Berichte Naturwiss. Verein für Bielefeld und Umgegend **53** (2015), S. 8 - 29

Der Vorderfußabdruck eines iguanodonten Dinosauriers (Dinosauria, Ornithopoda) aus der unteren Bückeberg-Formation (Berriasium, Unterkreide) des Schachtes Beckedorf, Nordwestdeutschland

The manus imprint of an iguanodontian dinosaur (Dinosauria, Ornithopoda) from the lower Bückeberg-Formation (Berriasian, Lower Cretaceous) of the Beckedorf mine, northwestern Germany

Jahn J. HORNUNG, Hamburg

Mit 13 Abbildungen

Inhalt **Seite**

1.	Vorbemerkung	10
1.1	Zur Nomenklatur	10
2.	Beschreibung	11
2.1	Fundort und -schicht	11
2.2	Lithologie	11
2.3	Ichnologie	13
3.	Diskussion	13
3.1	Ablagerungsmilieu	13
3.2	Interpretation der Sohlflächenstruktur als Vorderfußabdruck eines iguanodonten Dinosauriers	14
4.	Die historische Entwicklung der Rekonstruktion iguanodonter Dinosaurier	16
5.	Quadrupede Fährten iguanodonter Dinosaurier	22
6.	Dank	24
7.	Literaturverzeichnis	24

Verfasser:
Jahn J. Hornung, Fuhlsbüttler Straße 611, 22337 Hamburg, E-Mail: jahn.hornung@yahoo.de

Zusammenfassung

Aus der unteren Bückeberg-Formation (Obernkirchen-Member) des aufgelassenen Steinkohlen-Bergwerks Beckedorf, Niedersachsen, wird ein isolierter Handabdruck (erhalten als Hypichnium auf der Sohlfläche einer Sandsteinbank) eines iguanodonten Ornithopoden beschrieben. Die gute Erhaltungsqualität und der Vergleich mit anderen Vorkommen vollständigerer Fährten in derselben Formation, erlaubt eine solche Neuinterpretation der zuvor indifferent als Sedimentmarke angesprochenen Struktur. Die Lokalität Beckedorf ergänzt die bislang bekannten Fundorte von Dinosaurierfährten im Berriasium Nordwestdeutschlands um das erste Untertage-Vorkommen.

Da die lange übersehene Identifizierung von Vorderfußabdrücken bei dieser Gruppe wichtige Hinweise zur Fortbewegung und Körperhaltung lieferte, wird ein kurzer historischer Abriss der Geschichte der Rekonstruktion iguanodonter Dinosaurier gegeben.

Abstract

An isolated manus imprint of an iguanodontian ornithopod from the lower Bückeberg Formation (Obernkirchen Member, upper Berriasian) at the abandoned Beckedorf coal mine, Lower Saxony (NW-Germany), is described. The specimen is preserved as a hypichnial cast on the basal surface of a sandstone layer. The good quality of preservation and comparison to more complete trackways from the same formation allow such a re-interpretation of the structure, which was previously only identified indifferently as a sediment mark. The Beckedorf locality supplements the known dinosaur track localities in the Berriasian of northwestern Germany and is the first of these occurrences in a subsurface stratum.

As the long neglected identification of manus imprints in iguanodontian dinosaurs provided important information on their locomotion and posture, a short summary of the history of reconstruction of members of this clade of dinosaurs is provided.

1. Vorbemerkung

In der Sammlung des Naturkundemuseums Bielefeld (NAMU) befindet sich eine Sandsteinplatte (NAMU ES/Wd-10094) aus dem „Wealden"-Sandstein des Schachtes Beckedorf (Abb. 1-2), die an der Sohlfläche neben Invertebratenspuren und Pflanzenresten auch eine scharf begrenzte, strukturierte, sedimentgefüllte Auswölbung aufweist, die nach dem Etikett als [Sediment]-"Marke" angesprochen wird. Es kann gezeigt werden, dass es sich dabei um den Vorderfußabdruck eines iguanodonten Dinosauriers handelt. Als Erstfund für Beckedorf und aufgrund der schönen Qualität der Erhaltung soll dieser hier ausführlicher vorgestellt werden.

Gleichzeitig wird ein kurzer historischer Abriss darüber gegeben, wie sich die Vorstellung vom Aussehen, der Köperhaltung und Fortbewegung iguanodonter Dinosaurier in den vergangenen knapp 200 Jahren gewandelt haben und welche Rolle die späte Identifikation der Vorderfußabdrücke dieser traditionell als vogelartig-biped aufgefassten Tiere dabei spielte.

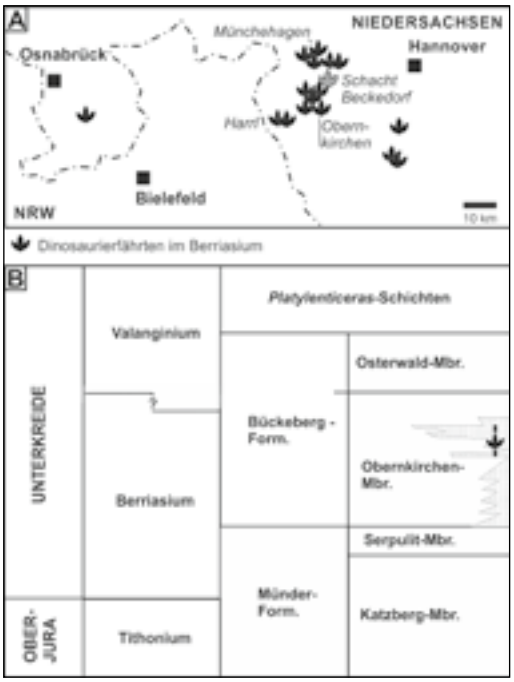


Abb. 1: *(a) Dinosaurierfährten-Funde im Berriasium Niedersachsens mit dem Vorkommen Beckedorf und anderen im Text genannten Fundstellen. Nach* Hornung *et al. (2012) und* Hornung *(2013), zusammengestellt und ergänzt. (b) Stratigraphische Position von NAMU ES/Wd-10094.*

Fig. 1: *(a) Dinosaur track localities in the Berriasian of Lower Saxony with the Beckedorf and other locations mentioned in the text. After* Hornung *et al. (2012),* Hornung *(2013), summarized and complemented. (b) Stratigraphical position of NAMU ES/Wd-10094.*

1.1 Zur Nomenklatur

Seit den ersten Beschreibungen Ende des 19. Jahrhunderts bis in die jüngere Zeit wurden die Erzeuger großer Ornithopodenfährten in der Bückeberg-Formation meist als „*Iguanodon*" bezeichnet. Diese Identifikation basierte auf dem Vergleich des Fußskeletts von *Iguanodon bernissartensis* mit den durch Carl Struckmann gefunden Fährten durch Louis Dollo (Dollo 1883) sowie der angenommen stratigraphischen Nähe des „Deutschen Wealdens" (heute: Bückeberg-Formation, Casey et al. 1975, vgl. Abb. 1) zu dem englischen Wealden (heute: Wealden Supergroup), aus dem die ursprünglichen Skelettfunde von Iguanodon stammten (Mantell 1825).

Diese Identifikation kann nach heutigen Wissensstand nicht mehr aufrecht erhalten werden (vgl. auch Sarjeant et al. 1998). Zur Gattung *Iguanodon* Mantell, 1825 werden derzeit nur zwei valide Arten gerechnet, *I. bernissartensis* Boulenger, 1881 und *I. galvensis* Verdú, Royo-Torres, Cobos & Alcalá, 2015, beide aus dem Barreme bis Apt Westeuropas. Damit trennt sie eine zeitliche Lücke von etwa 15 Millionen Jahren von den Fährtenfunden aus dem Berriasium (Cohen et al. 2013). Zahlreiche andere Funde, die im Laufe der vergangenen 190 Jahre mit *Iguanodon* in Verbindung gebracht

wurden, darunter auch Mantells Typusmaterial („*I. anglicus*“ Holl, 1829, bzw. „*I. mantellii*“ Von Meyer, 1832), wurden später entweder anderen Gattungen zugeordnet, oder als unzureichend begründet aufgefasst (vgl. z.B. Paul 2007, 2008, Carpenter & Ishida 2010, Zusammenfassungen der komplexen taxonomischen Geschichte bei Norman 2010, 2011a, 2011b, 2012, 2013). Diese Formen (darunter auch die Familien Dryosauridae und, falls ausgewiesen, Iguanodontidae) aus dem Mitteljura bis zur tieferen Oberkreide werden als „basale Iguanodontia“ den abgeleiteten Iguanodontia (Hadrosauriformes) der Oberkreide gegenüber gestellt. Leider sind aus dem Intervall Oberjura bis Barrêmium Skelettfunde nur sehr spärlich vorhanden. Nur vier valide Arten (vgl. Norman 2011a, 2013) sind aus dem Kimmeridgium bis Valanginium Mitteleuropas beschrieben worden, alle basierend auf fragmentarischem Material: *Cumnoria prestwichii* (Hulke, 1880), *Owenodon hoggii* (Owen, 1874), *Barilium dawsoni* (Lydekker, 1888) und *Hypselospinus fittoni* (Lydekker, 1889). Aus der Bückeberg-Formation Nordwestdeutschlands liegen nur wenige, isolierte Skelettelemente dieser Gruppe vor, die, ebenso wie die Fährten, aber eine erhebliche Diversität andeuten (Dunker 1846, Dames 1884, Struckmann 1894, Hornung 2013).

