Kurzfassung:

Die in einer tonigen Spaltenfüllung eines Steinbruches bei Nehden nahe Brilon (Hochsauerland) entdeckte Wirbeltier-Fauna wird beschrieben und gewertet. Die Tone bzw. Schluffe lassen sich als Aptium (höhere Unterkreide) und ungefähres Äquivalent des Weald-Clay der Wealden-Formation SE-Englands und des "Bernissartian" in SW-Belgien datieren. Dafür spricht das aus dem Fundgut der drei Vorkommen erschlossene ähnliche Faunen- und Florenbild.

Bei den in Nehden gesammelten Vertebraten handelt es sich überwiegend um Reste teils erwachsener, teils jugendlicher Individuen der beiden Arten *Iguanodon atherfieldensis* und *Iguanodon bernissartensis*, Vertreter der Ornithischier (pflanzenfressender Dinosaurier). Dank günstiger Fundumstände ließ sich sogar ein sehr junges *Iguanodon bernissartensis* von nur 2-3 m Länge rekonstruieren.

Die übrige Nehdener Wirbeltierfauna setzt sich aus sehr bruchstückhaften Resten von Krokodilen, Schildkröten und, äußerst selten, Fischen zusammen. Vermutlich liegen auch zwei allerdings sehr schlecht erhaltene Reste eines kleinen Ornithischiers aus der Verwandtschaft von *Hypsilophodon* und eines Raubsauriers (Theropoda, Dinosauria) vor.

Im Unterschied zu Bernissart, wo überwiegend erwachsene, vielleicht an Altersschwäche eingegangene Tiere in einer gewissen Zeitspanne zur Einbettung gelangt zu sein scheinen, weisen die verschiedenen Altersstadien – also die abweichende Mortalitätsrate – bei Nehden darauf hin, daß auch ein katastrophaler, jugendliche Individuen miterfassender Vorgang mindestens im Spiel gewesen sein dürfte.

Abstract:

The vertebrate fauna recovered from clay fissure deposits at a quarry near the village of Nehden in Sauerland is described and reviewed. The clays are dated comparatively as Aptian (late Lower Cretaceous) and approximately equivalent to the Weald Clay unit of the Wealden Formation of S. E. England and the "Bernissartian" of S. W. Belgium. Both these latter formations have yielded very similar faunal and floral assemblages to those found at Nehden.

The vertebrates collected at Nehden include adult and juvenile remains of two species of the ornithischian dinosaur *Iguanodon: I. atherfieldensis* and *I. bernissartensis*; these are in contrast to the mass accumulation of *Iguanodon* recovered from Bernissart, where these dinosaurs were predominantly adult. There is circumstantial evidence to support a reconstruction of a very juvenile *Iguanodon bernissartensis* (body length circa 2-3 metres).

In contrast to the circumstances at Bernissart – where there is archival evidence that the skeletons were not deposited simultaneously, but represent a temporal series of depositions – the presence of a size (and by implication an age) range of individuals makes it seem likely that the skeletons were deposited as a result of some catastrophic event (? flash flood).

The remainder of the vertebrate, fauna' consists of very fragmentary remains of crocodilians, chelonians and extremely rare fish. The presence of an hypsilophodontid ornithischian dinosaur and a theropod saurischian dinosaur is extremely conjectural, based as it is on two very poor specimens.

The presence of an essentially terrestrial ,fauna' of vertebrates and invertebrates, along with the large accumulation of terrestrial plant remains tends to lend some support to the hypothesis that these fossil deposits were the result of some natural disaster.

1. Einführung

Im Jahre 1971 entdeckte Dr. Werner WIRTH bei Nehden östlich Brilon (Hochsauerland) in einem aufgelassenen Kalksteinbruch, der dem Abbau von Kalkspat diente, ein fossilführendes Vorkommen aquatisch sedimentierter Schluffe ("Tone"), das sich in den folgenden Jahren erstmalig unter den Spaltenfüllungen im mitteldevonischen Massenkalk dieser Gegend (STOPPEL et al. 1977, CLAUSEN et al. 1978, MEIBURG 1979) als eine Lagerstätte im Sauerland zuvor unbekannter kretazischer Wirbeltiere erwies (Abb. 1).



Abb. 1: Lagediagramm des Steinbruches in Nehden mit dem nach elektromagnetischen Messungen skizzierten Umri
ß der Spaltenf
üllung (nach VOGELSANG), unveröffentl. Bericht, und KAMP-MANN 1983); A – ehemaliger Steinbruch.

Berichte über die geologische Natur dieser Fundstelle, ihre stratigraphische Zuordnung und über die hier auch geborgene reiche Flora wurden schon früher veröffentlicht (HUCKRIEDE 1982, KAMPMANN 1983). Ein Vergleich der Floren-Reste legt nahe, daß die Schluffe höchstwahrscheinlich in das untere Apt zu stellen sind, d.h. altersmäßig ungefähr dem Weald-Clay des Wealden in SE-England und dem "Bernissartian" Belgiens entsprechen. Die sehr gut erhaltenen und mannigfaltigen Pflanzenreste vermitteln ein recht detailliertes Bild der damaligen Flora von der trockeneren Umgebung bis in die Uferzone eines Binnengewässers mit vielen Koniferen (Kiefern und *Ginkgo*-Verwandten, Araucarien, Sumpfzypressen), aber auch Fruchtständen und Samen von Angiospermen, weiterhin Landfarnen einschließlich *Weichselia* sowie Wasserfarnen und Charaphyceen (KAMPMANN 1983, Abb. 20, Taf. 1-50, 55-56, 60-61). Gelegentlich fand sich auch Bernstein. Es ist eine der reichsten und am besten erhaltenen Vergesellschaftungen von Megasporen, die je entdeckt wurde (KAMPMANN 1983).

Neben der Flora kam eine bedeutsame Wirbeltier-Fauna zutage (HUCKRIEDE 1982, OEKENTORP 1984, HÖLDER & NORMAN 1986). Schon HUCKRIEDE (1982) vermerkte das Auftreten pyritisierter und fragmentarischer Reste von ornithopoden Sauriern (*Iguanodon* sp. und "*Vectisaurus*") sowie von Krokodilen, Schildkröten, Fischen und dazu Insektenresten, Ostracoden, Kokons und Koprolithen. 1979 nahm das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Münster ein größeres Nehdener Grabungsprogramm unter der Leitung von Professor Dr. H. HÖLDER und Dr. K. OEKENTORP in Angriff. Das Projekt erforderte die Beseitigung von 5 m hohem Abraum und den systematischen Aushub mehrerer Tonnen der äußerst zähen fossilführenden Schluffe und kam im vierten Grabungssommer 1982 aus finanziellen Gründen zu einem vorläufigen Abschluß. Die Grabungsleitung vor Ort lag in Händen von Präparator K.-H. HILPERT. Das Ergebnis war die Aufdeckung der konzentriertesten Ansammlung unterkretazischer Wirbeltierreste im westlichen Europa in diesem Jahrhundert. Die meisten Knochenfunde gehören der Dinosaurier-Gattung *Iguanodon* (Ornithischia) an. Die Art des Vorkommens erinnert sehr an jene andere bedeutsame Massenansammlung unterkretazischer Wirbeltiere, die – bei allerdings weit vollständigerer Skeletterhaltung – 1878 bei Bernissart in Südbelgien entdeckt wurde (DUPONT 1878, NORMAN 1980, 1986, 1987a).

Die vorliegende Abhandlung gilt der Beschreibung der Wirbeltier-Funde von Nehden mit zusätzlichen Bemerkungen zu den angewandten Methoden der Bergung und Konservierung des Materials. Sie wurde durch ein kooperatives Studienstipendium der "Royal Society of London" und der Deutschen Forschungsgemeinschaft an den Hauptautor finanziell unterstützt.

Institutsabkürzungen

BMNH – British Museum (Natural History), London GPI – Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Münster IRSNB – Institut Royal des Sciences Naturelles, Brüssel.

2. Ausgrabung vor Ort und Konservierung

Die fossilführenden Tone bzw. Schluffe erfüllen nach erstem Augenschein der sie erschließenden Steinbruchwand in taschenartiger Lagerung eine etwa 10 m breite Spalte in mitteldevonischem Massenkalk, deren Wände mit dicken Bestegen aus grobkristallinem Kalkspat bedeckt sind und die in den Berg hinein höhlenartig überdacht ist (Abb. 2). Elektromagnetische Messungen der unmittelbaren Umgebung im Jahre 1982 (VOGELSANG 1983, unveröffentlichter Bericht) haben diese Fundstelle als einen kleinen Abschnitt innerhalb eines ziemlich weitläufigen, sedimentgefüllten Spaltensystems ausgewiesen, welches nahezu diagonal (NW-SE) über sie hinweg verläuft (Abb. 1). Das Fossillager läßt sich somit als Teil eines weiträumigen, sedimentär verfüllten Kavernensystems im Kalkstein deuten (Karsthöhlen-Füllung, Abb. 2) (HUCKRIEDE 1982, KAMPMANN 1983, OEKENTORP 1984), das sich hier vermutlich entlang einer Störung entwickelt und während der späteren Unterkreide geöffnet hat.

Die bisherige Nehdener Grabung betraf einen offenbar nur kleinen Teil des weit größeren Fossillagers, nämlich ein Quadrat von etwa 8 x 8 m, das etwa 3 m tief ausgehoben wurde. Das Ergebnis ist eine bemerkenswert umfassende Sammlung von Fossilien. Obwohl im Gegensatz zu Bernissart bisher nur wenige Skelett-Teile in Zusammenhang gefunden wurden, ist diese Oberflächenfundstelle doch mindestens ebenso produktiv, wie das unter noch viel schwierigeren Bedingungen in 322-256 m Tiefe abgebaute Fossillager von Bernissart (NORMAN 1986).

Es ist wahrscheinlich, daß weitere Ausgrabungen bei Nehden eine der reichsten Sammlungen unterkretazischer Flora und Fauna der gesamten Welt ergeben würden.

2.1. Das Ausgrabungsverfahren

Im Verlaufe der Ausgrabung und bei der späteren Auswertung des geborgenen Wirbeltier-Materials waren einige ungewöhnliche Schwierigkeiten zu überwinden, von deren Ursachen sich der Hauptautor bei Besuchen der Grabungsstelle im Jahre 1983 sowie an Hand von Grabungsnotizen Karl-Heinz HIL-PERTs ein ihn überraschendes Bild machen konnte.

Während nämlich die Ablagerung der feingeschichteten Schluffe in einem zweifellos sehr energiearmen Milieu erfolgt sein muß, weist die Störung der Feinschichtung und der ihr parallelen, durch inkohlte Pflanzenhäcksel hervorgerufenen Bänderung auf beträchtliche postsedimentäre Deformation. Zeigen doch beide nicht nur Wellung und Faltung, sondern auch steile Lagerung ganzer Tonpakete besonders in der Nähe der Spaltenwände. Die Ursache dürfte im Nachbrechen des Sediments infolge fortschreitender Auflösung des unterlagernden Kalksteins zu suchen sein (Abb. 2; s. auch S. 61).



Abb. 2: Rekonstruktion der Kalkstein-Kaverne von Nehden mit den fossilführenden Schluffen (schematisch).

Die sedimentäre Verformung mag zur Streulage des Fundguts mit beigetragen haben, indem sie ursprünglich noch in Zusammenhang eingelagerte Skelettpartien oder gar ganze Skelette zerriß. Nach Ansicht von H. HÖLDER spielten hierbei Lockerung und Zerfall bereits während des Transports aber die größere Rolle.

Zu Beginn der Grabung wurden ausschließlich isolierte oder fragmentarische, scheinbar durchweg zufällig über die Fundstelle verstreute Knochen geborgen. Das hing, wie sich bald zeigte, aber auch damit zusammen, daß ein Schicht-für-Schicht-Abbau wegen der gestörten Lagerung nicht möglich war. K.-H. HILPERT entschloß sich vorausschauend trotzdem zur genauen Einmessung aller Funde in ein Planquadratnetz, indem er hölzerne Pfosten in 50 cm Abstand um das jeweilige Grabungsgebiet einschlug (Abb. 3). Außerdem wurde jedes Fossil durch einen Metallstreifen mit eingeritzter Ziffer numeriert und in einen der jeweils freigelegten Oberfläche geltenden Plan aus Millimeterpapier eingetragen, ehe es aus dem Sediment gehoben und für den Transport nach Münster verpackt wurde.

Mit metallischem Schwefelkies durchsetzte Knochen und zumal die Gelenkenden erwiesen sich zunächst als robust genug, um ohne weitere Behandlung in situ mit Handschabern aus dem recht zähen Tongestein gelöst und verpackt zu werden. Der Mehrzahl der Knochen, vor allem auch den Schaftpartien ohne solche starke Pyritisierung drohte jedoch rascher Zerfall durch Austrocknung. Sie wurden deshalb während der Freilegung laufend mit dem Steinkleber Epoxidharz (Akemi transparent) gehärtet. In manchen Fällen waren die Gelenkenden vererzt, die Schäfte dagegen nicht. Häufig wurden die Knochen zum Transport in der sie unterfangenden tonigen Matrix belassen. Eingipsen war nicht erforderlich.

Die Präparation im Labor erforderte das Entfernen des noch anhängenden Tons von den Knochen. Gut verfestigte Knochen wurden mit kleinen Handhacken, Spachteln und Sticheln von der Matrix befreit und dann mit einer Kunststofflösung auf Acetonbasis ("Mowilith") getränkt.



Abb. 3: Photo der Grabungsstelle im Jahr 1982 (mit aufgestellten Holzpfosten zur Markierung).

Schlecht verfestigte Knochen wurden in einem speziell angefertigten Vakuumimprägnator behandelt. Große, solche Knochen enthaltende Tonblöcke (Abb. 4) wurden dazu mit Hilfe einer Hängevorrichtung in die Vakuumkammer eingebracht. Hier wurde die Knochenoberfläche mit Polyäthylenglykol-Granulat ("Polywachs") eingedeckt, die Kammer dann verschlossen und die Luft mit einer Vakuumpumpe abgesaugt, wodurch dem Fossil samt Matrix zugleich Wasser entzogen wurde. Anschließendes Erhitzen brachte das Wasser als Dampf zum Entweichen und ließ das Granulat schmelzen, das nun den Knochen und die Matrix imprägnieren konnte (Abb. 5). Große Knochen blieben bis zu sechs Tagen in der Vakuumkammer.

Nach der Behandlung waren Knochen und Ton zunächst elastisch und mußten an der Luft getrocknet werden. Anschließend wurde der Ton manuell oder mit Hilfe mechanischer Meißel entfernt. Reste von Ton und "Polywachs" wurden mit einem Heißluftgebläse entfernt.

Aus dem gesamten, so komplizierten Verfahren, das K.-H. HILPERT und Frau K. AUSTERMANN entwikkelten, gingen gut gehärtete, nur wenig deformierte, sich "wachsig" anfühlende Knochenpräparate hervor, und zwar auch bei solchen Stücken, die vor Ort zunächst eine hoffnungslos schlecht erscheinende Erhaltung aufgewiesen hatten. Es gelang so, mehr als 1400 Knochen zu erhalten.

2.2. Sichtung des Nehdener Iguanodonten-Fundguts

Die vorläufige Untersuchung des gesamten Materials im Geologisch-Paläontologischen Museum der Universität Münster und im Briloner Stadtmuseum sowie die Vorbereitung eines Kataloges dieser Sammlungen durch den Hauptautor zeigten, daß die meisten Nehdener Wirbeltierreste der Ornithischier-Gattung *Iguanodon*, also pflanzenfressenden Dinosauriern, und zwar zwei Arten – *I. bernissartensis* und dem etwas kleineren *I. atherfieldensis* (NORMAN 1980; 1987a) – zuzuschreiben sind. Das bisher geborgene, zerfallene Skelettmaterial stammt dabei von mindestens 15 Individuen und läßt beträchtliche Unter-



Abb. 4: Iguanodon-Knochen im Tonblock.



Abb. 5: Knochen nach der Behandlung mit "Polywachs".

schiede der Körpergröße auch innerhalb einer Art und unabhängig von der artlichen Größendifferenz erkennen, nämlich zwischen etwa 2,5 und 8 m Körperlänge, was für die Beurteilung spezifischer Merkmalsänderungen während des Wachstums wichtig ist. Als noch wichtiger aber erscheint es, daß sich bei der Sichtung verschiedener Wachstumsstadien und dank der sorgfältigen Fundlage-Registrierung unter dem in den Aufsammlungen zunächst zusammenhanglos aufbewahrten Knochenmaterial den Resten eines juvenilen *bernissartensis*-Individuums von nur 2,0-2,5 m geschätzter Länge auf die Spur kommen ließ. Die kleinsten zuvor bekannten Exemplare dieser Spezies liegen in zwei unvollständigen, bei Bernissart zwischen 1878 und 1881 gefundenen Skeletten vor, deren Träger mit 6-7 m geschätzter Länge immerhin etwas größer als das lange, grazile Skelett des erwachsenen *I. atherfieldensis* (IRSNB 1551, s. S. 38) waren. Als Indikator der Körperlänge dieser noch nicht erwachsenen Exemplare von Bernissart dient der Längenvergleich der Oberschenkelknochen: IRSNB 1730 = 87 cm (geschätzt); IRSNB 1726 = 84 cm (geschätzt); IRSNB 1551 = 76 cm.

Die Identifizierung der isolierten Knochen gelang mit Hilfe der Planquadrat-Skizzen: Vier übereinandergelegte Pläne (A-D), welche einen Tiefenfortschritt der Grabung von etwa 3 m entsprachen und die Fundlage der jeweiligen, die Schichtungsebene willkürlich schneidenden Grabungsebene zeigen, ließen erwartungsgemäß zwar keinen horizontalen, überraschenderweise aber einen vertikalen Zusammenhang des Fundguts erkennen, nach dessen Analyse hier ein teilweise zusammenhängendes, sehr jugendliches Skelett vorgelegen zu haben scheint (Abb. 6; schwarze Kreise).

