihrer Ausdehnung und ihren Umrissen nicht genau erkennbar. Sie beschreibt vermutlich einen äußerst schlanken, relativ gerade anterior weisenden Ast.

Das Mandibulare ist morphologisch unauffällig, schlank und schwach bananenförmig gestaltet und zeigt auf seiner dorsalen Kante eine schwache Erhebung. Der Proc. articularis ist in der vorliegenden Erhaltung wenig differenziert.

Zähne: Innerhalb der Kieferknorpelteile sind verschiedene Areale der zum Teil stark umgelagerten Bezahlung (Umkristallisation, Sekundärmineralisation, Instabilität durch FeS₂-Modifikation Markasit) zu erkennen. Es handelt sich um 2 bis 3,5 mm hohe, für Xenacanthiden typische Zähne mit dreispitzer Krone (Abb. 4). Alle Spitzen weisen keinerlei stärkere Divergenzen oder Biegungen außer einer leichten lingual gerichteten Krümmung auf. Die kürzere Medianspitze erreicht dabei Höhen von 3/4 bis 4/5 der Lateral spitzen und kann an seiner Basis schwach eingeschnürt ausfallen. Im Querschnitt zeigen die Spitzen einen annähernd runden, nahe der Basis ovalen Umriß. Die Spitzen sind relativ stumpf und tragen im oberen

Abb. 4: Zähne bzw. Zahnfragmente des *Hagenoselache sippeli*.

A) und B) von lingual, C) und D) Wurzel von lingual, E) von basal, F) separate Lateral spitze mit kurzen Skulpturleisten im oberen Abschnitt.

Maßstäbe = 1 mm.

Abkürzungen: Bt - Basaltuberkel
Ct - Coronaltuberkel
Cts - lingualer Coronaltuberkelschaft
Ls - Lateral spitze
Ms - Medianspitze
Nf - Nährforamina
Skl - Skulpturleiste

fig. 4: Teeth and tooth fragments of *Hagenoselache sippeli*.

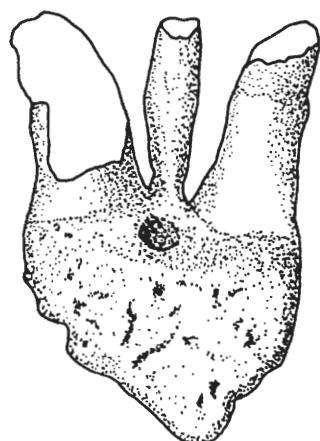
Their main characteristics are: height between 2 and 3,5 mm; median cusp 3/4 to 4/5 that of lateral cusps; cross-section of cusps rounded; about 3 to 6, occasionally 8 short vertical cristae in the upper part of the cusps; even base with labio-lingually directed oval to triangular outline, sometimes pear-shaped and lingually tapered; upperside of the base with 3 to 6 nutrient foramina but also partly scarred surface; coronal button of variable shape and size; 3 to 7 nutrient foramina of the bottom side; basal tubercle rounded with well developed concave depression; angle between crown and base 120° to 125°.

A) and B) lingual view, C) and D) base in lingual view, E) basal view, F) separate lateral cusp with short vertical cristae in the upper part.

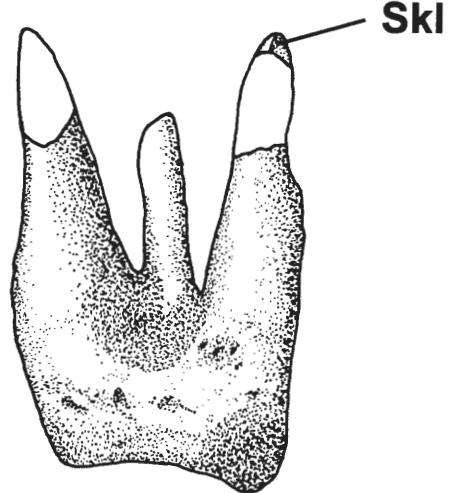
Scale bars = 1 mm.

Abbreviations: Bt - basal tubercle
Ct - coronal (apical) button
Cts - lingual shaft of the coronal button
Ls - lateral cusp
Ms - median cusp
Nf - nutrient foramina
Skl - vertical cristae

Ls **Ms** **Ls**

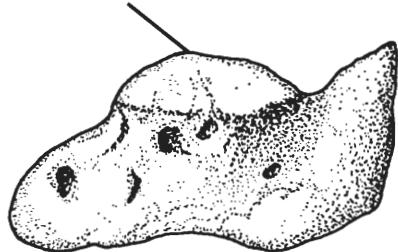


— **A**



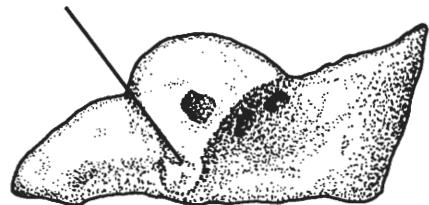
— **B**

Ct

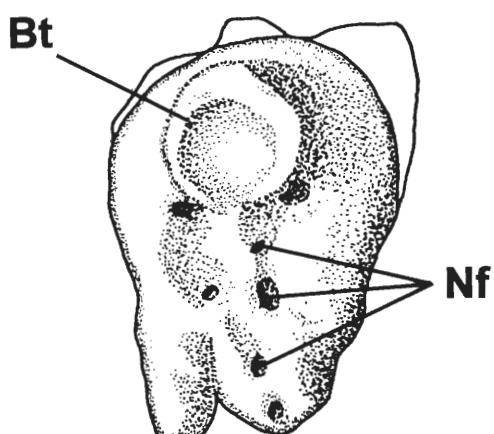


— **C**

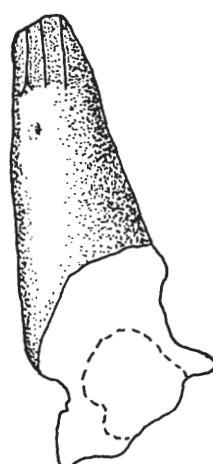
Cts



— **D**



— **E**



— **F**

Bereich ca. 3 bis 6, selten auch 8 kurze Skulpturleisten von unterschiedlich starker Ausprägung. Es sind auch Zähne ohne Skulpturleisten beobachtet worden. Es ist jedoch an diesem Objekt kein sicheres Verteilungsmuster bezüglich der Gebißvariation erstellbar.

Die Wurzel der Zähne ist typisch linguad hervortretend und trägt auf der Oberseite einen oft sehr schwach ausgeprägten rundlichen Coronaltuberkel; er kann bei vielen Zähnen auch fast vollständig rückgebildet sein (Abb. 4A, B), bei anderen ist er wohl proportioniert (Abb. 4C). Ein lingualer Schaft ist teilweise vorhanden (Abb. 4D). In der Regel sind 3 bis 6 Nährforamina auf der Wurzeloberseite ausgebildet; ein zusätzliches Medianforamen kann ebenso vorhanden sein. Es sind auch Zähne mit stark genarbter Oberfläche und manchmal ausgeprägten Nährforamina beobachtet worden (Abb. 4A). Hier handelt es sich wahrscheinlich um noch nicht ausreichend vaskularisierte Ersatzzähne der jüngeren Generationen, einer bei *Hagenoselache* etwa 7 bis 8 Zähne in Reserve tragenden Reihe oder Familie, d.h. Zähne aus einer Zahnanlage stammend, senkrecht zur Kieferlängsachse.

Der Umriß der Zahnbasis kann als längsoval dreieckig bis birnenförmig mit linguad gerichteter Verjüngung beschrieben werden. Die Wurzel ist dabei oft sehr flach ausgeprägt und kann auch im gesamten Habitus eine konkave Einwölbung aufweisen. Die Unterseite (Abb. 4E) trägt im labialen Abschnitt einen runden, deutlich kreisförmig eingetieften Basaltuberkel mit möglichem, schwachen, linguinal weisenden Schaft. Zwischen 3 und 7 Nährforamina befinden sich ohne regelmäßig wiederkehrendes Muster linguad vom Basaltuberkel.

Der laterale Anstellwinkel der Krone zur Wurzel beträgt bei *Hagenoselache* ca. 120°/125°.

Das Vaskularisationssystem ist generell als ausgesprochen englumig zu bezeichnen. Die Pulpakanäle der Spitzen machen nur etwa 1/6 bis 1/7, selten bis zu 1/4 des Spitzendurchmessers aus. Die in die Wurzel eintretenden Gefäße erweitern sich in lingualer Richtung im wesentlichen in der Horizontalen; man kann von flach gedrückten Säcken sprechen (Abb. 5). Diese stehen mit dünnen Kanälen mit der Wurzeloberfläche in Form der Nährforamina in Verbindung oder treten als größere Öffnungen auf der Unterseite auf.

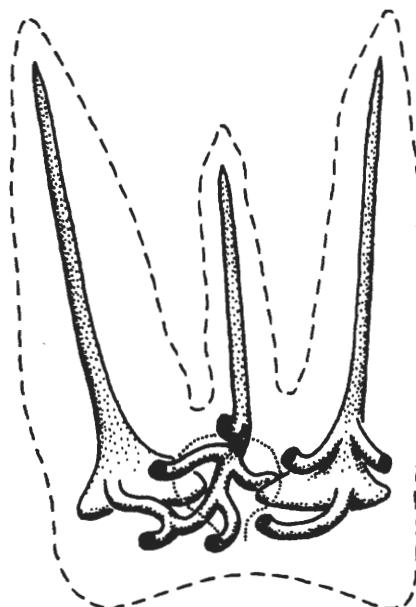


Abb. 5: Generalisiertes Vaskularisationssystem der Kieferzähne des *Hagenoselache sippeli* (Zahnumriß = gestrichelte Linie; Coronaltuberkel = gepunktete Linie).

fig. 5: Blood and nerve supply (vascularization) system of the teeth of *Hagenoselache sippeli*. Generally, it is composed of very narrow lumina with pulp canals of only 1/6 to 1/7, seldom 1/4 of the entire cross-section of the cusps. The base reveals lingually expanded and horizontally compressed sacs (outline of the tooth = dashed line; coronal button = dotted line).

Histologisch sind die Zähne durch eine gleichmäßige innere Struktur gekennzeichnet. Sowohl die Krone, als auch die Wurzel sind von zirkumpulpärem, dichten Orthodentin gebildet worden. Deutlich sind umlaufende Wachstumslinien unterschiedlicher Dicke (= Owen'sche Linien, rhythmisch ablaufende Mineralisation von unterschiedlicher zeitlicher Dauer) im Anschnitt sichtbar (Abb. 6B, C, E); im Wurzelbereich können diese Wachstumslamellen einen leicht welligen Verlauf haben („Umfleßen“ der Pulpahohlräume). Im Bereich der Spitzen sind im Horizontalschnitt die vorgewölbten, angeschnittenen Skulpturleisten bei Fluoreszenzbeleuchtung dunkel abgesetzt. Diese Teile der äußeren Lage können als Pallialdentin, es handelt sich um Gewebeareale geringerer Dichte, angesprochen werden (Abb. 6A). Ein schmelzartiges Gewebe, Enameloid, ist wie bei allen anderen bekannten Xenacanthiden nicht nachweisbar.

Der Coronaltuberkel unterscheidet sich als einziges Element eines Zahnes durch seinen spongiösen Charakter (gyrisativer Aufsatz). Er besteht aus Trabeculardentin und zeigt eine Vielzahl kleiner unregelmäßig geformter Lakunen (Abb. 6D). An der Peripherie der Wurzelbasis sind in der lingualen Hälfte feine, kurze und nach lingual gebogene Fasern erkennbar (Abb. 6F). Hierbei könnte es sich um Reste von Anheftungsstrukturen, Sharpey-Fasern vergleichbar, handeln. GROSS (1973: Abb. 29.C, 30.C) benutzt diesen Begriff um die faserigen Strukturen u.a. bei *Phoebodus politus* und *Protacrodus* sp., cladodonten/ctenacanthoiden Elasmobranchiern aus dem oberen Oberdevon von Iowa, zu deuten. Zahnmedizinisch ist dieser Begriff jedoch nicht ganz korrekt verwendet, da er für im Zement befindliche Fasern gebraucht wird (SCHROEDER 1992: 151). Außerdem handelt es sich um kollagene Bildungen, d.h. es liegen höchstens die Eindrücke ehemaliger Fasern vor.

Die Dentintubuli, sehr gut zu erkennen im Bereich der Spitzen, sind mehr oder weniger parallel senkrecht zur Pulpa- und Zahnoberfläche angeordnet und spalten in den topographisch äußeren Schichten häufig auf (Abb. 6A). Ihr Verlauf ist dabei nahe der Pulpa relativ gerade, im äußeren Bereich zeigen sie „blitz“-artige Krümmungen.

Branchialskelett und Dorsalstachel: Fragmente des Branchialskeletts und des Dorsalstachels sind nicht überliefert. Zur Erstellung der Teilrekonstruktion (Abb. 11) wurde das präpectorale Verhältnis von Schädel-länge zur Länge des branchialen Skeletts mit 50:50 angenommen.

Wirbelsäule: Teile der Wirbelsäule sind insbesondere in den Fragmenten N 717 A, B, G, und in geringen Resten aus N 717 K, D, I, H, J, und E zu entnehmen. Das gesamte Exemplar ist nicht hinreichend komplett, um die Gesamtzahl der Segmente annähernd festzulegen. Für die Rekonstruktion (Abb. 11) wurde die Wirbelsäule auf 125 bis 130 Segmente interpoliert. Die Chorda dorsalis ist im vorliegenden neuen Genus persistierend; die Wirbelsäule ist aspondyl. Das Fragment N 717 K zeigt vier postscapulare Basiventralia, die wahrscheinlich aus paarigen Elementen verschmolzen sind. Die vier Elemente weisen einen spitzen, kegelförmigen Umriß auf; Hinweise zur Existenz von Rippen fehlen. Reste der Wirbelsäule aus dem Abschnitt zwischen Cranium und Scapula sind nicht belegt.

Basidorsalia sind ausschließlich aus dem hinteren Körperabschnitt (N 717 G, B, A), etwa aus dem Bereich dorsal der Pelvicalis bis in die distale Spitze der Caudalis vorhanden. Die Basidorsalia ventral des Saumes der Dorsalis zeigen einen pfeifenkopfförmigen Umriß (Abb. 8B), an denen postero-dorsal längliche Neural-spinae im Winkel von etwa 50° ansitzen. Im Bereich der Caudalis bestehen die Basidorsalia aus stumpfen, kegelförmigen Elementen, die in Richtung der distalen Spitze des epicaudalen Lobus der Caudalis kontinuierlich an Größe abnehmen.

Die erhaltenen Basiventralia posterior der Pelvicalis sind als spitzkegelförmige Elemente ohne erkennbare Basis auszumachen. Die Länge der postero-ventral gerichteten Hämalspinae nimmt innerhalb der Caudalis nach posterior ebenfalls ab. Lediglich im Insertionsbereich des hypochondralen Lobus der Caudalis sind die Elemente breiter, sie zeigen einen länglich-rechteckigen Umriß. Unterhalb des epicaudalen Lobus der Caudalis endet die Wirbelsäule in einem posterioren Appendix, der durch verlängerte dorsale und ventrale Spinae gestützt wird (Abb. 10C).

Schultergürtel und Pectoralis: Vom Schultergürtel ist lediglich ein ventrales Fragment überliefert, an dem die Pectoralis ansitzt (Abb. 7A, B). Ob es sich allein um einen Rest des Scapulocoracoids oder teilweise um einen ventralen Fortsatz (Procoracoid) handelt, wird nicht deutlich. Das Fragment des Schultergürtels ist lateral kräftig aufgewölbt und zeigt im Querschnitt einen rundlich-ovalen Umriß. Der mittlere Abschnitt ist

entlang der sichtbaren Lateralseite V-förmig eingetieft. Die Ausbildung des Fragmentes erinnert an den ventralen Abschnitt des Schultergürtels bei *Orthacanthus senkenbergianus* und zeigt weniger Ähnlichkeit mit den entsprechenden Skelettelementen etwa bei *Xenacanthus* oder *Triodus* (FRITSCH 1895, HEIDTKE 1982).