Daher werden die Fährtenerzeuger nicht mehr als „*Iguanodon*“ angesprochen, sondern als basale Iguanodonten (Hornung et al. 2012). In der Parataxonomie für Fährten (Ichnotaxonomie) können die meisten Fährten-Morphotypen dem Ichnogenus *Iguanodontipus* Sarjeant, Delair & Lockley, 1998 zugerechnet werden (Díaz-Martínez et al. 2015), es gibt jedoch auch Formen, die eindeutig außerhalb dieses Morphospektrums liegen (z. B. A. Richter et al. 2012, Hornung & Reich 2012).

In Abschnitt 4 bezieht sich die Erwähnung von „*Iguanodon*“ auf die jeweilige historisch-zeitgenössische Perzeption diese Begriffs, der sich mit der heutigen nicht decken muss. Sofern explizit Binomen genannt werden, beziehen diese sich aber auf valide Taxa.

2. Beschreibung

2.1 Fundort und -schicht

NAMU ES/Wd-10094 wurde auf der Exkursion Nr. 73 des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld und Umgegend e.V. am 22.06.1975 (Büchner 1975) auf der Halde des aufgelassenen Steinkohlenbergwerks Schacht Beckedorf (R:352040, H:580140), Lkr. Schaumburg, Niedersachsen, aufgefunden (Abb. 1a). Das Material stammt aus den Nebengestein der bis 1960 abgebauten „Wealden“-Steinkohlenflöze. In Beckedorf wurden beide typischen sandigen Einschaltungen der unteren Bückeberg-Formation (Obernkirchen Member) aufgeschlossen (Grupe et al. 1933), der Untere Hauptsandstein und der mächtigere Obere Hauptsandstein (Obernkirchen-Sandstein s. str., vgl. Hornung et al. 2012: Abb. 5). Aus welcher dieser Einheiten das Stück stammt lässt sich nicht mehr rekonstruieren, so das sich seine stratigraphische Herkunft nur auf den Obernkirchen-Member der Bückeberg-Formation (mittleres bis oberes Berriasium) eingrenzen lässt (Abb. 1b).

2.2 Lithologie

NAMU ES/Wd-10094 (Abb. 2) ist ein Sandsteinblock, der drei distinkte Schichten umfasst. Die nur fleckenhaft vorhandene Basislage erreicht nur eine unregelmäßige Mächtigkeit bis ca. 1 cm und besteht aus einem rötlich-graugelben, massiven, sehr gut sortiertem Feinsandstein. Die Sohlfläche weist Invertebratengrabspuren (Endichnia) sowie einen Holzabdruck auf und ist teilweise mit Limonit überzogen. Sie wurde bei Erzeugung der Wirbeltierfährte durchstoßen und gestört.

Die mittlere Einheit von 3 – 4 cm Mächtigkeit folgt mit erosiver Basis und besteht aus trogförmig, flaserig rippellaminiertem, graugelben, sehr gut sortiertem Feinsandstein mit zahlreichen Pflanzenhäckseln, der basal teilweise limonitzementiert ist. Diese Lage bildet


A
B
1 cm

das ausfüllende Gestein der Wirbeltierfährte.

Die Toplage folgt graduell auf die Mittellage und besteht aus 1 – 2 cm flachwinkelig-planar schräglaminiertem, graugelben, sehr gut sortiertem Feinsandstein, der am Top in schlecht erhaltene Oszillationsrippelmarken übergeht. Kohleflitter und Pflanzenhäcksel sind häufig, das Top ist mit einem feinen Kohlefilm überzogen.

2.3 Ichnologie

Die Fährte (Abb. 2) ist als scharf ausgebildetes Hypichnium der Mittellage erhalten und durchstößt die Basislage. Sie hat Abmessungen von ca. 10 x 14 cm und wurde 4 – 5 cm in das nicht überlieferte Substrat eingetieft.

Die Abformung des Abdrucks („Plombe") ist breit gerundet-dreieckig, im tiefsten Bereich schwach Bumerang-förmig und ragt leicht in Richtung der mittleren Spitze des Dreiecks geneigt aus der Sohlbankfläche. Der Übergang zur Sohlbankfläche an der konvexen Seite ist durch konzentrische Mikrostörungen sowie eine Flexur der Basisschicht gekennzeichnet. Die Abformung treppenförmiger Mikrostörungen parallel zum konkaven Rand der Fährte zeigen ein anschließendes schwaches Kollabieren des übersteilten Sediments, welches aber die Erhaltung nur schwach beeinflusste. Am konvexen Rand ist die Anlage eines sehr schwachen Verdrängungsrandes (in der Sohlfläche als parallele Eintiefung von < 1 cm Tiefe) vorhanden. An einem Ende geht der konkave Rand auf der Sohlbankfläche in schwache Schleifmarken über.

3. Diskussion

3.1 Ablagerungsmilieu

Die sandigen, kohleführenden Einschaltungen im Obernkirchen-Member der Region des Bückebergs werden als Deltaablagerungen am Südrand eines großen Sees interpretiert, der das Niedersächsische Becken im späten Berriasium weitgehend ausfüllte. Diese gingen südöstlich in mehr fluviatile Abfolgen über, während sich nordwestlich die überwiegend pelitisch-karbonatischen Beckensedimente anschlossen (Pelzer 1998, Hornung et al. 2012).

Die sedimentären Strukturen der erhaltenen Sandsteinlagen des Handstücks zeigen eine episodische Ablagerung sandiger Suspensions- und Bodenfracht durch turbulente Strömungen, wobei es nach erfolgter Ablagerung zur Aufarbeitung des Tops durch Wellenbewegung (Oszillationsrippelmarken) und der Bioturbation durch Invertebraten kam. Die basale Erosionswirkung dieser Transportereignisse war gering und lokal begrenzt, was die gute Erhaltung von Strukturen an Schichtkontakten begünstigte. Im Rahmen eines Deltamilieus sind solche Ablagerungen etwa im Bereich episodisch sedimentierender,

Abb. 2 (linke Seite): *NAMU ES/Wd-10094, Ausfüllung (Hypichnium) des Vorderfußabdrucks eines basalen Iguanodonten auf der Sohlfläche eines Sandsteinblocks, Obernkirchen-Member, Bückeberg-Formation, Abraumhalde des Steinkohlen-Bergwerks Beckedorf, Niedersachsen. Leg. et ded. M. Büchner, 1975. (a) Ansicht von der Liegendseite (Sohlfläche), Laufrichtung nach rechts. (b) Ansicht von der Seite, Laufrichtung nach links.*

Fig. 2 (left page): *NAMU ES/Wd-10094, hypichnial cast of the manus impression of a basal iguanodontian on the lower surface of a sandstone block, Obernkirchen Member, Bückeberg Formation, Overburden dump of the Beckedorf coal mine, Lower Saxony, northwestern Germany. Leg. et ded. M. Büchner, 1975. (a) Basal view, walking direction to the right. (b) side view, walking direction to the left. The hypichnial cast shows microfaulting at the craniad side (right face in (a)) and weak sliding and collapse deformation of the caudad margin (left side in (a)). Short, transversally broad, rounded-triangular impression with three hardly discernible, rounded tips, representing the impressons of the coalescent digits II to IV. Weak scratch marks to the upper left of the hypichnium may be related to digit V.*

distaler Mündungsbarren oder von Uferwall-Durchbruchsablagerungen (Crevasse splays) zu erwarten. Die Assoziation mit Kohlen deutet auf eine zeitweise Sumpf- und Moorbildung hin (Graupner 1980, Pelzer 1998). Dinosaurierfährten sind häufig an solche Lithofazies im Obernkirchen-Member gebunden (Hornung et al. 2012). Eine detaillierte Faziesanalyse der Abfolge im Schacht Beckedorf wurde bislang nicht durchgeführt.

3.2 Interpretation der Sohlflächenstruktur als Vorderfußabdruck eines iguanodonten Dinosauriers

Die konzentrischen Mikrostörungen am Übergang zur Sohlbankfläche, der angedeutete Verdrängungsrand, sowie die Flexur der durchstoßenen Basisschicht machen deutlich, dass es sich bei der Struktur um das Resultat einer lateralen und vertikalen Materialverdrängung durch ein eindringendes Objekt handelt und nicht um eine erosive Sohlbankmarke oder eine Belastungsmarke durch Unterschiede in der Materialdichte. Die scharf begrenzte Erhaltung, die leicht schräge Orientierung und das Fehlen von rillen- oder rinnenartigen Verlängerungen zeigt an, dass das Objekt weitgehend vertikal in das Sediment eindrang und wieder herausgezogen wurde, was z.B. eine Rollmarke, sowie eine Entstehung durch Wühlen oder Graben ausschließt.