Die bei vielen Knochen schwierige oder unmögliche anatomische Unterscheidung gleichgroßer atherfieldensis- und bernissartensis-Individuen ließ sich im Falle dieses schon im Kindesalter umgekommenen Tiers aufgrund der Kürze der ihm zuzurechnenden Wirbelkörper zugunsten von *I. bernissartensis* treffen.

Der auf solch komplizierte Weise erschlossene, obgleich sehr zerfallene und unvollständige Skelettfund dürfte darauf hinweisen, daß auch bei Nehden vollständige Kadaver eingebettet werden konnten und zu finden sein können, wie das für Bernissart in so hervorragendem Maße gilt. (Diese Beobachtungen scheinen davon unabhängig die frühere Annahme zu belegen, daß diese Ablagerung einer post-sedimentären Störung, möglicherweise durch fortwährende Setzung in ein Kavernen-Spalten-System unterworfen war).

3. Die Wirbeltier-Reste

Neben dem bei weitem überwiegenden Skelettmaterial der beiden *Iguanodon*-Arten *atherfieldensis* und *bernissartensis* mit Individuen sehr unterschiedlicher Altersstadien (s. S. 30) fanden sich fragmentarische Reste wenigstens einer Krokodil-Art cf. *Goniopholis*, die sehr ähnlich der in Bernissart entdeckten Art ist (DOLLO 1883 – und persönliche Vergleiche NORMANs) sowie mindestens einer Schildkröten-Art *Peltochelys duchasteli* (DOLLO 1885 und NORMAN, persönliche Vergleiche). Von Fischen wurden bisher nur isolierte Zähne und Schuppen (KAMPMANN 1983, Taf. 57) und der unbestimmbare Rest eines Schuppen-kleides entdeckt. Bei zwei Funden, die sich einer eindeutigen Identifizierung bisher entzogen haben, dürfte es sich um bruchstückhafte Reste eines großen Raubsauriers (Theropoda, Saurischia) und eines Kleinsauriers aus der Verwandtschaft von *Hypsilophodon* (Ornithischia) handeln.

Leider blieb die Suche nach Kleinsäugerzähnen trotz umfangreicher Schlämmarbeiten bisher ohne gesicherten Erfolg.

Das gesamte Material wird im folgenden Abschnitt beschrieben und vergleichend überprüft.

3.1. Iguanodon bernissartensis BOULENGER 1881

Zum Autor

BOULENGER hat den Namen vorgeschlagen, so daß er nach Artikel 50 der Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur als Autor zu gelten hat, obwohl die erste den Artnamen *bernissartensis* enthaltende Veröffentlichung von VAN BENEDEN (1881) stammt.

Holotypus

IRSNB 1534, ein fast vollständig zusammenhängendes Skelett aus dem "Bernissartian" Belgiens (? = Unter-Apt), (NORMAN 1980).



Abb. 6: Schematisches Diagramm der Ausgrabungsstelle Nehden in der Darstellung eines dreidimensionalen Blockbildes. Dies wurde durch Übereinanderlegen der Planquadrate erreicht, die an der Fundstelle angefertigt wurden. Das Skelett des juvenilen *Iguanodon bernissartensis* wird durch die schwarzen Kreise angezeigt, die anderen Symbole stellen andere *Iguanodon*-Reste dar. Man beachte, wie die runden Symbole in den Gitterebenen diagonal von der Basis bis zur Spitze "driften", daraus läßt sich folgern, daß die sedimentären Schichten sehr steil gestellt waren, (Zahlen = Planquadratnummern).

Bezugsexemplare

Zahlreiche Skelette derselben Fundstelle in Belgien, jetzt in der Sammlung des "Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique", Brüssel (NORMAN 1980; 1987a). Ebenfalls unvollständige Reste dieser Spezies stammen von der Isle of Wight, England (= *Iguanodon seelyi* HULKE 1882) und aus Spanien (SANTAFE-LLOPIS, J.V., CASANOVAS-CLADELLAS, M. L., SANZ-GARCIA, J. L. und CALZADA-BADIA, S., 1979).

Alter

etwa Unter-Apt

Diagnose

Ein großer (etwa 10 m langer) kräftig gebauter ornithopoder Saurier. Schädel groß und hoch, Quadratum säulenartig mit fast geradem Hinterrand, großes an der Präfrontalfläche artikulierendes Supraorbitale (= Palpebrale) mit stumpfem Ende, dem dahinter zusätzlich ein zweites kleines Supraorbitale folgt. Unterkiefer kräftig. 29 vertikale Zahnpositionen in der Maxilla, 24-25 im Dentale. 11 Halswirbel, 16 freie Dorsalwirbel, 8 im Sacrum verschmolzene Wirbel (einschließlich des ersten, eines sacrodorsalen Wirbels, der eine freie Rippe trägt). Scapula kräftig, Blatt nur wenig gebogen oder verbreitert. Intersternale Ossifikation vorhanden. Vorderextremitäten ungefähr 0,7 x so lang wie die Hinterextremitäten und stämmig gebaut. Phalangenzahl der Hand offenbar 2, 3, 3, 2, 4. Sehr großer konischer Daumensporn; 1. Phalange des 2. Fingers kurz und zylinderförmig; Ilium ventral mit breitem "brevis shelf" (einwärts gebogenem ventralen Blatt). Vorderer Pubis-Ast relativ schmal, vorn vertikal ausladend. Metatarsale I kurz und lateral abgeflacht. Phalangenformel des Fußes 0, 3, 4, 5, 0.

Anatomische Beschreibung

Die anatomische Beschreibung dieser Spezies beschränkt sich auf a) eindeutig bestimmtes Material, welches repräsentativ für große oder ausgewachsene Individuen aus den Sammlungen in Münster und Brilon ist und b) Material des anhand der Grabungspläne identifizierten juvenilen Individuums.

3.1.1. I. bernissartensis: Großformatiges Material adulter und subadulter Individuen

Anatomie des Schädels

In Nehden fanden sich mehrere Schädelfragmente, insbesondere ein mäßig großes Neurocranium (GPI 80/225, Abb. 7); ein isoliertes Exoccipitale (GPI – D 407, Abb. 8); eine isolierte unvollständige Maxilla (GPI – G 506, Taf. 1 A); ein unvollständiges rechtes Dentale (GPI – C 849); ein Quadratum und ein Surangulare.

Neurocranium (GPI – 80/225, Abb. 7). Die Schädelkapsel ist mäßig gut erhalten. Die Seitenansicht zeigt, daß die Paroccipital-Fortsätze fehlen. Das gleiche gilt für die hinteren Teile der Frontalia im Überdachungsbereich der Hemisphären und des olfaktorischen Trakts. Die sphenethmoidale Region des Schädels ist unvollständig und der Processus cultriformis des Parasphenoids ist abgebrochen. Abgesehen jedoch von einigen oberflächlichen Beschädigungen des Knochens ist das Neurocranium recht gut erhalten.

Es stimmt sehr gut mit der Beschreibung NORMANs (1980) von *I. bernissartensis* überein. Die Parieta-Iia (P) sind verschmolzen und bilden einen seitlich eingedrückten Mediankamm; ventral grenzen sie an jeder Seite mit einer deutlich markierten horizontalen Sutur an das Laterosphenoid, Prooticum und Opisthoticum. Die antero-lateralen Ränder jedes Parietale biegen seitlich aus, um hier an die Postorbitalia zu stoßen und dabei den Vorderrand der oberen Temporalöffnung (Fenestra temporalis) zu bilden. Nach rückwärts tragen die lateralen und dorsalen Ränder die Ansatzfläche für die Knochenvorsprünge des medialenRandes jedes Squamosums. An dem Berührungspunkt der Suturen zwischen dem Laterosphenoid, Prooticum und Parietale klafft auf jeder Seite eine nicht ossifizierte Lücke als Durchlaß der Vena parietalis (NORMAN, 1987a).

In der Seitenansicht erscheint das Laterosphenoid (lat) als eine verzogene, dreieckige Knochenplatte auf der vorderen Wand der Schädelkapsel. Vorn verjüngt sich diese Platte, biegt lateral um und ver-



Abb. 7: I. bernissartensis, Neurocranium (GPI – 80/225) in linker Seitenansicht
 A b k ü r z u n g e n: bo – Basioccipitale; bpt – Processus basipterygoideus; bs – Basisphenoid; ex – Exoccipitale; fo – Fenestra ovalis; lat – Laterosphenoid; op.boss – opisthotischer Höcker; orb – Orbitospehnoid; p – Parietale; psp – Parasphenoid; sq.s – Suturfläche des Squamosums. Römische Ziffern kennzeichnen craniale Nervenkanäle.

einigt sich mit dem hinteren Rand des Orbitosphenoids (orb). Ventral bildet das Laterosphenoid das Dach für den Ramus ophthalmicus des Nervus trigeminus (V_1).

Das Or bitos phenoid (orb) isteine dicke, gegen die Vertikale schrägstehende Knochenplatte, die die Orbita von der endocranialen Schädelhöhle trennt. Mehrere Nervenöffnungen, die diese Platte bei *Iguano-don* durchdringen, sind aber an diesem Exemplar nicht sichtbar. Das Parasphenoid (psp) ist gut ossifiziert, aber unvollständig erhalten; rückwärts verschmilzt es mit dem Basisphenoid (bsp), wo es den vorderen Teil der Schädelbasis bildet. Unterhalb der Fossa trigemini ist die laterale Wand des Basisphenoids nur schlecht erhalten, bot aber zweifellos einen Ansatz für einen Teil des Constrictor dorsalis – Muskels (NORMAN 1984). Unmittelbar darunter befindet sich ein gut erhaltener Basipterygoid-Fortsatz. Dies ist der erste gut erhalten e Processus basipterygoideus (bpt), der von *Iguanodon* bekannt ist. Der Fortsatz ist schräg postero-ventro-lateral gerichtet, relativ kräftig und im Querschnitt eiförmig. Die Spitze des Fortsatzes hat eine glatte Condylarfläche, die ursprünglich lateral gerichtet war, aber etwas schräg liegt und dorso-ventral stark konvex erscheint. Dicht hinter dem Processus basipterygoideus folgt ein verengter Bereich, der das Eintrittsgebiet der Carotis interna (inneren Kopfschlagader) und des Nervus facialis (VII) in die Schädelbasis durch den Parabasal-Kanal (Canalis vidianus) kennzeichnet. Gleich dahinter bilden die Tubera basisphenoidea hervortretende Höcker unter der otischen Region der Schädelkapsel und der Fenestra ovalis.

Der Hinterrand der Tubera basisphenoidea zeigt die Lage der Sutur mit dem Basioccipitale (bo) an, das unter der ventralen Ausbreitung des Exoccipitale (ex) nur sehr begrenzt in Erscheinung tritt. Der Condylus occipitalis wird medio-ventral vom Basioccipitale und dorso-lateral von den Exoccipitalia gebildet; seine Gelenkfläche ist relativ schwach konvex und nach rückwärts-unten orientiert, was für diese Art als ziemlich untypisch erscheint. Die Seitenwand des Exoccipitale ist für craniale Nerven (X-XII) durchbohrt. Die hinten und oben gelegenen Teile des Neurocraniums, die die paroccipitalen Flügel, die Opisthotica und das Supraoccipitale umfassen, sind ziemlich schlecht erhalten und entziehen sich deshalb einer Beschreibung.

Exoccipitale (GPI – D 407, Abb. 8). Dieses isolierte Element ist sehr gut erhalten, obwohl es etwas mit Eisen-Pyriten inkrustiert ist, und zeigt seine Suturverbindungen recht deutlich.

In der Ansicht nach hinten (Abb. 8 A) zeigt sich die gewölbte Suturfläche (bo.s.) mit dem Basioccipitale sehr deutlich (ohne Anzeichen für mediale Berührung beider Exoccipitalia) und ebenso die mediale Sutur (sm) der Exoccipitalia über dem Foramen magnum. Die hier verbundenen Exoccipitalia bilden einen horizontalen, im Schnitt dreieckigen Balken, auf dem das Supraoccipitale saß. Seitlich vor diesem Balken bildet das Exoccipitale eine verdickte vertikale Wand, die eine schräg geneigte und quergerunzelte Dorsalfläche aufweist. Die Wand legt sich dem Supraoccipitale an, während ihre Dorsalfläche offenbar stabil mit dem Opisthotikum verbunden war (Abb. 8 B, op.s.). Lateral zu dieser Suturfläche ist die Oberfläche durch schräg verlaufende Riefelungen gekennzeichnet, die einen Kontakt mit dem überlappenden Prootikum (pro.s.) anzeigen. Sofort hinter diesem Bereich ist die Knochenoberfläche glatt und erweitert sich nach oben und außen, um den massiven paroccipitalen Flügelfortsatz zu bilden. Der Anterodorsal-Rand dieses Flügels bildet eine Ansatzfläche für das Squamosum, was aber an diesem Stück nicht zu sehen ist.

Ein ständiges Problem bei der Identifizierung dieses speziellen Knochens und seiner Suturen ergibt sich daraus, daß die Exoccipitalia und das Opisthoticum bei vielen Reptilien schon in der frühen Ontogenese häufig nahtlos miteinander verwachsen. Es ist recht gut möglich, daß das auch bei *Iguanodon* so war. In diesem Fall könnte die Nahtfläche, die als Opisthotikum-Sutur (op.s.) identifiziert wurde, in Wirklichkeit ein mediodorsaler Teil einer ziemlich komplizierten Sutur mit dem Prootikum sein.

Q u a d r a tum (GPI – E 799, Abb. 9 A, B). Das rechte Quadratum ist leidlich gut erhalten, es fehlen nur Teile der ausgebuchteten Ansätze (Flügel) für das Jugale und Pterygoid. Der Hauptschaft des Quadratums streckt sich wenig unterhalb des dorsalen Endes gerade und ist auf seiner Rückseite lateral komprimiert; der distale Condylus ist quer verlängert und birnförmig, seitlich verbreitert und medial ziemlich schmal. Der dorsale Gelenkkopf des Quadratums ist klein, schwach konvex und posterodorsal gerichtet; darunter verläuft hinten ein schaftkantiger Grat zum Schaft hinab. Direkt unter dem Gelenkkopf erkennt man beidseitig schwache Striemen im Ansatzbereich von Ligamenten. Der laterale, gegen das Jugale gerichtete Flügel des Quadratums ist an seiner anteroventralen Biegung sehr dünn und an der Kante beschädigt. Unterhalb der Schaftmitte liegt eine Einbuchtung mit gut verknöcherten Rändern, die den Hinterrand des Foramen quadrati (das wahrscheinlich dem Durchtritt eines Blutgefäßes aus dem Oberkiefer diente) bilden. Der mediale, gegen das Pterygoid gerichtete Flügel des Quadratums ist schlecht erhalten, obwohl ein deutlicher, medial-ventral verlaufender Abdruck der Pterygoid-Sutur erkennbar ist (Abb. 9 B, p.s.).



Abb. 8: I. bernissartensis: Isoliertes linkes Exoccipitale (GPI - D 407)

A) von hinten,

B) von vorn.

Abkürzungen: bo.s – basioccipitale Sutur; fm – Foramen magnum; ms – Mediansutur; op.s – Opisthoticum-Sutur; pro.s – Prooticum-Sutur; p.w. – paroccipitale Fortsätze; pyr – Pyrit.



Abb. 9: I. bernissartensis

A) - isoliertes rechtes Quadratum (GPI - E 799) in Seitenansicht,

B) - mediale Ansicht,

C) - isoliertes linkes Surangulare (GPI - D 376) in Seitenansicht

A b k ü r z u n g e n : A) und B): dh – Dorsalende des Quadratums; jw – Jugalbogen; ps – Pterygoid-Sutur; pt.w – pterygoidaler Flügelfortsatz; qf – Foramina des Quadratums; C): qc – Cotylus des Quadratums; rp – Processus retroarticularis; sf – Surangular-Foramen.

Suranglare (GPI – D 376, Abb. 9 C). Dieses isolierte linke (im Unterkiefer oben-außen gelegene) Surangulare paßt größenmäßig ungefähr zu dem oben beschriebenen Quadratum und entspricht in jeder Hinsicht dem eines typischen *Iguanodon bernissartensis.*

Die Gelenkpfanne für das Quadratum ist als Hauptteil des Kiefergelenkes tief und schüsselförmig. Der Proc. retroarticularis ist mäßig gut ausgebildet, ein deutliches Surangular-Foramen verläuft durch die seitliche Wand in den hinteren Bereich der Grube für den Adduktor-Muskel (Fossa adductoris). Verbindungsflächen mit Dentale, Angulare, Articulare und Präarticulare sind erhalten. Weitere wichtige Schädelfragmente gehören dem Kieferbereich an (Taf. 1 und 2).

Maxilla (GPI – G 506, Taf. 1). Dieser unvollständigen rechten Maxilla fehlen die dorsalen Teile einschließlich der Verbindungsnähte mit dem Lacrimale und dem hinteren Teil der Prämaxilla sowie ein Großteil des Jugalfortsatzes.

Der Hauptteil ist aber mit zahlreichen Zähnen erhalten. An seinem beschädigten Oberrand markiert eine flache Vertiefung die Lage der antorbitalen Öffnung. Davor neigt sich die Fläche schräg vorwärts und zeigt einen Teil der glatten Gelenkfläche für die Prämaxilla, die den vorderen Teil des pleurokinetischen Gelenksystems bildet (NORMAN 1984, NORMAN & WEISHAMPEL 1985). Der Hauptteil der Maxilla ist ziemlich dick, mit flacher Mittel- und konvexer Seitenfläche und der Zahnrinne darunter. In der Knochenoberfläche über dem Zahnbereich treten große Foramina aus.

Die Zähne sind mäßig gut erhalten; einige nicht abgenutzte Zahnkronen, die den Kiefer durchbrochen haben, zeigen die charakteristischen Merkmale. Die Zahnkronen der Oberkieferzähne erscheinen in Seitenansicht relativ schmal und sind durch einen sehr markanten vertikalen Hauptgrat (Primärgrat) in zwei etwas ungleiche Hälften geteilt. Außerdem trägt die mit einer dicken Schmelzschicht bedeckte äußere (buccale) Seitenfläche schwächere tertiäre Grate, die aus Dentikeln des Kronenrandes nahe der Kronenspitze hervorgehen. Der mit solchen Dentikeln besetzte bzw. gesägt erscheinende vordere (mesiale) und hintere (distale) Kronenrand verdickt sich aufwärts in anfangs randlich ebenfalls noch gekerbte Strebepfeiler, an die sich die Zähne der nächsten Folge anlehnen.