Die Pectoralis inseriert am ventro-distalen Knick des Scapulocoracoids im Bereich eines kleineren Fortsatzes. Sie ist axial, biserial und wahrscheinlich monobasal gebaut (Abb. 7A-C). Dem basalen Axiale folgen fünf oder sechs weitere Axialia. Die Flossenachse endet distal vermutlich in einem kurzen Terminalfaden, der im Fragment N 717 K jedoch nur angedeutet ist. Dem Axiale sitzen 18 präaxiale Radialia an. Das erste

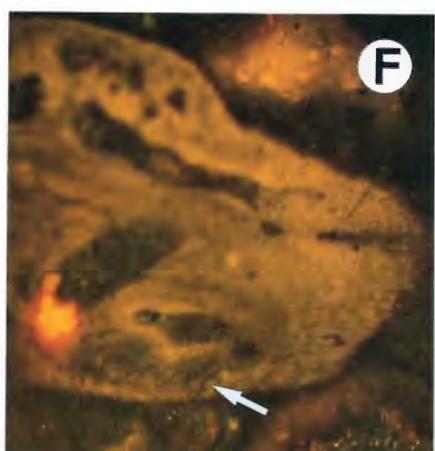
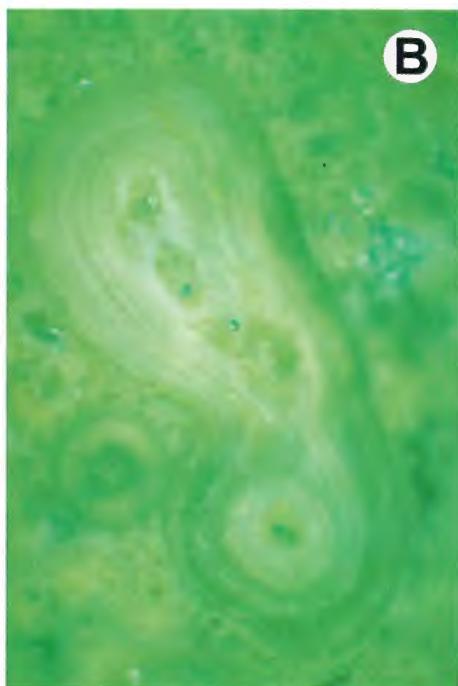
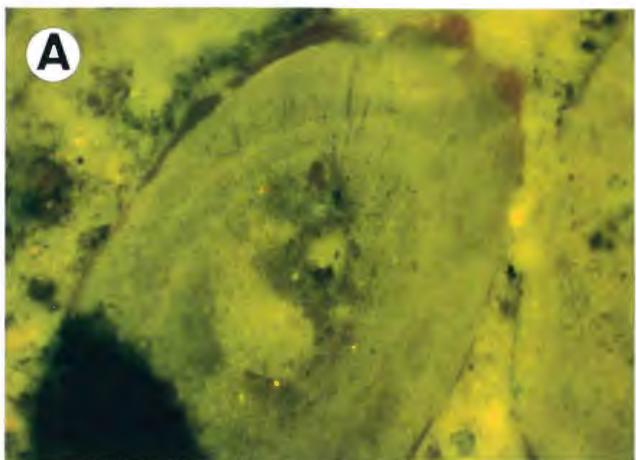
Abb. 6: Dentalhistologie des *Hagenoselache sippeli*, dargestellt mit Hilfe fluoreszenzmikroskopischer Aufnahmen.

- A) Horizontalschnitt einer Lateral spitze: zu sehen sind die umlaufenden Wachstumsrinnen des Orthodentins sowie die bräunlich erscheinenden, randlichen Zonen anderer Dichte, das sog. Pallialdentin. Schwach erkennbar sind einige senkrecht zur Zahnoberfläche verlaufende Dentintubuli; Bh, t = 10:59 min, 102x
 - B) Horizontalschnitt einer Median- und Lateral spitze aus dem obersten Wurzelbereich mit deutlichstrukturiertem Orthodentin; Nh, t = 1.66 sec, 51x
 - C) Vertikalschnitt einer Lateral spitze, Orthodentin; Bh, t = 10:34 min, 51x
 - D) Der spongiöse Coronaltuberkel aus Trabecular dentin gebildet, Vertikalschnitt; Bh, t = 10:42 min, 51x
 - E) Zahn im Vertikalschnitt von lateral: Orthodentin von Krone und Wurzel mit Coronaltuberkel als trabeculärem Aufsatz; Bh, t = 9:12 min, 51x
 - F) Lingualabschnitt einer Wurzel im Vertikalschnitt von lateral mit Sharpey-Faser-ähnlichen Strukturen an der Unterseite (Pfeil); Bh, t = 8:32 min, 51x
- Abkürzungen:
- B - Blauanregung, Wellenlängenbereich 420-490 nm
 - h - Lichtquelle: Halogenglühlampe
 - N - Normallicht
 - t - Belichtungszeit
 - x - ...fache Vergrößerung

fig. 6: Dental histology of *Hagenoselache sippeli*, documented by fluorescence microscopy.
Vascularization system with narrow lumina; structure of crown and base of orthodentine, coronal button of trabecular dentine; dentine tubules more or less parallel with peripheral embranchments, partially zig-zag shaped.

- A) Horizontal section of a lateral cusp: The circumpulpously developed growing lines of the orthodentine and a brownish, peripheral zone of probably different density (pallial dentine) are visible. Some dentine tubules can be seen as thin filaments perpendicular to the surface of the cusp; Bh, t = 10:59 min, 102x
- B) Horizontal section of a median and a lateral cusp from the uppermost part of the base showing the distinctly structured orthodentine; Nh, t = 1.66 sec, 51x
- C) Vertical section of a lateral cusp, orthodentine; Bh, t = 10:34 min, 51x
- D) The spongy coronal button made of trabecular dentine, vertical section; Bh, t = 10:42 min, 51x
- E) Vertical section of a tooth in lateral view: orthodentine of crown and base in contrast to the trabecular dentine of the coronal button; Bh, t = 9:12 min, 51x
- F) Vertical section of a lingual tip of a base, also in lateral view, with a texture like Sharpey fibers originating on the bottom side (white arrow); Bh, t = 8:32 min, 51x

- Abbreviations:
- B - blue light excitation, range 420-490 nm
 - h - source of light: halogen lamp
 - N - standard illumination
 - t - exposure time
 - x - magnification



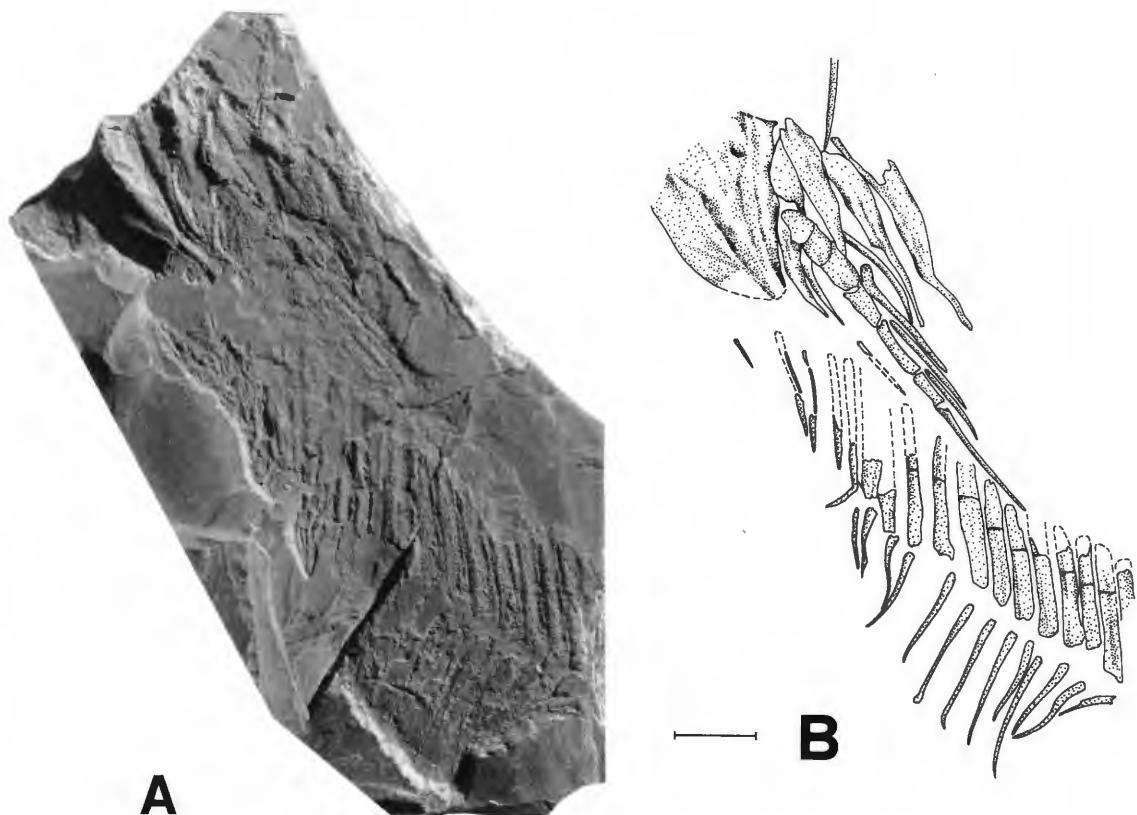
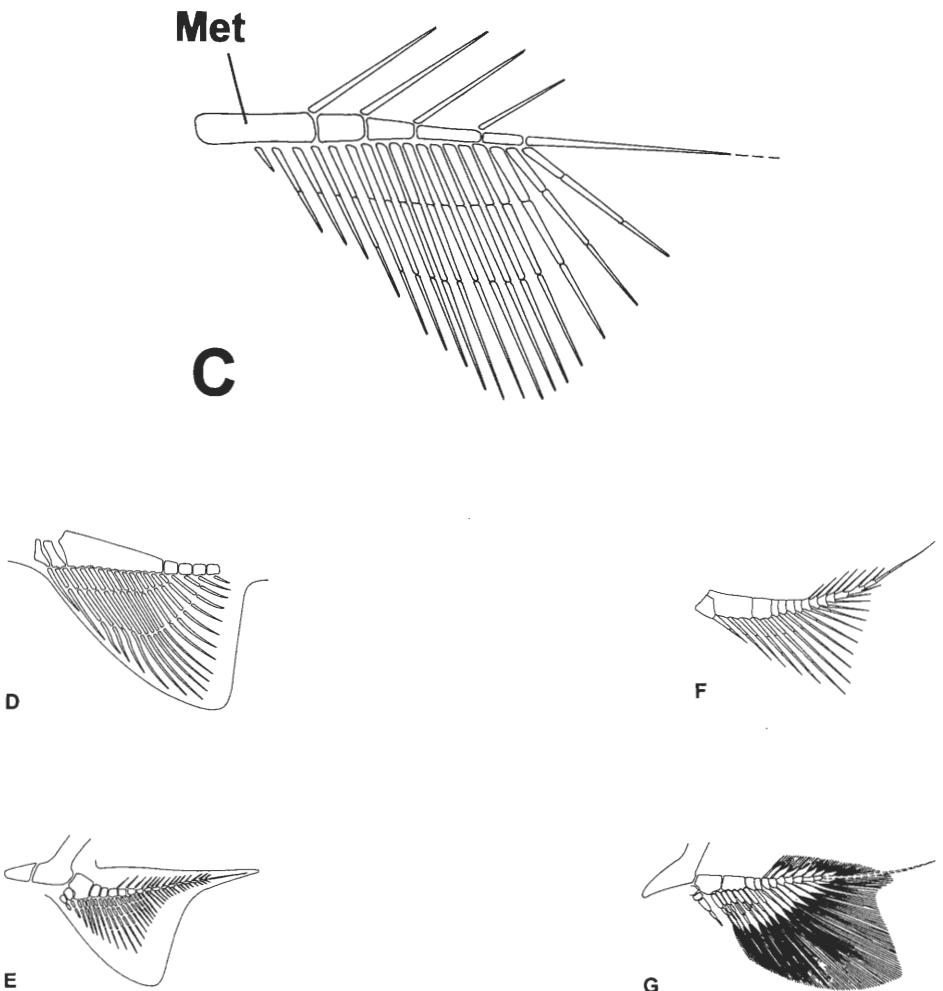


Abb. 7: Schultergürtel und Pectoralis des *Hagenoselache sippeli*.
 A) Foto des Schultergürtelfragmentes mit sinistraler Pectoralflosse
 B) Zeichnung vom Original
 C) Rekonstruktion der Pectoralis des *Hagenoselache sippeli*
 Rekonstruktion der Pectoralis des:
 D) *Diplodoselache woodi*, nach DICK (1981)
 E) *Orthacanthus senkenbergianus*, nach HEIDTKE (1982)
 F) *Triodus sessilis*, nach SCHWIND (1991)
 G) *Xenacanthus meisenheimensis*, nach SCHWIND (1991)
 Maßstab = 2 cm (bezogen auf Abbildungsteil B).
 Abkürzung: Met - Metapterygium

fig. 7: Shoulder girdle and pectoral fin of *Hagenoselache sippeli*.
 A) Photograph of shoulder girdle fragment and left pectoral fin
 B) illustration from the original
 C) reconstruction of the pectoral fin of *Hagenoselache sippeli* (most probably a monobasal articulation)
 Reconstructions of the pectorals of:
 D) *Diplodoselache woodi*, after DICK (1981)
 E) *Orthacanthus senkenbergianus*, after HEIDTKE (1982)
 F) *Triodus sessilis*, after SCHWIND (1991)
 G) *Xenacanthus meisenheimensis*, after SCHWIND (1991)
 Scale bar = 2 cm (for illustration B).
 Abbreviation: Met - metapterygium



Radiale ist kurz und nicht segmentiert. Die folgenden vier Radialia sind in jeweils zwei Segmente unterteilt; alle folgenden Radialia zeigen eine Segmentierung in je drei Abschnitte. Während die Axialia recht dünn und schmal wirken, erscheinen die basalen Segmente der Radialia breit und kräftig. Inwieweit diese Beobachtung auf den Erhaltungsbedingungen beruht, bleibt unklar. Dennoch bietet sich ein Vergleich mit der Gattung *Triodus* an, bei der männliche Exemplare schmalere Axialia und einen kurzen Terminalfaden in der Pectoralis aufweisen, im Gegensatz zu weiblichen Individuen (s. SCHWIND 1991: 91). Postaxial sind vier ungeteilte Radialia sichtbar, die jeweils im Teilungsbereich zwischen dem ersten bis fünften Axiale inserieren (Abb. 7C). Im Gegensatz hierzu setzen die postaxialen Radialia bei anderen Gattungen (*Xenacanthus*, *Triodus*, *Orthacanthus*) erst am vierten oder fünften Axiale an. Der Umriß der Pectoralis ist bei den Xenacanthiden gewöhnlich mehr oder weniger dreieckig. Der Skelettaufbau der Pectoralis in *Hagenoselache sippeli* deutet mehr einen blattförmigen Umriß an.

Dorsalis: Die Dorsalis ist nur fragmentarisch überliefert (Abb. 8). Einzelne Abschnitte liegen aus den Fragmenten N 717 C, G und H vor. Die Flosse setzt als länglicher Saum wahrscheinlich etwas posterior des Schultergürtels an und verläuft gleichmäßig hoch bleibend bis zur Höhe der Analis. Zwischen Dorsalis und epicaudalem Lobus der Caudalis verbleibt eine flossenfreie Lücke auf einer Distanz von etwa neun Basidorsalia (Abb. 11). Diese Modifikation entspricht der Ausbildung bei der Gattung *Orthacanthus*. Die Flosse wird durch eine Serie von etwa 75 bis 80 Radialia gestützt. Die Radialia sitzen dorsal den Neuralspinae an, vermutlich ist jedem neuralen Fortsatz ein Radiale der Dorsalis zugeordnet. Jedes Radiale ist zweifach geteilt, zerfällt demnach in drei Segmente.

Inwieweit ein Dorsalstachel dem vordersten Abschnitt der Dorsalis ansitzt bleibt unklar, da der Stachel, wie erwähnt, nicht überliefert ist.

Das Fragment N 717 C zeigt wahrscheinlich den anterioren Rand der Dorsalis. Aus dem Überrest ergibt sich kein Hinweis auf einen unmittelbar assoziierten Dorsalstachel. Das Fragment N 717 H beinhaltet den leicht disartikulierten posterioren Abschnitt der Dorsalis. Bei der Rekonstruktion der Rückenflosse anhand der vorhandenen Fragmente ergibt sich rein rechnerisch, daß die Flosse von 75 bis 80 Radalia gestützt wurde; dem stehen zum Vergleich 110 bis 125 Radalia der Dorsalis bei *Orthacanthus senkenbergianus* gegenüber.

Pelvicalis: Die Bauchflosse des vorliegenden Exemplares (Abb. 9A-C), ersichtlich aus Fragment N 717 D, gehört zu einem männlichen Individuum. Das Element des Beckengürtels zeigt einen leicht gebogenen, etwa dreieckigen Umriß. Mit dem Element artikulieren vier Radalia und ein längliches, drei Radalia tragendes Basipterygium. Die Achse setzt sich aus vier, möglicherweise fünf weiteren Axialsegmenten und dem langen, etwas einwärts gebogenen Pterygopodium zusammen. An den Axialia inserieren sieben weitere Radalia, wobei das letzte Axialsegment sowie das Pterygopodium nicht mit Radalia versehen sind (Abb. 9C). Alle Radalia sind in drei Segmente geteilt, lediglich das letzte Radiale zeigt keine Teilung. Durch die Einbettung in einer „sandigen Geode“ ist die Pelvicalis plastisch erhalten. Danach zeigen die Radalia im basalen Segment einen fast quadratischen -, im mittleren Abschnitt ovalen Querschnitt. Die langen distalen Segmente der Radalia weisen hingegen einen völlig runden Querschnitt auf. Sie sind wesentlich länger als bei männlichen Exemplaren anderer Xenacanthiden (*Triodus*, *Xenacanthus*: Abb. 9F, G).