Daher kann die Struktur als Wirbeltierfährte interpretiert werden. Die Morphologie und Größe stimmt dabei hervorragend mit den erst in jüngerer Zeit bekannt gewordenen Vorderfußeindrücken iguanodonter Dinosaurier überein (z.B. Norman 1980, Lockley 1987, Wright 1999), die durch gerundet-dreieckige bis ovale, oder 8-förmige Eindrücke gekennzeichnet sind, welche keine Krallenspuren aufweisen und bei denen sich einzelne Fingereindrücke meist nicht, oder nur durch kurz vorspringende Rundungen differenzieren lassen (Abb. 3a). Diese Morphologie geht auf die spezialisierte Vorderfußanatomie iguanodonter Dinosaurier zurück (Norman 1980, vgl. Abb. 3b): Aus den ursprünglichen Greifextremitäten basaler, bipeder Ornithischier hatte sich ein komplexes, multifunktionelles Organ entwickelt, bei dem der Finger I (Daumen) zu einem starren Knochenstachel verwandelt war, der vermutlich Defensivfunktion hatte. Finger V dagegen war sehr gelenkig und vielleicht sogar teilweise opponierbar, er diente dem Greifen. Die Mittelhandknochen und Strahlen der Finger II bis IV dagegen bildeten eine fast starre, gerade, säulenartige Struktur, bei der die drei Finger wahrscheinlich weitgehend durch eine gemeinsame Hautscheide verbunden waren und die am Ende nur kleine, schwache, hufartige Krallen trugen. Diese Struktur war optimal zum Tragen des Gewichts auf festem Boden geeignet, eine Greiffunktion war jedoch kaum mehr möglich. Bei quadrupeder Fortbewegung berührte nur diese „Säule" aus den Fingern II bis IV den Boden und hinterließ die charakteristischen, dreieckig-ovalen Eindrücke. Die gute Erhaltungsqualität von NAMU ES/Wd10094 erlaubt dabei die einzelnen Eckpunkte des angedeuteten Dreiecks als Abdrücke der Fingerspitzen (hufartigen Endphalangen) zu interpretieren wobei Finger III leicht in die Bewegungsrichtung vorspringt. Die Hand des Tieres tauchte leicht schräg in Bewegungsrichtung in das Sediment ein, wobei es vorher ein wenig über die Sedimentoberfläche glitt und die schwachen Schleifmarken hinterließ, die in die Fährte übergehen (Abb. 4).

Diese Interpretation wird durch die zahlreichen Fährtenfunde iguanodonter Ornithopoden in der Bückeberg-Formation gestützt. Vorderfußabdrücke wurden dabei erstmals von Lockley et al. (2004) aus Münchehagen und Diedrich (2004) aus Obernkirchen abgebildet. Bei den neuen systematischen Grabungen des Landesmuseums Hannover in Münchehagen und Obernkirchen ab 2004 wurden bislang zahlreiche Ornithopodenfährten mit Handabdrücken aufgefunden (s. a. J. Lehmann 2006, U. Richter et al. 2007, Hornung et al. 2012, A. Richter et al. 2012, Wings et al. 2012, vgl. Abb.

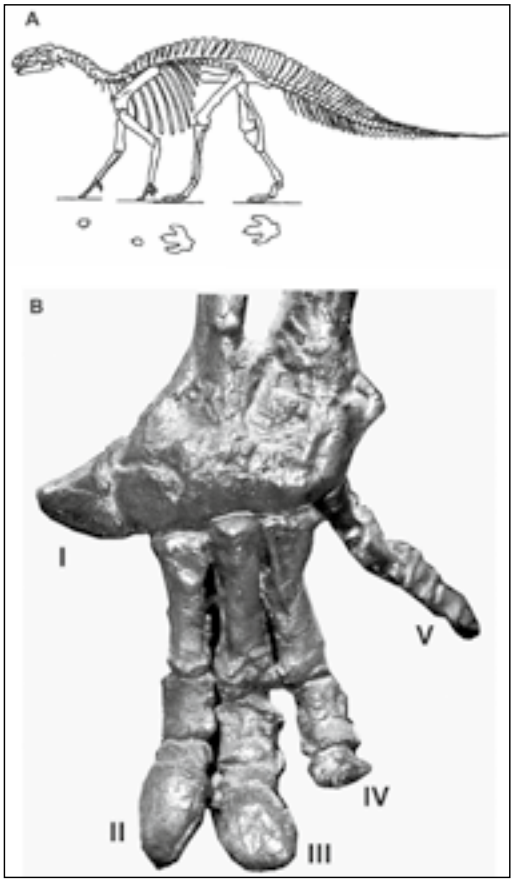


Abb. 3: *(a): Skelettrekonstruktion eines basalen Iguanodonten und seiner Fährten (nach Lockley 1991). (b): Vorderfußskelett des basalen Iguanodonten Iguanodon bernissartensis Boulenger, 1881, Formation des Argiles de Sainte-Barbe, Oberbarremium-Unteraptium, Bernissart, Belgien. Abguss im Senckenberg-Museum, Frankfurt/Main. I-V: Fingerstrahlen I-V.*

Fig. 3: *(a): Skeletal reconstruction of a basal iguanodontian and his tracks (after Lockley 1991). (b): Manus skeleton of the basal iguanodontian Iguanodon bernissartensis Boulenger, 1881, Formation des Argiles de Sainte-Barbe, Upper Barremian to Lower Aptian, Bernissart, Belgium. Cast at the Senckenberg Museum, Frankfurt/Main. I-V: digits I-V.*

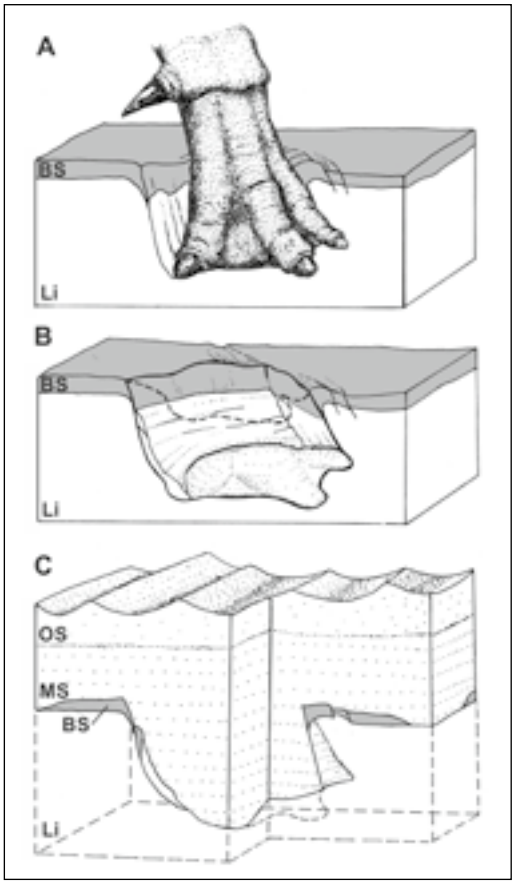


Abb. 4: *Modell zur Entstehung von NAMU ES/Wd-10094. (a): Der Vorderfuß wird in das Sediment eingetreten. Die Basisschicht (BS, grau, die Oberfläche bildend) wird durchtreten, das Liegende der Fährte (Li) fehlt heute in der Überlieferung. Der V. Finger ist in dieser Perspektive nicht zu sehen. (b): Nach dem Herausziehen des Vorderfußes bleibt das Fährtenpositiv zurück, es kommt jedoch zum Nachrutschen des übersteilten Randes. (c): Die mittlere und obere (erhaltene) Schicht (MS, OS) werden abgelagert und füllen die Fährte auf. Am Top entstehen Rippelmarken.*

Fig. 4: *Model for the genesis of NAMU ES/Wd-10094. (a): The manus is impressed to the sediment. The base layer (BS, grey, forming the surface) is penetrated, the bed underlaying the track (Li) is missing today. Digit V is invisible in this perspective. (b): After retraction of the limb, the track positive retains but obersteepened margins partially collapse. (c): The middle and upper (preserved) layers (MS, OS) became deposited, filling the track. Ripplemarks were formed at the top.*

5). Sie finden sich auch im Zusammenhang mit historischem Material, z.B. auf einer Fährtenplatte aus Wölpinghausen, die bereits 1880 der Universität Göttingen geschenkt wurde (Hornung & Reich 2012), auf der Fährtenplatte im Geomatikum Hamburg aus Obernkirchen, die U. Lehmann (1978) beschrieben hatte (pers. Beob.), möglicherweise in Assoziation mit den Ausfüllungen der Hinterfußabdrücke eines Ankylosauriers vom Harrl bei Bückeburg aus der Slg. Ballerstedt, Göttingen (Hornung & Reich 2014), sowie bei bislang unbeschriebenem Material (Abb. 5a).

Beckedorf ergänzt die Liste der bislang bekannten Fährtenlokalitäten in der Bückeberg-Formation (Hornung et al. 2012) und repräsentiert gleichzeitig das erste bekannte Untertagevorkommen einer Dinosaurierfährte in der Bückeberg-Formation.