Im Unterschied zu der äußeren (buccalen) Kronenfläche trägt die innere (linguale) Kronenfläche einen nur sehr dünnen Schmelzbelag. Die Pulpahöhle funktionaler Zähne ist mit Osteodentin verfüllt, während Ersatzzähne noch eine große Pulpahöhle mit offener Wurzel haben.

Dentale (GPI – C 849, Taf. 2 A-C). Dieses große rechte Dentale-Fragment ist nicht gut erhalten. Der vordere Teil, der den Bereich der Symphyse und der Ansatzfläche für das Prädentale einschließt, ist stark erodiert und verbogen; besser steht es mit der die Zähne tragenden und den Meckel'schen Kanal umschließenden Partie, während der hintere Teil mit dem Processus coronoideus wiederum stark beschädigt ist.

Die Zähne sind ziemlich gut erhalten (Taf. 2B, C) und stimmen in allen Merkmalen mit den von *I. bernis-sartensis* beschriebenen (NORMAN 1980) überein (Abb. 10).



Abb. 10: Abgekaute und nachwachsende Unterkieferzähne von Iguanodon sp. von außen (buccal) gesehen.



Abb. 11: *I. bernissartensis*: Hinterer Rückenwirbel (GPI – D 198) in Vorderansicht Abkürzungen: bt – abgebrochener Processus transversus; ns – Neuraldornfortsatz; prz – Präzygapophyse.

Postcraniale Anatomie

Die Wirbelsäule ist in den Nehdener Sammlungen nicht gut vertreten. Die Wirbel sind durch verknöcherte Sehnen versteift. Ein isolierter H a I s wir b e I (Cervicalwirbel) (GPI – D 605) zeigt alle dafür charakteristischen Merkmale. Ebenso ähnlich ist ein sehr gut erhaltener hinterer R ü c k e n wir b e I (Dorsalwirbel) (GPI – D 198, Abb. 11, 12) in Form und Proportionen einem typischen Exemplar von *I. bernissartensis* (NOR-MAN 1980; Abb. 39) aus Bernissart. In Abbildung 12 werden die auf gleiche Höhe des Wirbelzentrums reduzierten Seitenansichten von D 198 und einem typischen hinteren Rückenwirbel des kleineren *I. atherfieldensis* (GPI – S 31) verglichen, wodurch die Unterschiede in den Proportionen sofort sichtbar werden. Der Rückenwirbel von *I. bernissartensis* besitzt vor allem einen beträchtlich kürzeren und breiteren neuralen Dornfortsatz und ein deutlich kürzeres Centrum.



Abb. 12: Rückenwirbel in Seitenansicht

A) (GPI-S 31) hinterer Rückenwirbel von I. atherfieldensis;

B) - (GPI - D 198) hinterer Rückenwirbel von I. bernissartensis.

 $Vereinfachter Vergleich \, durch \, Verkleinerung \, von \, B), so \, daß \, die \, H\"{o}he \, des \, Centrums \, und \, der \, Neuralbogen \, in \, beiden \, gleich \, ist.$

Abkürzungen: ncs – neurocentrale Sutur; poz – Postzygapophyse.



Abb. 13: I. bernissartensis

A) – zusammenhängende Sacralelemente in Dorsalansicht (oberes Centrum GPI – D 356, unteres Centrum GPI – D 328, Sacralrippe GPI – D 320). Man beachte den großen sacralen Neuralkanal und die intervertebrale Stellung der Sacralrippe.

B) – Vorderansicht von zusammenhängendem Sacralcentrum (GPI – D 536) und Sacralrippe.

Abkürzungen: na.s – Suturfläche für den Neuralbogen; ncs – neurocentrale Sutur; np – Durchlaß für lateralen Nerv; peg – zapfenartiger Fortsatz auf dem Vorderrand des Sacralcentrums; s.il – Suturfläche für das Ilium; sr – Sacralrippe; ss – Suturflächen für Sacralrippe und Neuralbogen-Pedikel bei intervertebraler Verbindung. Das S a c r u m ist schlecht repräsentiert. Doch liefern die drei vorhandenen Fragmente recht interessante und bisher unbekannte Informationen über die Gestalt dieses Knochens. Zwei große isolierte Wirbelkörper des mittleren Sacralbereichs (GPI – D 536, D 328) zeigen die Suturflächen, die in Verbindung mit den angrenzenden Sacralwirbeln und - rippen standen, sehr deutlich. In Abb. 13 A sind die beiden Wirbelkörper künstlich artikuliert. Obwohl sie wahrscheinlich nicht von einem Individuum stammen, passen sie recht genau ineinander und lassen eine zwischen ihnen bestehende Zapfen-Gruben-Gelenkung erkennen, wie sie GILMORE (1909) von *Camptosaurus* beschrieben hat. Die Facetten für den Ansatz des Neuralbogens liegen bekanntlich intervertebral, verteilen sich also auf zwei Wirbelcentren. Unter diesen Facetten



Abb. 14: I. bernissartensis: Coossifizierte Carpalia und Metacarpale 1, in A) - lateraler,

B) - vorderer,

C) - medialer Ansicht.

Abkürzungen: c1-3 – Carpalia 1 bis 3; int – Intermedium; mc1 – Metacarpale 1; rad – Radiale; spb – spongiöser Knochen.

befindet sich die ausgedehnte Haftfläche der Sacralrippe. Ein weiteres isoliertes Element (GPI – D 320, Abb. 13 B) erwies sich als eine solche Sacralrippe, deren Basis recht gut zu dieser Sutur paßt. Sie erscheint als breites beilförmiges Blatt, dessen breitkrempige stumpfe "Schneide" unten mit dem Wirbelcentrum, oben aber mit der ventralen Kante des sacralen Neuralbogens fest verbunden war. Der schmalere seitliche, im Bild stielähnlich erscheinende Teil ist rechtwinkelig zu dem vertikalen Blattbereich in die Horizontale gedreht und war über die Suturfläche an seinem Ende mit dem ventralen, medialen Rand des lliums verbunden, so zusammen mit benachbarten Sacralrippen das massive Sacraljoch bildend. Die Vorder-und Hinterseite des jochbildenden Teils sind für den Ansatz der anliegenden Sacralrippen aufgerauht. Der vorstehende Text enthält die erste genaue Beschreibung einer Sacralrippe von *Iguanodon bernissartensis*. Das später hier beschriebene Material von *I. atherfieldensis* vermag hierzu sogar noch mehr Details beizutragen.

Die Schwanzwirbel sind durch eine große Anzahl ziemlich schlecht erhaltener Exemplare vertreten, von denen keiner irgend etwas Signifikantes zu unserer Kenntnis beiträgt.

Das Gliedmaßen-Skelett ist in den Nehdener Sammlungen ebenfalls nicht besonders gut vertreten. Einiges diagnostisch Charakteristische sei im folgenden kurz beschrieben. Vom Schultergürtel ist sehr wenig erhalten. Eine unvollständige Scapula (GPI – 80/245) besteht aus dem proximalen Ende samt einem Teil des Schaftes und weist die typischen Proportionen von *I. bernissartensis* auf, d. h. großformatig ohne Verengung zwischen Schaft und distalem Blatt.

Andere adäquat erhaltene Elemente des Schultergürtels von *I. bernissartensis* sind von Nehden bisher nicht bekannt.

Von den Vorderextremitäten liegt nur ein relativ kleiner, aber kräftiger Humerus (GPI – B100) vor, der sehr wahrscheinlich von einem 5-6 m langen Individuum dieser Art stammt.



Abb. 15: I. bernissartensis Metacarpalia II - V:

A) GPI - D 560, Metacarpale II in Dorsalansicht;

- B) GPI 80/235, Metacarpale III in Dorsalansicht;
- C) GPI D 596, Metacarpale IV in Dorsalansicht;
- D) GPI (S) 867, Metacarpale V

I. cf. *atherfieldensis* (Metacarpalia und Phalangen): E1, E2) GPI – 80/229, 1. Phalange (Daumen-stachel);

F) GPI - B 268, Metacarpale II;

- G) GPI E 795, in dorsaler (G1) und ventraler (G2) Ansicht;
- H) GPI K 914, Metacarpale IV;
- I) GPI 80/S. Phalange? IV;

Von Radius und Ulna sind nur Fragmente bekannt. Die Handwurzel- und Handknochen sind jedoch etwas besser vertreten. Ein sehr charakteristischer Carpal-Komplex (Abb. 14) besteht aus den verwachsenen Elementen Metacarpale I, Radiale, Intermedium und aller Wahrscheinlichkeit nach den Carpalia 1-3. Sie werden entweder durch einfache Coossifikation oder durch eine Matrix aus faseriger, spongiöser Knochensubstanz mit den benachbarten Elementen zusammengehalten. Die Anordnung dieser Carpalknochen ist identisch mit der von NORMAN (1980, Fig. 59) beschriebenen isolierten Hand von *I. bernissartensis*: M et ac arp al e I ist kurz, blockförmig und als Basis des Daumensporns aus der übrigen Metacarpalreihe in den Carpus verlagert. Der Carpalkomplex zeigt weiter eine tiefe Pfanne für das proximale Ende von Metacarpale II, eine flache Facette für Metacarpale III und eine breite muldenartige Vertiefung für den Radius.

Es sind mehrere Metacarpalia erhalten.

M eta carpale II ist vertreten durch GPI – D 560, Abb. 15A; es handelt sich um einen relativ kurzen, kräftigen Knochen, dessen Proximalende deutlich konvex ist; die Seitenfläche seines Schaftes ist dort, wo er dem Metacarpale III anliegt, abgeflacht, während seine mediale Seite abgerundet ist. Die distale Gelenkfläche ist medial etwas verdreht.



В



- <u>5 cm</u>
- Abb. 16: *I. bernissartensis* (GPI E 191): Linkes Ilium in dorsaler Ansicht (A) und in Seitenansicht
 (B). Vorderer Fortsatz unvollständig, Pubis und Ischia-Fortsätze beschädigt.
 Abkürzungen: a acetabularer Rand; ap vorderer Fortsatz.



B



<u>5 cm</u>

Abb. 17: A) *I. bernissartensis*: Linke Pubis (unvollständig) in Seitenansicht (GPI – D 203);
B) *I. atherfieldensis*: Linke Pubis (umgekehrt; unvollständig) in Seitenansicht (GPI – D 411).
Abkürzungen: a – acetabularer Rand.

M etacarpale III (GPI – 80/235, Abb. 15B) ist bedeutend länger als Metacarpale II. Es handelt sich um ein einfaches stabförmiges Knochenstück, dessen Proximalende abgeflacht, geringfügig erweitert und dessen Distalende als glatte, gebogene Gelenkfläche ohne deutliche intercondylare Furche ausgebildet ist (trochleare Modifikation).

M et a c a r p a l e IV ist durch mehrere Exemplare vertreten, von denen GPI – D 596 (Abb.15C) das repräsentativste Stück ist. Es paßt genau zu GPI – 80/235 und dürfte tatsächlich mit ihm verbunden gewesen sein. Metacarpale IV ist nur wenig kürzer als Metacarpale III. Sein Schaft ist leicht einwärts gebogen und hat ein breiteres Proximalende. Metacarpale V (GPI – (S) 867, Abb. 15 D) ist ein extrem kräftiger Knochen mit einer flachen oder schwach konkaven Proximalfläche und einer recht einfachen, konvexen distalen Gelenkfläche, die den abstehenden, sehr beweglichen fünften Digitus stützt.

Bis jetzt wurden keine deutlich identifizierbaren Phalangen von I. bernissartensis gefunden.

Der Beckengürtel ist durch mehrere Elemente vertreten, darunter ein kleines Stück eines großen II i ums (GPI – D 448). Es besteht aus einem Teil des vorderen Fortsatzes und entspricht in den Ausmaßen dem des großen *I. bernissartensis* aus Bernissart. Das beste Beispiel jedoch stammt von einem etwas kleineren Individuum (GPI – E 191, Abb. 16). Dieses Exemplar zeigt die für diese Art typische Form. Der vordere Fortsatz ist dick, mit einer breiten Grundfläche und fast gerade; das Acetabulum ist nicht tief, das postace-tabulare Blatt relativ flach; der kurze, ventrale, medial gerichtete Sims (brevis shelf) ist gut entwickelt und der dorsale Rand verdickt, aber nur oberhalb des Ischium-Stiels schwach ausgekragt.



Abb. 18: I. cf. bernissartensis: Rechtes Femur (GPI - D 140); A) vorn (dorsal);

B) medial;

C) hinten (ventral)

Abkürzungen: a.i.g. – vordere intercondylare Furche; 4t – vierter Trochanter; g.tr. – größerer Trochanter; I.tr. – kleinerer Trochanter.

Die Pubis ist durch sehr charakteristische Exemplare vertreten (GPI – D 203, Abb. 17 A). Wie aus dem einfachen Vergleich mit einem *I. atherfieldensis* zuzuschreibenden Exemplar ersichtlich wird, ist das vordere Pubis-Blatt im Verhältnis länger und schmaler und weist ein weniger vorspringendes erweitertes Distalende auf. Die vergleichenden Zeichnungen lassen aber nicht erkennen, daß der vordere Pubis-Ast von *I. atherfieldensis* lateral viel stärker zusammengedrückt ist.

Ischia, die eindeutig zu I. bernissartensis gehören, ließen sich bisher nicht identifizieren.

Einige wenige fragmentarische Tibiae und Fuß-Phalangen lassen sich ihrer Größe nach ebenfalls *I. ber*nissartensis zurechnen, erweitern aber unsere Kenntnisse dieser Art nicht. Das gesamte *I. bernissartensis* zugeschriebene Material findet sich im Anhang aufgelistet.

Die H in ter extrem itäten sind ebenfalls zum größten Teil nicht gutvertreten. Neben einigen Fragmenten großer Femora stammt das beste Beispiel eines hierher gehörenden Femurs wiederum von einem nach seiner Größe halberwachsenen (subadulten) Individuum (GPI–C140, Abb. 18A-C), das jedoch größer und kräftiger als irgendein von *I. atherfieldensis* bekanntes Femur ist; der Schaft ist fast gerade und hat nahezu parallele Seitenflächen.

3.1.2. I. bernissartensis: juveniles Individuum

Die Entdeckung von Knochenresten, die Jungtieren der Spezies *I. bernissartensis* zuzuschreiben sind, war eine unerwartete Erweiterung bei Studium und Katalogisierung des bei Nehden gefundenen Materials.



Abb. 19: *I.* cf. *bernissartensis*: Kleines Individuum (GPI – D 573), Endocranium in rechter Seitenansicht. A b k ü r z u n g e n: (siehe Abb. 7) op – Opisthotikum; pos – postorbitale Suturfläche; pyr – Pyrit. HUCKRIEDE (1982) hat in seiner Abhandlung über die Flora und Fauna von Nehden bereits das Auftreten des ornithopoden Dinosauriers "cf. Vectisaurus sp." erwähnt. Wie an anderer Stelle berichtet (NOR-MAN 1977 und NORMAN, 1987a) ist Vectisaurus valdensis (HULKE) aller Wahrscheinlichkeit nach ein unvollständiges juveniles Skelett von Iguanodon. Diese Art wurde von HULKE anhand einer Reihe von Unterscheidungsmerkmalen charakterisiert, die zweifelsohne mit der ontogenetischen Immaturität verbunden sind. Abgesehen von der Größe gibt es keine Merkmale, nach denen sich HULKEs kleine Spezies von dem gleichzeitig vorkommenden Iguanodon unterscheiden ließe.

Die Entdeckung eines möglichen vertikalen Zusammenhanges ihrer Größe nach juveniler Elemente von *I. bernissartensis* anhand der Ausgrabungspläne läßt vermuten, daß hier Reste mindestens eines, wahrscheinlich aber mehrerer kleiner *bernissartensis*-Individuen vorliegen. Leider scheinen sich postsedimentäre Störungen und schlechte Erhaltungsbedingungen verschworen zu haben, um das Bild zumindest teilweise zu verschleiern.

Die folgende osteologische Beschreibung bezieht sich z. T. auf das offensichtlich zusammenhängende Material sowie auf einzelne Streufunde oder auf (wahrscheinlich während der Anfangszeit der Grabung) noch nicht in die Berichtblätter eingetragenes Material.

O steologie des Schädels. Ein Endocranium (GPI – D 573, Abb. 19) ist sehr klein, schlecht ossifiziert und scheint mit dem wichtigsten Skelett verbunden gewesen zu sein. Einige der Hauptmerkmale sind erhalten (vgl. Abb. 7): Die Parietalia sind verschmolzen und überdachen die Endocranialhöhle; die Seitenwände der Schädelkapsel sind gut verknöchert, aber die Basis der Schädelkapsel samt Basioccipitale und Basisphenoid ist nur kümmerlich erhalten.

Ein isoliertes Präfrontale (GPI – 80/132, Abb. 20A) sowie ein Jugale (GPI – B 281, Abb. 20B) liegtvor, letzteres mit dem typischen flachen Orbitalrand und entsprechend sehr großer Orbitalhöhle eines juvenilen Individuums.





Δ

- A) (GPI 80/132) isoliertes, unvollständiges rechtes Präfrontale in Seitenansicht;
- B) (GPI B 281) isoliertes rechtes Jugale in Seitenansicht.



Abb. 21: A) *I.* cf. *bernissartensis:* Kleines Individuum (GPI – B 282, rechtes Jugale in medialer Ansicht;
B) *I.* cf. *atherfieldensis* Holotypus (BMNH R 5764) rechtes Jugale in medialer Ansicht
A b k ü r z u n g e n: ec.s – Suturfläche für das Ectopterygoid; ltf – laterale Fenestra temporalis; mx
– Ansatzbereich für die Maxilla; orb – Orbita; q-j – Ansatzbereich für das Quadratojugale.