Die Pterygopodien beider Flossen sind an den medialen Seiten löffelartig eingetieft. Die distale Spitze der Pterygopodien ist lateral auf einer Fläche von etwa einem Quadratzentimeter mit einer Serie sogenannter Sichelhaken dicht besetzt (vergl. hierzu SCHWIND 1991: Taf. 57). An der medio-distalen Seite des Pterygopodiums der rechten Körperseite ist ein einzelner etwa zentimeterlanger hakenförmiger Fortsatz überliefert (z.B. Abb. 9B), den SCHWIND als „separaten, wikingerhelmhornartigen Sichelhaken“ bezeichnet. Dieser separate Haken war bisher nur bei männlichen Exemplaren der Gattung *Triodus* bekannt. In der Darstellung von SCHWIND ist dieser krallenförmige Haken bei *Triodus* distal gekrümmkt, mit der offenen Biegung nach posterior. *Hagenoselache* hingegen zeigt einen um 180° gedrehten Haken, dessen offene Biegung anterior gerichtet ist. Das dicht besetzte Feld kleiner Haken an der Lateralseite des Pterygopodiums wurde zuvor in männlichen Exemplaren von *Xenacanthus*, *Triodus* (SCHWIND 1991) und *Orthacanthus* (HEIDTKE 1982)

Abb. 8: Dorsalis des *Hagenoselache sippeli*.

A) Foto eines Bruchstückes mit ventralen Elementen der Dorsalia und Neuralia

B) Zeichnung vom Original

C) Foto des Flossensaumes

D) Zeichnung vom Original

Maßstäbe = 2 cm. (für B und D)

Abkürzungen: Bd - Basidorsalia

De - Dermis

Ns - Neuralspinae

Ved - Ventral-Elemente der Dorsalia

fig. 8: Dorsal fin of *Hagenoselache sippeli*.

A) Photograph of a fragment with ventral elements of the dorsals and neuralia

B) illustration from the original

C) Photograph of the elongated fin

D) illustration from the original

Scale bars = 2 cm. (for B and D)

Abbreviations: Bd - basidorsals

De - dermal remains

Ns - neural spines

Ved - ventral elements of the dorsals

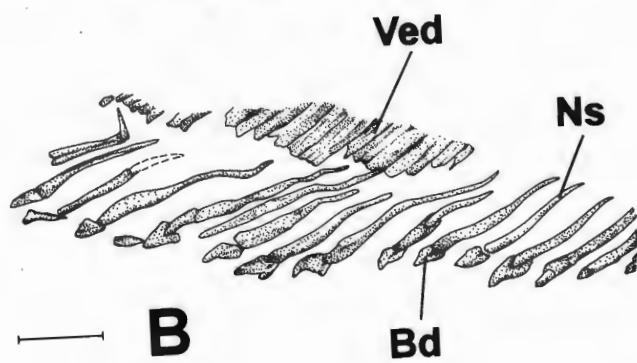
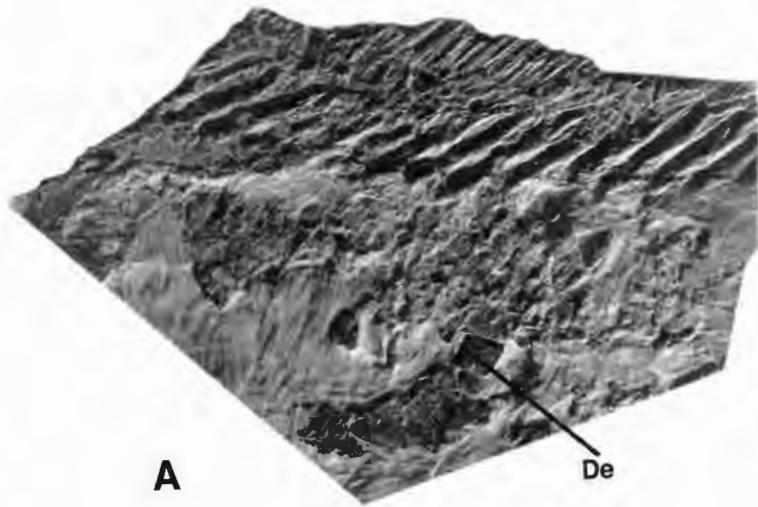




Abb. 9: Pelvicalis des *Hagenoselache sippeli*.

- A) Foto der Pelvicalis von ventral
- B) Zeichnung vom Original
- C) Rekonstruktion der Pelvicalis von lateral (sinistral)
- Rekonstruktion der Pelvicalis des:
- D) *Diplodoselache woodi*, nach DICK (1981)
- E) *Orthacanthus senkenbergianus*, nach HEIDTKE (1982)
- F) *Triodus sessilis*, nach SCHWIND (1991)
- G) *Xenacanthus meisenheimensis*, nach SCHWIND (1991)

Maßstab = 2 cm (bezogen auf Abbildungsteil B).

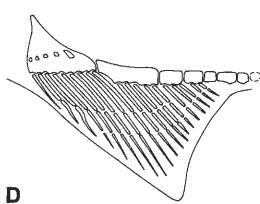
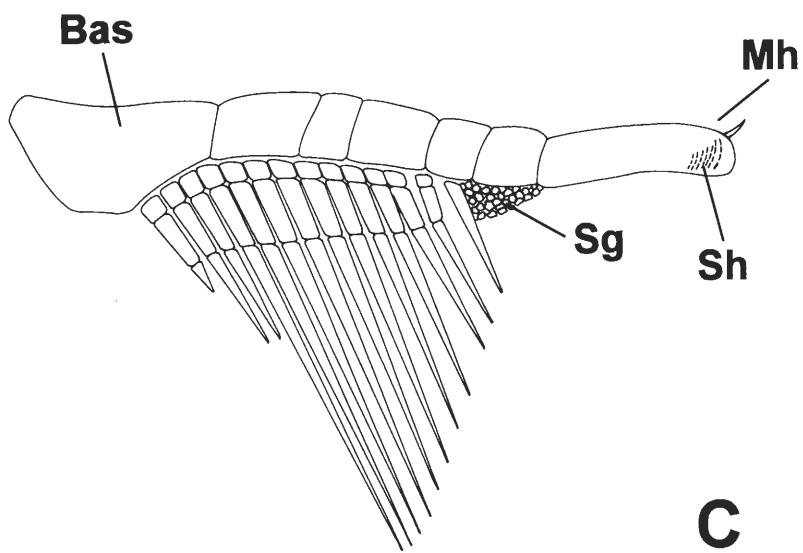
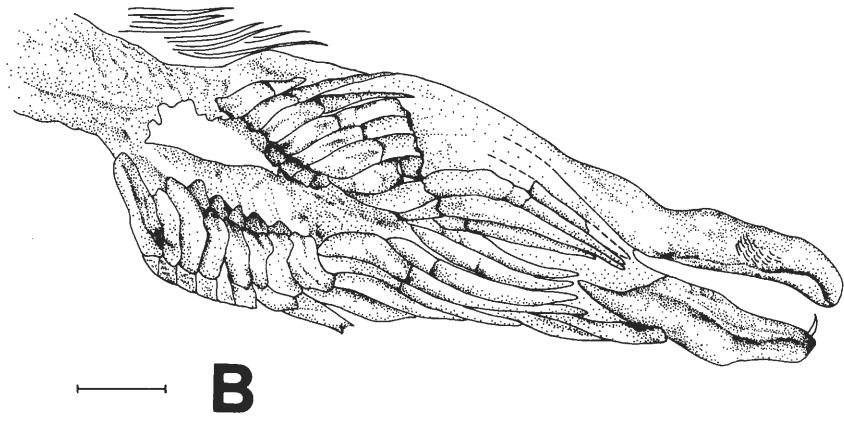
Abkürzungen: Bas - Basipterygium
Mh - Mesialhaken
Sg - separates Schuppengeflecht
Sh - Sichelhaken

fig. 9: Pelvical fin of *Hagenoselache sippeli*.

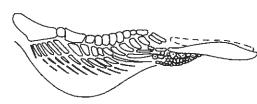
- A) Photograph of pelvical fin in ventral view
- B) illustration from the original
- C) reconstruction of pelvical fin from lateral (sinistral)
- Reconstructions of the pelvicals of:
- D) *Diplodoselache woodi*, after DICK (1981)
- E) *Orthacanthus senkenbergianus*, after HEIDTKE (1982)
- F) *Triodus sessilis*, after SCHWIND (1991)
- G) *Xenacanthus meisenheimensis*, after SCHWIND (1991)

Scale bar = 2 cm (for illustration B).

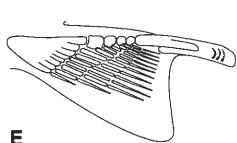
Abkürzungen: Bas - basipterygium
Mh - mesial hook
Sg - separated web of scales
Sh - crescent-shaped hook



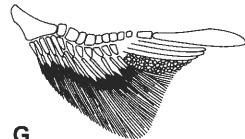
D



F



E



G

gefunden. Sie sind anscheinend in bogenförmigen Reihen angeordnet, die Anzahl der Bögen ist nicht ersichtlich. Das an der Ventralseite der Pelvicalis männlicher Xenacanthiden wiederholt beobachtete Geflecht separater Schuppen (s. auch SCHWIND 1991) ist beim vorliegenden Stück entlang des distalen, nicht mit einem Radiale versehenen Axialsegment mit einem etwa dreieckigen Umriß vorhanden (Abb. 9C).

Analis: Die Analis (Abb. 10B, C) des *Hagenoselache sippeli* ist im Fragment N 171 E enthalten. Leider sind große Teile der Flosse mit einer dünnen Sedimentschicht überzogen, die sich auf präparatorischem Wege bisher nicht entfernen ließ. So wird nicht deutlich, in welche Anzahl von Ästen die Flosse zerfällt. Erkennbar ist eine Aufteilung in acht basale Segmente der Radalia, jedoch wird nicht ersichtlich, ob diese verschmolzen sind. Offensichtlich ist eine Verschmelzung des zweiten und dritten basalen Segmentes, von anterior gesehen. Alle Radalia zeigen eine einfache Teilung, bestehen demnach aus jeweils zwei Segmenten.

Caudalis: Die Caudalis von *Hagenoselache sippeli* ist modifiziert heterocerk. Nach ihrem strukturellen

Abb. 10: Anal- und Caudalflossen des *Hagenoselache sippeli*.

- A) Foto der Caudalis
- B) Zeichnung vom Original + Analis
- C) Rekonstruktion

Rekonstruktion von Analis und Caudalis des:

- D) *Diplodoselache woodi*, nach DICK (1981)
- E) *Orthacanthus senkenbergianus*, nach HEIDTKE (1982)
- F) *Triodus sessilis*, nach SCHWIND (1991)
- G) *Xenacanthus meisenheimensis*, nach SCHWIND (1991)

Maßstab = 2 cm (bezogen auf Abbildungsteil B).

Abkürzungen: An - Analis

- App - posterior Appendix des Epicaudallobus
- Epi - Epicaudallobus
- Hyp - Hypochordallobus

fig. 10: Anal and caudal fin of *Hagenoselache sippeli*.

The main characteristics are: anal fin broad and short with probably single divided radials without fusion-induced reduction; heterocercous caudal fin, significantly separated from the dorsal fin; large epicaudal lobe and posterior positioned appendix (evolutionary beginning of diphycercy?); hypochordal lobe twice the length of the anal fin, supported by long double segmented radials.

- A) Photograph of the caudal fin
- B) illustration from the original incl. anal fin
- C) reconstruction

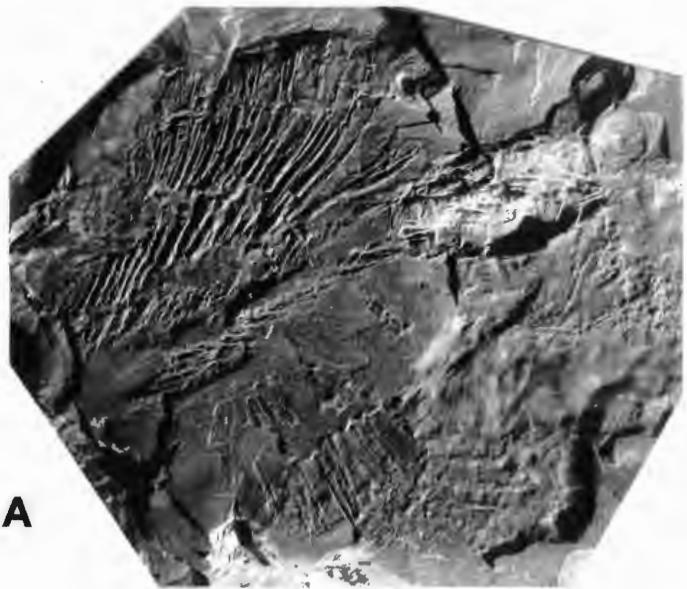
Reconstructions of anal and caudal fins of:

- D) *Diplodoselache woodi*, after DICK (1981)
- E) *Orthacanthus senkenbergianus*, after HEIDTKE (1982)
- F) *Triodus sessilis*, after SCHWIND (1991)
- G) *Xenacanthus meisenheimensis*, after SCHWIND (1991)

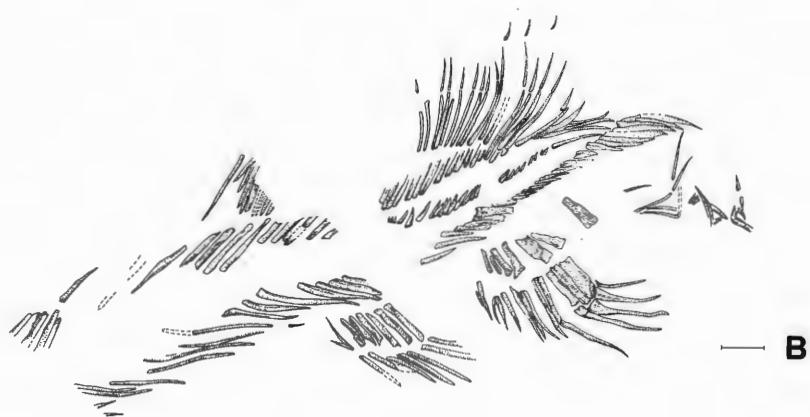
Scale bar = 2 cm (for illustration B).

Abkürzungen: An - anal fin

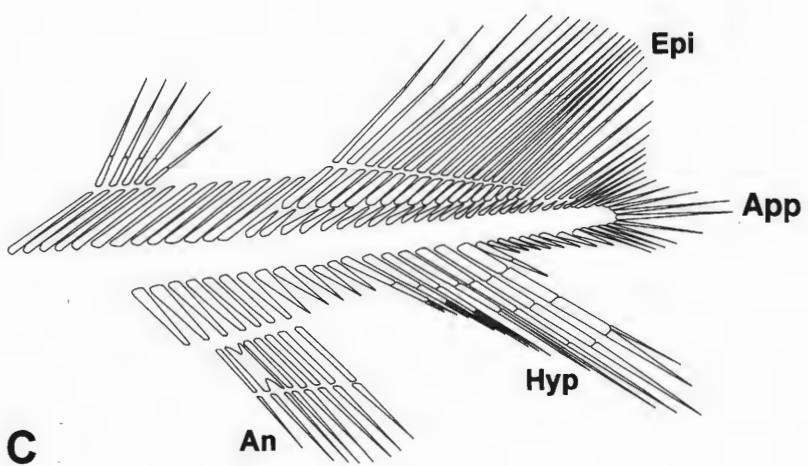
- App - posterior appendix of the epicaudal lobe
- Epi - epicaudal lobe
- Hyp - hypochordal lobe



A



B



C

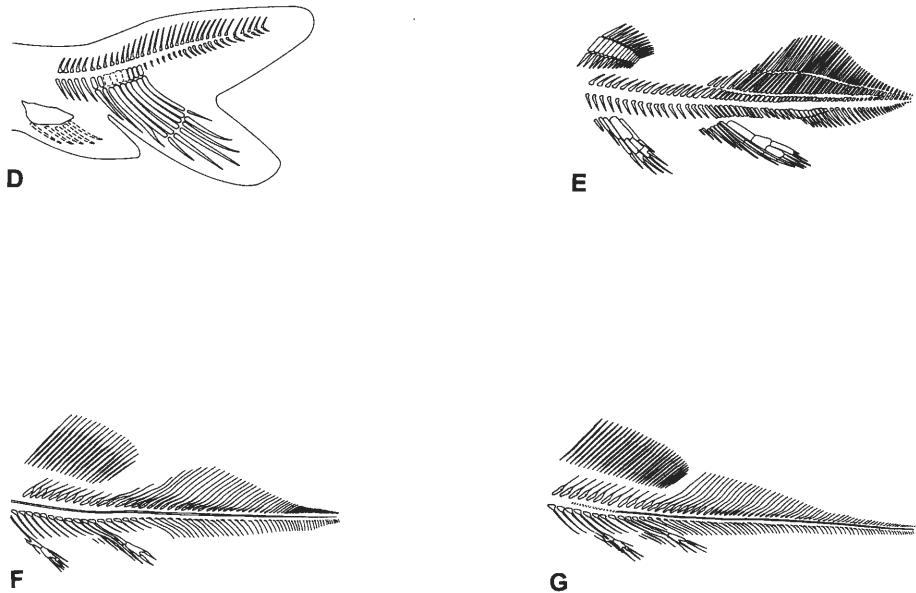


Abb.10: Fortsetzung

Aufbau nimmt sie eine Stellung zwischen *Diplodoselache* (DICK 1981) und *Orthacanthus* (s. HEIDTKE 1982) ein. Der epicaudale Lobus ist deutlich von der Dorsalis abgesetzt. Er setzt sich aus etwa 30 Radialia zusammen, die dorsal kurzen Basidorsalia ansitzen. Jedem Basidorsale ist ein Radiale zugeordnet. Die Radialia sind jeweils in drei Segmente geteilt. Sie sind lang und bilden zusammen einen hoch aufgeschwungenen Flossenlobus. Der posteriore Abschnitt des epicaudalen Lobus ist durch verlängerte Radialia (?Basidorsalia-/ventralia) zu einem Appendix verlängert (Abb. 10C). Eine vergleichbare Modifikation des Innenbaus der Caudalis ist bei anderen Xenacanthiden bisher nicht bekannt geworden. Zwar besitzt auch *Orthacanthus* einen nach posterior lang ausgezogenen Epicaudallobus (Abb. 10E), dieser zeigt jedoch einen wesentlich anders strukturierten Innenbau (HEIDTKE 1982). Der ventrale Abschnitt des epicaudalen Lobus zeigt eine Serie kurzer Basiventralia, denen keine stützenden Radialia zugeordnet sind. Dies deutet auf einen nur sehr schmalen Ventralbereich des Epicaudallobus hin (Abb. 10A-C). Der vorgenannte Appendix wird als frühes Merkmal des Überganges zu einer funktionalen Diphycerkie der Flosse gewertet.