4. Die historische Entwicklung der Rekonstruktion iguanodonter Dinosaurier

Die ersten Funde iguanodonter Dinosaurier wurden in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gemacht (Mantell 1825). Diese Funde aus der höheren Unterkreide von Kent (SE-England) waren unvollständig und bestanden aus wenigen isolierten Knochen und einigen Zähne, die zunächst keine zuverlässige Rekonstruktion dieses riesigen Reptils erlaubten. Sein Entdecker, der Arzt Gideon Mantell, dem zuerst die Ähnlichkeit der Zähne mit denen des rezenten Leguans (*Iguana* sp.) auffiel, stellte sich dieses Wesen zunächst als eine Art riesigen Leguan oder Krokodil mit einer Körperlänge von 30-60 Metern vor. Frühe, unveröffentlichte Rekonstuktionen um 1833, teilweise durch Mantell selbst, oder in

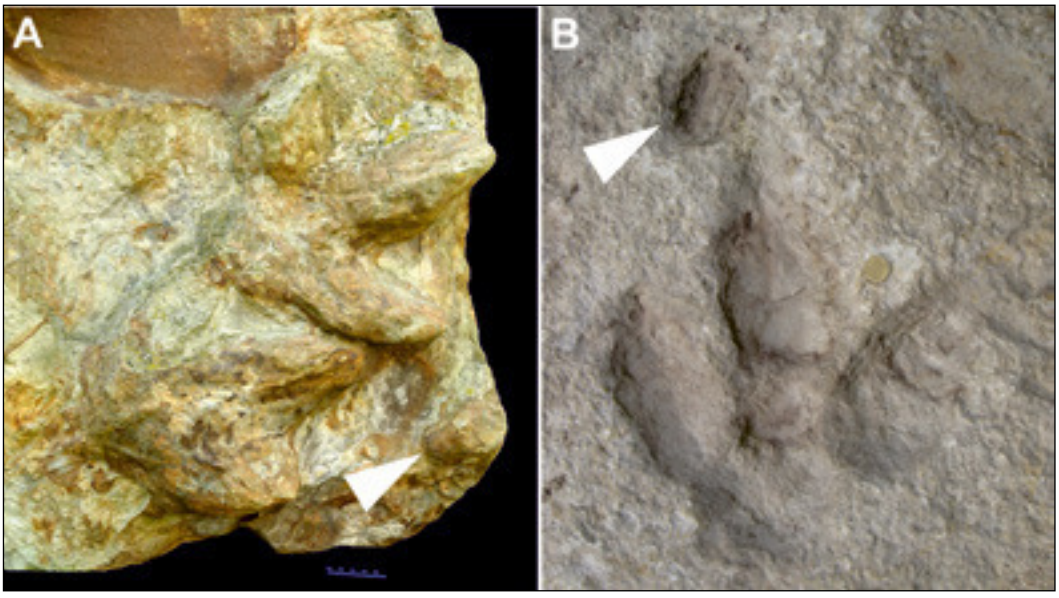


Abb. 5: *Fährten basaler Iguanodonten aus dem Obernkirchen-Sandstein, Obernkirchen-Member, Bückeberg-Formation, mit erhaltenen Vorderfußabdrücken (Pfeil). (a) Hypichnia, Harrl bei Bückeburg, Ausgestellt vor dem Schaumburg-Lippischen Landesmuseum, Bückeburg, Maßstab: 10 cm. (b) Epichnia, Steinbruch der Obernkirchener Sandstein GmbH auf dem Bückeberg, Obernkirchen, aus Hornung et al. (2012).*

Fig. 5: *Tracks of basal iguanodontians from the Obernkirchen Sandstone, Obernkirchen Member, Bückeberg Formation, with preserved manus impressions (arrowed). (a) Hypichnia, Harrl hill near Bückeburg, on display in front of the Schaumburg-Lippischen Landesmuseum, Bückeburg, Lower Saxony, scale: 10 cm. (b) Epichinia, quarry of the Obernkirchener Sandstein GmbH, Bückeberg near Obernkirchen, Lower Saxony, from Hornung et al. (2012).*

seinem Auftrag angefertigt, stellten das Tier dann auch entsprechend dar (Dean 1999, vgl. Abb. 6). Einige Jahre später – und vor allem beeinflusst durch die Entdeckung eines größeren, zusammenhängenden Teilskeletts bei Maidstone, Kent (Mantell 1834)[1] – kam er zu dem Schluß, dass sein *Iguanodon* in Aussehen und Lebensweise eher mit einem großen Säugetier zu vergleichen gewesen sei, vor allem, dass die Gliedmaßen eher Ähnlichkeit mit denen von Elefanten, Nashörnern oder Flußpferden hatten, als mit denen von Leguanen (Mantell 1838). Diese Ansicht beeinflusste die weitverbreitete Rezeption dieser Tiere in der Mitte des 19. Jahrhunderts und wurde am eindrücklichsten durch die plastischen Rekonstruktionen prähistorischer Tiere, darunter *Iguanodon*, die Benjamin Waterhouse Hawkins 1854 für den Crystal Palace Park in London erschuf, zum Ausdruck gebracht (Abb. 7). Hier wies *Iguanodon* einen massiven Körper auf vier säulenartigen Beinen auf und erschien insgesamt nashornartig (Owen 1854). Jedes dieser Modelle entstand unter der persönlichen Anleitung und Überwachung durch Sir Richard Owen (vgl. Hawkins 1854), der seinerzeit führenden Autorität für fossile Reptilien und ein akademischer Widersacher Gideon Mantells.

Tatsächlich waren diese Modelle aber bereits zum Zeitpunkt ihres Entwurfs wissenschaftlich überholt. Schon 1841 formulierte Mantell, in einer Zusammenfassung der bis dahin bekannten Skelettelemente seines *Iguanodon*, die Vermutung, dass die schlankeren, grazileren Vorderbeine dazu dienten, um die Pflanzennahrung zu ergreifen, während der Körper auf den viel massiveren Hinterbeinen ruhte (Mantell 1841: 140). Etwas später entwarf er noch ein umfangreicheres Modell der Paläobiologie dieses Tieres, in der er es mit den fossilen Riesenfaultieren verglich und nochmals erwähnte, dass die Vordergliedmaßen weniger massiv als die Hinterbeine waren.

1 Dieses Exemplar wird heute nicht mehr *Iguanodon*, sondern der nahe verwandten Gattung *Mantellisaurus* Paul, 2007 zugerechnet (Norman 2013).

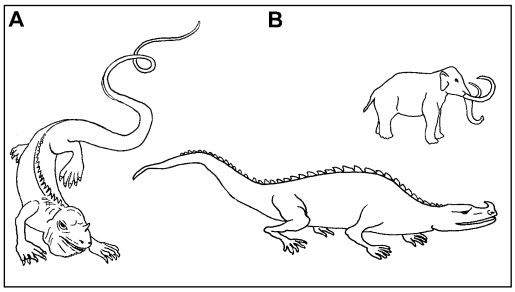


Abb. 6: *Früheste Rekonstruktionen des Iguanodon als riesige Eidechse, von George Scharf, nach Angaben von Gideon Mantell. (a) Leguanartig, nach einem Gemälde von 1833 (Dean 1999). (b) Krokodilähnlich, nach einer Wandtafel für William Buckland, auf der verschiedene fossile Tiere maßstäblich dargestellt wurden. Von derselben Tafel stammt die Abbildung eines Mammuts (Mammuthus primigenius) zum Größenvergleich, 1835 (nach O'Connor 2007).*

Fig. 6: *Earliest reconstruction of Iguanodon as a giant lizard by George Scharf, following instructions by Gideon Mantell. (a) Iguana-like, redrawn from a 1833 painting (Dean 1999). (b) Crocodile-like, redrawn from a wall poster created for William Buckland, to show various extinct animals in the same scale. From the same poster a wooly mammoth (Mammuthus primigenius) is depicted to show the anticipated size, 1835 (after O'Connor 2007).*

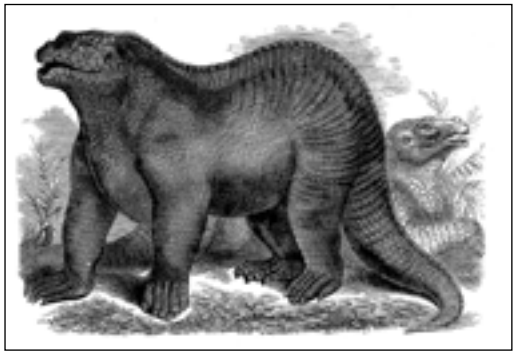


Abb. 7: *Rekonstruktion des Iguanodon für den Crystal Palace Park, London. Nashornartiger Habitus, von Benjamin W. Hawkins, 1854. Aus Goodrich (1859).*

Fig. 7: *Reconstruction of Iguanodon for the Crystal Palace Park, London. Rhinoceros-like habit, by Benjamin W. Hawkins, 1854. From Goodrich (1859).*



Der Bau des Unterkiefers ließ ihn spekulieren, dass das Tier eine fleischige und bewegliche Lippe, sowie eine lange Greifzunge besaß (Mantell 1848, 1849a, b). Moderne Rekonstruktionen gehen davon aus, dass die Wangen im Gegensatz zu Echsen oder Krokodilen seitlich geschlossen waren. Eine bewegliche Greifzunge wird nach wie vor für plausibel gehalten (Norman 1980). Die Hand und Fußskelette waren noch sehr unvollkommen bekannt. Mantell (1849b: fig. 1) verwechselte aber bei seinem Skelett aus Maidstone Radius und Ulna mit Metacarpalia (vgl. auch Mantell 1841: pl. VIII, fig. 14), ein weiteres Metacarpale (Mantell 1841: pl. VIII, fig. 26) dürfte eher von einem Theropoden stammen. Während Mantell einige hufartige Endglieder richtig als Krallenknochen (Unguale) des Hinterfußes identifizierte (Mantell 1841: pl. VIII, figs. 10-12), nahm er an, dass die Hände in scharfen, seitlich komprimierten, gebogenen Krallen endeten. Bei dem Stück, das er abbildete (Mantell 1841: pl. VIII, fig. 17) handelt es sich aber um den Fußkrallenknochen eines Theropoden (s. a. Owen 1855).