Innenansichten von diesem Jugale und dem des Holotypus von *I. atherfieldensis* (BMNH R 5764) zeigen einen recht interessanten Unterschied in der Natur der ectopterygoidalen Artikulation (Abb. 21, ec.s.). Bei unserem juvenilen Exemplar ist die ectopterygoidal-jugale Artikulation gewellt und offenbar sehr stabil. Im Gegensatz dazu deutet das Jugale von *I. atherfieldensis* auf die Existenz eines Kugelgelenks als Verbindungstyp. Ob das auf einen weiteren spezifischen Unterschied oder nur auf größere Variabilität innerhalb dieser Gruppe hinweist, bleibt ungewiß, solange keine weiteren gut erhaltenen isolierten Jugalia bekannt sind. Zu diesen mäßig erhaltenen Schädelelementen gehören auch ein isoliertes Fragment des Gelenkteils eines rechten Surangulare (GPI – D 574), das distale Ende eines rechten Quadratums (GPI – D 356) und ein unvollständiges Exoccipitale (GPI – 80/51).

Die Wirbelsäule ist durch einige Elemente aller Hauptregionen vertreten. Einige isolierte Halswirbelkörper (GPI – B 118, 80/98) zeigen nicht verwachsene neurocentrale Suturen und ähneln jenen, die in Abb. 31 zu sehen sind. Aus der Dorsalregion ließen sich mehrere kleine, noch nicht miteinander verwachsene Wirbelkörper und Neuralbögen identifizieren (Abb. 22 A-E); sie zeigen die robuste Ausbildung, wie sie für diese Knochenelemente bei *I. bernissartensis* zu erwarten ist.

Außerdem ließen sich einige isolierte und sehr kleine Sacralcentra und Sacralrippen identifizieren (Abb. 23), weiterhin zahlreiche isolierte vordere, mittlere und hintere Centra von Schwan zwirbeln, neurale Dornfortsätze, Caudalrippen und ein isolierter Hämalbogen (GPI – C158). Einige der kleinen Schwanzwirbel lagen, wie sich anhand der Grabungspläne feststellen ließ, sehr nahe beieinander und dürften einer artikulierten Reihe angehört haben (Abb. 24).



Abb. 22: I. cf. bernissartensis: Kleines Individuum

A) - (GPI - D 366) isolierter Neuralbogen und Dornfortsatz;

- B) (GPI A 18 a) isolierter dorsaler Wirbelkörper;
- C) (GPI C 510) isolierter Neuralbogen und Dornfortsatz;
- D), E) (GPI A 20) dorsaler Wirbelkörper in seitlicher und vorderer Ansicht.



Abb. 23: *I.* cf. *bernissartensis:* Kleines Individuum, Sacralcentra, isoliert. A) – GPI – S 768; B) – GPI – S 901; C) – GPI – B 129; hintere Sacralrippen; D) – GPI – C 727; E) – GPI – 80/110



Abb. 24: I. cf. bernissartensis: Kleines Individuum, vordere Schwanzwirbel

A) - GPI - B 80 isolierter Neuralbogen;

B1, B2) - GPI - B 81 isolierter Schwanzwirbelkörper;

C) - GPI - C 178 isolierter Neuralbogen;

D1, D2) - GPI - B 79 a isolierter Schwanzwirbelkörper.

Abkürzungen: na – Ansatzfläche für die Neuralbögenfortsätze; poz – Postzygaphophysen; prz – Präzygapophysen; cr – Ansatzfläche für die caudale Rippe.

Schulter- und Beckengürtel sowie die Extremitäten sind hinreichend belegt. So ließen sich drei kleine Scapulae bestimmen, von denen die Scapula GPI – D 559 (Abb. 25 A) am besten erhalten ist. Der distale Teil des Blattes fehlt, das übrige aber erweist sich als kleines, aber ziemlich kräftiges Element mit gut entwickeltem glenoidalem Stützpfeiler und Clavicula-Knauf. Ein isoliertes linkes Coracoid (GPI – C 385, Abb. 25 B) ist zwar schlechter erhalten, paßt aber genau zu der oben beschriebenen Scapula. Reste sternaler Knochen haben sich nicht gefunden.

Von zwei H u m e ri ist der linke (GPI – A 29, Abb. 25 C, D) vollständig, aber ziemlich zerdrückt, während der rechte (GPI – D 307) insgesamt besser, leider aber ohne das Proximalende, erhalten ist. In ihren Maßen sind diese Knochen sehr ähnlich und könnten gut ein natürliches Paar darstellen.

Das Becken und die Hinterextremitäten sind ziemlich schlecht belegt. Das isolierte Fragment eines rechten II i ums (GPI – A 18, Abb. 26 A) wurde nahe bei den Schwanzwirbeln der Abb. 24 entdeckt und scheint zu den bereits beschriebenen und nun folgenden Knochenresten zu passen. Ein extrem schlecht erhaltenes rechtes Ischium (GPI – D 594) läßt sich versuchsweise ebenfalls diesem Individuum zuschreiben. Eine entsprechend kleine Pubis fehlt allerdings noch.

Das isolierte Proximalende eines rechten F e m u r s (GPI – 80/35) paßt der Größe nach zu dem jugendlichen Skelett. Außerdem lassen sich noch einige fragmentarische Tibiae, Fibulae und Fußknochen (siehe Anhang) hierzurechnen.



Abb. 25: I. cf. bernissartensis: Kleines Individuum

A) - Scapula (links, GPI - D 559), in Seitenansicht;

- B) Coracoid (links, GPI C 385), in Seitenansicht;
- C) Humerus (links, GPI A 29), Ansicht von hinten;
- D) Humerus (links, GPI A 29), Ansicht von vorn

A b k \ddot{u} r z u n g e n: cb – clavicularer Höcker; c – Suturfläche für das Coracoid; cs – Suturfläche für die Scapula; dpc – delto-pectoraler Kamm; gb – glenoidaler Stützpfeiler; gl – Glenoid; h – Hume-rus-Kopf.

Rekonstruktion: Dieses bruchstückhafte Material wurde als Grundlage für eine Skelett-Rekonstruktion benutzt (Abb. 27). Mangels gesicherter Verbindungen war es unmöglich, das Skelett in exakten Proportionen zu rekonstruieren. Die Rekonstruktion dient also lediglich dazu, den Umfang des bisher gefundenen Materials zu veranschaulichen und einen Eindruck von der Größe eines juvenilen *I. bernissartensis* zu vermitteln.

Der Schädel (Abb. 28) soll in ganz demselben Sinn den Umfang des von Nehden bisher bekannten cranialen Fundguts veranschaulichen.



Abb. 26: I. cf. bernissartensis: Kleines Individuum

- A) Ilium (hinterer Teil in Seitenansicht) GPI A 18;
- B) schematische Darstellung des kompletten Iliums
- Abkürzungen: br.s kurzer Rand; is Fläche für das Ischium.



Abb. 27: I. cf. bernissartensis: Kleines Individuum

Versuchte Skelettrekonstruktion mit bekannten Skelettelementen (schwarz). Dieses Individuum wird in bipedaler Körperhaltung wiedergegeben, da Beobachtungen aus Bernissart nahezulegen scheinen, daß sich juvenile Individuen anfänglich biped, erwachsene dagegen hauptsächlich quadruped fortbewegten (NORMAN 1980).



Abb. 28: Iguanodon

Diese Schädel-Rekonstruktion zeigt die in Nehden bisher gefundenen cranialen Skelettpartien (punktiert).

3.2. Iguanodon atherfieldensis HOOLEY 1925

Holotypus:

BMNH R 5764, ein teilweise zusammenhängendes Skelett aus den Wealden-Schiefern ("Wealden Shales") (unteres Apt) nahe Atherfield Point, Isle of Wight, England.

Bezugsexemplare:

IRSNB 1551, ein fast vollständig zusammenhängendes Skelett (von DOLLO als "*I. mantelli"* bezeichnet) aus dem "Bernissartian" von Belgien (? = Apt), (siehe ausführliche Beschreibung bei NORMAN, 1987a).

BMNH 3741, das sogenannte "Maidstone-Exemplar' aus den "Kentish Rag' nahe Maidstone, das zuerst von GIDEON MANTELL im Jahre 1833 aufgestellt wurde. Es wurde häufig, aber völlig zu Unrecht, als der "Typus" von *Iguanodon mantelli* angesehen und stammt aus den "Hythe Beds', die als Unterapt datiert werden und es zu einem Zeitgenossen des Typus-Exemplares machen. BMNH 3741 ist in allen Charakteristica dem Holotypus von *I. atherfieldensis* sehr ähnlich. Ein sehr kennzeichnendes Bestimmungsmerkmal, das die Identifizierung ermöglichte, liefert die Form der 1. Phalange des Digitus II; diese ist lang, dünn und ebenso wie beim Holotypus längs seiner Achse gedreht.

Außer diesen zusammenhängenen Skeletten sind beträchtliche Materialsammlungen von der "Isle of Wight" vorhanden, die sich dieser Spezies zuweisen lassen, sowie weitere aus dem Wealden-Clay von Ockley in Surrey, England. Der größte Teil dieses Materials befindet sich in den Sammlungen des Britischen Museums (Nat. Hist.).

Diagnose:

Kleine ("grazile") *Iguanodon-*Art (6-7 Meter maximale Körperlänge). Schädel lang und niedrig mit schlankem Unterkiefer; Palpebralknochen (Supraorbitale) lang und schmal, kein zweites Supraorbital-Element; supraoccipitale Platte wenig verknöchert und ohne jegliche postero-dorsale Erweiterung; höchstens 23 vertikale Zahnpositionen in der Maxilla, 20 im Dentale. Die Centra der hinteren Rücken- und vorderen Schwanzwirbel sind länger als bei *bernissartensis*; dorsale, sacrale und caudale Neuraldornfortsätze groß und dünn; Sacrum aus 6 rippentragenden Sacralwirbeln und einem sacrodorsalen Wirbel gebildet. Schulterblatt gebogen und distal mäßig verbreitert; Foramen coracoideum vollkommen geschlossen; Phalangenformel der Hand 2, 3, 3, 3, 3. Kurzer Sims ("brevis shelf") des lliums nicht gut ausgebildet; vorderer Pubis-Ast lateral komprimiert, dünn und hoch (vgl. Abb. 27 und 48), Metatarsale I schmal und dornförmig.

Anatomische Beschreibung

Die isoliert gefundenen Einzelknochen lassen sich nicht immer mit voller Sicherheit bestimmen. Das gilt insbesondere für manche Extremitäten-Elemente, deren spezifische Zuordnung vor allem auf ihrer Größe und Grazilität beruht (so in den Abbildungen 38, 39 und 40-42). Ob sich jugendliche Individuen der beiden Arten *atherfieldensis* und *bernissartensis* in dieser Hinsicht zu Lebzeiten hinreichend unterschieden, ist nicht bekannt.



Abb. 29: Iguanodon atherfieldensis Schädelrekonstruktion in A) lateraler und B) dorsaler Ansicht. Nach NORMAN (1977, 1987a).

Anatomie des Schädels. Schädelfragmente aus Nehden sind leider sehr selten. Die gefundenen Reste dürften der Größe nach teils *I. bernissartensis* zuzuschreiben sein (z.B. das große Endocranium GPI – 80/225, Abb. 7), teils in Verbindung mit dem juvenilen *bernissartensis*-Individuum stehen (GPI – D 573, ein unvollständiges Endocranium, Abb. 19).



Abb. 30: Iguanodon atherfieldensis Schädelrekonstruktion A) im Längsschnitt und B) ventraler Sicht. Nach NORMAN (1977, 1987a).

Die hier gegebenen Illustrationen von *I. atherfieldensis* (Abb. 29, 30) mögen als Bestimmungshilfen für weiteres Fundmaterial dieser oder anderer ähnlichen Lokalitäten dienen. Zwei Dentale-Stücke (GPI – A 8, GPI – S 155, Taf. 1 B) lassen sich spezifisch nicht sicher zuordnen.

Postcraniale Anatomie. In Nehden wurden zahlreiche isolierte Knochenreste mehrerer Individuen von etwa 3-5 m Körperlänge gefunden, die sich so gut wie sicher (Abb. 15 E-I) oder aber mit hoher Wahrscheinlichkeit ("cf. atherfieldensis" Abb. 31-39; 42-46) der Art *I. atherfieldensis* zuweisen lassen.

Eine zusammenfassende osteologische Beschreibung von *I. atherfieldensis*, weitgehend anhand von Material, welches das schon erwähnte fast komplette Skelett (IRSNB 1551) von Bernissart einschließt, wurde an anderer Stelle gegeben (NORMAN, 1987a). Deshalb sei hier nicht angestrebt, die Nehdener Reste umfassend zu beschreiben, sondern vielmehr nur das jenige Material herausgegriffen, das sowohl gut erhalten ist als auch eine bedeutsame Ergänzung über unseren von der zitierten Monographie bereits abgedeckten Kenntnisstand hinaus darstellt.

Das gilt z.B. für einige Teile der Wirbelsäule, die an dem Skelett (IRSNB 1551) nur mangelhaft erhalten sind. Es handelt sich besonders um Wirbel der vorderen Halswirbel-Reihe und des Sacrums.

Das gleiche gilt für weitere isolierte Elemente wie einen Proatlas, ein Atlas, eine Axis und den 3. Halswirbel eines 4-5 Meter langen Individuums (Abb. 31-34).



Abb. 31: I. cf. atherfieldensis, Halswirbel:

- A) Proatlas (GPI 80/64) in Seitenansicht;
- B) unvollständiger Atlas Neuralbogen (GPI J 864) in Seitenansicht;
- C) Atlas, Pleurocentrum (Processus odontoideus) (GPI D 463) in Vorderansicht;
- D) Atlas, Intercentrum (GPI B 230) in Vorderansicht.

Der Proatlas (GPI – 80/74, Abb. 31 A) ist dem von *I. bernissartensis* beschriebenen (NORMAN 1980) bemerkenswert ähnlich. Von IRSNB 1551 ist er nicht bekannt. Der hier in rechter Seitenansicht dargestellte Knochen ist annähernd pyramidal im Umriß mit einer dreieckigen, konkaven Ventralfläche, die auf den vorderen Processus des dem Atlas zugehörigen Neuralbogens paßt; oberhalb der Basis konvergieren die Seiten, um einen schräg abgestumpften Apex auszubilden. Die nach vorn gerichtete konvexe Fläche hatte vermutlich Kontakt mit dem Exoccipitale; die anderen beiden Flächen scheinen ohne Kontakt gewesen zu sein.



Abb. 32: *I.* cf. *atherfieldensis*, Halswirbel: Axis-Wirbel (Epistropheus) (GPI – C 1729)in A) seitlicher und B) Vorderansicht

A b k ü r z u n g e n : di – Diapophyse; ic.2 – Axis Intercentrum; od.f – Gelenkfacette für den Odontoid-Fortsatz; pap – Parapophyse; prz – Präzygapophyse; poz – Postzygapophyse.



Abb. 33: *I.* cf. *atherfieldensis*, Halswirbel: 3. Halswirbel (GPI-A 71) schattiert dargestellt und in Zusammenhang gebracht (mit skizzierten Rekonstruktionen von Proatlas, Atlas und Axis-Wirbel).

Der Atlas besteht aus zwei freien Neuralbögen, dem pleurocentralen Processus odontoideus, der schwach mit dem Axis- (= Epistropheus-) Centrum verbunden ist, und aus einem halbmondförmigen, mit dem Axis-Centrum fest verbundenen Intercentrum (GPI – J 864, D 403, B 230 bzw. Abb. 31 B-D). Der rechte Neuralbogen (GPI – J 864) liegt im Gegensatz zu seiner guten Erhaltung bei IRSNB 1551 nur sehr fragmentarisch vor. Der Proc. odontoideus (GPI – D 403) ist dagegen vollständig. Es handelt sich um einen spitz zulaufenden, an seiner oberen Fläche, die den Boden des Neuralkanals bildet, abgeplatteten Zylin-



Abb. 34: *I.* cf. *atherfieldensis*, Halswirbel: isoliertes Centrum in (A) ventraler, (B) dorsaler und (C) lateraler Ansicht.

Abkürzungen: fnc – Basis des Neuralkanals; ncs – neurocentrale Sutur; pap – Parapophyse.



Abb. 35: *I. cf. atherfieldensis*, Rückenwirbel: Vorderer Rückenwirbel (GPI – C 726), (A) in seitlicher und in (B) vorderer Ansicht.

Abkürzungen: pap – Parapophyse; poz – Postzygapophyse; prz – Präzygapophyse; nc – Neuralkanal. der, der distal schwach verbreitert, ein wenig gerundet und dort, wo er proximal das Axis-Centrum berührt, abgeflacht ist. Das Intercentrum des Atlas (GPI – B 230) ist in Vorderansicht halbmondförmig, mit einer schüsselförmigen Gelenkfläche gegen den Condylus occipitalis. Die Ventralfläche des Processus odontoideus legt sich an den konkaven Dorsalrand des Intercentrums und bildet ein einfaches Rollgelenk. Die senkrechte Hinterfläche des Intercentrums ist vertikal konvex und artikuliert mit einer entlang dem Ventralrand des Axis-Centrums verlaufenden ,Lippe', die aus dem Intercentrum der Axis gebildet wurde. Die posteroventralen Winkel des Intercentrums weisen Höcker für den Ansatz der einköpfigen Atlas-Rippe auf.