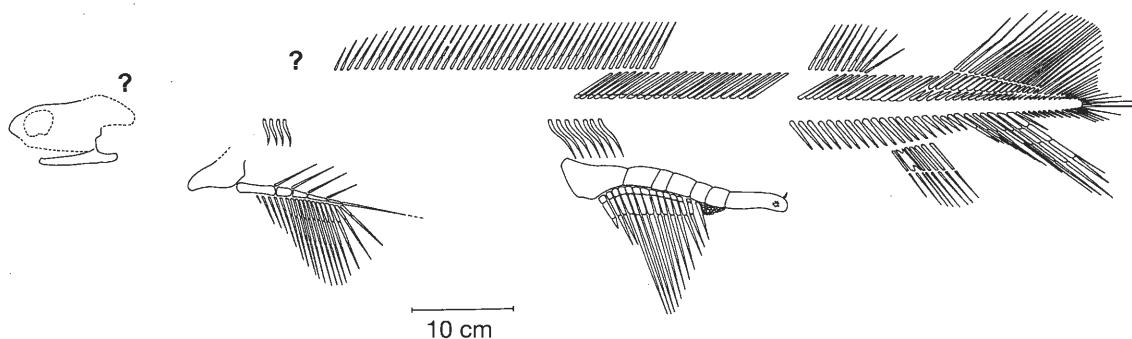


Abb.11: Gesamtrekonstruktion des *Hagenoselache sippeli* aus dem Namurium B des NW Sauerlandes. Die Fragezeichen markieren den möglichen Positionsbereich des hier fehlenden Dorsalstachels.

fig.11: General reconstruction of *Hagenoselache sippeli* from the Namurian B of West-Germany. The questionmarks display the possible positions of the missing dorsal spine.

Der hypochordale Lobus der Caudalis inseriert entlang einer Reihe von acht ventral verbreiterten Basiventralia. Jedem Basiventrale ist ein langes Radiale zugeordnet. Alle Radalia sind in drei Segmente geteilt, hierbei können dem mittleren Segment zwei distale Segmente zugeordnet sein. Wie in der Analis zeigen die Radalia des Hypochordallobus Tendenzen zur parallelen Verschmelzung. Sie ist nach Beurteilung des Fragments N 717 A (Abb. 10A) jedoch nicht oder nur unvollkommen vollzogen, im Gegensatz zu den jüngeren, permischen Xenacanthiden. Zumindest kann vermutet werden, daß die Radalia am lebenden Organismus sehr engstehend waren. Die Radalia des Hypochordallobus sind im Vergleich mit *Orthacanthus* recht lang. Sie erreichen fast die doppelte Länge der Radalia der Analis; es bietet sich eher ein Vergleich mit der Situation bei *Diplodose selache* an (Abb. 10D).

Dermale Bedeckung: Das Fragment N 717 G (Abb. 8A) zeigt schemenhaft mehrere fingernagelgroße „Fetzen“ dermaler Bedeckung. Die Oberfläche der Haut besitzt eine mit kleinen Pusteln besetzte, leicht warzige Struktur. Hinweise auf Dermaldentikel fehlen. Auf das separate Schuppengeflecht ventral der basipterygoidalen Achse wurde hingewiesen (s.o.).

3. Diskussion

3.1. Cranialskelett

Neurocranium: Da das Kopfskelett lateral stark zusammengepreßt wurde, ist der Proc. postorbitalis in seiner Ausbildung und Ausdehnung nicht genauer rekonstruierbar. Er bietet jedoch einen möglichen Anhaltspunkt zur Rekonstruktion der Gesamtlänge des Neurocranums bei *Hagenoselache sippeli*.

Zum Vergleich dienten gut untersuchte Neurocranien anderer Xenacanthiden-Arten einschließlich des *Tamniobatis*, dessen systematische Stellung aufgrund des Fehlens weiteren Fundgutes (bekannt bzw. beschrieben sind bislang nur Neurocranien) noch umstritten ist. SCHAEFFER (1981) diskutiert seine Nähe zu den Xenacanthiden; NELSON (1984) betrachtet *Tamniobatis* (Lower Mississippian von Powell County, Kentucky) als der Ordnung der Xenacanthiden zugehörig.

Gemessen, bzw. rechnerisch ermittelt wurde das Verhältnis (s. Tab. 1) des anterioren Neurocranial-Abschnittes bis zum Proc. postorbitalis (N_{ant}) zur Gesamtlänge des Neurocranums (N_{ges}).

Species	Abbildung	$N_{ant} : N_{ges}$
<i>Orthacanthus texensis</i>	SCHAEFFER 1981: Fig. 6 als <i>Xenacanthus</i> sp.	1 : 1,6
<i>Tamniobatis</i> sp.	ROMER 1964: Fig. 2	1 : 1,7
<i>Triodus sessilis</i>	SCHWIND 1991: Taf. 22, Fig. 4, weibl.	1 : 1,8
<i>Orthacanthus buxieri</i>	HEYLER & POPLIN 1989: Fig. 1	1 : 2,0
<i>Xenacanthus humbergensis</i>	SCHWIND 1991: Taf. 59, Fig. 1	1 : 2,5
<i>Orthacanthus commailli</i>	HEYLER & POPLIN 1982: Fig. 3; Pl. II, Fig. 4	1 : 2,9

Tab. 1: Verhältnis des anterioren Neurocranial-Abschnittes bis zum Proc. postorbitalis zur Gesamtlänge des Neurocranums ($N_{ant} : N_{ges}$) einiger bekannter Xenacanthiden.

tab. 1: Ratio of the anterior part of the neurocranium to the postorbital process in comparison with the entire length of the neurocranium ($N_{ant} : N_{ges}$) in known xenacanthids.

Bei einem Vergleich der sechs oben zum Vergleich herangezogenen Neurocranien fällt weiterhin auf, daß das distale Ende des Proc. postorbitalis bei *Orthacanthus* (vergl. SCHAEFFER 1981, HEYLER & POPLIN 1989) stumpfer gestaltet ist; bei den Xenacanthidae (*Triodus* und *Xenacanthus*) sowie auch bei *Tamniobatis* ist die Endung wesentlich spitzer (ROMER 1964, SCHAEFFER 1981, SCHWIND 1991).

Nach Betrachtung der Tabelle fällt auf, daß die Neurocranial-Proportionen in ihrer Länge recht variabel, insbesondere für die Gattung *Orthacanthus*, sein können. Daher sollte für die Rekonstruktion des *Hagenoselache sippeli* als zusätzliches Kriterium die Größe und Position der Orbita unterstützend hinzugenommen werden.

Jetzt zeigt sich, daß im Verhältnis *Orthacanthus* (in diesem Beispiel: *O. texensis*, Abb. 3, mittelgraue Rasterung) einen recht langen, die Regio oticalis und Regio occipitalis umfassenden Abschnitt besitzt. *Tamniobatis* (dunkelgraue Rasterung) und *Triodus* (hellgrau) sind in ihrer posteriore Länge etwa gleich; bei *Triodus sessilis* ragt anterior die Regio ethmoidalis hervor.

Aufgrund der wenigen zur Verfügung stehenden Daten kann ein dem *Triodus* vergleichbar proportioniertes Neurocranium angenommen werden. Weitere Diskussionen zur Morphologie und Innervation sind aus Erhaltungsgründen für *Hagenoselache sippeli* nicht möglich.

Palatoquadratum: Aufgrund des nur sehr begrenzten Erhaltungszustandes kann im wesentlichen nur die Morphologie der Pars quadrata diskutiert werden; die Pars palatina ist bei *Hagenoselache sippeli* nicht ausreichend überliefert.

Große Affinität besitzt der Hagener Hai zu *Triodus sessilis* (unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Gebietes). Die Pars quadrata besitzt hier ebenso eine posterior gleichmäßige Rundung (SCHWIND 1991: Taf. 23-27, Taf. 45, Fig. 1a), allerdings im Gegensatz zu *Hagenoselache* eine teilweise konkave Einbuchtung ventral des Proc. oticus. Der Proc. oticus ist bei verschiedenen Individuen mehr oder weniger gut entwickelt. Der Proc. quadrati ist bei *Triodus sessilis* recht deutlich, spitz hervorspringend.

Auch mit *Diplodoselache woodi* (Unterkarbon, Viséum von Schottland) hat *Hagenoselache* die ebenfalls gerundete Pars quadrata sowie den wenig stark differenzierten Proc. oticus gemeinsam (DICK 1981: Fig. 2). Der Proc. quadrati des *Diplodoselache* ist im Gegensatz dazu sehr prominent entwickelt.

Größere Unterschiede bestehen zu Vertretern der Gattung *Xenacanthus*. Sowohl in *X. meisenheimensis* (SCHWIND 1991: Taf. 61, Fig. 1, Taf. 62, Fig. 1a) als auch in *X. humbergensis* (SCHWIND 1991: Taf. 58, Fig. 1a, beide unteres Rotliegend/Saar-Nahe-Becken) ist die Pars quadrata längendominierend und deutlich flacher ausgeprägt als bei *Hagenoselache sippeli*. Bei *X. decheni* (oberstes Autunium von Böhmen) ist die Rundung der Pars quadrata relativ gleichmäßig, unterhalb, bzw. anterior des Proc. oticus folgt jedoch eine konkave Linienführung in Richtung Pars palatina (FRITSCH 1895: Taf. 101; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 4-6, Taf. 1). Diese Region ist bei *Hagenoselache sippeli* ebenfalls konvex gestaltet. *X. parallelus* (Westfalium D von Böhmen) zeigt eine Pars quadrata mit sowohl dorsaler als auch anterior (unterhalb des Proc. oticus) weisender deutlicher Einbuchtung (FRITSCH 1895: Taf. 92, 93 Fig. 2; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 14, 16).

Keine Gemeinsamkeiten haben die Oberkieferelemente des *Hagenoselache sippeli* mit *Orthacanthus*: *O. senkenbergianus* (unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Gebietes) besitzt eine extrem massive, beilartige Pars quadrata, gleichmäßig gerundet mit moderat entwickeltem Proc. quadrati; der Proc. oticus ist deutlich anterior gerichtet (HEIDTKE 1982: Abb. 3d, 4). Ähnlich zeigt *O. buxieri* (Unterperm des französischen Zentralmassivs) eine sehr massive, beilförmige Pars quadrata mit deutlich abgesetztem Proc. oticus und ventrad weisendem Proc. quadrati (HEYLER & POPLIN 1989: Fig. 2). Bei *O. texensis* (Unterperm von Texas und Oklahoma) ist die massive Pars quadrata eher quadratisch-kantig entwickelt (HOTTON 1952: Fig. 1, Pl. 58, Fig. 1A, C; SCHAEFFER 1981: Fig. 1). Ein sehr prominenter Proc. quadrati und ein wulstig hervorspringender Proc. oticus sind bei der nordamerikanischen Art verwirklicht.

Mandibulare: Der Unterkiefer ist wegen der doch sehr uniformen Gestaltung wenig diagnostisch. Hinzu kommen unterschiedliche Verdrückungsgrade, die an der Gesamtmorphologie, insbesondere der Höhen- und Längenverhältnisse starken Einfluß nehmen können. Dennoch sollen die wenigen Merkmale kurz diskutiert werden.

Wie *Hagenoselache sippeli* zeigt der „Meckel’sche Knorpel“ bei *Triodus sessilis* (SCHWIND 1991: Taf. 24, Fig. 3, 5, Taf. 28) eine relativ gleichmäßige Krümmung, ist hier aber weniger schlank als bei dem Hagener Exemplar. Auch *T. carinatus* (basales Autunium von Böhmen) besitzt ein „normal“ gekrümmtes Mandibulare, ist jedoch mit einem prominenten Proc. articularis versehen (FRITSCH 1895: Taf. 97; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 19, 20 als „*Bohemiacanthus*“ *carinatus**).

Das Mandibulare des *Diplodoselache woodi* (DICK 1981: Fig. 2) ist wie in *Hagenoselache* ebenfalls als eher schlank zu bezeichnen.

Bei den Genera *Orthacanthus* und *Xenacanthus* ist das Bild etwas uneinheitlich, was den oben genannten Problemen zuzuschreiben ist. So besitzt der Unterkiefer in *X. meisenheimensis* (SCHWIND 1991: Taf. 60, Fig. 2a; Taf. 61, Fig. 1a) einen geringeren Krümmungsrad und zeichnet sich durch eine gleichmäßige anterior gerichtete Verjüngung des Knorpels aus. In *X. decheni* (FRITSCH 1985: Taf. 101; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 4-6, Taf. 1) ist ein stärker entwickelter Proc. articularis auffällig. Bei *X. parallelus* (FRITSCH 1895: Taf. 92, 93, Fig. 2; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 14, 16) ist dieser dorsad aufragend.

O. senkenbergianus (FRITSCH 1889: Fig. 186; HEIDTKE 1982: Abb. 3d, 4) wird ohne anteriore Aufwärtskrümmung rekonstruiert, dabei anterior verjüngend und mit schwacher Gelenkgrube zur Aufnahme des Proc. quadrati dargestellt. Bei *O. texensis* (SCHAFFER 1981: Fig. 1) ist das Mandibulare besonders im posterioren Abschnitt wesentlich massiver, erreicht hier fast die Ausdehnung der Pars quadrata des Palatoquadratums.

3.2. Bezahlung

Der Übersichtlichkeit halber werden die folgenden Vergleiche stichwortartig aufgeführt.

Diplodoselache woodi DICK 1981 aus dem Viséum der Umgebung von Edinburgh/Schottland (DICK 1981: Fig. 12, 13 a, b; HAMPE in Vorbereitung).

Gemeinsamkeiten: ca. 4 Nährforamina auf der Wurzeloberseite; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhe bis zu 10 mm; Medianspitze stark stumpfartig reduziert; Spitzenquerschnitt meist lanceolat mit Seitenschneiden; nur eine zusätzliche kurze Skulpturleiste; Zahnbasis annähernd rund; höhere Anzahl an Nährforamina auf der Unterseite (bis 12?); Trabeculardentin in Wurzel und Kernbereich der Spitzen.

Vertreter der *Orthacanthus*-Gruppe aus dem Oberkarbon und Unterperm Mitteleuropas und Nordamerikas (z.B. FRITSCH 1889: Taf. 82, 85, 89; HOTTON 1952: Fig. 2-4; HAMPE 1988a: Abb. 1-3; HAMPE 1991: Abb. 1a; Taf. 1-3; HAMPE 1994: Abb. 1-6; SCHNEIDER 1988: Bild 3.1.-3.3.; Taf. I, Fig. 1-5).