Nichtsdestotrotz war Gideon Mantell, der unermüdliche Erforscher des *Iguanodon*, kurz vor seinem Tode im Jahr 1852 bereits auf der richtigen Spur. Seine Gedanken setzten sich aber in den nächsten Jahrzehnten nicht durch.

In seinen wissenschaftlichen Arbeiten, vor allem in seiner großen Monographie der Reptilien des Wealden (Owen 1855, 1858, 1864), unternahm Owen keine weiteren Versuche, das Tier zu rekonstruieren. Ihm gelang jedoch erstmals die Beschreibung eines vollständigen Fußskeletts von *Iguanodon*, welches zeigte, dass der Hinterfuß drei mächtige, vogelartige Zehen trug (Owen 1858). Dies erlaubte es ihm, die Knochenfunde mit den großen, dreizehigen Fährten in Verbindung zu bringen, die seit Mitte des 19. Jahrhunderts an der Südküste Englands vermehrt entdeckt wurden (erste Erwähnungen bei Mantell 1846, Tagart 1846). Samuel Beckles (1851, 1852, 1854), der sie als erstes ausführlicher untersuchte, brachte sie noch mit großen Vögeln in Verbindung, mahnte aber auch Zweifel an, ob sie nicht von den seinerzeit noch völlig geheimnisvollen Dinosauriern stammen könnten. Owen (l.c.) bestätigte dieses, ging aber auf die Konsequenz des scheinbaren Fehlens der Vorderfußabdrücke nicht weiter ein.

Erste Zweifel kamen erst etwa ein Jahrzehnt nach Mantells letzten Veröffentlichungen auf, als Joseph Leidy (1858) mit *Hadrosaurus foulkii* das erste vollständigere Skelett eines ornithopoden Dinosauriers aus Nordamerika beschrieb. Für ihn war offensichtlich, dass das Tier ein Zweibeiner war und bereits die älteste Skelettmontage, die Erste eines Dinosauriers aus der Neuen Welt, zeigte ihn auf den Hinterbeinen stehend.

Endgültig wurde die Bipedie des *Iguanodon* akzeptiert, als 1878 insgesamt 38 nahezu vollständige Skelette in einem Steinkohlenbergwerk bei Bernissart, Belgien gefunden wurden (Zusammenfassung zu den Funden bei Norman 1980, Godefroit et al. 2012). Louis Dollo rekonstruierte diese Skelette, die seit 1883 im Muséum des sciences naturelles de Belgique in Brüssel ausgestellt werden (z.B. Dollo 1883, 1887; De Pauw 1902, vgl. Abb. 8). Dollos Rekonstruktionen orientierten sich am Skelett und der Pose von Laufvögeln und Känguruhs und waren bis weit in das 20. Jahrhundert hinein bestimmend für die Vorstellung von der Körperhaltung zweibeiniger Dinosaurier. Ihnen

Abb. 8 (linke Seite): *Iguanodon bernissartensis Boulenger, 1881, Formation des Argiles de Sainte-Barbe, Oberbarremium-Unteraptium, Bernissart, Belgien. Historische Skelettrekonstruktion durch Louis Dollo, 1882-83, im Muséum des sciences naturelles de Belgique, Brüssel. Foto: Sven Sachs, 2013.*

Fig. 8 (left page): *Iguanodon bernissartensis Boulenger, 1881, Formation des Argiles de Sainte-Barbe, Upper Barremian to Lower Aptian, Bernissart, Belgium. Historical mount of the skeleton by Louis Dollo, 1882-83, in the Muséum des sciences naturelles de Belgique, Brussels. Photo: Sven Sachs, 2013*

gemeinsam war ein, zumindest im Stand über den Boden schleifender Schwanz und ein steil vom Hals zum Schwanzansatz abfallender Rücken. Auch für Theropoden wurde diese Körperhaltung angenommen. Bereits Dollo (1906) vermutete aber, dass schreitende Tiere den Schwanz vom Boden abhoben und das der Rücken im Lauf weniger stark abfallend gehalten wurde.

Dreizehige, vogelartige Fußspuren, die identisch mit denen aus England waren, wurden in Deutschland erstmals 1879 durch Carl Struckmann im Obernkirchener Sandstein (Rehburger Sandstein) der Gegend von Münchehagen, Niedersachsen, gefunden (Struckmann 1880a, 1880b, Hornung et al. 2012). Er erkannte sie als Dinosaurierfährten und stellte diese Funde auch auf öffentlichen Vorträgen zur Diskussion, worüber lokale Zeitungen berichteten. Dabei kamen kuriose Vorschläge zu ihrer Deutung zu Tage – so sollten sie z.B. die Vorderfußabdrücke riesiger Frösche gewesen sein (Anonymus 1879). Struckmann sandte schließlich Gipsabgüsse der Fährten an Dollo, der das Fußskelett des *Iguanodon bernissartensis* nahezu perfekt in diese Spuren einpasste (Dollo 1883). Er vermerkte auch, dass das offensichtliche Fehlen von Vorderfußabdrücken erneut bestätige, dass die natürliche Körperhaltung dieses Tieres der eines Känguruhs ähnelte (Dollo 1883, 1906).

Um die Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert gab es eine kurze Episode, während der einige wieder eine mehr reptilienhafte Körperhaltung der Dinosaurier allgemein erwog. Proponenten dieser Idee, die kriechendes, seitliches Abspreizen der Beine, insbesondere bei Sauropoden, vorsah, waren vor allem einige deutsche Paläontologen und Zoologen, darunter Gustav Tornier, Otto Jaekel und Paul Matschie, sowie der Amerikaner Oliver Hay. Matschie schlug auch eine insgesamt waran- oder eidechsenartige Rekonstruktion des Iguanodon vor (Becker 1911), im Grunde sehr ähnlich den ersten Versuche Mantells etwa 80 Jahre zuvor. Die Illustratorin Alice B. Woodward (in Knipe 1912) brachte die Kontraste in diesen Interpretationen zum Ausdruck, indem sie auf einer Abbildungen beide Rekonstruktionsvarianten darstellte: eine känguruhartige Haltung nach Dollo, sowie ein echsenhaft kriechendes Tier (Abb. 9). Bemerkenswert ist hier eine der frühesten Darstellungen der Dinosaurier mit ihren charakteristischen Fährten, wobei nur Hinterfußabdrücke gezeigt werden.

Die Debatte war hitzig aber kurz - die Vorstellung von der kriechenden Fortbewegung der Dinosaurier wurde schnell abgelehnt (z.B. Abel 1910, Holland 1910) und konnte sich nicht durchsetzen. Letztendlich trug dazu auch die



Abb. 9: *Rekonstruktion des Iguanodon durch Alice B. Woodward. Links in Anlehnung an die Rekonstruktion L. Dollos, rechts als schubkriechendes Tier wie u.a. von P. Matschie vorgeschlagen. Beachte die Hinterfußfährten. Aus Knipe (1912).*

Fig. 9: *Reconstruction of Iguanodon by Alice B. Woodward. Left following the reconstruction by L. Dollo, right with sprawling gait as proposed e.g. by P. Matschie. Note the pes impressions. From Knipe (1912).*

Analyse von Dinosaurierfährten dazu bei, die belegten, dass die Gliedmaßen der Dinosaurier senkrecht unter ihrem Körper standen.

Gerhard Heilmann war dagegen in seinem Buch „Der Ursprung der Vögel" seiner Zeit weit voraus: Er bildete zwei, auf den Hinterbeinen rennende, *Iguanodon* mit horizontal gehaltenem Rücken und Schwanz ab (Heilmann 1926, vgl. Abb. 10a). Sein revolutionäres Buch erhielt viel Kritik, was ihn möglicherweise veranlasste, zwei Jahre später eine völlig andere Rekonstruktion dieses Tieres zu veröffentlichen (Heilmann 1928). In dieser präsentierte er Iguanodon im Grunde genommen als riesigen, bipeden Leguan, offenbar weil er glaubte, seine ursprüngliche Darstellung sei zu wenig „reptilhaft" (Abb. 10b). Es war wohl die letzte „eidechsenhafte" Rekonstruktion des *Iguanodons*. Er bezog aber auch erstmals das mögliche Vorhandensein einer langen Greifzunge grafisch mit ein (Abb. 10c), die bereits auf eine Idee von Gideon Mantell zurück ging.