Der Ax is -Wirbel (Epistropheus) (GPI – C172, Abb. 32) ist außerordentlich gut erhalten. Das Centrum ist zylindrisch und in der Mitte etwas komprimiert. Die Vorderfläche des Centrums ist breit und im wesentlichen glatt; jedoch liegt entlang ihres Ventralrandes ein kleines dreieckiges Intercentrum, das mit dem Centrum verschmolzen erscheint. Über dem Intercentrum zeigt sich eine breite, herzförmige Facette für den Ansatz des Processus odontoideus (Abb. 32 B; od. f). Der Neuralbogen ist sehr auffallend gestaltet. Der Dornfortsatz ist sowohl vertikal (in eine abgerundete, blattartige Struktur) als auch von vorn nach hinten verbreitert, so daß er den vorausgehenden ebenso wie den nachfolgenden Wirbel überlappt. Vorn ragt der Neuraldorn als schmale, hohe blattartige Struktur hervor. Nahe seiner Basis liegen beiderseits des Neuralkanals die angebrochenen Fundamente der Präzygapophysen, die schräg aufwärts und auswärts gerichtet sind. Sofort hinter den Präzygapophysen befindet sich eine kleine horizontale Knochenplatte, die in die Basis einer sehr kurzen Rippen-Diapophyse einbiegt. Der in glatter Kurve verlaufende Dorsalrand des neuralen Dornfortsatzes ist hinten durch einen Einschnitt unterbrochen, jenseits dessen der Dornfortsatz mit den Basen der Postzygapophysen verschmilzt. Diese letztgenannten zeigen einen merkwürdigen wellenförmigen Hinterrand, gänzlich anders als der von *I. bernissartensis* beschriebene. Die hintere Gelenkfläche des Centrums ist stark konkav ausgebildet.



Abb. 36: *I. cf. atherfieldensis*, Sacralwirbel und -rippe in Vorderansicht: Neuralbogen (GPI – E 790), Sacralrippe (GPI – A 36), Centrum (GPI – A 172) in Vorderansicht.

A b k ü r z u n g e n: dci – dorsale Kontaktzone zwischen Sacralrippe und Medialseite des Iliums; nc – Neuralkanal; prz – Präzygapophyse; src – Kontaktzone für angrenzende Sacralrippe; vci – ventrale Kontaktzone zwischen Sacralrippe (Joch) und Ilium. Auch der dritte Halswirbel (GPI – A 71, Abb. 33) ist hervorragend erhalten. Das Centrum ist stark opisthocöl und weist eine große konvexe, etwas aufwärts gewendete Vorderfläche auf. Eine große Parapophyse (Facette für den unteren Rippenkopf) liegt direkt hinter der vorderen Gelenkfläche. Der Neuralbogen unterscheidet sich sehr von dem der Axis. Die Präzygapophysen sind große, schräg nach vorn gerichtete Fortsätze. Seitlich darunter liegt nahe der Basis jeder Präzygapophyse die Diapophyse (als Ansatz für den oberen Rippenkopf) in Form eines kleinen, schrägen Tubers. Der neurale Dornfortsatz verbindet als niedriger medianer Grat die großen hakenförmigen Fortsätze, welche die Postzygapophysen tragen.



Abb. 37: *I.* cf. atherfieldensis, isolierte Sacralrippen in rekonstruierter Anordnung: 3. Rippe (GPI – S 3); 4. Rippe (GPI – A 36); 5. Rippe (GPI – B 213); 6. Rippe (GPI – 80/3). A b k ü r z u n g e n: siehe Abb. 36.

Die übrigen vorliegenden Exemplare der Halswirbelreihe zeigen hierzu nur geringe morphologische Modifikationen.

GPI – B 222 (Abb. 34) ist ein isolierter typischer Halswirbelkörper, von dem sich der Neuralbogen entlang der neurocentralen Sutur getrennt hat.

Rückenwirbel sind mit zahlreichen Beispielen vertreten. GPI – C 726 (Abb. 35) zeigt die Form eines recht typischen vorderen Rückenwirbels (Dorsalia 1-2). Das Centrum ist dem eines cervicalen Wirbels noch recht ähnlich: es ist mäßig opisthocöl und hat eine konvexe Vorderfläche. Der Neuralkanal ist ziemlich groß, auch die Präzygapophysen sind groß und gut getrennt und der Dornfortsatz ist noch relativ kurz (wie sich nach Umriß und Proportionen seiner Basalfläche sicher beurteilen läßt).

Bei den rückwärts folgenden Dorsalwirbeln werden die Centra schmaler, höher und platycöl, der Neuralkanal wird viel kleiner, die Zygapophysen rücken nahe an die Mittellinie heran und der Dornfortsatz ist wesentlich größer. GPI – S 31 (Abb. 12 A) ist recht typisch für die weiter hinten liegenden Wirbel dieser Abfolge.

Einige vorliegende Sacral wir bel ähneln äußerlich jenen, die sich den großen Exemplaren von *l. bernissartensis* (Abb. 13) zuschreiben lassen; sie stammen von nicht ausgewachsenen Individuen, weshalb an den Suturen benachbarter Elemente noch keine Verwachsung erfolgte. Abb. 36 zeigt die Rekonstruktion eines Sacralsegments durch Zusammenfügung seiner drei Hauptelemente in Vorderansicht. Da die Sacralregion von *l. atherfieldensis* an dessen Holotypus (BMNH R 5764; NORMAN 1977 und NORMAN, 1987a) nicht freipräpariert und an dem Bezugsskelett (IRSNB 1551) (NORMAN, 1987 a) verdrückt und sehr schlecht erhalten ist, so daß keines der sacralen Elemente davon beschrieben werden konnte, handelt es sich hier um die erste zuverlässige Beschreibung eines Sacralsegments. In unserer Rekonstruktion umfaßt das sacrale Segment ein Sacral-Centrum (GPI – A172), einen Neuralbogen (GPI – E 790; der Dornfortsatz fehlt) und eine Rippe des Sacralrippenpaares (GPI – A 36). Die Sacralrippe ist auf Taf. 2 (D) als stereoskopisches Paar abgebildet. Abb. 37 zeigt eine wahrscheinliche Abfolge von Sacralrippen (3.-6.) in Seitenansicht.



Abb. 38: *I.* cf. atherfieldensis, linkes Coracoid: A) Ansicht von außen; B) dorsal; C) von innen Abkürzungen: co.f. – Foramen coracoideum; gl – Glenoid für den Humerus; sc.s. – Ansatzfläche der Scapula.

Der Sacralwirbelkörper (GPI – A 172) gehört dem rückwärtigen Teil der Sacralreihe an. Er hat die Form eines etwas abgeplatteten Zylinders mit einem breiten, aber ziemlich flachen ventralen Sulcus. Die Vorderund Hinterflächen sind uneben und im Kontaktbereich mit angrenzenden Centra grubig. Die dorsolateralen Kanten der Vorder- und Hinterränder des Wirbelkörpes haben verdickte, narbige Suturflächen für die Basis der Sacralrippe und weiter dorsal als Ansatzbasis für den Neuralbogen. Zwischen diesen Suturflächen sind die Seiten des Centrums dorsoventral glatt gerundet und longitudinal konkav. Dorsal ist eine mediane Furche für den Neuralkanal vorhanden; die seitlichen Kammlinien, die die Rinne für den Rückenmarkstrang einschließen, bilden den Ansatzbereich für zw ei Neuralbögen. Vorn liegt die Ansatzfläche für den segmenteigenen Neuralbogen, hinten für den Neuralbogen des folgenden Sacralsegments. Die intersegmentäre Stellung der Neuralbögen verstärkt die feste Verbindung der Sacralwirbel. Der Neuralbogen (GPI – E 790) ist recht gut erhalten, aber es fehlt der neurale Dornfortsatz. Die Neuralpedikel (ventrale Stützpfeiler jedes Bogens) schließen einen sehr großen Neuralkanal ein, was ebenfalls auf rückwärtige Stellung (Abb. 36) innerhalb der sacralen Reihe weisen dürfte. Die Zygapophysen zeigen eine schräge Orientierung (statt der horizontalen Orientierung bei den letzten Rückenwirbeln). Hinter den Präzygapophysen ist der Neuralbogen für die feste Verbindung mit den Sacralrippen stark modifiziert. Die Seitenwände der Neuralpedikel erweitern sich in ein dreieckiges, flügelartiges Knochenblatt unter der neuralen Platte. Der schräge Ventralrand dieses Knochenblattes ist im Suturbereich mit der Sacralrippe verdickt und sehr runzelig.



Abb. 39: *I.* cf. *atherfieldensis*, fragmentarische Reste zweier Sternalknochen: (A) GPI – S 785; (B) GPI – C 739.

Die Sacralrippe (GPI – A 36) ist ein ziemlich komplizierter Knochen aus der Mitte der Abfolge (S 3-4). Es handelt sich im wesentlichen um ein kräftiges, hantelförmiges Gebilde, dessen Enden um die Längsachse gedreht sind, so daß sie im rechten Winkel zueinander liegen. Das verbreiterte mediale Rippenende zeigt Suturflächen für den Ansatz an die Unterseite des Neuralbogens und die Seitenränder der angrenzenden Centra. Zusätzlich jedoch zu diesen üblichen Verbindungen tritt der Knochen, blattförmig nach der Seite ausbiegend, auch mit der dorso-medialen Region des Iliums (Abb. 36, dci) in Verbindung. Der Bereich zwischen den beiden vergrößerten Enden dieses Knochens ist schmal, aber kräftig. Seitlich verdickt sich die Rippe zu einer horizontal gestellten Knochenmasse, die mit dem ventralen Rand des Iliums (vci) in glattem (nicht gelenkigen) Kontakt stand und außerdem Suturflächen für benachbarte Sacralrippen aufweist, um mit diesen zusammen vor- und rückwärts ein kräftiges Sacraljoch zu bilden.

Die günstige Erhaltung isolierter Sacralelemente vermittelt ein sehr klares Bild von der Organisation des *Iguanodon*-Sacrums. Wie auch sonst bei Tetrapoden, haben sich die Neuralbögen vorwärts in intervertebrale Position verschoben und dadurch die Sacralwirbel zusammengeschlossen. Modifikationen des Neuralbogens und der Sacralrippen schaffen eine äußerst starre Verbindung zwischen Sacralrippen, Centrum und Neuralbogen. Die Bildung eines Sacraljoches und der doppelte Kontakt der vorderen und mittleren Sacralrippen mit der medialen Fläche des Iliums verstärken die Stütze für den Beckengürtel auch im seitlichen Bereich des Sacrums oberhalb der Acetabularregion.

Die Sacralrippen der rückwärtigen Sacralsegmente (5. und 6.) sind weniger komplex gebaut (GPI – B 213, 80/3; Abb. 37). Die mediale Verbindung mit dem Sacralcentrum ist dorso-ventral nicht verbreitert und es gibt keinen zweiten Kontakt zwischen Sacralrippe und Ilium oberhalb der Sacraljoch-Verbindung. Das stimmt gut überein mit der relativen Nähe der komplexer gebauten Sacralrippen zu der besonders stark beanspruchten Acetabularregion des Iliums.



5cm

Abb. 40: *I.* cf. *atherfieldensis*, Vorderextremität: Humerus (GPI – A 16), (A) von hinten (dorsal); (B) von vorn (ventral). Ulna (GPI – A 15), (C) lateral (D) dorsal.

Abkürzungen: dpc – deltopectoraler Grat; h – Kopf; op – Olecranon; rf – Facette für den Radius.



Abb. 41: *I. atherfieldensis* (IRSNB 1551), Schultergürtel und Humerus: (A) Scapula, (B) Coracoid, (C) Humerus.

Das Gließmaßen-Skelett ist durch eine Vielfalt von Einzelelementen, aber auch durch einige teilweise zusammenhängende Skelettpartien vertreten (s. unten und im Anhang). Die Elemente des Schultergürtels sind gut belegt, so durch mehrere wohlerhaltene Coracoide (Abb. 38). Das Foramen coracoideum (co.f) tieft sich am Hinterende der unregelmäßig dreieckigen Suturfläche für die Scapula (sc.s) ein und ist im Unterschied zu der Art *I. bernissartensis* nicht schlitzartig offen, sondern rundum geschlossen. Hinter (im Bild unter) der Scapularsutur liegt mit schräger Achse das schüsselförmige Glenoid (gl), das der Aufnahme des Humeruskopfes dient. Der Hinterrand der Coracoidplatte zwischen Glenoidrand und rückspringendem Hinterende ist eingebuchtet und sanft gewölbt. Ihr ventraler (im Bild linker bzw. rechter) Rand ist von unten her gesehen dünn, aufgerauht und konvex, ehe er zum vorderen Ende der scapularen Suturfläche hochbiegt. Die Außenseite der Coracoidplatte ist dorsoventral sowie nach hinten konvex gewölbt, während sie vorn unter der Scapula-Sutur nur wenig konvex erscheint. Die Innenseite zeigt sich unregelmäßig konkav und etwas trogähnlich. Abgesehen von dem arttypisch geschlossenen Foramen und der geringen Größe ist das *atherfieldensis*-Coracoid demjenigen von *I. bernissartensis* sehr ähnlich.

Außer den Coracoiden fanden sich mehrere Bruchstücke von Sternalknochen (GPI – S 785, C 739, Abb. 39).



Abb. 42: I. atherfieldensis, Holotypus (BMNH R 5764) Vorderextremitäten und Hand (nach HOOLEY 1925)

Von den Vorderextremitäten stammen gute Funde von Humerus, Ulna und Phalangen. (Abb. 40 und Abb. 15 E-I). In ihren allgemeinen Proportionen sind diese Knochen nicht von denen, die *I. atherfieldensis* zugeschrieben wurden, zu unterscheiden (s. Vergleichszeichnungen, Abb. 41-42 und NORMANN, 1987a). Zu diesen Resten zählt auch ein sehr charakteristischer Pollex-Sporn (GPI – 80/229, Abb. 15 E).

Vom Beckengürtel liegen mehrere Ilia (s. Anhang) sowie mäßig gut erhaltene Ischia vor (Abb. 43). Das Os pubis liefert eines der klarsten Unterscheidungsmerkmale von *I. atherfieldensis*. Einige Beispiele sind davon in den Nehdener Sammlungen enthalten. Die am besten erhaltene Pubis (GPI – D 411) ist in Abb. 17 im Vergleich mit einem relativ kleinen, *I. bernissartensis* zugeschriebenen Exemplar abgebildet. Die proportionalen Unterschiede des vorderen Blattes entsprechen den von NORMAN (1980) beschriebenen.



Abb. 43: *I.* cf. *atherfieldensis*, Ischia: (A) – GPI – D 594; (B) – GPI – K 911; (C) – GPI – C 756; (D) – GPI – D 360 A b k ü r z u n g e n: acet – Acetabularrand; f – "fußförmiges" Distalende zum Ischium; il – Ilium-Kopf des Ischiums; obt – Processus obturatorius; p – Pubis-Kopf des Ischiums.



 \triangleright

Abb. 44: I. cf. atherfieldensis, Femora: (A) - GPI - C 140, (B) - GPI - C 848



Abb. 45: *I.* cf. *atherfieldensis*, Unterschenkel: (A) – Tibia (GPI – D 405), (B) – Fibula (GPI – D 326), (C) – Fibula (GPI – C 590)

Einige Elemente der Hinterextremitäten sind recht gut erhalten. Die Femora zeigen eine erhebliche Größendifferenz (Abb. 44). Dasselbe gilt für die Tibiae (Abb. 45), deren Gelenkenden meist besser als die Schäfte erhalten sind. Außerdem liegen schlecht erhaltene Fibulae (Abb. 45) und Tarsalia-Fragmente (Abb. 46) vor.

Zahlreiche isolierte Fuß-Elemente sind gut erhalten und ermöglichen eine Teilrekonstruktion des Fußskeletts unter Verwendung gleichgroßer, wenn nicht gar zusammenhängender Elemente (Abb. 47). Zwei teilweise noch zusammenhängende Fußskelette (GPI – D 540) sind im Briloner Stadtmuseum ausgestellt.

Dies gesamte Material ermöglicht es, ein fast vollständiges Bild der Osteologie der grazilen Iguanodon-Art I. atherfieldensis zu geben (Abb. 48).



Abb. 46: *I. cf. atherfieldensis*, Tarsalia: (A) – distales Tibia-Fragment mit anhängendem unvollständigem Astragalus (GPI – F 810), (B) – Calcaneus (GPI – D 371), (C) – isolierter Tarsus III (?). Abkürzungen: as – Astragalus; ti – Tibia



- Abb. 47: *I. cf. atherfieldensis*, Fuß: Teilrekonstruktion mit Hilfe von isolierten Elementen (siehe Anhang): (A) – Proximalansicht Metatarsalia in Artikulation;
 - (B) Vorderansicht Metatarsalia in Artikulation;
 - (C) auseinandergezogene Darstellung von zusammenhängenden Fuß-Elementen



Abb. 48: *I. atherfieldensis* Skelettrekonstruktion in quadrupeder Haltung (nach G. PAUL in NORMAN, 1987a).

3.3. Sonstige Wirbeltier-Reste

3.3.1. Krokodil-Reste

Weitere in Bernissart vorkommende Faunenelemente waren Krokodile. Zwei Spezies wurden von DOLLO (1883) bestimmt, *Goniopholis oweni* OWEN und das Zwergkrokodil *Bernissartia fagesii* DOLLO; beide sind dort durch zwei gut erhaltene zusammenhängende Skelette vertreten.

In Nehden wurden keine zusammenhängenden Krokodil-Reste gefunden, jedoch konnten mehrere sehr charakteristische Stücke identifiziert werden.



Abb. 49: cf. *Goniopholis* sp. 1. Sacralwirbel (GPI – B 92) – in (A) – Vorderansicht; (B) – Dorsalansicht A b k ü r z u n g e n : il.s – Befestigungsfläche zum Ilium; nc – Neuralkanal; ns – Neuraldornfortsatz; prz – Präzygapophyse; sr – Sacralrippe.

Zwei gut erhaltene Wirbel – davon einer zwar nur als cervicaler Neuralbogen, ein anderer aber als vollständiger 1. Sacralwirbel (GPI – B 92, Abb. 49) – sind mit den von *Goniopholis simus* stammenden Wirbeln aus Bernissart (IRSNB 1537) vergleichbar. Der Sacralwirbel zeigt eine breite, sattelförmige vordere Gelenkfläche für den letzten Brustwirbel. Der dicht über dem Centrum gelegene Neuralkanal ist breiter als hoch und die massiven Neuralpedikel verschmelzen ununterscheidbar mit den langen, kräftigen Sacralrippen; diese verbreitern sich distal und enden in einer nach außen gewendeten runzeligen Fläche, die lateral und zugleich etwas rückwärts gerichtet ist. Die Präzygapophysen sind länglich ausgebildet, weit voneinander getrennt und schwach aufwärts-einwärts (dorsomedial) geneigt. Der Dornfortsatz ist niedrig und in seitlicher Ansicht rechteckig; sein Dorsalrand ist etwas verdickt und aufgerauht. Die runzelige Hinterfläche des Centrums ist konkav eingewölbt, um den zweiten Sacralwirbel aufzunehmen. Die hinteren Postzygapophysen sind nicht erhalten. Sorgfältige Untersuchungen des Materials aus Bernissart ergaben dort einen sehr ähnlichen Bau dieses Knochens. Die beiden Nehdener Wirbel werden deshalb dieser Krokodil-Gattung zugeschrieben.