Gemeinsamkeiten: Medianforamen vorhanden; Vaskularisationssystem englumig; Orthodentin der Krone; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhen bis über 20 mm; sehr kurze Medianspitze, mit maximal 1/2 Lateral spitzenlänge; lanceolat abgeflachte Spitzen mit crenulierter Schneide ohne Skulpturleisten; Zahnbasis hoch gebaut, meist mit gerundet-rhombooidem Umriß; Coronaltuberkel sattel- oder herzförmig; in der Regel nur 2 bis 4 Nährforamina auf der Wurzeloberseite; Basaltuberkel ohne basale pfannenartige Eintiefung; meist 2-6 Nährforamina auf der Wurzelunterseite; Wurzel aus Trabeculardentin.

* Die Abkoppelung von „*Bohemiacanthus*“-Arten von übrigen *Triodus*-Arten allein anhand geringfügiger Merkmalsdifferenzen, wie sie die Zähne bieten (Skulpturleistenverzweigungsunterschiede) entbehrt momentan jeder Grundlage, da das Skelettsystem keinerlei nennenswerte Unterschiede zwischen *Triodus*-Arten aufweist (vergl. SCHWIND 1991).

Vertreter des Genus *Xenacanthus* aus dem Oberkarbon und Unterperm Mitteleuropas (z.B. FRITSCH 1895: Taf. 91, 100, 102; SCHNEIDER 1985: Taf. I; HAMPE 1988b: Abb. 1-4; HAMPE 1991: Abb. 1b; Taf. 4; HAMPE 1994: Abb. 8-11, 13; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 13c-g, 17; Taf. 1, Fig. 1b; Taf. 3, Fig. 1).

Gemeinsamkeiten: Zahnhöhe innerhalb der Spanne der *Xenacanthus*-Arten; Basaltuberkel mit gelenkpfannenartiger Eintiefung; Vaskularisationssystem englumig; Orthodentin der Krone; kein Enameloid.

Unterschiede: Medianspitze mit 1/5 bis 2/3 Lateral spitzenlänge kürzer; Spitzenschnitt lanceolat mit glatten Seitenschneiden; Coronaltuberkel regelmäßig flach und rund/oval; Anzahl der Nährforamina sowohl auf Ober- als auch Unterseite der Wurzel meist deutlich höher um 10 bis ca. 20; lateraler Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone nur 90°-120°.

Vertreter des Genus *Plicatodus* aus dem Stephanium B von Böhmen und dem Unterperm des Saar-Nahe-Beckens (HAMPE 1995: Fig. 2-6).

Gemeinsamkeiten: Zahnbasis flach; Basaltuberkel rund und eingetieft; Krone und Wurzel aus Orthodentin bestehend; Dentintubuli weitgehend parallel mit peripheren Aufspaltungen; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhe bis zu 6 mm; Medianspitze kürzer mit 1/4 bis 1/2 Lateral spitzenlänge; teilweise hohe Anzahl geschwungener, an Hybodontier erinnernde Skulpturleisten; Zahnbasis breit oval; deutlich höhere Zahl an Nährforamina mit bis zu ca. 15 auf beiden Seiten; Coronaltuberkel klein und aus Orthodentin bestehend; Basaltuberkel ohne Schaft; lateraler Anstellwinkel zwischen Krone und Wurzel kleiner mit 100° (*P. jordani*) bis 115° (*P. plicatus*); Vaskularisationssystem weitlumig.

Triodus lauterensis HAMPE 1989 aus dem Stephanium C und tiefes Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens/SW-Deutschland (HAMPE 1989: Abb. 3; HAMPE 1991: Taf. 8, Fig. 4, 5).

Gemeinsamkeiten: Querschnitt der Spitzens ± rund; ca. 3 bis 8 Skulpturleisten je Lateral spitze; Medianspitze mit 1/2 bis 4/5 Lateral spitzenlänge etwa gleich, lediglich der untere Wert ist hier geringer; Basaltuberkel mit pfannenartiger Eintiefung; Coronaltuberkel aus Trabecular dentin mit kleinem Schaft; Krone und Wurzel aus Orthodentin gebildet; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhe 1-2,5 mm; Skulpturleisten lang, teilweise bis nahe der Basis reichend; Anzahl der Nährforamina auf der Wurzeloberseite mit 3 bis 8 und 4 bis 8 auf der Unterseite etwas höher; Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone in Lateralansicht 100-110°; Vaskularisationssystem weitlumig.

Triodus carinatus (FRITSCH 1895) aus dem basalen Perm des Podkrkonoše-Beckens und der Boskovice-Furche/Tschechische Republik (FRITSCH 1895: Taf. 97; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 21; Taf. 2 als „Bohemiacanthus“).

Gemeinsamkeiten: Medianspitze mit 3/4 Lateral spitzenlänge; zwischen 3 und 6 Skulpturleisten je Lateral spitze; Anzahl der Nährforamina auf der Wurzeloberseite ca. 5 bis 6, auf der Unterseite ca. zwischen 2 und 8; Basaltuberkel mit deutlicher Pfanne; Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone 100°-130° (Amplitude hier etwas größer).

Unterschiede: Zähne mit größerer Höhenvariabilität zwischen 1,5 und 4 mm; Skulpturleisten können bis an die Kronenbasis reichen; Coronaltuberkel von ± regelmäßiger, oviform-rhomboider Gestalt; Zahnbasis rhomboid.

Triodus palatinus HAMPE 1989 aus dem unteren Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (HAMPE 1989: Abb. 4; HAMPE 1991: Abb. 1c; Taf. 6, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 2-6; Taf. 8, Fig. 1-3).

Gemeinsamkeiten: Spitzenschnitt gerundet; Coronaltuberkel oft mit Schaft; zwischen 3 und 6 Nährforamina auf Wurzeloberseite und -unterseite; Basaltuberkelpfanne vorhanden; Coronaltuberkel aus Trabecular dentin - Krone und Wurzel aus Orthodentin gebildet; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhen mit 1-3 mm etwas geringer; 6 bis 9 Skulpturleisten je Lateralspitze; Medianspitze mit 1/2 bis 3/4 Lateralspitzenlänge kürzer; Wurzel-Krone Anstellwinkel bei 90-120° niedriger; Vaskularisationssystem weitlumig.

Triodus obscurus HAMPE 1989 aus dem unteren Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (HAMPE 1989: Abb. 5).

Gemeinsamkeiten: Spitzenquerschnitt gerundet; Basaltuberkelpfanne.

Unterschiede: Zahnhöhe lediglich 1-2 mm; Skulpturleisten ausschließlich auf der Labialseite; Medianspitzenhöhe geringer mit 1/2 bis 2/3 Lateralspitzenlänge; Zahnbasis rund bis rhomboid; Anzahl der Nährforamina auf der Wurzeloberseite 2 bis 4 und auf der -unterseite 3 bis 5; lateraler Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone mit 90-120° geringer.

Triodus sessilis JORDAN 1849 aus dem unteren Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (z.B. SCHNEIDER 1985: Taf. IV, Fig. 9-17; HAMPE 1989: Abb. 1-2).

Gemeinsamkeiten: Spitzenquerschnitt gerundet; Medianspitze >2/3 Lateralspitzenlänge; Medianforamen oft vorhanden; Basaltuberkel mit deutlicher, basaler „Gelenkpfanne“; Coronaltuberkel aus Trabeculardentin - Krone und Wurzel aus Orthodentin gebildet; kein Enameloid.

Unterschiede: Zahnhöhe 1-2 mm; in der Regel 6 Skulpturleisten mit „Y“-Verzweigungs- bzw. Vereinigungsmuster im Apicalbereich; Coronaltuberkel rund bis rhomboid, kräftig; Anzahl an Nährforamina mit bis zu 9 je Wurzelseite etwas höher; lateraler Anstellwinkel konstant bei 90°; Vaskularisationssystem weitlumig.

Triodus kraetschmeri HAMPE 1989 aus dem tieferen Abschnitt des oberen Rotliegend im Saar-Nahe-Becken (HAMPE 1989: Abb. 6; HAMPE 1991: Taf. 5, Fig. 1-4; HAMPE 1993: Fig. 3c, 4e).

Gemeinsamkeiten: Medianspitze mit >3/4 Lateralspitzenlänge; Basaltuberkel mit Pfanne; Zahnbasis im Umriß teilweise längsoval; Coronaltuberkel bestehend aus Trabeculardentin - Krone und Wurzel aus Orthodentin; kein Enameloid.

Unterschiede: Zähne mit 1 mm wesentlich kleiner; 5 bis 6 sich in Apicalnähe vereinigende Skulpturleisten; geringere Anzahl an Nährforamina auf Wurzelober- sowie -unterseite (je 2 bis 4); Anstellwinkel stets um 100°; Vaskularisationssystem weitlumig mit großem, zentralen Hohlraum innerhalb der Wurzel.

Vertreter der *moorei*-Gruppe aus der Obertrias von Süddeutschland, England, USA, Indien und Australien (WOODWARD 1889: Pl. XIV, Fig. 4, 5; SEILACHER 1943: Abb. 47-50; JAIN 1980: Fig. 2; JOHNSON 1980: Text-Fig. 1, 3-5).

Gemeinsamkeiten: Umriß der Spitzen rund; ca. 4 bis 8 Skulpturleisten in der oberen Hälfte der Spitzen; Zahnbasis längsoval dreieckig, linguad verjüngt; etwa 4 bis 7 Nährforamina auf der Wurzelunterseite.

Unterschiede: Zahnhöhen mit 2,5 bis 4 mm etwas größer; Medianspitze in der Regel kürzer (1/2 Lateralspitzenlänge; lang und schlank lediglich bei „X.“ *indicus* und „X.“ *parvidens*); Wurzeloberseite mit meist über 10 Foramina; Coronaltuberkel flach, meist oval bis rautenförmig gestaltet; Basaltuberkel kaum bis gar nicht eingetieft; lateraler Anstellwinkel zwischen Krone und Wurzel geringer mit 90° bis 120°.

Anmerkung: Die Histologie der Arten aus dem *moorei*-Kreis ist noch nicht genügend bekannt.

Innerhalb der Bezeichnung zeigen sich deutlich die größten Affinitäten zur Gattung *Triodus* und hier besonders mit *T. lauterensis* aus dem Stephanium C und tiefem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens und *T. carinatus* aus dem basalen Perm des Podkrkonoše-Beckens und der Boskovice-Furche Böhmens. Übereinstimmungen existieren insbesondere in der Länge der Medianspitze, der Anzahl der vertikalen Skulpturleisten auf den Spitzen, der deutlichen Basaltuberkelpfanne. Darüberhinaus hat *Hagenoselache sippeli* noch die

Anzahl der Nährforamina und den lateralen Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone mit *T. carinatus* gemeinsam. Die Dentinstruktur ist mit der Gattung *Triodus* völlig übereinstimmend; ein Enameloid ist wie bei allen bisher untersuchten Xenacanthidenzähnen nicht nachzuweisen. Als wesentliche Unterschiede fallen auf, daß die Zähne des *Hagenoselache sippeli* etwas größer sind und im Vergleich mit *T. carinatus* „isodont“ Darüberhinaus ist das Vaskularisationssystem englumiger als bei *Triodus* und die Skulpturleisten sind auf den oberen Abschnitt der Spitzen beschränkt.

Aus dem frühen Karbon von Zentral-Queensland/Australien bildet TURNER (1993: Fig. 4 u. 5) Zähne ab, die sie als „Xenacanthoid cf. *Diplodoselache woodi*“ beschreibt und die in starkem Maße an die des hier neu eingeführten *Hagenoselache* erinnern. Die australischen Zähne sind mit 0,5 bis 3 mm Höhe kleiner als die des *Hagenoselache sippeli*, zeigen aber ebenfalls nur kurze Skulpturleisten im oberen Abschnitt der Spitzen. Ebenso ist die Anzahl der Nährforamina auf beiden Seiten der Wurzel wie bei *Hagenoselache* aus dem Sauerland gleich, auch das Verteilungsmuster auf der Wurzelunterseite scheint weitgehend identisch (vergl. TURNER 1993: Fig. 5B). Der Coronaltuberkel, wenn auch bei TURNER's abgebildeten Zähnen gut ausgeprägt, ist morphologisch variabel gestaltet und mit möglichem Schaft versehen. Die Höhe der Medianspitze ist nicht genau ermittelbar; sie ist bei den australischen Zähnen meist abgebrochen.

Als Unterschiede sind herauszustellen: Die Zahnbasis der Zähne aus Queensland kann sowohl längs- als auch breitoval ausgebildet sein. Die Medianspitze eines Zahnes (TURNER 1993: Fig. 5A) zeigt zwei labial weit herunterreichende Skulpturleisten.

3.3. Postcranialskelett

Schultergürtel: Das überlieferte, ventrale Fragment des Schultergürtels zeigt im Querschnitt einen rundlich-ovalen Umriß mit einer V-förmigen Vertiefung auf der Lateralseite. Eine sehr ähnliche Ausbildung wurde bei *Orthacanthus senkenbergianus* (HEIDTKE 1982: Abb. 7) und *Diplodoselache woodi* (DICK 1981: Fig. 6) beobachtet.

Hingegen zeigen andere gut beschriebene Gattungen, wie *Triodus* (*T. sessilis* - JAEKEL 1906: Fig. 1; *T. carinatus* - FRITSCH 1895: Taf. 97), *Xenacanthus* (*X. decheni* - FRITSCH 1895: Taf. 101; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Taf. 1, Fig. 2; *X. parallelus* - FRITSCH 1895: Fig. 196; Taf. 92; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 14; *X. ovalis* - FRITSCH 1895: Fig. 205), flach wirkende Verknöcherungen des Schultergürtels mit randlichem Wulst. Einen schwächer ausgebildeten Wulst entlang der anterioren Kante zeigt *Orthacanthus buxieri* (HEYLER & POPLIN 1989: Fig. 3; POPLIN & HEYLER 1989: Fig. 1, 3). Auch „*Expleuracanthus*“ *gaudryi* * besitzt einen von *Triodus* und *Xenacanthus* morphologisch nicht abweichenden Schultergürtel (BRONGNART & SAUVAGE 1888: Pl. III, IV).

Wirbelsäule und Dorsalis: Der Bau der Wirbelsäule und das Skelett der Dorsalis variieren innerhalb der Xenacanthiden nur geringfügig. *Hagenoselache*, von dem Wirbelsäule und Dorsalis nur fragmentarisch überliefert sind, weicht von diesem Grundschema (ungeteilte Neuralspinae und dreigeteilte Radialis der Dorsalia)

* HEYLER führte 1969 (danach durchgehend in der französischen Literatur) die Genusbezeichnung „*Expleuracanthus*“ anstelle des Namens *Pleuracanthus* ein und bezog sich dabei auf das von AGASSIZ 1837 beschriebene erste *Pleuracanthus*-Material.

AGASSIZ (1837) stellte die Gattung *Pleuracanthus* mit der Typus-Art *Pleuracanthus laevissimus* anhand eines Nackenstachels aus den oberkarbonischen Coal Measures Englands auf. Diesen Fund bezog er auf einen Rochen, während er die von ihm *Diplodus* genannten Einzelzähne, ebenfalls aus England, Haien zuschrieb. Spätere Funde bestätigten jedoch eine Zusammengehörigkeit der einzelnen Fragmente zu der Gruppe der Xenacanthiden (BEYRICH 1848, JORDAN 1849, KNER 1867, DAVIS 1880, 1892). Einige Arten der ehemals sehr weit gefaßten Gattung „*Pleuracanthus*“ sind heute dem *Xenacanthus* zuzuordnen, andere dem *Triodus*.

Bislang ist das englische Xenacanthiden-Material nicht wieder untersucht und revidiert worden (HAMPE in Vorbereitung). „*Pleuracanthus*“ *laevissimus* ist nach dem momentanen Wissensstand anhand der in den frühen Arbeiten abgebildeten Zähnen weder der Gattung *Xenacanthus* noch der Gattung *Triodus* eindeutig zuordbar. Auch aus diesem Grund ist es höchst kritisch, dieses Material, welches HEYLER (mdl. Mitt.) selbst nicht studiert hat, als Typus für einen neuen Namen einzusetzen. Leider taucht die Übernahme der ungerechtfertigten Emendation „*Expleuracanthus*“ [ICZN: Art. 33 (b) (iii)] seit kurzem auch im nicht-französischen Sprachkreis auf (s. ZIDÉK 1988, ZAJÍC 1989).

nicht ab. Hinsichtlich der Lage des dorsalen Umrisses des postcranialen Körpers sind die Rekonstruktionen von „*Expluracanthus*“ nach BRONGNIART & SAUVAGE (1888: Fig. 2, 3), später übernommen durch POPLIN & HEYLER (1989: Fig. 6) unrichtig. Bei allen anderen Xenacanthiden, fossil eindeutig belegt, liegt die Rückenlinie zwischen den ungeteilten Neuralspinae und den dreigeteilten Radalia der Dorsalis. Würde diese Linie in „E.“ *gaudryi* entsprechend korrigiert, resultiert anschließend eine Dorsalmorphologie die dem Genus *Xenacanthus* entspricht.

Die exakte Anzahl der Wirbelfortsätze und der Radalia lässt sich bei *Hagenoselache* in Anbetracht der unvollständigen Erhaltung nicht ermitteln.