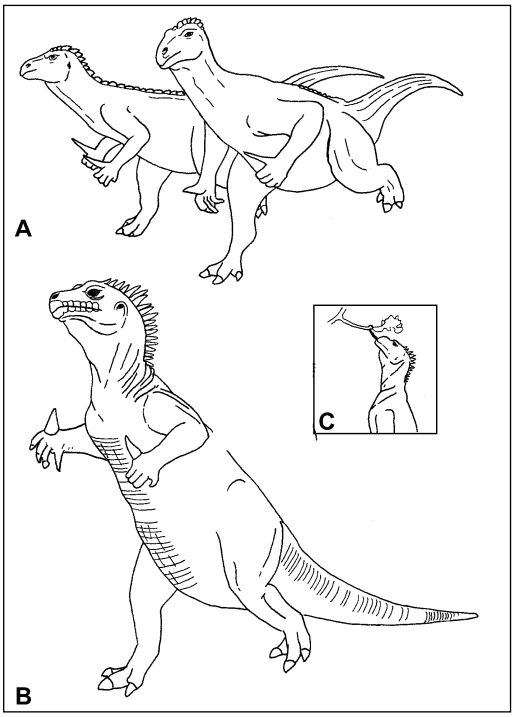


Abb. 10: *Rekonstruktion von Iguanodon bernissartensis nach Gerhard Heilmann (a): Zwei agile, schnell laufende Tiere, 1926. (b): Revision zu stark echsenartigem Habitus, 1928. (c): Detail der Abbildung von 1928: Beachte die lange Greifzunge, die bereits von Mantell (1848) vorgeschlagen wurde. Alle Abbildungen umgezeichnet.*

Fig. 10: *Reconstruction of Iguanodon bernissartensis by Gerhard Heilmann. (a): Two agile, cursorial individuals, 1926. (b): Revised reconstruction with a more lizard-like habitus, 1928. (c): Detail of the 1928 reconstruction: note the long, prehensile tongue, already proposed by Mantell (1848). All redrawn from originals.*



Abb. 11: *Rekonstruktion des Iguanodon durch Heinrich Harder, 1916. Beachte die Abbildung der Fährten.*

Fig. 11: *Reconstruction of Iguanodon by Heinrich Harder, 1916. Note the depiction of footprints.*

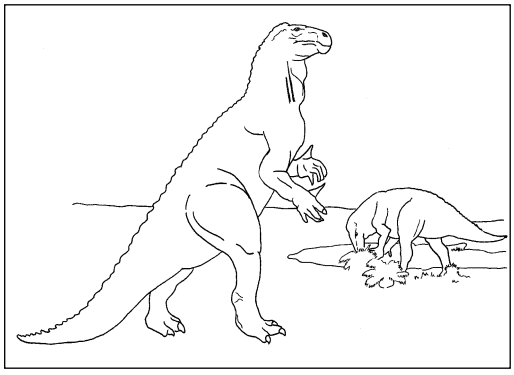


Abb. 12: *Rekonstruktion von Iguanodon bernissartensis nach Zdeněk Burian, 1962, umgezeichnet.*

Fig. 12: *Reconstruction of Iguanodon bernissartensis by Zdeněk Burian, 1962, redrawn.*

Die Dollo'sche Rekonstruktion beeinflusste dagegen für fast 100 Jahre die Vorstellung der Körperhaltung von *Iguanodon* und seinen Verwandten. Eine Darstellung durch den Tiermaler Heinrich Harder von 1916 gibt diese gut wieder (Abb. 11). Auch sie zeigt die Tiere zusammen mit ihren Fährten, wofür vielleicht auch die deutschen Fährtenfunde inspirierend waren. Harders Bild entspricht im Wesentlichen der bis jenseits der Mitte des 20. Jahrhunderts vorherrschenden Vorstellung vom Aussehen des *Iguanodon*. Diese wurde auch prominent durch die stilprägenden Gemälde des tschechischen Paläo-Künstlers Zdeněk Burian wiedergegeben. 1950 bildete er ein *Iguanodon* aus Bernissart stehend, biped, mit steil abfallendem Rücken und am Boden schleifenden, abknickenden Schwanz dar. 1962 gestaltete er diese Vorstellung etwas offener, neben der Wiederholung dieses Habitus zeigte er in einem Gruppengemälde im Hintergrund auch Tiere mit flacher geneigtem Rücken und frei getragenem Schwanz (Abb. 12).

Bereits Lull & Wright (1942) wiesen darauf hin, dass eine horizontale Haltung der Rückenwirbelsäule bei den Hadrosauriden anatomisch korrekter war. Diese Ansicht wurde von Galton (1970) bestätigt, der sie als terrestrische Bipeden mit horizontalem Rücken und frei getragenem, ebenfalls horizontal gehaltenen Schwanz rekonstruierte.

Für die basalen Iguanodontia brachte die Neuuntersuchung des Materials aus Bernissart durch David Norman (1980) ebenfalls den Durchbruch zum heutigen Verständnis der Rekonstruktion. Norman wies neben den Spezialisierungen des Handskeletts auch auf die gerade Rücken- und Schwanzwirbelsäule bei den artikuliert gefundenen Skeletten hin, sowie auf den Umstand, dass eine schräg-aufrechte Haltung zwangsläufig zu einem Bruch der Schwanzwirbelsäule geführt hätte. Deren Gelenkung und Versteifung durch verknöcherte Sehnen entlang der Neuralbögen gaben einen relativ starren, schwach konvexen Verlauf vor, der bei der Rekonstruktion mehrfach gebrochen wurde um eine konkave, kängururhartige Durchbiegung zu erreichen. Sorgfältige morphologische Analyse und Vergleich der Gliedmaßenproportionen ließen Norman zu dem Schluss kommen, dass die natürliche Körperhaltung der Iguanodonten grundsätzlich einen horizontal gehaltenen Rücken und Schwanz aufwies. Das robustere *Iguanodon bernissartensis* bewegte sich dabei – zumindest die erwachsenen Tiere – überwiegend quadruped fort, während Norman für das grazilere „*I. mantelli*" (heute *Mantellisaurus atherfieldensis* [Hooley, 1925]) vorwiegend Bipedie annahm. Auch Jungtiere waren wohl überwiegend biped (Abb. 13). Die Hauptlast des Körpers lag dabei auf den Hinterbeinen und die Tiere waren durchaus in der Lage, sich auf diese zu erheben. Dadurch blieb auch die Defensivfunktion des ersten und die Greiffunktion des fünften Fingers der Hand erhalten. Möglicherweise gab es auch einen Übergang von Quadrupedie zu Bipedie bei schnellerem Lauf.

5. Quadrupede Fährten iguanodonter Dinosaurier

Norman (1980) untermauerte seine Argumentation zur Fortbewegungsweise der Iguanodonten auch unter Heranziehung von Fährtenfunden. Er fand bei einer Fährte aus der Durlston-Formation, Purbeck Limestone Group (Berriasium) von Dorset, Süd-England (Barrett & Maidment 2011), neben der Mehrzahl der Hinterfußeindrücke kleine, dreieckige Eintiefungen, die er als Handabdrücke identifizierte. Diese Fährte wurde von Wright (1999) ausführlich beschrieben und analysiert. Die Vorderfüße wurden neben der Spur der Hinterbeine, die beinahe in einer geraden Linie verlaufen, aufgesetzt, die Vorderbeine waren also leicht lateral abgespreizt. Die Eindrücke der Finger II bis IV sind schwach erkennbar und zeigen, dass die Handinnenflächen zur Körperlängsachse hin ausgerichtet waren.

Kurz nach der Entdeckung Normans wurden auch weitere Fährten von Iguanodonten

und Hadrosauriden mit Vorderfußabdrücken weltweit entdeckt (vgl. z. B. Leonardi 1984, Lockley 1987, Lockley et al. 2003, Díaz-Martínez et al. 2015, u. a. m.). Historische Bearbeiter hatten sie aufgrund der Unkenntnis der Hand- und der daraus resultierenden Fährtenmorphologie, sowie der proportional geringen Größe und Position im Verhältnis zu den Hinterfußeindrücken übersehen.

Bei den inzwischen häufiger bekannten Vorkommen im Berriasium Nordwestdeutschlands scheint die unregelmäßige Assoziation der Handabdrücke mit kontinuierlichen Fährtenzügen (z.B. Wings et al. 2012: Abb. 11), sowie ihr Fehlen bei sehr kleinen Hinterfußabdrücken, welche die Annahmen von Norman zur fakultativen Bipedie zu bestätigen. Ob die große Anzahl an Ornithopodenfährten im Obernkirchener Sandstein von verschiedenen Arten stammen, die sich gegebenenfalls in



Abb. 13: *Rekonstruktion einer Gruppe basaler Iguanodonten im deltaischen Ablagerungsbereich des Obernkirchen-Sandsteins am Bückeberg. Zwischen den Alttieren ein bipedes Jungtier, sowie typische Fährtenzüge. Im Vordergrund troodontide Theropoden und dryosauride Ornithopoden (rechts). Ausschnitt eines Gemäldes von Frederik Spindler, 2013.*

Fig. 13: *Reconstruction of a group of basal iguanodontians in the deltaic environment of the Obernkirchen Sandstone at the Bückeberg, Lower Saxony. Note the bipedal juvenile between the quadrupedal adults and characteristic trackway patterns. In the foreground troodontid theropods and dryosaurid ornithopods (right). Detail from a painting by Frederik Spindler, 2013.*

ihrer Robustheit und ihrer Körperhaltung unterschieden (ähnlich wie den sympatrisch vorkommenden *Iguanodon bernissartensis* und *Mantellisaurus atherfieldensis* aus der höheren Unterkreide), ist zu vermuten, die Diversität konnte aber noch nicht vollständig erfasst werden (Hornung & Reich 2012, Hornung 2013, Hornung et al. im Druck).