Zusätzlich vorhandenes Krokodil-Material besteht aus einem unvollständigen linken Humerus (Abb. 50 A, B), der dem von *Goniopholis* sehr ähnlich ist, sowie vermutlich dem distalen Ende eines linken Femurs von einem *Goniopholis*-artigen Krokodil (Abb. 50 C, D). Eine äußerst schlecht erhaltene längliche Knochenplatte mit einer narbigen Ornamentation dürfte wohl ein fragmentarischer Unterkiefer von *Goniopholis* sp. sein.



Abb. 50: Verschiedene Wirbeltier-Reste

- A), B) cf. Goniopholis sp., Humerus ventral (A), dorsal (B)
- C), D) cf. Goniopholis sp., Femur, Distalende (C) dorsal, (D) ventral,
- E), F) ? hypsilophodonter Wirbel, "Knochen A"
- G), H) Metapodium eines ? Theropoden, "Knochen B"

3.3.2. Schildkröten-Reste

Einige unvollständige Bruchstücke von Schildkröten-Knochenpanzern mit einer sehr charakteristischen, zart tuberkulierten Oberflächenverzierung ähneln stark dem Carapax von *Peltochelys duchasteli* DOLLO 1885 (persönlicher Vergleich des Autors).

Zusätzlich zu diesen Bruchstücken gibt es einige wenige sehr kennzeichnende Schildkröten-Skelettreste. GPI – F 804 (Abb. 51 C) ist ein charakteristischer Schildkröten-Humerus; obwohl etwas verformt, sind die proximalen und distalen Gelenkenden stark verbreitert. Das "L"-förmige, verschmolzene Scapulacoracoid (GPI – 80/79, Abb. 51 A) ist sehr spezifisch für Schildkröten. Abschließend seien noch einige mangelhaft erhaltene Ilia erwähnt, die in ihrer Gestalt ebenfalls sehr kennzeichnend für Schildkröten sind. (Abb. 51 B).

3.3.3. Unbestimmbare Knochen

Unter der großen Anzahl von Knochenscherben fanden sich zwei recht rätselhafte Knochen, die sich nicht eindeutig bestimmen ließen.

K noch en "A" stellt ein kleines Wirbelcentrum dar (Abb. 50E, F). Zunächst schien sich dieser Knochen der Brustwirbelregion von *Bernissartia* zuordnen zu lassen, doch ergab die Untersuchung keine Ähnlichkeit mit einer der beiden Krokodil-Arten von Bernissart. Es ist durchaus möglich, daß es sich um ein isoliertes Centrum eines jugendlichen Vertretersder kleinwüchsigen Hysilophodontiden (ebenfalls Ornithopoda, Dinosauria) handelt. Die Proportionen passen dazu sehr gut. Doch bleibt diese Bestimmung nur ein Versuch.

K nochen "B" ist etwas größer (Abb. 50 G, H) und könnte möglicherweise, aber nicht sicher, ein Metapodium sein. Es dürfte zu der Hand eines theropoden Sauriers gehören – und erinnert aus diesem Grunde an die isolierte Phalange des Theropoden *"Megalosaurus" dunkeri* KOKEN von Bernissart. Jedoch ist dieser Knochen dorsoventral stärker zusammengedrückt, als es für theropode Metacarpalia typisch ist, und die Gelenkenden sind nur mangelhaft erhalten. Eine sichere Identifizierung ist deshalb nicht möglich.



Abb. 51: Schildkröten-Reste A) – Scapulocoracoid (GPI – 80/79), B) – Ilium (ohne Inventarnummer), C) – Humerus (GPI – F 804)

4. Vergleiche mit anderen Dinosaurier-Massenvorkommen

Das schon alte Interesse an Massenansammlungen fossiler Organismen weist auch der Nehdener Saurierlagerstätte einen wichtigen Rang neben anderen europäischen Fundstätten zu wie Bernissart (*Iguanodon* – DUPONT 1878, NORMAN 1986) und Trossingen (*Plateosaurus* – VON HUENE 1929, SEE-MANN 1933 und WEISHAMPEL 1984). Die verursachenden Faktoren sind Anlaß vieler Diskussionen und Spekulationen, die das neuerwachte Interesse der paläobiologischen Forschung an der Taphonomie, d.h. der Untersuchung des Einbettungsvorgangs und seiner Bedingungen, widerspiegelt (BEHRENSMEIER & KIDWELL 1985).

In einer interessanten, obgleich kurzen Analyse des Saurischier-Lagers im Keuper (Obertrias) von Trossingen (Württemberg) überprüfte WEISHAMPEL (1984) die veröffentlichten und mehrere der unveröffentlichten Ausgrabungsberichte. Dabei konnte er zeigen, daß die bisher meist vertretene Annahme (VON HUENE 1928), die Trossinger Plateosaurier seien als Herdentiere in jahreszeitlichem Rhythmus vom einstigen "Vindelizischen Land" im Gebiet der heutigen oberen Donau durch einen Wüstenstreifen zur weiter westlich gelegenen obertriassischen Meeresküste gewandert, nicht aufrechtzuhalten ist. Bei Trossingen sollte eine solche Herde nach VON HUENEs Ansicht in Hitze und Trockenheit umgekommen sein. Schon SEEMANN (1933) hat aber dargelegt, daß die geologischen Befunde eher auf eine Schlammrutschung wiesen, der eine Plateosaurier-Herde zum Opfer fiel.

WEISHAMPELs nochmalige Überprüfung des Zustandes fossiler Exemplare und ihres stratigraphischen Auftretens innerhalb des Aufschlusses ergab, daß die *Plateosaurus*-Skelette mit einem erheblichen Anteil junger Tiere in einem 10 Meter hohen Profil in zwei getrennten Lagern auftraten. Innerhalb jedes dieser Lager ließ sich ein deutliches Häufigkeitsmaximum relativ vollständiger Skelette mittlerer, also dem Fortpflanzungsalter entsprechender Größe feststellen. Über und unter dem Maximum fanden sich weniger zahlreiche und durchweg weniger gut zusammenhängende Skelette.

Dieser Befund läßt sich so interpretieren, daß sich vor dem "Hintergrund" der normalen Sterblichkeitsrate einer volkreichen Population katastrophal bedingte erhöhte Todesraten von Herden gleichalteriger Tiere abzeichnen, möglicherweise durch plötzliche Schlammströme im Sinne SEEMANNs verursacht.

In Bernissart wurde von 1878-1881 eine ähnliche Massenanhäufung von Sauriern ausgegraben. Wieder wurde, wie später für Trossingen, zur Erklärung eine Katastrophe herangezogen. DUPONT (1878, 1897) nahm an, daß die Massierung von Skeletten in Bernissart in einer einst tiefen Schlucht erfolgt sei, in der die Tiere lebten und starben. Diese Hypothese wurde in den folgenden Jahren abgewandelt: Einer Version nach wurde eine *Iguanodon*-Herde aus irgendeinem mysteriösen Grund in wilder Flucht in eine Spalte getrieben, während LOUIS DOLLO die Idee vorzog, daß es sich um einen Dinosaurier-Friedhof handelte.

Die sorgfältige Prüfung aller Archivunterlagen von Bernissart legt eine weniger dramatische Folge von Ereignissen nahe (NORMAN 1986). Erstens gab es zur Zeit des Wealden keine Schlucht bzw. Klamm oder Spalte in Bernissart, sondern nur einen großen Süßwassersee oder Sumpf. Zweitens starben die Tiere nicht gleichzeitig, sondern gelangten über eine beträchtliche Zeitspanne hinweg (10-100 Jahre) zur Ablagerung, und schließlich sind sie mit einer bedeutenden Fisch-"Fauna" (TRAQUAIR 1911) wie auch Krokodilen, Schildkröten, Amphibien (CASIER 1978) und Insekten (LAMEERE & SEVERIN 1897) sowie reichlichen Pflanzenresten (SEWARD 1901) vergesellschaftet.

Demnach scheint, wie auch WEISHAMPEL für das "Hintergrundgeschehen" von Trossingen vermutet, die Massenanhäufung in Bernissart eine undramatisch entstandene Anreicherung von Faunen- und Florenresten darzustellen, in diesem Falle beherrscht durch den pflanzenfressenden Saurier *Iguanodon*. Es gibt in den erhaltenen Aufzeichnungen keinen sicheren Hinweis auf ein Häufigkeitmaximum oder eine durch eine Katastrophe bedingte Anreicherung innerhalb der Lagerstätte.

Es ist sehr verlockend, Vergleiche zwischen den Anreicherungen von Bernissart und Nehden zu ziehen. Das Nehdener Fossilgut umfaßt *Iguanodon* in Menge und auch reiche Ansammlungen von Landpflanzen, dagegen nur spärliche Reste von Schildkröten, Krokodilen, äußerst fragmentären Fischen und von Insekten. An auffallenden Unterschieden und Ähnlichkeiten seien erwähnt:

- a) Vertreter einer aquatischen Flora und Fauna sind in Nehden äußerst selten. Das geringe Vorkommen, insbesondere von Fischen, steht in auffallendem Gegensatz zu den reichlichen Fischfunden von Bernissart (TRAQUAIR 1911).
- b) Iguanodon ist bei weitem das häufigste Landwirbeltier beider Lokalitäten.
- c) Im Gegensatz zu Bernissart, wo Iguanodon bernissartensis die vorherrschende Art ist, besitzt Nehden reichliche Reste von I. cf. atherfieldensis und relativ wenige von I. bernissartensis.
- d) Wiederum in auffälligem Gegensatz zu Bernissart sind in Nehden kleine, mittlere und große Individuen (2-8 m) Länge gut vertreten.

Während es kaum Zweifel zu geben scheint, daß die Lagerstätten von Bernissart und Nehden nahezu zeitgleich entstanden, soweit sich das aus den tierischen und pflanzlichen Zeugnissen erschließen läßt, sind die Unterschiede in der Repräsentation von Interesse. Das faktische Fehlen von Fischen und das spärliche Vorkommen anderer aquatischer Vertebraten in Verbindung mit terrestrischen Pflanzen, Invertebraten und Vertebraten, läßt auf stark selektiv bedingte Erhaltung schließen.

Ebenso legt die Größenskala der *Iguanodon*-Individuen ein Ereignis nahe, das alle Altersklassen ohne Unterschied traf. Ein Beispiel dafür wäre eine Gewitterflut, die den Teil einer Herde mitsamt pflanzlichem und anderem terrestrischen Treibgut mit sich riß. Denn mit solch einem Ereignis könnte sich der überwiegend terrestrische Einfluß auf das aquatisch gebildete Sediment und die daraus resultierende Fossillagerstätte erklären lassen.

Ein Szenarium wie dieses setzt offenbar zahlreiche Annahmen voraus, z.B. daß *Iguanodon* nicht nur in Herden lebte, sondern daß diese Herden aus Individuen gemischten Alters und nicht getrennter Altersgruppen bestanden; umgekehrt also wie bei den Trossinger Plateosauriern, bei denen die von den vermuteten Schlammströmen betroffenen Herden ja aus erwachsenen Tieren im Fortpflanzungsalter bestanden haben sollen.

5. Zusammenfassung

Die Wirbeltier-"Fauna" von Nehden wurde im einzelnen beschrieben. *Iguanodon atherfieldensis* HOO-LEY und *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER (Dinosauria, Ornithischia) sind die beiden am häufigsten hier vorkommenden Arten.

Anatomische Beschreibungen verschiedener Skelettelemente werden dort gegeben, wo sie neue Informationen liefern oder frühere Beschreibungen ergänzen. Die Erstellung detaillierter Kataloge der Skelettreste bei gleichzeitiger Auswertung der Grabungspläne erlaubte den Versuch, ursprünglich Zusammengehöriges auszumachen. Als Ergebnis dieser Mosaikarbeit entpuppte sich ein juveniles Exemplar von *Iguanodon bernissartensis*. Mit nur etwa 2,5 m Länge ist es das kleinste bisher entdeckte und hier versuchsweise auch rekonstruierte Individuum dieser Art.

Im Gegensatz zu der Situation von Bernissart, dem Fundort einer anderen Massenanhäufung von Iguanodon, ist bei Nehden I. atherfieldensis die häufigste der beiden Iguanodon-Arten.

Zusätzlich zu *Iguanodon* kommen fragmentarische Reste von Schildkröten (*Peltochelys* sp.) und Krokodilen (*Goniopholis* sp.) vor. Auch scheinen Fragmente eines hypsilophodonten Klein-Dinosauriers sowie eines großen Theropoden (Raubsauriers) vorzuliegen, was jedoch aufgrund der schlechten Erhaltung noch nicht gesichert ist.

Qualitative Vergleiche zwischen den "Floren" und "Faunen" von Bernissart und Nehden führen zu der Vermutung, daß an der Entstehung der Nehdener Fossillagerstätte ein katastrophales Ereignis, wie etwa eine Gewitterflut, mitgewirkt hat.

Erst eine weitere umfassende Bearbeitung der Sedimentologie und Taphonomie der Nehdener Fossillagerstätte wird viele der in dieser Abhandlung angesprochenen, noch offenen Fragen klären können.

6. Danksagung

Der (Haupt-) Autor möchte der Royal Society und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die Bereitstellung von Mitteln zur Förderung der wissenschaftlichen Untersuchung der Nehdener Sammlungen im Geologisch-Paläontologischen Museum (Münster), am Fundort Nehden und im Briloner Stadtmuseum danken.

Ich danke Dr. Klemens OEKENTORP für die zur Verfügung gestellten Arbeitsmöglichkeiten im Museum des Geologisch-Paläontologischen Institutes und Prof. Dr. Helmut HÖLDER und seiner Frau Erna für ihre großartige Gastfreundschaft während meiner Aufenthalte in Münster.

Zum Schluß bin ich Prof. Dr. Richard SOUTHWOOD (Oxford), der mich vom Studienbetrieb freistellte, um diese Arbeit in Deutschland ausführen zu können, und Frau Susan FRIEND, die geduldig mein Manuskript getippt hat, zu Dank verpflichtet.

Über den Lebens- und Todesraum der Iguanodonten im erdgeschichtlichen Rahmen

(H. HÖLDER)

Auszug aus HÖLDER & NORMAN – Naturwissenschaften 73, 1986 (mit Genehmigung der Redaktion; etwas abgeändert).

Der aus Riffen des Devonmeeres hervorgegangene Massenkalk wurde noch im Erdaltertum von jüngeren Sedimenten bedeckt und dann in der varistischen Gebirgsbildung mit diesen zusammen gehoben und gefaltet. Bei der anschließenden Abtragung und Einebnung, von der noch das Rotliegendkonglomerat von Menden zeugt, wurde das nun schräg gestellte oder an Verwerfungen horstartig herausgehobene Massenkalkband in dem damals herrschenden feuchttropischen Klima verstärkt gelöst und bildete deshalb im Laufe der Zeit eine Senke zwischen den klastischen und daher lösungsresistenten Gesteinen im Norden und Süden, wie sie gebietsweise noch heute besteht (Abb. 52). Die Löslichkeit des Kalks zog zunehmende Verkarstung nach sich, bis das Gebiet teils durch Absenkung, teils durch Abtragung im Laufe des Erdmittelalters wieder in tieferes Niveau zu liegen kam und von der hier südwärts voranschreitenden Transgression des Kreidemeeres zu Beginn der Oberkreidezeit erreicht und überflutet wurde (HISS 1982), ehe es sich später von neuem zur heutigen Höhe hob.



Abb. 52: Querschnitt durch die Briloner Massenkalk-Hochfläche zwischen klastischem Karbon im NW und SO. Blocksignaturen: Massenkalke des oberen Mitteldevons mit Karsthohlräumen (schwarz); gestrichelt und gepunktet: Karbonschiefer (tonig-sandig-kieselig); gestrichelte Linie: vermutete Landoberfläche zur Unterkreidezeit gemäß WIRTH in CLAUSEN et al. 1982 (nach MAASJOST in Topograph. Atlas Nordrhein-Westfalen, Hrsg. L.-Vermessungsamt N.-W. 1968, verändert und ergänzt). Der Lebensraum der Iguanodonten zur Unterkreidezeit war also wahrscheinlich ein absinkender Vorlandsbereich südlich der sich bereits nähernden Meeresküste (Abb. 53), in dem die Massenkalksenke die Niederung des trägen Unterlaufs eines Flusses und ihn begleitender Teiche gebildet haben mag. Der Untergrund aber war ertrunkener Karst, so wie heute – in ungleich größerer Ausdehnung freilich und ohne die Nachbarschaft klastischer Sedimente – das den Meeresspiegel um nur wenige Meter überragende Kalkplateau der Everglades im südlichen Florida.



Abb. 53: Nehden (N) liegt auf der Briloner Massenkalk-Hochfläche. Das Unterkreidemeer stieß zuerst in die Hessische Senke und dann auch westlich davon in das Rheinische Schiefergebirge vor (nach HISS 1982).