Pectoralis: Der axiale, biseriale Bau der Brustflosse ist für einen Xenacanthiden typisch. Ungewöhnlich hingegen ist die wahrscheinlich monobasale Ausbildung. *Diplodoselache* (DICK 1981: Fig. 3b, 7) und *Orthacanthus* (*O. senkenbergianus* - HEIDTKE 1982: Abb. 8, 9; KLAUSEWITZ 1986: Fig. 4; KLAUSEWITZ 1987: Bild 9) zeigen tribasale, *Triodus* (*T. sessilis* - SCHWIND 1991: Taf. 35, 36, 43, 46, Fig. 1c-e; *T. palatinus* - SCHWIND 1991: Taf. 49, Fig. 2; *T. carinatus* - FRITSCH 1895: Taf. 97; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 19) und *Xenacanthus* (*X. meisenheimensis* - SCHWIND 1991: Taf. 66, 67, Fig. 2, Taf. 69, Fig. 1; *X. decheni* - SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 1, 7, 13b; *X. parallelus* - SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 14) eine bibasale Modifikation. Schlanken und zarten Segmenten des Axialskeletts bei *Hagenoselache* stehen kräftige, breite Basalelemente der Radalia gegenüber, eine Konstellation, die SCHWIND (1991) auch in der Pectoralis männlicher Individuen von *Triodus* beobachtet hat. Der anhand des Skelettbaus der Pectoralis rekonstruierte etwa blattförmige Umriß der Flosse kommt der Ausbildung in *Orthacanthus* nahe, die anderen Xenacanthiden zeigen einen dreieckigen Flossenenumriß (vergl. Abb. 7C-G). „*Expluracanthus*“ *gaudryi* wurde sowohl durch BRONGNIART & SAUVAGE (1888: Fig. 9) als auch in der modernen Umsetzung durch POPLIN & HEYLER (1989: Fig. 6) mit einem blattförmigen Umriß dieser Flosse rekonstruiert.

Pelvicalis: Das Element des Beckens entspricht in Größe und Umriß den Elementen der bekannten Xenacanthiden. Die Teilung der basipterygoidalen Achse in vier, möglicherweise fünf Segmente ist der Ausbildung bei *Orthacanthus senkenbergianus* (HEIDTKE 1982: Abb. 10, 12; KLAUSEWITZ 1986: Fig. 6; KLAUSEWITZ 1987: Bild 10) mit vier Segmenten recht ähnlich.

Xenacanthus (*X. meisenheimensis* - SCHWIND 1991: Taf. 66, 70; *X. decheni* - FRITSCH 1895: Fig. 221, 222; Taf. 101; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 9, 11; *X. parallelus* - FRITSCH 1895: Fig. 199, 200; Taf. 92, Fig. 1; Taf. 93, Fig. 6; *X. oelbergensis* - FRITSCH 1895: Fig. 208, 209; Taf. 95, Fig. 3; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 24) und *Triodus* (*T. sessilis* - JAEKEL 1906: Fig. 1; SCHWIND 1991: Taf. 37-39, 43, 46, Fig. 1g, 2; *T. carinatus* - FRITSCH 1895: Taf. 97) zeigen bei männlichen Individuen hingegen eine Teilung in etwa zehn Segmente (explizit für „E.“ *gaudryi* - BRONGNIART & SAUVAGE 1888: Fig. 12, 13, Pl. II, V; POPLIN & HEYLER 1989: Fig. 6), bei *Diplodoselache* (DICK 1981: Fig. 8, 9) liegen mindestens acht Segmente vor. Die Radalia der Pelvicalis sind bei *Hagenoselache* auffallend lang (Abb. 9C), sie deuten eine großflächige Flossenmembran an. Bemerkenswert ist die Länge der distalen Segmente der Radalia. Die distale Spitze des Pterygopodiums ist lateral mit Reihen kleiner Sichelhaken besetzt. Eine vergleichbare Modifikation wurde in *O. senkenbergianus* (HEIDTKE 1982: Abb. 12), *T. sessilis* (SCHWIND 1991: Taf. 46, Fig. 1g) und *X. meisenheimensis* (SCHWIND 1991: Taf. 70) beobachtet. Auffallend große Elemente (Kammplatten) beschreiben HOOK & HANSEN (1985) von der Lokalität Linton/Ohio aus dem mittleren Pennsylvanum unter der Bezeichnung *Euctenius* sp., von der bisher als einziger xenacanthider Hai nur *Orthacanthus compressus*, vorwiegend durch isolierte Zähne dokumentiert, bekannt ist. Sein Aufbau der pterygoidalen Achse mit mehr als zehn Segmenten entspricht allerdings dem eines *Xenacanthus* oder *Triodus*.

Gut erhalten ist bei *Hagenoselache* der separate große Haken an der Medianseite des Pterygopodiums. SCHWIND (1991: Taf. 57, Fig. 2a, b) fand diesen Haken bereits bei *Triodus* und nannte ihn „separaten, wikingerhelmhornartigen Sichelhaken“. Diese komplizierte Benennung ist unrichtig, da Wikinger an ihren Helmen niemals Hörner trugen (KENDRICK 1930: 35). Der Begriff „Sichelhaken“ würde auf ein Element mit sehr flachem Querschnitt hindeuten, tatsächlich ist er rund. Nach unserer Ansicht sollte die Umschreibung deskriptiv durch „mesialer Haken des Pterygopodiums“ substituiert werden. Im Rahmen der derzeit laufenden Neubeschreibung des *Orthacanthus senkenbergianus* (HEIDTKE in Vorbereitung) wurde dieser Haken auch am Pterygopodium männlicher Individuen dieser Art entdeckt.

Das separate Schuppengeflecht des *Hagenoselache* distal der Radalia ist dem des *Triodus sessilis* (SCHWIND 1991: Taf. 46, Fig. 1g, Taf. 57, Fig. 2b) und *Xenacanthus meisenheimensis* (SCHWIND 1991: Taf.

70) sehr ähnlich. Ebenso ist es in *O. senkenbergianus* (HEIDTKE in Vorbereitung) und in *Euctenius* sp. (= *O. compressus*?) realisiert.

Analisis: Die Teilung des Anal skeletts in vermutlich acht Radialia, die wiederum in je zwei Segmente zerfallen, entspricht in dieser Modifikation keinem bislang bekannten Xenacanthiden. Tendenzen zur parallelen Verschmelzung der Segmente sind bei *Hagenoselache* angedeutet, jedoch aufgrund von Sedimentbedeckungen nicht zweifelsfrei verifizierbar. Bei anderen gut beschriebenen Xenacanthiden (*Orthacanthus*, *Xenacanthus*, *Triodus*) ist die Anzahl der Radialia wesentlich geringer, sie überschreitet fünf zu trennende Elemente nicht (u.a. FRITSCH 1895, HEIDTKE 1982, SCHWIND 1991, SCHNEIDER & ZAJÍC 1994). Gleichzeitig ist die Reduktion der Radialia durch Parallelverschmelzung bei allen anderen Xenacanthiden weiter fortgeschritten. Eine Ausnahme bildet *Diplodoselache* (DICK 1981: Fig. 4). Das bisher vorliegende Material dieser Gattung wurde ergänzend untersucht. Danach scheinen die basalen Segmente der Analis zu einem Element verschmolzen, der ungünstige Erhaltungszustand lässt hier keine eindeutige Aussage zu.

Das Skelett der Analis in „*Expluracanthus*“ *gaudryi* ist dem in *Xenacanthus* sehr ähnlich; auffallend ist der im französischen Exemplar hervorragend erhaltene Hautschatte mit fast vollständig rundem Umriß der Flosse (BRONGNIART & SAUVAGE 1888: Fig. 5, Pl. II, V; POPLIN & HEYLER 1989: Fig. 6).

Caudalis: *Hagenoselache* zeigt eine Schwanzflosse, die deutlich von der Dorsalis abgesetzt ist, ein Merkmal, das sich auch in *Diplodoselache* (DICK 1981: Fig. 4, 15) und in *Orthacanthus senkenbergianus* (HEIDTKE 1982: Abb. 2, 13; KLAUSEWITZ 1986: Fig. 7; KLAUSEWITZ 1987: Bild 12) wiederspiegelt. Der hoch aufgeschwungene Epicaudallobus erinnert in etwa an *O. senkenbergianus*, während der große langgestreckte Hypochordallobus weitgehend der Ausbildung bei *Diplodoselache* entspricht. In beiden Gattungen ist eine Parallelverschmelzung der Radialia nicht vollzogen. So deutet der gesamte Flossennumriß auf eine Stellung zwischen dem unterkarbonischen *D. woodi* und dem unterpermischen *O. senkenbergianus* hin.

Das Skelett der Caudalis zeigt in *Hagenoselache* einen modifiziert heteroceren Aufbau. Der posterior vorhandene Appendix wird als frühes Merkmal einer beginnenden funktionellen Diphycerkie interpretiert, die ihre deutlichste Ausprägung bei *Xenacanthus* (*X. meisenheimensis* - SCHWIND 1991: Taf. 63, Fig. 1b; Taf. 64-66; *X. decheni* - FRITSCH 1895: Taf. 101; *X. parallelus* - FRITSCH 1895: Taf. 92, Fig. 1, 2; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 14, 15) und *Triodus* (*T. sessilis* - SCHWIND 1991: Taf. 41, 42, Fig. 1b, 3b; Taf. 43; *T. obscurus* - SCHWIND 1991: Taf. 48, Fig. 1f; *T. carinatus* - FRITSCH 1895: Taf. 97; SCHNEIDER & ZAJÍC 1994: Abb. 19) findet.

Die Struktur der Caudalis spiegelt zwischen den verschiedenen Genera einige Entwicklungslinien wider. So zeigt die Größenabnahme des Hypochordallobus eine gleichförmige Entwicklungsreihe *Diplodoselache* - *Hagenoselache* - *Orthacanthus* - *Xenacanthus* (+ *Triodus* + „*Expluracanthus*“). Der Epicaudallobus des *Orthacanthus* (Proportionsänderungen in Richtung Längenzunahme und vertikale Vergrößerung durch Radialia) ist hingegen einerseits direkt aus *Diplodoselache* ableitbar, während *Hagenoselache* mit der Ausbildung eines Appendix in Richtung funktioneller Diphycerkie der Xenacanthidae (*Xenacanthus*, *Triodus*) einen zweiten Weg beschreibt.

Aufgrund seiner Merkmalsverteilung im Postcranialskelett ist *Hagenoselache* deutlich von allen anderen Xenacanthiden verschieden, was sich insbesondere in der ungewöhnlichen monobasalen Ausbildung der Pectoralis oder in der Teilung des Anal skeletts in ca. acht Radialia, die wiederum in je zwei Segmente zerfallen, äußert. Auch ist die Anzahl der Radialia durch Parallelverschmelzung bei allen anderen Xenacanthiden, mit Ausnahme des *Diplodoselache* (er scheint proximal ein singuläres Element besessen zu haben), reduziert worden. Der posterior (caudal) endständige, leicht fächerförmige Appendix wirkt wie ein Vorstadium einer Entwicklung zur funktionellen Diphycerkie.

Es existieren jedoch einige morphologische Parallelen zu *Orthacanthus senkenbergianus*, wie die sehr ähnliche Ausbildung des Scapulocoracoids oder auch die Teilung der basipterygoidalen Achse der Pelvisflosse in nur vier oder fünf Segmente. Auch der hoch aufgeschwungene Epicaudallobus der Caudalflosse erinnert in etwa an den des *O. senkenbergianus*.

Affinitäten zum stratigraphisch älteren *Diplodoselache* spiegeln sich ebenso in der Morphologie des Schultergürtelfragmentes sowie in dem relativ großen, langgestreckten Hypochordallobus wieder.

Xenacanthiden-typisch für *Hagenoselache* sind der axiale Bau der Brustflosse (biseriales Archipterygium), ebenso wie die Morphologie der Dorsalis mit ungeteilten Neuralspinae und dreigeteilten Radialia sowie der Proportionen und des Umrisses der Pelvicalis.

Der rekonstruierte Flossennumriß der Caudalis suggeriert deutlich seine Position zwischen dem unterkarbonischen *D. woodi* und dem unterpermischen *O. senkenbergianus*.

4. Zur Phylogenie des *Hagenoselache*

Mit dem Fund des *Hagenoselache sippeli* erweitern sich die Kenntnisse der Xenacanthiden maßgeblich. Dieser stellt nach einer cladistischen Analyse ein Bindeglied zwischen dem noch sehr urtümlich gebauten *Diplodoselache* und den modernen, seit dem Westfaliium bekannten und geographisch weit verbreiteten Vertretern der Gattungen *Orthacanthus*, *Xenacanthus*, *Triodus* und dem seit jüngstem bekannten *Plicatodus* (HAMPE 1995) dar.

Für den methodisch angewendeten Außengruppen-Vergleich wird die basale Gruppe der Euselachier, die Ctenacanthoidea gewählt. Aufgrund ihrer Eigenschaften (vergl. MOY-THOMAS 1936, ZANGERL 1981, CARROLL 1993) könnten sie vermutlich mit den Xenacanthiden eine gemeinsame bislang noch unbekannte Stammlinie besessen haben.

Das Cladogramm stützt sich auf die Aus- und Bewertung von insgesamt 25 Merkmalen, wobei die Merkmale [1] bis [11] Zahncharakteristika umfassen, die Merkmale [12] bis [15] beschreiben die Zahnhistologie, [16] und [17] sind den Dorsalstachel betreffende Merkmale und [18] bis [25] sind postcraniale Charakteristika:

- [1] Zähne tricuspid mit deutlich separierten Spitzen; plesiomorph: Zähne oft multicuspid, Krone proximal verschmolzen, z.B. in ctenacanthoiden Haien
- [2] Medianspitze stets kürzer als Lateral spitzen; plesiomorph: Medianspitze länger (cladodont Bauplan), praktisch in allen Ctenacanthoidea
- [3] Zahnspitzen lanceolat mit lateralen Schneidkanten; plesiomorph: Zahnspitzen ohne Schneiden, in ctenacanthoiden Haien
- [4] Schneiden crenuliert; plesiomorph: Schneiden glatt, Merkmalsausprägung nicht in Ctenacanthoidea
- [5] Zahnspitzen mit vertikalen, wellenartig geschwungenen Skulpturleisten (hybodontides Muster); plesiomorph: Skulpturleisten gerade verlaufend oder fehlend, z.B. in Ctenacanthoidea
- [6] Zahnbasis ohne labial positionierte Nährforamina; plesiomorph: labiale Foramina vorhanden, in vielen Ctenacanthoidea
- [7] Anzahl der Nährforamina auf der Wurzelober- oder Unterseite in der Regel < 8; plesiomorph: Anzahl der Nährforamina > 8 je Seite, ctenacanthoide Haie
- [8] Wurzeloberseite mit deutlich entwickeltem Coronaltuberkel; plesiomorph: kein deutlich abzugrenzender Coronaltuberkel, fast alle Ctenacanthoidea
- [9] Wurzelunterseite mit prominent entwickeltem Basaltuberkel; plesiomorph: kein Basaltuberkel, lediglich labiale halbmondartige Aufwölbung, alle Ctenacanthoidea
- [10] Basaltuberkel mit gelenkpflanzenartiger Eintiefung; plesiomorph: kein Basaltuberkel, halbmondartige Aufwölbung am labialen Rand, alle Ctenacanthoidea
- [11] Basaltuberkel hervorspringend und gerundet oder zungenförmig; plesiomorph: kein Basaltuberkel, Ctenacanthoidea
- [12] Enameloid der Bezahlung fehlend; plesiomorph: Enameloid-artige periphere Schicht oft ausgebildet, in ctenacanthoiden Genera
- [13] Zahnkrone (Spitzen) aus Orthodentin bestehend; plesiomorph: Spitzen aus Trabeculardentin bestehend, alle Ctenacanthoidea
- [14] Zahnbasis (Wurzel) aus Orthodentin bestehend; plesiomorph: Wurzel besteht aus Trabeculardentin, alle Ctenacanthoidea
- [15] Coronaltuberkel aus Orthodentin bestehend; plesiomorph: Coronaltuberkel aus Trabeculardentin bestehend, alle Ctenacanthoidea
- [16] Dorsalstachel artikuliert mit dem Neurocranium; plesiomorph: kein „Cranialstachel“ ausgebildet, alle Ctenacanthoidea