6. Dank

Ich bedanke mich bei Mark Keiter, Naturkundemuseum Bielefeld, für seine Unterstützung bei der Untersuchung des Materials und seine Einladung, es hier zu veröffentlichen. Hr. Sven Sachs, Engelskirchen, stellte das Foto für Abb. 8 zur Verfügung und war stets ein anregender Diskussionspartner. Herr Frederik Spindler, Freiberg in Sachsen, erlaubte freundlicherweise die Verwendung seines Gemäldes für Abb. 13 und Frau Dr. Annette Richter, Landesmuseum Hannover stellte dankenswerterweise die digitalisierte Fassung von Abb. 13 zur Verfügung.

7. Literaturverzeichnis

Abel, O. (1910): Die Rekonstruktion des Diplodocus. - Abhandlungen der Königlich-Kaiserlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, **5(3)**: 1-59.

Anonymus (1879): Local-Nachrichten, Naturhistorische Gesellschaft […]. - Hannoverscher Courier, **23 (10039, Abendausgabe, 19.11.1879)**: 4-5.

Barrett, P.M. & Maidment, S.C.R. (2011): Dinosaurs of Dorset: Part III, the ornithischian dinosaurs (Dinosauria, Ornithischia) with additional comments on the sauropods. - Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society, **132**: 145-163.

Becker, H. (1911): Alte und neue Rekonstruktionen ausgestorbener Tiere. - Umschau, **15**: 1022-1026.

Beckles, S. (1851): On supposed casts of footprints in the Wealden. - Quarterly Journal of the Geological Society, **7**: 117.

Beckles, S. (1852): On the *Ornithoidichnites* of the Wealden. - Quarterly Journal of the Geological Society, **8(1-2)**: 396-397.

Beckles, S. (1854): On the *Ornithoidichnites* of the Wealden. - Quarterly Journal of the Geological Society, **10(1-2)**: 456-464.

Boulenger, G.A. (1881): Sur l'arc pelvien chez les dinosauriens de Bernissart. - Bulletins de l'Academie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, **3eme série, 1**: 600-608.

Büchner, M. (1975): Nr. 73. Geologisch-landschaftskundliche Exkursion in das Bergland westlich und südlich von Hannover (Wesergebirge, Bückeberge, Deister, Osterwald, Külf, Duinger und Thüster Berg, Ith). 22. Juni 1975. Naturwissenschaftlicher Verein

für Bielefeld und Umgebung e.V. - Unveröff. Mskr.: 9 S. (unpag.), Bielefeld.

Casey, R., Allen, P., Dörhöfer, G., Gramann, F., Hughes, N.F., Kemper, E., Rawson, P.F. & Surlyk, F. (1975): Stratigraphical subdivision of the Jurassic-Cretaceous boundary beds in NW Germany. - Newsletters on Stratigraphy, **4(1)**: 4-5.

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X. (2013): The ICS International Chronostratigraphic Chart. - Episodes, **36(3)**: 199-204. [Aktualisierte Version 2015/1: *www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale, Zugriff: 11.09.2015*

Dames, W. (1884): Über ein Humerusfragment eines Dinosauriers welches im Liegenden des Hauptflötzes im Marienschacht auf der Körssen bei Stadthagen gefunden wurde. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **36**: 186-187.

Dean, D.R. (1999): Gideon Mantell and the Discovery of Dinosaurs. - 290 S., Cambridge, Cambridge Univesity Press.

De Pauw, L. (1902): Notes sur les Fouilles du charbonnage de Bernissart. Découverte, solidification et montage des Iguanodons. - 25 S., Brüssel, Etterbeek.

Díaz-Martínez, I., Pereda-Subebiola, X., Pérez-Lorente, F. & Canudo, J.I. (2015): Ichnotaxonomic Review of Large Ornithopod Dinosaur Tracks: Temporal and Geographic Implications. PLoS ONE 10(2): e0115477. doi: 10.1371/journal.pone.0115477.

Diedrich, C. (2004): New important iguanodontid and theropod trackways of the tracksite Obernkirchen in the Berriasian of NW Germany and megatracksite concept of Central Europe. - Ichnos, **11(3-4)**: 215-228.

Dollo, L. (1883): Troisième note sur les dinosauriens de Bernissart. - Bulletin du Musée Royal de Histoire Naturelle de Belgique, **2**: 85-126.

Dollo, L. (1887): Note sur les ligaments ossifiés des dinosauriens de Bernissart. - Archives de Biologie, **7**: 249-264.

Dollo, L. (1906): Les allures des Iguanodons, d'après les empreintes des pieds et de la queue. - Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, **40**: 1-12.

Dunker, W. (1846): Monographie der Norddeutschen Wealdenbildung: ein Beitrag zur Geognosie und Naturgeschichte der Vorwelt. - 83 S. Braunschweig, Oehme und Müller.

Galton, P.M. (1970): The posture of hadrosaurian dinosaurs. Journal of Paleontology, 44: 464-473.

Godefroit, P., Yans, J. & Bultynck, P. (2012): Bernissart and the Iguanodons: Historical Perspective and New Investigations.- In: Godefroit, P. (Hrsg.): Bernissart Dinosaurs and Early Terrestrial Ecosystems: 3-20. Bloomington, Indiana University Press.

Goodrich, S.G. (1859): Illustrated Natural History of the Animal Kingdom. Volume II. - 680 S., New York, Derby & Jackson.

Graupner, A. (1980): Der Berrias-Steinkohlenbergbau in Niedersachsen 1945-1963. - Forschungen zur niedersächsischen Landeskunde, **116**: 1-184.

Grupe, O., Ihnen, K. & Stach, E. (1933): Geologische Karte von Preussen und benachbarten Deutschen Ländern. Herausgegeben von der Preussischen Geologischen Landesanstalt. Lieferung 330. Erläuterungen zu Blatt Stadthagen, Nr. 1951. - 49 S., Berlin, Preussische Geologische Landesanstalt.

Hawkins, B.W. (1854): On visual education as applied to geology. - Journal of the Society of Arts, **2(78)**: 443-449.

Heilmann, G. (1926): The Origin of Birds. - 209 S., London, H.F. & G. Witherby.

Heilmann, G. (1928): A restoration of *Iguanodon bernissartensis*. Palaeobiologica, **1**: 101-102.

Holl F. (1829): Handbuch der Petrefactenkunde. Erstes Bändchen. - 115 S., Dresden, P.S. Hilscher'sche Buchhandlung.

Holland, W.J. (1910): A review of some recent criticisms of the restorations of sauropod dinosaurs existing in the museums of the United States, with special reference to that of Diplodocus carnegiei in the Carnegie museum. - American Naturalist, **44**: 259-283.

Hornung, J.J. (2013): Contributions to the Palaeobiology of the Archosaurs (Reptlia: Diapsida) from the Bückeberg Formation ('Northwest German Wealden' – Berriasian-Valanginian, Lower Cretaceous) of northern Germany. - 400 S., Unveröff. Dissertation, Universität Göttingen, Göttingen.

Hornung J.J. & Reich, M. (2012): Dinosaur tracks from the Berriasian Obernkirchen Sandstone on exhibit at the Göttingen University Geopark - In: Richter, A. & Reich, M. (Hrsg.): Dinosaur Tracks 2011. An International Symposium, Obernkirchen, April 14-17, 2011. Abstract Volume and Field Guide to Excursions: 169-187, Göttingen, Universitätsverlag Göttingen. *resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?isbn-978-3-86395-105-4*

Hornung, J.J. & Reich, M. (2014): *Metatetrapous valdensis* Nopcsa, 1923 and the presence of ankylosaur tracks (Dinosauria: Thyreophora) in the Berriasian (Early Cretaceous) of Northwestern Germany. - Ichnos, **21(1)**: 1-18.

Hornung, J.J., Böhme, A., Van Der Lubbe, T., Reich, M. & Richter, A. (2012): Vertebrate tracksites in the Obernkirchen Sandstone (late Berriasian, Early Cretaceous) of northwest Germany – their stratigraphical, palaeogeographical, palaeoecological, and historical context. - Paläontologische Zeitschrift, **86(3)**: 231-267.

Hornung, J.J., Böhme, A., Schlüter, N. & Reich, M. (im Druck): Diversity, ontogeny, or both? A morphometric approach to iguanodontian ornithopod (Dinosauria: Ornithischia) track assemblages from the Berriasian (Lower Cretaceous) of northwestern Germany. - In: Falkingham, P.L., Marty, D. & Richter, A. (Hrsg.): Dinosaur Tracks. The Next Steps. Bloomington, Indiana University Press.

Hooley, R.W. (1925): On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **81**: 1-61.

Hulke, J.W. (1880): Iguanodon prestwichii, a new species from the Kimmeridge Clay, distinguished from I. mantelli of the Wealden Formation in the S.E. of England by differnces of the shape of the vertebral centra, by fewer than five sacral vertebrae, by the simpler character of its tooth-serrature, etc., founded on numerous fossil remains lately discovered at Cumnor, near Oxford. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **36**: 433-456.

Knipe, H.R. (1912): Evolution in the past. - 242 S., London, Herbert and Daniel.