Über und in den Karsthohlräumen, die durch den steigenden Meeresspiegel unter Rückstau gerieten, lagerte das langsam strömende, zeitweilig mit reichlich anfallendem pflanzlichen Treibgut beladene Wasser seinen Gehalt an Schluff und gelegentlich auch Sand in feinen Schichten ab. Dabei fingen sich in den Hohlräumen auch zerfallende, durch Verwesungsgase treibende Tierkadaver der Fauna, die diese mit Koniferen und Farnen, auch Wasserfarnen, bestockte subtropische Sumpf-, Fluß- und Küstenlandschaft bevölkerte. Denkbar ist auch, daß die Zerlegung auf Beute von Krokodilen und Raubsauriern hinweist (OEKENTORP 1984); einige Fälle merkwürdiger Knochenzerbrechung lassen sich am ehesten so deuten, ohne daß allerdings sichere Bißspuren erhalten wären. Daß der Transport bevorzugt bei etwas stärkerer Wasserbewegung erfolgte, zeigt eine besonders knochenreiche Sandschicht sowie die auch sonst häufige Ablagerung von Sand und an pflanzlichem Material besonders reichem und daher dunklen Schluff im Staubereich bzw. Strömungsschatten großer Knochen. Ausgeprägte Jahresringe fossiler Hölzer weisen auf den Wechsel von Regen- und Trockenzeiten. KAMPMANN (1983) rechnet mit der Möglichkeit eines mit dem jahreszeitlichen Wechsel der Niederschläge oszillierenden Karstwasserspiegels, bei dessen Fallen das Wasser samt seinem Frachtgut in die Karsthohlräume eingesogen wurde. HUCKRIEDE (1982) und KAMPMANN (1983) schließen aus der Mischung verschiedener Pflanzenassoziationen auch auf die Flora trockenerer Standorte in einem den feuchten Niederungsbereich umgebenden Hügelland. In ihm wuchsen Koniferenwälder und Bestände des an Trockenheit angepaßten, für die jüngere Unterkreidezeit charakteristischen Farns *Weichselia*. Holzkohlen-Grus in den Schluffen zeugt von Gewittern, die in den Trokkenzeiten niedergingen und Wald- und Buschbrände entzündeten.

Daß sich Dinosaurier in solchen Niederungslandschaften aufhielten, ja manchmal bis in das Watt wagten, geht aus ihren Fährten im Oberjura von Barkhausen im Wiehengebirge (FRIESE & KLASSEN 1979) und im "Wealden" des Bückebergs und von Münchehagen (HENDRICKS 1981) hervor. Schlecht gerundete Sandsteinbrocken in den Schluffen mögen von nahen, schon verfestigten Sandsteinbänken stammen, können aber auch Konkretionen sein, da manche Knochen zur einen Hälfte in einer solchen, zur anderen aber im angrenzenden Schluff stecken. Manche ihm unvermittelt eingelagerten Kieselsteine dürften als Magensteine zu deuten sein, die bei Vögeln und Sauriern der Zerkleinerung der Nahrung zwischen den muskulösen Magenwänden dienen.

Wiederholter Nachbruch im Karsthohlraum bewirkte die heute stark gestörte Lagerung der einst ruhig sedimentierten Schluffe der Nehdener Karsthöhle (Abb. 2 und 54). Manche großen Schaftknochen sowie ein 2 m langer Stamm fossilen Holzes wurden dabei an glatten Bruchflächen versetzt. Die ursprünglich waagerecht gelagerten Schichten zogen sich beim Einbruch unter gummiartiger Streckung an den Wänden herab, stauten und falteten sich und zerbrachen in Schollen. Erneute, später selbst wieder nachgesackte Einlagerungen füllten den jeweiligen Einbruchsraum (Abb. 2). Die Höhlenfüllung erfolgte also in einer gewissen Zeitspanne unter oben schon angedeuteten wechselnden Verhältnissen. Ein älteres, später z.T. an den Wänden herabgezogenes Schichtpaket lieferte zwar Schildkrötenreste, aber noch keine Iguanodontenknochen. Die den Wänden anlagernden Schluffe wurden durch späteren Verwitterungseinfluß gebräunt und limonitisiert.



Abb. 54: Verstürzt-gefaltete Lagerung der feingeschichteten knochenführenden Tone. Schwarze Lagen: kohlige Pflanzensubstanz (weißer Stab 50 cm).

Wie hoch die Oberfläche zur Unterkreidezeit über dem Niveau der heutigen Landschaft lag, wissen wir nicht. Falls sie langfristig von den Sedimenten der cenomanen Transgression bedeckt und damit geschützt war – worauf das Fehlen von Karstfüllungen aus der frühen Tertiärzeit hinweist–, unterschied sich die Lage jener alten von der heutigen Landoberfläche vielleicht nur wenig.

Das hier entworfene Bild erfordert nun einen Vergleich mit der berühmten Iguanodonten-Lagerstätte im einstigen Kohlenbergwerk von Bernissart in Südwest-Belgien (CASIER 1978, NORMAN 1980). Dort stieß man 1878 beim Vortrieb eines Horizontalstollens in 328 und später sogar 356 m Tiefe auf die das Kohlengebirge unterbrechende knochenführende Füllung (auch dort wurde der erste Fund für fossiles Holz gehalten!). Einer der Deutungsversuche richtete sich auf Ablagerung in einer steilen kreidezeitlichen Schlucht, in welche die Iguanodonten möglicherweise durch Absturz oder während einer Gewitterflut geraten waren. Man fand dort im Laufe jahrzehntelanger Bergungsarbeiten (ein letzter Bergungsplan von deutscher Seite während der Besetzung Belgiens im ersten Weltkrieg kam nicht mehr zur Ausführung) rund 30 Skelette, deren vollständigste im Naturhistorischen Museum zu Brüssel als Herde aufgestellt sind und eine großartige Schau bilden. Heute neigt man dazu, die Lagerstätte von Bernissart nicht mehr für die Füllung einer Schlucht, sondern eines der tiefen Naturschächte zu halten, wie sie in dieser Gegend häufig vorkommen, und zwar infolge der Verkarstung des Kohlenkalks, der das Kohlengebirge in der Tiefe unterlagert und neben Kalk auch Gips führt. Die Lagerung der fossilführenden Füllung läßt dabei weniger auf Absturz lebender Tiere als vielmehr auf allmähliches In-die-Tiefe-Sacken eines Sediments schließen, das ursprünglich in einer Senke an der Oberfläche abgelagert wurde und die Skelette schon dort aufnahm. Wir haben es also bei Bernissart mit einem bis heute in der Tiefe verborgenen, nicht wie im Sauerland mit einem schon zur Zeit der Iguanodonten gegen die Oberfläche geöffneten Karst zu tun. Für Nehden ist ein solches Einbrechen von oben her schon wegen des Höhlendachs auszuschließen.

Ungeklärt ist noch, warum sich bei Bernissart viele wohlerhaltene Fische, bei Nehden dagegen bisher nur kümmerliche Reste fanden. Bisher wurden weder bei Bernissart noch bei Nehden – hier trotz bereits intensiver Schlämm- und Auslesearbeit – Säugetierreste gefunden, die aus so früher Zeit der Säugetiergeschichte von besonderem wissenschaftlichen Wert wären.

Trotz seiner Streulage ergänzt das Nehdener Fundgut, das immerhin von mehr als 15 *Iguanodon*-Skeletten stammt, jenes von Bernissart nicht unerheblich. Verbindet sich doch dessen komplette Erhaltung zuweilen mit dem Nachteil großenteils verbackener Knochen, so daß sich manche anatomische Feinheit an dem zerfallenen Material von Nehden deutlicher erkennen läßt. Auch die hier zahlreichen Knochen jugendlicher Individuen mit noch nicht verwachsenen Epiphysen der Extremitätenknochen und Neuralbögen der Wirbel sowie noch freien Sacralrippen mit ihren seltsamen Formen zeigen Neues.

Das Bergwerk von Bernissart wurde 1921 aus finanziellen Gründen der Flutung überlassen und ist für immer unzugänglich. Dadurch kommt Nehden für die weitere Erforschung des Lebensbildes jener Zeit erhöhte Bedeutung zu. Die dortige Tonfüllung hat nach elektromagnetischen Messungen des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung in Hannover (Dr. D. VOGELSANG) im Jahre 1983 einen weit größeren Umfang als den bisher abgegrabenen Teil und nach Bohrungen des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe (Dr. J. NIEMEYER) eine Mächtigkeit bis zu 20 m. 1984 unternahm das Niedersächsische Landesamt Messungen der induzierten Polarisation (IP-Messungen) zur Ermittlung von Sulfid-Anreicherungen, welche sich linsenartig in Höhlenrichtung erstrecken und auf Bereiche erhöhter Knochenhöffigkeit innerhalb der Höhlen-Gesamtfüllung schließen lassen. Die Befunde lassen eine spätere Wiederaufnahme der vorerst eingestellten Grabung aussichtsreich erscheinen. Freilich wird sie erhebliche Mittel erfordern und sich außerdem zu einer eigentlichen Höhlengrabung ausweiten, da das über dem bisherigen Grabungsplatz noch kaum in Erscheinung getretene Höhlendach aus Massenkalk in den Berg hinein auf 5 m Dicke zunimmt.

Es dürfte sicher sein, daß es außer der Nehdener auch noch andere saurierführende Karstfüllungen im Sauerland gibt, auch wenn die Mehrzahl kein solches Fundgut enthält. Wie so oft bei wichtigen paläontologischen Entdeckungen war es auch hier nur der glückliche Zufall, der uns die Schätze der Vorzeit in die Hand gespielt hat.

8. Literatur

- BEHRENSMEYER, A. M. & KIDWELL, S. M. (1985): Taphonomy's contribution to paleobiology. Paleobiology11: 105-119; Chicago.
- BOULENGER, G. A. (1881): Sur l'arc pelvien chez les Dinosauriens de Bernissart. Bull. Acad. R. Belg. 1 (3^e sér.): 600-608; Bruxelles.
- CASIER, E. (1978): Les Iguanodons de Bernissart. Brussels Inst. R. Sci. nat. Belge, pp. 134; Bruxelles.
- CLAUSEN, C.-D., GREBE, H., LEUTERITZ, K. & WIRTH, W. (1978): Zur Altersstellung und paläogeographischen Bedeutung des Paläokarstes auf der Warsteiner Carbonatplattform. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1978 (10): 577-589, 5 Abb.; Stuttgart.
- CLAUSEN, C.-D., GREBE, H., LEUTERITZ, K., UFFENORDE, H. & WIRTH, W. (1982): Zur Paläogeographie, Tektonik und Karstmorphologie der südlichen und östlichen Warburger Carbonatplattform (Warsteiner Sattel, Rheinisches Schiefergebirge). – Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., 30: 241-319, 6 Abb., 10 Taf.; Krefeld.
- DOLLO, L. (1883): Première note sur les crocodiliens de Bernissart. Bull. Mus. R. nat. Belg. II: 309-340, pl. XII; Bruxelles.
- DOLLO, L. (1885): Première note sur les Cheloniens de Bernissart. Bull. Mus. R. Hist. nat. Belg. III (1884/1885): 63-84, pls. I-II; Bruxelles.
- DUPONT, E. (1878): Sur la découverte d'ossements d'Iguanodon, de poissons et de végétaux dans la fosse Sainte Barbe de Charbonnage de Bernissart. Bull Acad. R. Belge XLVI (2): 387; Bruxelles.
- DUPONT, E. (1897): Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique. Guide dans les Collections. Bernissart et les Iguanodons; Bruxelles (Polleunis et Ceuterick).
- FRIESE, H. & KLASSEN, H. (1979): Die Dinosaurierfährten von Barkhausen im Wiehengebirge. Veröff. L.-Krs. Osnabrück, 1, 36 S., 23 Abb.; Osnabrück.
- GILMORE, C. W. (1909): Osteology of the Jurassic reptile Camptosaurus with revision of the species of the genus and description of two new species. Proc. U.S. natl. Mus. 36: 197-332; Washington.
- HENDRICKS, A. (1981): Die Saurierfährte von Münchehagen bei Rehburg-Loccum (NW-Deutschland). Abh. a. d. Landesmus. f. Naturk. Münster i. Westf., **43**. Jg. 1981, H. 2, 22 S., 13 Abb.; Münster.
- HISS, M. (1983): Neue Ergebnisse zur Paläogeographie des Cenomans in Westfalen. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1982 (9): 533-546, 6 Abb.; Stuttgart.
- HÖLDER, H. (1981): Die Sauriergrabung von Nehden. Jb. Ges. Förderung Westf. Wilhelms-Univ. Münster 1980/81: 37-41, 4 Abb.; Münster.
- HÖLDER, H. & NORMAN D. B. (1986): Kreide-Dinosaurier im Sauerland. Naturwissenschaften 73: 109-116, 7 Abb.; Berlin – Heidelberg – New York – Tokyo.
- HOOLEY, R. W. (1925): On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). Q. J. geol. Soc. Lond. 81: 1-61; London.
- HUCKRIEDE, R. (1982): Die unterkretazische Karsthöhlenfüllung von Nehden im Sauerland. 1. Geologische, paläontologische und paläobotanische Befunde und Datierung. – Geologica et Palaeontologica **16**: 183-242, 19 Taf.; Marburg.
- HUENE, F. VON (1928): Lebensbild des Sauriervorkommens im obersten Keuper von Trossingen. Palaebiologica, 1: 103-116; Wien.
- -,- (1929): Die Plateosaurier von Trossingen. Die Umschau 1929: 880-882; Frankfurt.

- HULKE, J. W. (1878): Vectisaurus valdensis, new Wealden dinosaur. Q. J. geol. Soc. Lond., XXXIV: 744-747, figs. 1-3; London.
- -,- (1882): Description of some *Iguanodon* remains, indicating a new species, *I. seelyi*. Q. J. geol. Soc. Lond. XXXVIII: 135-144, pl. IV; London.
- KAMPMANN, H. (1983): Mikrofossilien, Hölzer, Zapfen und Pflanzenreste aus der unterkretazischen Sauriergrube bei Brilon-Nehden. Beitrag zur Deutung des Vegetationsbildes zur Zeit der Kreidesaurier in Westfalen. – Geol. Paläont. Westf. 1: 1-146, 20 Abb., 1 Tab., 61 Taf.; Münster.
- LAMEERE, A. & SEVERIN, G. (1897): Les Insects de Bernissart. Ann. Soc. entomol. Belg. XLI: 35.
- MEIBURG, P. (1979): Kreide-Transgression und Paläokarst der Warsteiner Karbonat-Plattform (Westfalen). In: Aspekte der Kreide Europas. IUGS, A 6: 363-384, 9 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- NORMAN, D. B. (1977): On the anatomy of the ornithischian dinosaur *Iguanodon*. Ph. D. Thesis, University of London, King's College.
- -,- (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from Bernissart, Belgium. Mem. Inst. R. Sci. nat. Belg. **178**: 105 pp., 85 figs., 5 pls.; Bruxelles.
- -,- (1984): On the cranial morphology and evolution of ornithopod dinosaurs. Symp. zool. Soc. Lond., **52**: 521-547; London.
- -,- (1986): On the history of the discovery of fossils at Bernissart in Belgium. Archives of Natural History, 13 (3).
- -,- (1987a): On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg., Sciences des la Terre, **56**: 1-94; Bruxelles.
- -,- (1987b): A mass-accumulation of vertebrates from the lower Cretaceous of Nehden (Sauerland), West Germany. -Proc. R. Soc. Lond. B **230**: 215-255; London.
- NORMAN, D. B. & WEISHAMPEL, D. B. (1985): Ornithopod feeding mechanisms: their bearing on the evolution of herbivory. – Am. Naturalist, **126**: 151-164; Lancaster.
- OEKENTORP, K. (1984): Die Saurierfundstelle Brilon-Nehden (Rheinisches Schiefergebirge) und das Alter der Verkarstung. – Kölner Geogr. Arb. **45**: 293-315, 3 Abb., 5 Taf.; Köln.
- ROMER, A. S. (1956): Osteology of the Reptiles. 772 S., 248 Abb.; Chicago, III. (Univ. of Chicago Press).
- SANTAFE-LLOPIS, J. V., CASANOVAS-CLADELLAS, M. L., SANZGARCIA, J. L. & CALZADA-BADIA, S. (1979): Los Dinosaurios de Morella (Notar preliminar). – Acta Geol. Hispanica 13 (5): 149-154; Barcelona.
- SEEMANN, R. (1933): Das Saurischierlager in den Keupermergeln bei Trossingen. Jahresh. Vereins vaterl. Naturk. Württemberg, **89**: 129-160; Stuttgart.
- SEWARD, A. C. (1901): La Flore wealdienne de Bernissart. Mém. Mus. R. Hist. nat. Belg., I (1); Bruxelles.
- STOPPEL, D., HEUSER, H., KREBS, W., SCHÄFER, W. & UFFENORDE, H. (1977): Exkursionen in das nordöstliche Sauerland. Subkommission für Karbon-Stratigraphie in der D.U.G.W. pp. 27, 12 Abb.; Warstein-Hirschberg.
- TRAQUAIR, R. H. (1911): Les Poissons wealdiennes de Bernissart. Mém. Mus. R. Hist. nat. Belg. IV (1); Bruxelles.
- VOGELSANG, D. (1983): Elektromagnetische Untersuchungen Saurierfunde-Nehden, Sauerland. Niedersächs. Landesamt Bodenforsch. Hannover, Archiv-Nr.: 94105.

WEISHAMPEL, D. B. (1984): Trossingen: E. FRAAS, F. VON HUENE, R. SEEMANN and the "Schwäbische Lindwurm" Plateosaurus. – Third Symp. Mesoz. Terrestr. Ecosyst.: 249-253. Ed. W. E. REIF & F. WESTPHAL, Attempto (Tübingen).

WEISHAMPEL, D. B. & WESTPHAL, F. (1986): Die Plateosaurier von Trossingen im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. – 27 S., 11 Abb., 4 Taf.; Tübingen (Attempto Verl.).