- [17] Dorsalstachel dorso-ventral abgeflacht und mit lateral angeordneten Dentikelreihen; plesiomorph: runder Querschnitt und mit Dentikel-Doppelreihe auf der posterioren Fläche, z.B. viele Ctenacanthoidea
- [18] Metapterygoidalachse der Pectoralis mit postaxialen Strahlen; plesiomorph: Metapterygoidalachse ohne postaxiale Strahlen, alle ctenacanthoiden Elasmobranchier
- [19] Pectoralis-Artikulation monobasal, Propterygium und Mesopterygium verloren; plesiomorph: bi- oder tribasal, vermutlich alle Ctenacanthoidea
- [20] Teilung der basipterygoidalen Achse der Pelvicalis in 5 oder weniger Segmente; plesiomorph: basipterygoidale Achse mit deutlich mehr als 5 Segmenten, bei ctenacanthoiden Haien unklar
- [21] Ungeteilte, verlängerte Dorsalis; plesiomorph: zwei segelartig gestaltete dorsale Flossen, alle Ctenacanthoidea
- [22] Caudalis mit heterocerkem Winkel < 10°, kombiniert mit vergrößertem Epicaudallobus (= funktionelle Diaphycerie); plesiomorph: Caudalis mit höherem heteroceren Winkel, dabei verkürzter Epicaudallobus, alle bekannten Ctenacanthoidea
- [23] Hypochordallobus mit einer Flossen Hauptachse ausgebildet; plesiomorph: im Hypochordallobus gibt es keine Flossen Hauptachse, alle Ctenacanthoidea
- [24] Analis und Hypochordallobus besitzen innerhalb eines Genus den gleichen Grundbauplan; plesiomorph: Bauplan von Analis und Hypochordallobus verschieden, z.B. Ctenacanthoidea
- [25] Teilung des Analsskeletts in acht Radialia; plesiomorph: Aufteilung in 5 oder weniger Segmente, Ctenacanthoidea

Characters:

- [1] Teeth tricuspid with distinctly separated cusps; plesiomorphous: teeth often multicuspid, cusps proximally fused, e.g. in ctenacanthoid sharks
- [2] Median cusp always shorter than laterals; plesiomorphous: median cusp longer (cladodont design), in practically all Ctenacanthoidea
- [3] Cusps of lanceolate cross-section having lateral cutting edges; plesiomorphous: cusps without cutting edges, in ctenacanthoid sharks
- [4] Cutting edges serrated; plesiomorphous: edges smooth, character not expressed in Ctenacanthoidea
- [5] Cusps with vertically oriented wavy cristae (hybodont pattern); plesiomorphous: cristae straight or lacking, e.g. in Ctenacanthoidea
- [6] No nutrient foramina on the labial side of the base; plesiomorphous: labially positioned nutrient foramina existent, in many Ctenacanthoidea
- [7] Number of nutrient foramina regularly less than 8 per side of base; plesiomorphous: number of nutrient foramina greater than 8, ctenacanthoid sharks
- [8] Upperside of base with well defined coronal button; plesiomorphous: no distinctly developed coronal button, almost all Ctenacanthoidea
- [9] Bottom side of base with prominent basal tubercle; plesiomorphous: no basal tubercle, only half-moon shaped labial margin, all Ctenacanthoidea
- [10] Basal tubercle with concave depression; plesiomorphous: no basal tubercle, half-moon shaped labial margin, all Ctenacanthoidea
- [11] Basal tubercle prominent and rounded or tongue-shaped; plesiomorphous: no basal tubercle, Ctenacanthoidea
- [12] Absence of enameloid in teeth; plesiomorphous: peripheral layer of enameloid often developed, in ctenacanthoid genera
- [13] Crown of teeth (cusps) consists of orthodentine; plesiomorphous: crown consists of trabecular dentine, all Ctenacanthoidea
- [14] Base of teeth consists of orthodentine; plesiomorphous: base consists of trabecular dentine, all Ctenacanthoidea
- [15] Coronal button consists of orthodentine; plesiomorphous: coronal button consists of trabecular dentine, all Ctenacanthoidea
- [16] Dorsal spine articulates with the neurocranium; plesiomorphous: no „cranial“ spine developed, all Ctenacanthoidea
- [17] Dorsal spine dorso-ventrally compressed having laterally arranged denticles; plesiomorphous: rounded cross-section and with two rows of denticles on the posterior surface, e.g. many Ctenacanthoidea
- [18] Metapterygoidal axis of the pectoral fin with postaxial radials; plesiomorphous: metapterygoidal axis without

- postaxial radials, all ctenacanthoid elasmobranchs
- [19] Monobasal articulation of pectoral fin (loss of propterygium and mesopterygium); plesiomorphous: bi- or tribasally, presumably all Ctenacanthoidea
- [20] Division of the basipterygoidal axis of the pelvic fin in 5 or less segments; plesiomorphous: basi-pterygoidal axis with significantly more than 5 segments, in ctenacanthoid sharks unclear
- [21] Undivided, elongated dorsal fin; plesiomorphous: two dorsal fins developed with contours like sails, all Ctenacanthoidea
- [22] Caudal fin with heterocercal angle less than 10°, combined with an enlarged epicaudal lobe (= functional diphycercy); plesiomorphous: caudal fin with greater heterocercal angle, together with a shortened epicaudal lobe, all known Ctenacanthoidea
- [23] Hypochordal lobe having a major skeletal axis; plesiomorphous: no major axis existent in the hypochordal lobe, all Ctenacanthoidea
- [24] Within one genus anal fin and hypochordal lobe show an equal structure; plesiomorphous: skeletal structure of anal fin and hypochordal lobe different, e.g. Ctenacanthoidea
- [25] Division of the skeleton of the anal fin into 8 radials; plesiomorphous: division into 5 or less segments, Ctenacanthoidea

Die Xenacanthiden heben sich deutlich als geschlossenes System gegenüber der hier eingesetzten Außengruppe ab. Sieben eindeutige Synapomorphien kennzeichnen alle Vertreter der Ordnung. Es sind dies die Merkmale der tricuspiden Zähne mit deutlich separierten Spitzen [1], der kürzeren Medianspitze [2], einer Zahnbasis ohne labial positionierte Nährforamina [6], des deutlich entwickelten Coronaltuberkels auf der Wurzeloberseite [8] sowie des prominent entwickelten Basaltuberkels auf deren Unterseite [9], des fehlenden Enameloids der Zähne [12] und schließlich der ungeteilten, verlängerten Dorsalis [21]. Das Merkmal der geringeren Anzahl an Nährforamina (in der Regel < 8) auf der Wurzelober- und Unterseite [7] erfährt in *Xenacanthus* und *Plicatodus* ein Reversal [7R].

Diplodoselache besitzt keine eigene Autapomorphie und steht im Schwestergruppenverhältnis zu allen anderen Xenacanthiden, die sich die Synapomorphien der aus Orthodentin bestehenden Zahndkrone [13], der mit postaxialen Radien versehenen Metapterygoidalachse [18] sowie der im gleichen Genus im Grundbauplan gleich gestalteten Analis und Hypochordallobus [24] teilen.

Hagenoselache, als Adelphotaxon zu den Gattungen *Orthacanthus* (jene Merkmale gehen im wesentlichen zurück auf die am besten bekannte Art *O. senkenbergianus* FRITSCH 1889; die systematische Stellung der Arten der Gattung *Orthacanthus* ist zur Zeit im Umbruch begriffen, SOLER-GIJÓN in Vorbereitung; HEIDTKE in Vorbereitung), *Xenacanthus*, *Triodus* und *Plicatodus* besitzt zwei Autapomorphien, lokalisiert im postcranialen Bereich: die offensichtlich monobasale Artikulation der Pectoralis [19] und die Teilung des Analsskeletts in acht Radialis [25].

Auch *Orthacanthus* ist durch zwei Autapomorphien ausgezeichnet, die crenulierte Schneiden der Zahnspitzen [4] und den hervorspringenden, gerundeten oder zungenförmigen Basaltuberkel der Wurzelunterseite [11]. Als Schwestergruppe zu *Xenacanthus*, *Triodus* und *Plicatodus* ist er mit diesen Gattungen durch die Synapomorphie der Ausbildung einer Flossen Hauptachse des Hypochordallobus der Caudalis [23] verbunden.

Die folgenden, recht eng miteinander in Beziehung stehenden Genera *Xenacanthus*, *Triodus* und *Plicatodus* teilen sich folgende Synapomorphien: der Dorsalstachel artikuliert stets mit dem Neurocranium [16] (unterschiedlich ist die Situation innerhalb der Gattung *Orthacanthus*: *O. senkenbergianus* trägt einen Stachel, der im Bereich des Schultergürtels positioniert ist; andere Arten besitzen Nacken- bzw. Kopfstachel, z.B. *O. boemicus*, Westfaliidum D aus Böhmen), er ist zudem dorso-ventral abgeflacht und mit je einer lateral angeordneten Dentikelreihe versehen [17] und die Morphologie der Caudalis beschreibt eine funktionelle Diphycerie bei vergrößerter Epicaudallobus [22]; der heterocerke Winkel beträgt weniger als 10° (zur Erläuterung, siehe THOMSON 1976). Lediglich in *Plicatodus* ist letzteres Merkmal bislang nicht bekannt. Die überlieferten anterioren Skelettelemente des Typus unterscheiden sich gesamtmorphologisch kaum von denen des *Triodus* oder *Xenacanthus* (HAMPE 1995) und lassen daher auch keine Überraschungen für den posterioren Abschnitt vermuten. Weiter ist die Gruppe in dieser Merkmalsanalyse nach dem Muster der Dichotomie nicht aufschlüsselbar (Abb. 12).

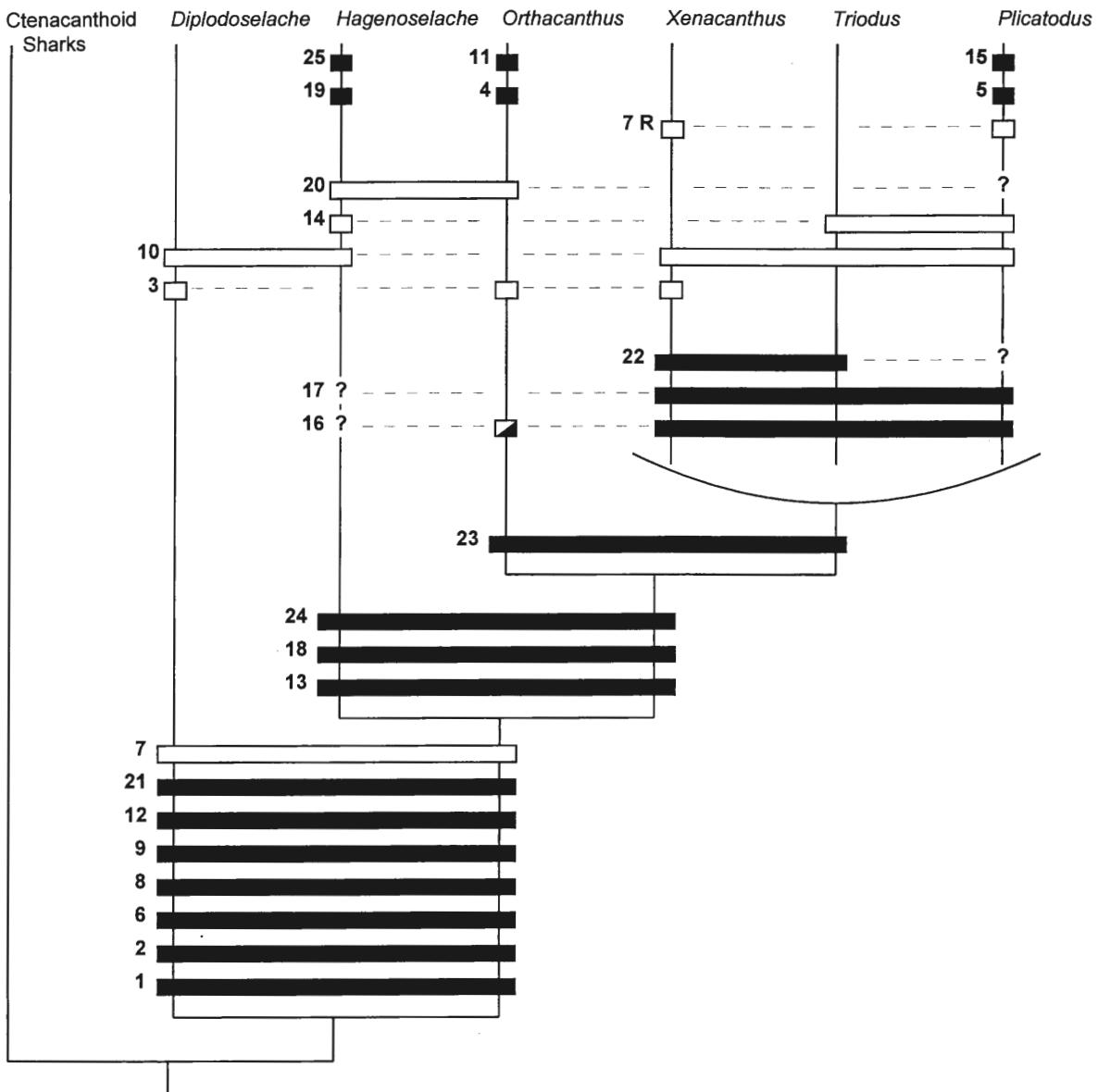


Abb. 12: Cladogramm der Ordnung Xenacanthida.

fig.12: Cladogram of the order Xenacanthida.

Used for out-group comparison: Superfamily Ctenacanthoidea ZANGERL 1981

Genera

Diplodoselache DICK 1981

Hagenoselache n.gen.

Orthacanthus* AGASSIZ 1843

Xenacanthus BEYRICH 1848

Plicatodus HAMPE 1995

Triodus JORDAN 1849

*Features of the skeleton chiefly originate from the knowledge of *O. senkenbergianus* FRITSCH 1889.

Die Gattung *Plicatodus* ist eindeutig durch zwei Autapomorphien gekennzeichnet. Es sind dies das hyodontide Muster auf den Zahnspitzenoberflächen aus vertikalen, wellenartig geschwungenen Skulpturleisten [5] sowie dem aus Orthodentin bestehenden Coronaltuberkel [15]. *Xenacanthus* und *Triodus* lassen sich aufgrund fehlender Autapomorphien nicht eindeutig definieren.

Eine Reihe von Homoplasien sind für die Ordnung der Xenacanthida ebenso nachweisbar. So haben *Diplodoselache*, *Orthacanthus* und *Xenacanthus* die lanceolat abgeflachten Zahnspitzen mit lateralen Schneidkanten gemeinsam [3]. Innerhalb der Xenacanthida besitzen sämtliche hier behandelten Gattungen mit Ausnahme des *Orthacanthus* durchgehend konvergent einen gelenkpfannenartig eingetieften Basaltuberkel [10]. Das Merkmal der aus Orthodentin bestehenden Zahnbasis [14] bei *Hagenoselache*, *Plicatodus* und *Triodus* muß in dieser Analyse ebenso als Parallelentwicklung gewertet werden, obwohl diese Entwicklung im Vergleich mit anderen Elasmobranchiergruppen als evolutive Neubildung angesehen werden kann. Darüberhinaus hat der ursprünglichere *Hagenoselache* die Teilung der basipterygoidalen Achse der Pelvicalis in 5 oder weniger Segmente mit *Orthacanthus* gemeinsam [20].

Wahrscheinlich sind die Xenacanthiden monophyletisch. Jedes Taxon dieser Ordnung besitzt, so demonstrieren es auch die sieben gemeinsamen Synapomorphien, mit jeder anderen Gattung dieser Gruppe erheblich engere morphologische Beziehungen als mit jeder anderen Form außerhalb der Xenacanthida.

In ihrer phylogenetischen Entwicklung repräsentiert *Hagenoselache sippeli* ein interessantes Beispiel für die Kombination von Funktionselementen im Skelett der Xenacanthiden. Die neue Gattung füllt eine große zeitliche Lücke, die zwischen *Diplodoselache* aus dem Viséum und den im Westfaliium und Stephanium weit verbreiteten Vertretern dieser Ordnung bestand. *Hagenoselache* zeigt zwar Zähne vom „*Triodus*“-Typ, aber einen Innenbau insbesondere der Caudalflossen, der ihn als Bindeglied zwischen *Diplodoselache* und *Orthacanthus* erscheinen läßt.

Die Ausbildung von Hornstrahlen, sogenannter Ceratotrichia, ein für die Gattung *Xenacanthus* zur Unterstützung der paarigen Flossen bislang als charakteristisches Merkmal angesehen, wird in der vorangegangenen Analyse nicht verwendet, da sie nicht immer erhaltungsfähig zu sein scheinen, bzw. ihre Ausprägung möglicherweise ontogenetisch gebunden ist.

Interessant ist die Feststellung, daß nach Auswertung der verwendeten Merkmale die Ordnung der Xenacanthida hauptsächlich durch Zahnmerkmale definiert wird, ebenso wie der Gattungslevel, hier durch die Autapomorphien gekennzeichnet. Die dazwischen befindlichen Gruppierungen bzw. Aufspaltungen (würde in etwa Familienlevel entsprechen) sind überwiegend durch Skelettmerkmale klassifiziert.

5. Zusammenfassung

Der neu beschriebene Xenacanthide *Hagenoselache sippeli* aus dem unteren Oberkarbon (Namurium B) stellt mit seinen Charakteristiken ein Bindeglied zwischen dem unterkarbonischen (Viséum) *Diplodoselache* und den modernen Xenacanthiden des Westfaliums bis Perms dar. Das wertvolle Fundgut, bislang bestehend aus einem artikulierten Exemplar, ist weitgehend vollständig erhalten, wenngleich der für Xenacanthiden typische Dorsalstachel nicht überliefert ist.