Lehmann, J. (2006): Dinosaurier - Spuren einer vergangenen Welt. Münchehagen, der Bremer Stein und die Saurierfährten. - Haus der Wissenschaft e.V., **3**: 1-91.

Lehmann, U. (1978): Eine Platte mit Fährten von Iguanodon aus dem Obernkirchener Sand-

stein (Wealden). - Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **48**: 101-114.

Leidy, J. (1858): *Hadrosaurus foulkii*, a new saurian from the Cretaceous of New Jersey, related to *Iguanodon*. - Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, **10**: 213-218.

Leonardi, G. (1984): Le impronte fossili di dinosauri. - In: Bonaparte, J.F., Colbert, E.H., Currie, P.J., De Ricqles, A., Z. Kielan-Jaworowska, E., Leonardi, G., Morello, N., Taquet, P. (Hrsg.): Sulle Orme dei Dinosauri: 163-186, Venedig, Erizzo.

Lockley, M.G. (1987): Dinosaur footprints from the Dakota Group of eastern Colorado. - The Mountain Geologist, **24(4)**: 107-122.

Lockley, M.G. (1991): Tracking Dinosaurs. A new look at an ancient World. - 238 S., New York, Cambridge University Press.

Lockley, M.g., Nadon, G. & Currie, P.J. (2003): A diverse dinosaur-bird footprint assemblage from the Lance Formation, Upper Cretaceous, eastern Wyoming. Implications for ichnotaxonomy. - Ichnos, **11**: 229-249.

Lockley, M.G., Wright, J.L. & Thies, D. (2004): Some observations on the dinosaur tracks at Münchehagen (Lower Cretaceous), Germany. - Ichnos, **11(3-4)**: 261-274.

Lull, R.S. & Wright, N.E. (1942): Hadrosaurian dinosaurs of North America. - Special Papers of the Geological Society of America, **40**: 1-242.

Lydekker, R. (1888): Note on a new Wealden iguanodont and other dinosaurs. Quarterly Journal of the Geological Society of London, **44**: 46-61.

Lydekker, R. (1889): Notes on some points in nomenclature of fossil reptiles and amphibians, with preliminary notices of two new species. Geological Magazine (Series 3), **6**: 325-326.

Mantell, G.A. (1825): Notice on the Iguanodon, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate forest, in Sussex. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **115**: 179-186.

Mantell, G.A. (1834): Discovery of the bones of the Iguanodon in a quarry of Kentish Rag (a limestone belonging to the lower greensand formation) near Maidstone, Kent. - Edinburgh New Philosophical Journal, **17(33)**: 200-201.

Mantell, G.A. (1838): The Wonders of Geology; or, a familiar Exposition of Geological Phenomena. - 373 S., London, Relfe and Fletcher.

Mantell, G.A. (1841): Memoir on a Portion of the Lower Jaw of the *Iguanodon*, and on the Remains of the *Hylaeosaurus* and other Saurians, discovered in the strata of Tilgate Forest, in Sussex. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **131**: 131-151.

Mantell, G.A. (1846): Notes on the Wealden strata of the Isle of Wight, with an account of the bones of Iguanodons and other reptiles discovered at Brook Point and Sandown Bay. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **2**: 91-95.

Mantell, G.A. (1847): Geological excursions round the Isle of Wight, and along the adjacent coast of Dorsetshire; illustrative of the most interesting geological phenomena, and organic remains. - 438 S., London, H.G. Bohn.

Mantell, G.A. (1848): On the Structure of the Jaws and Teeth of the *Iguanodon*. - Philoso-

phical Transactions of the Royal Society of London, **138**: 183-202.

Mantell, G.A. (1849a): A brief Notice of Organic Remains recently discovered in the Wealden Formation. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **5**: 37-43.

Mantell, G.A. (1849b): Additional Observations on the Osteology of *Iguanodon* and *Hylaeosaurus*. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **139**: 271-205.

Meyer, H. von (1832): Paleologica zur Geschichte der Erde. - 560 S., Frankfurt/Main.

Norman, D.B. (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). - Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoire, **178**: 1-103.

Norman, D.B. (2010): A taxonomy of iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the lower Wealden Group (Cretaceous: Valanginian) of southern England. - Zootaxa, **2489**: 47-66.

Norman, D.B. (2011a): On the osteology of the lower Wealden (Valanginian) ornithopod *Barilium dawsoni* (Iguanodontia: Styracosterna). - Special Papers in Palaeontology, **86**: 165-194.

Norman, D.B. (2011b): Ornithopod Dinosaurs. In: Batten, D.J. (Hrsg.): English Wealden Fossils. Palaeontological Society Field Guide to Fossils: Number 14: 407-475. London, The Palaeontological Association.

Norman, D.B. (2012): Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of England and Belgium. - In: Godefroit, P. (Hrsg.): Bernissart Dinosaurs and Erly Terrestrial Ecosystems: 175-212. Bloomington, Indiana University Press.

Norman, D.B. (2013): On the taxonomy and diversity of Wealden iguanodontian dinosaurs (Ornithischia: Ornithopoda). - Revue de Paleobiologie, **32**: 385-404.

O'Connor, R. (2007): The Earth on Show: Fossils and the Poetics of Popular Science, 1802-1856. - 541 S., Chicago, The University of Chicago Press.

Owen, R. (1854): Geology and Inhabitants of the Ancient World. - 48 S., London, Crystal Palace Library/Bradbury & Evans.

Owen, R. (1855): Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Part II. Dinosauria (Iguanodon) [Wealden]. - 54 S., London, Palaeontographical Society.

Owen, R. (1858): Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement I. Dinosauria (Iguanodon) [Wealden]. - 7 S., London, Palaeontographical Society.

Owen, R. (1864): Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement III. Dinosauria (Iguanodon) [Wealden]. - 19-21, London, Palaeontographical Society.

Owen, R. (1874): Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement No. V. Iguanodon. Palaeontographical Society, **27**: 1-18.

Paul, G. (2007): Turning the old into the new: a separate genus for the gracile iguanodont from the Wealden of England. - In: Carpenter, K. (Hrsg.): Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs: 69-77, Bloomington, Indiana University Press.

Paul, G. (2008): A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. - Cretaceous Research, **29(2)**: 192-216.

Pelzer, G. (1998): Sedimentologie und Palynologie der Wealden-Fazies im Hannoverschen Bergland. - Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **207**: 1-211.

Richter, A., Hornung, J.J., Böhme, A. & Stratmann, U. (2012): Obernkirchen Sandstone Quarries – A Natural Workstone Lagerstaette and a Dinosaur Tracksite. - In: Richter, A. & Reich, M. (Hrsg.): Dinosaur Tracks 2011. An International Symposium, Obernkirchen, April 14-17, 2011. Abstract Volume and Field Guide to Excursions: 73-100, Göttingen, Universitätsverlag Göttingen. *resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?isbn-978-3-86395-105-4*

Richter, U., Richter, A. & Lehmann, J. (2007): Fährtensucher auf der Dinospur in den Rehburger Bergen. - Fossilien, **24(1)**: 11-20.

Sarjeant, W.A.S., Delair, J.B. & Lockley., M.G. (1998): The footprints of Iguanodon: a history and taxonomic study. - Ichnos, **6(3)**: 183-202.

Struckmann, C. (1880a): Die Wealden-Bildung der Umgebung von Hannover. Eine geognostisch-paläontologisch-statistische Darstellung. - viii+122 S., Hahn, Hannover.

Struckmann, C. (1880b): Vorläufige Nachricht über das Vorkommen großer, vogelähnlicher Thierfährten (*Ornithoidichnites*) im Hastingssandsteine von Bad Rehburg bei Hannover. - Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1**: 125-128.

Struckmann, C. (1894): Über einen Zahn des *Iguanodon* aus dem Wealden von Sehnde bei Lehrte. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 156: 828-831.

Tagart, E. (1846): On markings in the Hastings sands near Hastings, supposed to be the footprints of birds. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **2**: 267.

Verdú, F.J., Royo-Torres, R., Cobos, A. & Alcalá, L. (2015): Perinates of a new species of *Iguanodon* (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). - Cretaceous Research, **56**: 250-264.

Wings, O., Falk, D., Knötschke, N. & Richter, A. (2012): The Early Cretaceous Dinosaur Trackways in Münchehagen (Lower Saxony, Germany) – The Natural Monument „Saurierfährten Münchehagen" and the adjacent Wesling Quarry. - In: Richter, A. & Reich, M. (Hrsg.): Dinosaur Tracks 2011. An International Symposium, Obernkirchen, April 14-17, 2011. Abstract Volume and Field Guide to Excursions: 113-142, Göttingen, Universitätsverlag Göttingen. *resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?isbn-978-3-86395-105-4*

Wright, J.L. (1999): Ichnological evidence for the use of the forelimb in iguanodontid locomotion. - Special Papers in Palaeonotology, **60**: 209-219.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des Naturwissenschaftlichen Verein für Bielefeld und Umgegend

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: 53

Autor(en)/Author(s): Hornung Jahn Jochen

Artikel/Article: Der Vorderfußabdruck eines iguanodonten Dinosauriers (Dinosauria, Ornithopoda) aus der unteren Bückeberg- Formation (Berriasium, Unterkreide) des Schachtes Beckedorf, Nordwestdeutschland 8-29