9. Anhang

Verzeichnis der Iguanodon-Reste aus Nehden (* im Briloner Stadtmuseum)

A. I. bernissartensis: 8-10 Meter Größe

Schädel:

Inventarnummer	Bestimmung
80/225	unvollständiges Endocranium (Abb. 7)
D 407	isoliertes Exoccipitale (links) (Abb. 8)
D 376	Surangulare (links) (Abb. 9 C))
E 799	Quadratum (rechts) (Abb. 9 A, B)
C 849	Dentale (rechts) (Taf. 2 A)
D 506	Maxilla (rechts) (Taf. 1 A)

Halswirbel:

Inventarnummer	Länge (mm) ventral	Breite (mm) posterior	Höhe (mm) posterior
D 605	85	105	-
C 710*	80	95	92

Rückenwirbel:

D 198	810	125	135
	(Abb. 11,12)		
D 545*	800	105	100

Schwanzwirbel:

K 910 a	86	120	120
B 231	80	105	100
80/187	85	98	94
D 616	80	91	75
D 154	82	82	~ 92
D 639	~ 77	~ 65	66
B 236	85	73	72
C 183	87	72	74
D 599	65	51	51
80/189	66	51	47
(S) 766	~ 66	-	_
D 569	64	55	47
C 171	72	55	43
D 630	66	52	41
80/173	61	48	37
80/12	68	46	39
B 107	64	45	44
E 814	62	-	-
(S) 784	70	-	_
F 797	60	40	35
B 728	60	-	_
D 607	64	41	34
C 751	58	40	37
C 731*	56	42	40

Schultergürtel und Vorderextremitäten:

InvNr.	Bestimmung	Länge (mm)	Breite (mm) proximal	Breite (mm) mitten	Breite (mm) distal
80/245	Scapula	_	270	140	_
B 100	Humerus	520	130	~ 57	100
80/178	Humerus	_	180*	-	-
A 1	Humerus	-	-	58	95
80/44	Radius	-	95	55*	_
C 822	Radius	-	80	\sim 50	-
B 356	Ulna	-	80	-	-
A 235	Carpale- Fragment	-	-	_	-
D 560*	Metacarpale II				
	(Abb. 15 A)	107	36	22	~ 37
80/235	Metacarpale III				
	(Abb. 15 B)	170	44	33	46
D 596	Metacarpale IV				
	(Abb. 15 C)	164	52	31	~ 46
D 430	Metacarpale IV	155	46	26	35
D 365 (S) 867	Metacarpale IV Metacarpale V	-	-	31	35
	(Abb. 15 D)	81	62	44	55

Beckengürtel und Hinterextremitäten:

D 448	einzelner vorder	er Ilium-Forts	atz				
S 769	vorderer Ilium-Fo	vorderer Ilium-Fortsatz (Fragment)					
E 191	llium (mittelgroß,	aber gut erh	alten). (Abb. 16)				
D 203*	Pubis (Abb. 17)	430		75	130		
C 521	Pubis	-	-	~ 50	\sim 90		
D 594	Ischium	-	24	-	-		
C 826	Ischium	-	190	-	-		
D 540 a, J 887,							
B 295, D 609	Ischium-						
·	Fragmente	_	-	-	-		
C 142	Femur	860	230	130	240		
A 7	Femur	~810	170	~100	170		
C140	Femur	620	165	~100	160		
D 325	Femur	800	210	110	190		
(S) 866	Femur	700	145	~ 90	140		
D 156	Femur	665	~140	90	145		
80/188	Femur	600	170	90	165		

Weitere fragmentarische Femora: D 550, D 204, (S) 370, C 608, F 851, (S) 772, 80/137, C 420, 80/246, C 519, (S) 773, (S) 815, J 905, C 721, C 746.

C 188 80/188	Tibia Tibia	590 600	200 210	80 ~ 75	170 170
D 405	Tibia	610	~210	~ 80	175
D 377	Fibula				
	(Proximinalende)	_	-	-	_
B 281	Fibula				
	(Fragment)	_	_	-	_
80/230	Fibula				
	(Fragment)	-	-	-	-
A 43	Metatarsale III	275	80	65	105
J 858	Metatarsale IV	195	\sim 70	50	. –
C 271	Phalange Illi	95	115	-	-
S 8	Phalange IVi	85	85	-	_
A 14	Phalange IVi	75	90	-	-

B. I. bernissartensis: 2-3 Meter Größe

Schädel:

Inventarnummer	Bestimmung
D 573	Endocranium-Teil (Abb. 19)
B 281	Jugale (rechts) (Abb. 20 B)
80/51	Exoccipitale-Fragment
80/132	Präfrontale (Abb. 20 A)
D 356	Quadratum (Gelenkende)
D 573	Surangulare (Glenoid-Teil)

Halswirbel:

Inventarnummer	Länge (mm) ventral	Breite (mm) posterior
80/98	35	_
B 113	-	
C 174	33	~40
B 331	-	_
C 287	~32	37

Rückenwirbel:

A 75	Neuralbogen (neuraler Dornfortsatz fehlt)
80/139	Neuralbogen-Pedikel
C 185	Neuralbogen (ohne Dornfortsatz)
80/444	hinteres Dorsalcentrum und Neuralbogen
A 60	hinteres Dorsalcentrum
80/147	Neuralbogen und Dornfortsatz
D 366	Neuralbogen und Dornfortsatz
B 101	zerdrücktes Centrum
C 510	Neuralbogen und Dornfortsatz
A 184	Centrum (unbedeutend größer)
A 20	post-dorsales Centrum

Sacralwirbel:

(S) 901, D 611, 80/241, 80/509

Schwanzwirbel:

InvNr.		Länge (mm) posterior	Breite (mm)
В 79 а	vordere Caudalia	38	57
B 81	vordere Caudalia	37	57
B 82	vordere Caudalia	37	48
B 118	vordere Caudalia	36	47
B 83	vordere Caudalia	37	45
C 345	vordere Caudalia	37	43
A 34	vordere Caudalia	39	34
	isolierte Neuralbögen:	H 839, B 80, C	178, B 104, B 84
A 58	mittlere Caudalia	42	39
D 367	mittlere Caudalia	35	~30
A 73	mittlere Caudalia	39	~34
C 176	mittlere Caudalia	37	32
B 370	mittlere Caudalia	35	~33
D 402	mittlere Caudalia	-	-
80/105	mittlere Caudalia	~32	-
B 130	hintere Caudalia	-	-
B 118	hintere Caudalia	33	29
80/91	hintere Caudalia	33	22
C 158	isolierter Hämalbogen	_	_

Schultergürtel und Vorderextremitäten:

InvNr.:	Bestimmung	Länge (mm)	Breite (mm) proximal	Breite (mm) mitten	Breite (mm) distal
C 822	Scapula (re.)	_	88	30	_
D 570	Scapula (li.)	-	-	33	-
D 559	Scapula (li.) (Abb. 25 A)	-	98	33	-
C 385	Coracoid (li.)	61	-	_	_
A 29	Humerus (li.) (Abb. 25 D)	245	67	~24	Z 42
D 307	Humerus (re.)	-	-	23	41
Beckengür	tel und Hinterextrem	täten:			
A 18	Ilium (Postace-				

A IO	hum (Postace-				
(S) 777	tabular-tell)	-	-	-	_
(3) 777	(fragmentarisch)	_	_	_	_
D 594	Ischium (sehr schlecht				
	erhalten)	_	-	_	-
80/35	Femur (nur Pro-				
	ximalende)	-	-	-	-
C 201	Tibia (distales				
	Fragment, re.)	-	-	-	-
D 575	Tibia (zerdrückt				
	links)	-	-	-	-
B 85	Fibula (relativ				
	groß)	-	-	-	-
B 108	Metatarsale III	155	35	-	47
A 26	Metatarsale II (Distalende)	-	-	-	-

C. Iguanodon atherfieldensis: 4-5 Meter Größe

Halswirbel:

Inventarnummer	Bestimmung
80/64	Proatlas
J 864	Atlas-Neuralbogen (unvollständig)
D 403	Processus odontoideus
B 230	Atlas-Intercentrum

		Länge (mm) ventral	Breite (mm) posterior	Breite (mm) posterior
C 172	Axis (= Epistro-	97	45	26
A 71	vorderer	57	45	30
	Halswirbel	36	43	34
B 222	vorderer	00	50	
D 556 (i)	vorderer	33	50	38
	Halswirbel	46	55	36
D 556 (ii)	vorderer			
1898	Halswirbei	-	55	40
0 000	Halswirbel	45	63	37
C 807	vorderer			
90/190 (i)	Halswirbel	50	73	~55
80/180 (I)	Halswirbel	60	_	_
80180 (ii)	vorderer			
	Halswirbel	~65	71	53
D 315	Neuralbogen	46	58	37

Rückenwirbel:

80/185 C 824 D 357 D 354 a C 384 C 518 80/228 D 642 K 905 C 531 D 204 B 237 D 303	Neuralbogen Neuralbogen Neuralbogen Neuralbogen Neuralbogen	52 - 60 - 55 - 55 -	~58 - 53 57 61 ~65 ~66 ~82	~49 ~60 55 58 ~62 60 67
Schwanzwirbel:				
D 544 80/115 B 125 (S) 778 K 900 F 852 (S) 865 C 503 D 632 B 133 H 839 80/95 C 531 B 213 A 30 a 80/174 C 193 C 290 80/173 80/127 D 316 80/172 D 439 80/109 80/103 J 909	Neuralbogen	$\begin{array}{c} 57\\702\\660\\7\\665\\660\\5\\665\\7\\665\\60\\7\\-\\533\\256\\9\\553\\2\\55\\8\\553\\2\\555\\2\\555\\$	$\begin{array}{c} 63\\ 60\\ 56\\ 52\\ 55\\ -\\ -\\ 57\\ -\\ 50\\ -\\ 50\\ -\\ 49\\ -\\ 45\\ -\\ 50\\ 49\\ 33\\ 35\\ 31\\ 30\\ -\\ -\\ 32\\ -\\ 22\end{array}$	72 62 64 59 62 - 67 68 60 - 50 45 45 - 45 ~40 ~48 40 28 300 27 35 - ~28 22

Schultergürtel und Vorderextremitäten:

InvNr.	Bestimmung	Länge (mm)	Breite (mm) proximal	Breite (mm) mitten	Breite (mm) distal
E 812	Scapula (schlech	it erhalten)			
A 16	Humerus				
	(Abb. 40 A.B)	290	~85	37	64
A 15	Ulna				
	(Abb. 40 C.D)	275	~45	30	32
C 735	Ulna	265	~45	-	33
80/224	Ulna	290	43	25	30
80/177	Ulna	_	-	-	30
D 605*	Ulna	300	45	27	40
F 882	Ulna	325	60	27	37
D 601	(sehr schlecht erhalten)				
80/229	Pollex-Sporn				
	(Abb. 15 E1, E2)	67	-	-	-
E 795	Metacarpale III				
	(Abb. 15G)	109	20	13	21
B 268	Metacarpale II				
	Abb. 15 F)	96	26	-	29
K 914	Metacarpale IV				
	(Abb. 15 H)	89	17	~10	15

Beckengürtel und Hinterextremitäten:

Ilia:	C 191, 79/117, C 209, 552, C 823
Pubis:	D 411, C 387
Ischia:	D 360, C 756

InvNr.	Bestimmung	Länge (mm)	Breite (mm) proximal	Breite (mm) mitten	Breite (mm) distal
D 500	Femur	520	135	68	125
C 517	Femur	550	~120	77	125
K 915*	Femur	~500	100	62	110
B 265	Femur	505	120	63	125
D 338 c	Femur	~530	115	-	-
D 398	Tibia	475	165	55	125
C 139	Tibia	515	185	~60	~140
D 317	Tibia	505	170	~60	130
A 25	Metatarsale II	~190	105	-	45
B 86	Metatarsale	145	90	-	40
A 30	Metatarsale II	180	~100	-	45
C 261	Metatarsale	165	115	-	45
C 273	Metatarsale III	205	60	-	65
80/182	Metatarsale	220	75	-	80
C 135	Metatarsale	215	75	-	75
J 885	Metatarsale IV	180	75	-	45
C 202	Phalange Ili	95	45		
D 633	Phalange IIi	100	52		
80/169	Phalange Illi	95	85		
80/234	Phalange IVi	65	52		

D. Iguanodon sp.: Verzeichnis des übrigen Materials

Schädel:

D 571 – Jugale; D 586 – Jugale; D 396 – Jugale; S 831 – Maxilla (schlecht erhalten); A 8 – Dentale; S 155 – Dentale; E 788 – Dentale; 80/18 – Dentale; A 76 – Dentale (Fragment); C 357 – Frontale (Fragment); Y 318 – ? Nasale (Fragment); 80/219 – ? Nasale (Fragment)

Halswirbel:

D 580, 80/190, 80/246, 79/193, 80/199, C 243, C 155 a, 80/186, C 530, J 894, (S) 130, B 300, C 726, G 807, C 343, D 315, D 556, F 809, 659, B 95*, S 780*

Rückenwirbel:

80/191, C 726, 80/227, C 514, D 600, 80/41, 80/19, K 9106, 80/182, B 83, C 183, D 204, C 277, S 3, S 2, C 284, (H) D 845, K 909, 80/47, G 514, 80/197, J 890, B 130, B 253, 80/41, 80/23, 80/135, 80/99, D 393, E 794, 80/198, 80/81, C 753, C 626, C 750, 80/87, C 515, B 225, D 302, K 917, C 522, 80/53, 80/119, 80/23, D 836, 80/242, 80/47, C 277

Sacralwirbel und Rippen:

B 129, C 172 a, C 170, A 36, S 3, D 320, S 4 – 80/3, S 4 – 80/1, C 747, S 876, S 771, S 3 – 80/196, D 395, D 611, 80/22, G 235, 80/112, 80/25, D 440, C 727, 80/34, B 213, C 737, D 650, A 20, A 26 (artikuliert, Sacrum, Tibia), D 611, 80/241

Schwanzwirbel und Hämalbögen:

D 353, D 572, S 2, B 297, D 599, B 231, D 446, 80/124, 80/84, S 865, K 913, D 299, F 798, K 900, C 503, F 853, S 775, C 340, B 728, A 39, D 441, C 623, 80/115, F 852, S 778, H 839, 80/116, S 3, C 217, C 157, B 125, D 544, S 774, C 345, C 634, C 409, D 397, B 296, 80/183, E 796, H 845, S 3, B 234, D 561, C 509, C 144, S 3, 80/95, B 213, C 537, 80/101, C 290, C 722, J 909, D 439, 80/109, 80/103, 80/20, 80/89, D 370, 80/105, 80/91, E 814, 80/50, 80/201, A 30, D 607, C 517, 80/150, C 548, C 511, D 316, 79/192 (zusammenhängende Serie von sieben Schwanzwirbeln), A 73, C 176, A 58, C 193, C 164*, 80/250*, D 638 a, D 441, C 409, D 397, C 345, A 58

Hämalbögen:

D 376, C 622, C 729, F 802, 80/56, 80/97, B 714, C 520, 80/37, C 158, 80/200

Schultergürtel und Vorderextremitäten:

Scapula:	E 812, D 537, D 321, D 568, A 1, C 526, 79/1, D 505, (S) 901, 80/77, 80/75
Coracoid:	D 585, S 4 - 80/4, D 445, 80/27, (S) 892, A 35a
Sternalknochen:	C 739, S 785
Humerus:	D 602, D 307, J 830, D 554, H 846, A 29, A 33, A 16, B 225, 80/106, C 821, D 359, 80/33,
	B 100, C 523*
Ulna:	D 308, C 735, 80/144, F 882, D 605, B 356, 80/38, B 239, D 601, A 15, S 3 (2)
Radius:	B 212, C 732, B 258, C 822, 80/44
Metacarpalia:	H 841, 80/104, B 268
Phalangen:	80/52, 80/93, C 381, 80/24, D 373, 79/194

Beckengürtel und Hinterextremitäten:

llium: Pubis:	A18, C 424, C 825, 79/117, C 552, B 259, C 209a, (S) 777, C 849 S 2 80/2 D 546 C 387 D 414 C 620
Ischium:	Y 887, D 540 a, K 911, B 295, C 286, A 35, D 609, C 756, D 360, D 594
Femur:	(S) 860, D 351, C 848, 80/35, 80/14
Tibia:	C 279, A 19 (Tibia im Block mit Metatarsalia II und III), S 2.1980 (zusammenhängende
	Tibia und Fibula Fragmente), H 845, C 749, D 558, C 720, H 833, B 715, D 375
Fibula:	D 377, B 281, C 386*
Astragalus/	
Calcaneus:	B 339, F 810 (zusammenhängendes Tibia-Fragment), D 371 (isolierter Calcaneus).
	Distale Tarsalia: 80/121, 80/57
Metatarsalia:	II – D 80/17, D 80/42, 80/43, C 516, 80/140
	III – B 176, D 444, D 433, K 908, 80/86, A 43 a, C 391, C 507*
	IV – C 542, S 66, 80/78, D 306, 80/126, Y 865, D 584, C 519, D 203, C 146, J 3
Phalangen:	(S) 782, 80/19, Y 862, B 749, 80/82, B 114, 80/169, 80/195, C 147, C 202, (S) 776, D 534,
Ū	H 838, S 22, C 712, C 286, S 767, 80/108, C 729, D 314, D 512, 80/88, B 91, S 3, D 330,
	C 341, 80/85, 80/83, C 512, K 906, E 787, 80/171, Y 856, C 285, 80/11, D 447, 155, S 3,
	80/170. D 199
	Zwei teilweise zusammenhängende Fußskelette: D 540*

Zusätzliche Fragmente: meist unbestimmbare Knochenscherben, die Rippen oder Wirbeln zuzuschreiben sind.

Tafel 1

A) – Maxilla (GPI – G 506): Stereoaufnahmen in Seitenansicht: I. cf. bernissartensis

B) - Dentale (GPI - S155): Stereoaufnahmen eines kleinen Dentale in medialer Ansicht: Iguanodon: sp.



Tafel 2

- A) Dentale (GPI C 849): Mediale Ansicht wie erhalten. Iguanodon sp.
- B) Bezahnung (GPI C 849) in Stereoaufnahme
- C) Ausschnittsvergrößerung von B) oben, in Stereoaufnahme
- D) Stereoaufnahmen einer isolierten Sacralrippe (GPI A 36) in Dorsalansicht: Grundkanten bilden das Sacraljoch; Unterkante des dorsalen Flügelschaftes gegen das Ilium; oberer Teil des Flügels trifft den Neuralbogen und das Sacralcentrum.
- E) Stereoaufnahmen der Dorsalansicht von vorderen Schwanzwirbeln eines juvenilen *I. bernissartensis* (GPI B 92); Suturfläche für Neuralbogenfortsätze (n) und Caudal-Rippe (c).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Geologie und Paläontologie in Westfalen

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: Kurzfassung 8-77