Auffallend ist das im Verhältnis zur Gesamtkörperausdehnung relativ kleine Cranium. Die Kieferelemente enthalten Xenacanthiden-typische Zähne, die insbesondere im Hinblick auf das Vorhandensein von Skulpturleisten und ihrer Dentinstruktur sehr denen des *Triodus* ähneln.

Die vermutlich monobasale Anheftung der Pectoralis ist nur von *Hagenoselache* bekannt. Auch das Anal-skelett aus acht einfach geteilten Radalia bestehend ohne Verschmelzungstendenzen ist in der Dokumentation der Xenacanthiden neu. Nur *Diplodoselache* besaß anstelle der Radalia proximal eine Art plattiges Element. Erwähnenswert ist die Ähnlichkeit mit *Orthacanthus* die Teilung der basipterygoidalen Achse der Pelvicalis betreffend: sie ist durch eine nur geringe Anzahl, bestehend aus lediglich vier oder fünf Segmenten, gekennzeichnet. Der Struktur der Caudalis zeigt Affinitäten sowohl zu *Diplodoselache* als auch zu *Orthacanthus*, wobei der hoch aufgefächerte Epicaudallobus in starkem Maße an den des *O. senkenbergianus* und der ausgedehnte, langgestreckte (beinahe doppelt so lang wie die Analis) Hypochordallobus dem bei *D. woodi* erinnert.

Im Hinblick auf die Gesamtmorphologie der Caudalregion lässt sich eine Entwicklungsreihe rekonstruieren, die sicherlich auch an die Änderungen der Lebensumstände vom Freischwimmer zu sich in Bodennähe fortbewegenden Vertretern angepaßt sein dürften: *Diplodoselache* - *Hagenoselache* - *Orthacanthus* - *Xenacanthus* (einschließlich *Triodus*). Der in der Medianen verlängerte posterior positionierte Appendix scheint bei *Hagenoselache* den Beginn einer funktionalen Diphycerkie anzudeuten.

Die Xenacanthida sind vermutlich monophyletisch. In einer cladistischen Analyse können deutlich sieben Merkmale als allen Gattungen dieser Ordnung gemeinsame Synapomorphien gewertet werden. Die besondere Stellung des *Hagenoselache* und seine abweichenden Merkmalskombinationen könnten ihn als Mitglied einer neuen Familie auszeichnen. Zukünftige Funde in der noch zugänglichen Lokalität in Hagen-Vorhalle, auch im Hinblick auf die Stachelmorphologie, sollten diese Annahme erst noch bestätigen.

6. Dank

Wir danken Herrn W. SIPPEL, Ennepetal, für die Überlassung des Materials zur wissenschaftlichen Bearbeitung. Herr K. SCHUCHMANN, Mainz, präparierte mit großer Akribie Zähne für die histologische Beschreibung aus dem Cranialskelett. Frau Dr. R.L. PATON und Herr Dr. M.A. TAYLOR, beide Edinburgh, ermöglichen uns Vergleichsstudien an *Diplodoselache*. Außerdem danken wir Herrn Dr. H. MERK, Bingen/Rhein, für seine Hilfe bei der röntgenologischen Untersuchung des Schädelrestes. Zu großem Dank sind wir Frau D. HERR-HEIDTKE, Bad Dürkheim, und Frau E. SIEBERT, Berlin, die einen Großteil der photographischen und zeichnerischen Dokumentation des Postcranialskeletts sowie der Graphiken ausführten, verpflichtet. Nicht zuletzt geht unser Dank an Herrn Prof. J.A. BOY, Mainz, für die Durchsicht des Manuskripts und die fruchtbaren Anregungen.

7. Literatur

- AGASSIZ, L. (1837): Recherches sur les Poissons fossiles. 3. Contenant l'Histoire de l'Ordre des Placoïdes.– 422 S., 65 Taf.; Neuchâtel (Petitpierre).
- BEYRICH, E. (1848): Über *Xenacanthus decheni* und *Holacanthus gracilis*, zwei Fische aus der Formation des Rothliegenden in Norddeutschland.– Preuss. Akad. Wiss. Ber., S. 24-33; Berlin.
- BRAUCKMANN, C. (1991): Arachniden und Insekten aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (Oberkarbon; West-Deutschland).– Veröffentl. Fuhlrott-Mus., 1: 1-275, 78 Abb., 6 Tab., 25 Taf.; Wuppertal.
- BRAUCKMANN, C., KOCH, L. & KEMPER, M. (1985): Spinnentiere (Arachnida) und Insekten aus den Vorhalle-Schichten (Namurium B; Ober-Karbon) von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).– Geol. Paläont. Westf., 3: 1-132, 57 Abb., 23 Taf.; Münster.
- BRONGNIART, M.C. & SAUVAGE, M.E. (1888): Faunes ichthyologique et entomologique.– Bull. Soc. l'Ind. min., 3. sér., 2: 1-120, 15 Abb., 16 Taf.; St. Etienne.
- CARROLL, R.L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. – 684 S., 710 Abb., 4 Tab., 1 Anh.; Stuttgart (Thieme).
- DAVIS, J.W. (1880): On the genus *Pleuracanthus*, AGASS., including *Orthacanthus*, AGASS., and GOLDF., *Diplodus*, AGASS., and *Xenacanthus*, BEYR.– Quart. J. Geol. Soc. London, 36: 321-336, 10 Abb., 1 Taf.; London.
- DAVIS, J.W. (1892): On the fossil fish-remains of the coal measures of the British Islands. – Sci. Trans. Roy. Dublin Soc., 4(2): 703-748, 9 Taf.; Dublin.
- DICK, J.R.F. (1981): *Diplodoselache woodi* gen. et sp. nov., an early Carboniferous shark from the Midland Valley of Scotland.– Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci., 72: 99-113, 15 Abb.; Edinburgh.
- FRITSCH, A. (1889): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 2. – 114 S., 71 Abb., 42 Taf.; Prag (Fr. Rivnáč).
- FRITSCH, A. (1895): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 3.– 132 S., 22 Abb., 42 Taf.; Prag (Fr. Rivnáč).
- GROSS, W. (1973): Kleinschuppen, Flossenstacheln und Zähne von Fischen aus europäischen und nordamerikanischen Bonebeds des Devons.– Palaeontogr. Abt. A, 142: 51-155, 35 Abb., 11 Taf.; Stuttgart.
- HAMPE, O. (1988a): Über die Bezahlung des *Orthacanthus* (Chondrichthyes: Xenacanthida; Oberkarbon-Unterperm).– Paläont. Z., 62(3/4): 285-296, 3 Abb.; Stuttgart.

- HAMPE, O. (1988b): Über die Bezahlung des *Xenacanthus* (Chondrichthyes: Xenacanthida; Unterperm, SW-Deutschland).– N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1988**(12): 743-756, 4 Abb.; Stuttgart.
- HAMPE, O. (1989): Revision der *Triodus*-Arten (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (Oberkarbon-Perm, SW-Deutschland) aufgrund ihrer Bezahlung. – Paläont. Z., **63**(1/2): 79-101, 7 Abb.; Stuttgart.
- HAMPE, O. (1991): Histologische Untersuchungen an fossilen Zähnen der Haifisch-Ordnung Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) mit Hilfe der Fluoreszenzmikroskopie. – Leica Mitt. Wiss. Tech., **10**(1): 17-27, 2 Abb., 8 Taf.; Wetzlar.
- HAMPE, O. (1993): Variation of xenacanthid teeth in the Permo-Carboniferous deposits of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany). – [In:] HEIDTKE, U. (compiler): New Research on Permo-Carboniferous Faunas. – POLLICHIA-Buch, **29**: 37-51, 5 Abb.; Bad Dürkheim.
- HAMPE, O. (1994): Neue Erkenntnisse zur permokarbonischen Xenacanthiden-Fauna (Chondrichthyes: Elasmobranchii) und deren Verbreitung im südwestdeutschen Saar-Nahe-Becken. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **192**(1): 53-87, 14 Abb.; Stuttgart.
- HAMPE, O. (1995): *Plicatodus jordani* n.g., n.sp., a new xenacanthid shark from the Lower Permian of Europe (Saar-Nahe Basin, Germany). – [In:] ARSENAULT, M., LELIÈVRE, H. & JANVIER, P. (eds.): Studies on Early Vertebrates (VIth International Symposium, 1991, Miguasha Parc, Quebec). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. 4^e sér., Section C, **17**(1-4): 209-226, 7 Abb.; Paris.
- HEIDTKE, U. (1982): Der Xenacanthide *Orthacanthus senckenbergianus* aus dem pfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). – Mitt. POLLICHIA, **70**: 65-86, 14 Abb.; Bad Dürkheim.
- HEIDTKE, U.H.J. (1995): *Acanthodes sippeli* n.sp., ein Acanthodier (Acanthodii: Pisces) aus dem Namurium (Karbon) von Hagen-Vorhalle. – Geol. Paläont. Westf., **39**: 5-14, 5 Abb.; Münster.
- HEYLER, D. (1969): Vertébrés de l'Autunien de France. – Cahiers de Paléont., 259 S., 166 Abb., 52 Taf.; Paris (CNRS).
- HEYLER, D. & POPLIN, C. (1982): Sur quelques neurocrânes d'elasmobranches du Permien du Bassin d'Autun (Saône-et-Loire, France). – Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **68**(1): 15-32, 3 Abb., 2 Taf.; Paris.
- HEYLER, D. & POPLIN, C. (1989): Systematics and relationships among the Xenacanthiformes (Pisces, Chondrichthyes) in the light of Carboniferous and Permian French material. – Act. Mus. Reginaehradecensis, Ser. A: Sci Nat., **22**: 69-78, 4 Abb.; Hradec Králové.
- HOOK, R.W. & HANSEN, M.C. (1985): The ichthyodorulite *Euctenius* from the Middle Pennsylvanian Cannel Coal of Linton, Ohio, identified as an intromittent organ of xenacanth sharks. – Geol. Soc. Amer. Abstracts with programs, **17**(2): 95; Boulder, CO.
- HOTTON, N. (1952): Jaws and teeth of American xenacanth sharks. – J. Paleont., **26**: 489-500, 4 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Tulsa, OK.
- INTERNATIONAL CODE OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. – XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences (1985): 338 S., 3. Aufl.; Huddersfield/England (H. Charlesworth and Co. Ltd.).
- JAEKEL, O. (1906): Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und von *Polyacrodus (Hybodus) Hauffianus*. – Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde, **1906**: 155-159, 2 Abb.; Berlin.
- JAIN, S.L. (1980): Freshwater xenacanthid (=pleuracanth) shark fossils from the Upper Triassic Maleri Formation, India. – J. Geol. Soc. India, **21**: 39-47, 2 Abb., 1 Tab.; Kalkutta.
- JOHNSON, G.D. (1980): Xenacanthodii (Chondrichthyes) from the Tecovas Formation (Late Triassic) of West Texas. – J. Paleont., **54**(5): 923-932, 5 Abb.; Lawrence, KS.
- JORDAN, H. (1849): *Triodus sessilis*, ein neuer Fisch der Kohlenformation von Lebach. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1849**: 843, 2 Abb.; Bonn.
- KENDRICK, T.D. (1930): A history of the vikings. – 412 S., 40 Abb., 12 Taf.; London (Methuen & Co. Ltd.).
- KLAUSEWITZ, W. (1986): Redescription of *Orthacanthus senckenbergianus* FRITSCH. – Proc. Second Internat. Conf. Indo-Pacific Fishes: 125-132, 12 Abb.; Tokyo.
- KLAUSEWITZ, W. (1987): Der „senckenbergische Urdornhai“ *Orthacanthus senckenbergianus*. – Nat. Mus., **117**(5): 135-142, 15 Abb.; Frankfurt a.M.
- KNER, R. (1867): Über *Orthacanthus dechenii* GOLDF. oder *Xenacanthus dechenii* BEYR. – Sitz.-Ber. Math.-Naturw. Kaiserl. Akad. Wiss., **55**: 540-584, 10 Taf.; Wien.
- MOY-THOMAS, J.A. (1936): The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous of Glencarholm, Eskdale. – Proc. Zool. Soc. London, **3**: 761-788, 19 Abb., 2 Taf.; London.
- NELSON, J.S. (1984): Fishes of the world. – 523 S., zahlr. Abb., 2 Anh.; New York (Wiley).
- PATTEISKY, K. (1959): Die Goniatiten im Namur des Niederrheinisch-Westfälischen Karbonegebietes. – Mitt. Westf. Berggewerkschaftskasse, **14**: 1-66, 18 Abb., 14 Taf.; Herne.
- POPLIN, C. & HEYLER, D. (1989): Évolution et phylogénie des Xenacanthiformes (=Pleuracanthiformes) (Pisces, Chondrichthyes). – Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **75**(4): 187-222, 12 Abb., 2 Taf.; Paris.
- ROMER, A.S. (1964): The braincase of the Paleozoic elasmobranch *Tamniobatis*. – Bull. Mus. Comp. Zool., **131**(4): 87-105, 4 Abb., 1 Taf.; Cambridge, MA.

- SCHAEFFER, B. (1981): The xenacanth shark neurocranium, with comments on elasmobranch monophyly.– Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **169**(1): 1-66, 26 Abb., 1 Tab.; New York.
- SCHNEIDER, J. (1985): Elasmobranchier-Zahntypen (Pisces, Chondrichthyes) und ihre stratigraphische Verbreitung im Karbon und Perm der Saale-Senke (DDR).– Freiberger Forsch.-Heft., **C400**: 90-100, 3 Abb., 4 Taf.; Leipzig.
- SCHNEIDER, J. (1988): Grundlagen der Morphogenie, Taxonomie und Biostratigraphie isolierter Xenacanthodier-Zähne (Elasmobranchii).– Freiberger Forsch.-Heft., **C419**: 71-80, 2 Abb., 1 Taf.; Leipzig.
- SCHNEIDER, J.W. & ZAJÍC, J. (1994): Xenacanthiden (Pisces, Chondrichthyes) des mitteleuropäischen Oberkarbon und Perm - Revision der Originale zu GOLDFUSS 1847, BEYRICH 1848, KNER 1867 und FRITSCH 1879-1890.– Freiberger Forsch.-Heft., **C452**: 101-151, 31 Abb., 3 Taf.; Leipzig.
- SCHROEDER, H.E. (1992): Orale Strukturbiologie. Entwicklungsgeschichte, Struktur und Funktion normaler Hart- und Weichgewebe der Mundhöhle und des Kiefergelenks.– 421 S., 132 Abb., 26 Tab.; Stuttgart (Thieme).
- SCHWIND, C. (1991): Zur Organisation und zur Phylogenie der beiden Gattungen *Triodus* und *Xenacanthus*.– 201 S., 5 Abb., 71 Taf.; Mainz [unveröff. Diss.].
- SEILACHER, A. (1943): Elasmobranchier-Reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper Würtembergs.– N. Jb. Min. Geol. Paläont. Mh., **1943**: 256-292, 50 Abb.; Stuttgart.
- THOMSON, K.S. (1976): On the heterocercal tail in sharks.– Paleobiol., **2**(1): 19-38, 15 Abb., 4 Tab.; Chicago, IL.
- TURNER, S. (1993): Early Carboniferous microvertebrates from the Narrabeen Range, central Queensland.– Mem. Ass. Australas. Palaeontols., **15**: 289-304, 14 Abb.; Sydney.
- WOODWARD, A.S. (1889): Palæichthyological notes. 2. On *Diplodus Moorei*, sp. nov., from the Keuper of Somersetshire.– Ann. Mag. Nat. Hist., **3**(6): 297-302, Taf. 14; London.
- ZAJÍC, J. (1989): Remains of Permo-Carboniferous vertebrates from the HK-1 borehole (Horní Kalná, Krkonoše/Piedmont Basin, East Bohemia).– Vest. Ústr. úst. geol., **64**(5): 287-296, 3 Abb., 4 Taf.; Prag.
- ZANGERL, R. (1981): Chondrichthyes I - Paleozoic Elasmobranchii.– [In:] SCHULTZE, H.-P. (ed.): Handbook of Paleichthyology, **3A**: 115 S., 116 Abb.; Stuttgart (Fischer).
- ZIDÉK, J. (1988): Hamilton quarry (Kansas, Late Pennsylvanian) Chondrichthyes.– Reg. Geol. Paleont. Upper Paleozoic Hamilton area, KGS Guidebook Series, **6**: 167-172, 4 Abb.; Lawrence, KS.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Geologie und Paläontologie in Westfalen](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Hampe Oliver, Heidtke Ulrich H. J.

Artikel/Article: [Hagenoselache sippeli n. gen. n. sp., ein früher xenacanthider Elasmobranchier aus dem Oberkarbon \(Namurium 8\) von Hagen-Vorhalle \(NW-Sauerland/Deutschland\) 5-42](#)